Zeitschrift: Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Entomologique Suisse = Journal of the Swiss Entomological Society

Herausgeber: Schweizerische Entomologische Gesellschaft

Band: 16 (1934-1936)

Heft: 6-7

Artikel: Untersuchungen über coccidophile Ameisen aus den Kaffeefeldern von Surinam

Autor: Bünzli, G.H.

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-400835

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 22.11.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

Aus dem Entomologischen Institut
der Eidg. Technischen Hochschule in Zürich.
Leiter: Prof. Dr. O. Schneider-Orelli.

Untersuchungen über coccidophile Ameisen aus den Kaffeefeldern von Surinam.

Von
G. H. Bünzli, ing. agr.

Inhaltsverzeichnis.

Seite

I. *Einleitung* 455

II. *Systematischer Teil.*

1. Allgemeines 457
2. Acropyga (Rhizomyrma) paramaribensis Borgm. . . . 459
3. Acropyga (Rhizomyrma) rutgersi n. sp. 461

III. *Spezieller morphologischer Teil.*

1. Kopfkapsel 467
2. Augen 470
3. Mundregion 472
4. Fühler 485
5. Beine 495
6. Flügel 499

IV. *Oekologisch-biologischer Teil.*

1. Das Milieu 507
2. Untersuchungen an Ameisennestern 516
3. Die Wurzelläuse der Kaffeepflanze als Trophobionten . . 525
4. Das Schwärmen von Rhizomyrma paramaribensis . . . 548

V. *Praktischer Teil.*

1. Der Rhizomyrma-Schaden 559
2. Spezielle Kulturmaßnahmen 563
3. Chemische Bekämpfung 571

VI. *Verzeichnis der in den Kaffeefeldern gesammelten Insektenarten* . 572

VII. *Zusammenfassung* 576

VIII. *Literatur-Verzeichnis* 581

I. Einleitung

Während meiner Tätigkeit an der Landwirtschaftlichen Versuchsstation in Paramaribo (Surinam) von Mitte September 1929 bis Ende August 1932 war es mir möglich, Insektenmaterial aus verschiedenen Ordnungen zu sammeln. Einen Teil der konservierten Ausbeute leitete ich schon von Surinam aus an Spezialisten weiter, den größeren Teil des Materiales konnte ich dagegen erst nach meiner Rückkehr, als ich durch mehrere Monate die Gastfreundschaft der Entomologischen Abteilung des Britischen Museums in London genoß, präparieren und bestimmen oder spezialisierten Kennern zur Determination übergeben. Eine erste Zusammenstellung von mir in Surinam gesammelter Insekten, soweit sie bis jetzt bestimmt werden konnten, findet sich in vorliegender Arbeit; die Liste weist neben zahlreichen neuen Spezies auch neue Genera auf. Schon erschienene Publikationen, in denen auf Insektenmaterial, welches von mir in Surinam gesammelt wurde, Bezug genommen ist, liegen bis heute vor von den Autoren Green (1932), Hille Ris Lambers (1933), Borgmeier (1933) und Wheeler (1932).

Zu herzlichem Danke für ihre Determinationsarbeit haben mich verpflichtet: Sir G. A. K. Marshall und seine Mitarbeiter am Britischen Museum in London, F. Laing, W. E. China, H. St. I. K. Donisthorpe, R. B. Benson, P. P. Uvarov, Dr. Ch. Ferrière, A. H. Blair, Mc. Kenney Hughes, G. E. Bryant und Fräulein Dr. S. Finnegan; ferner die Herren E. E. Green (Camberley Surrey), D. Hille Ris Lambers (Wageningen), Prof. Dr. W. M. Wheeler (Cambridge, Mass.), P. Th. Borgmeier (Rio de Janeiro) und für das Bestimmen von Pflanzen Prof. Dr. A. Pulle (Utrecht), sowie Dr. W. Koch (Zürich).

Von Dezember 1933 bis März 1935 führte ich im Entomologischen Institut der E. T. H. in Zürich auf Anregung dessen Leiters, Prof. Dr. O. Schneider-Orelli, morphologische Untersuchungen insbesondere über eine surinamische Ameisenart aus, die nach dem von mir gesammelten Material durch Borgmeier (1933) als *Acropyga (Rhizomyrma) paramaribensis* n. sp. beschrieben wurde. Es handelt sich bei dieser Art um die in den surinamischen Kaffeefeldern weitaus häufigste, unterirdisch lebende Ameise, von der ich ein reiches Material aller Stände in Alkohol konserviert besitze, welches die Untersuchung auf breiter Grundlage ermöglichte. Wenn man berücksichtigt, daß bisher die meisten Arten der fast ausschließlich tropischen Gattung Acropyga nur nach einzelnen oder

wenigen Exemplaren benannt und beschrieben wurden, so wird der Wunsch, einmal die volle Variationsbreite einer solchen Art feststellen zu können, ohne weiteres verständlich. Dazu kommt der Umstand, daß die betreffende Ameisenart, durch ihre unterirdische Lebensweise und ihre trophobiotische Abhängigkeit von wurzelbewohnenden Schildläusen, eine Abhängigkeit, die übrigens so weit geht, daß jedes zum Hochzeitsflug ausschwärmende Ameisenweibchen eine Schildlaus zwischen den Mandibeln mitführt und damit bei der Gründung einer neuen Kolonie wieder den Besitz von Honigtauspenderinnen sichert, morphologische Merkmale erwarten läßt, die mit einer so weit gehenden Spezialisierung der Lebensweise in Beziehung stehen. Deshalb bespreche ich in der vorliegenden Arbeit insbesondere die morphologischen Verhältnisse der Mundgliedmaßen, Fühler und Beine von Acropyga (Rhizomyrma) paramaribensis Borg. eingehender, während meine übrigen morphologischen Feststellungen nur auszugsweise wiedergegeben seien, damit die Arbeit nicht zu umfangreich wird. Aus meinen in Surinam selbst durchgeführten Freilandbeobachtungen veröffentliche ich hier nur jene Ergebnisse, die zu einer abgerundeten Darstellung über Morphologie und Oekologie dieser interessanten Ameise notwendig erscheinen. Eine andere, nahe verwandte Art, Acropyga (Rhizomyrma) rutgersi n. sp., mit ähnlicher Lebensweise, die nach der Individuenzahl allerdings weit hinter der erstgenannten zurücksteht, soll vergleichsweise hier ebenfalls besprochen werden.

Dagegen möchte ich in der vorliegenden Publikation auf den ganzen Fragenkomplex, der sich auf die praktische Bedeutung von Acropyga (Rhizomyrma) paramaribensis und ihrer Schildläuse für die Ausbreitung der Phloemnecrose, jener von Prof. Dr. G. Stahel eingehend studierten Krankheit der Kaffeepflanzen in Surinam, nur kurz eintreten und verweise in dieser Hinsicht auf die zahlreichen diesbezüglichen Veröffentlichungen von G. Stahel (1917, 1920, 1930, 1931a, 1931b, 1932, 1933), sowie auf Beiträge von Stahel und Bünzli (1930), von Bünzli (1930) und auf meinen diesbezüglichen Vortrag in einer Pflanzerversammlung in Paramaribo (1932). Dankbar gedenke ich an dieser Stelle der mannigfachen Förderung durch meinen früheren Chef, Herrn Prof. Dr. G. Stahel, Direktor der Landwirtschaftlichen Versuchsstation und des Botanischen Gartens in Paramaribo, sowie durch die Pflanzervereinigung von Surinam.

Das umfassende Studium der weitverstreuten Spezialliteratur ermöglichten mir mit ihren reichhaltigen Bibliotheken: Britisches Museum South Kensington (London), Zoologisch-vergl. anatomisches Insitut der Universität Zürich, Entomologisches Institut der E. T. H. (Zürich), Dr. Th. Steck (Bern), Dr. H. Kutter (Flawil) und Dr. R. Brun (Zürich).

Als Ergänzung zu den von mir mit Hilfe des Abbé'schen Zeichenapparates hergestellten Abbildungen finden sich in der vorliegenden Arbeit auch einige mikrophotographische Habitusaufnahmen, die ich Herrn Forsting. W. Nägeli verdanke.

Die vorliegende Publikation entstand auf Veranlassung und unter Leitung von Prof. Dr. O. Schneider-Orelli, dem ich für die wohlwollende Förderung meiner Untersuchungen herzlich danke.

II. Systematischer Teil.

1. Allgemeines.

Die beiden Ameisen-Arten, welche in der vorliegenden Arbeit behandelt werden, gehören zu der von Roger (1862) aufgestellten Gattung Acropyga (Unterfamilie Formicinae). In der grundlegenden Bearbeitung von Emery (1925, S. 27) wird die Gattung Acropyga als viertes Genus des Tribus der Plagiolepidini (Forel) wie folgt charakterisiert (Uebersetzung):

„Arbeiterin. Gelbe Farbe; Form wenig variabel; kein Dimorphismus. Augen klein oder rudimentär, in der vorderen Hälfte des Kopfes liegend. Epistom kurz, sein vorderer Rand schwach vorgezogen; Frontalleisten sehr kurz. Mandibeln mit variabler Form. Palpen mit reduzierter Gliederzahl; bei A. acutiventris Roger haben die Maxillarpalpen zwei Glieder, die Labialpalpen drei Glieder. Antennen 11gliedrig (8—11 bei dem Subgenus Rhizomyrma), Funiculus gegen das Ende merklich dicker. Brustabschnitt gedrungen; das Metanotum ist vom Mesonotum nicht durch eine dorsale Sutur getrennt. Schuppe im allgemeinen nicht sehr geneigt. Abdomen langgestreckt, in der Regel mit konischem Hinterende.

Weibchen. Augen viel größer als bei der Arbeiterin, Ocellen entwickelt; im übrigen der Arbeiterin ähnlich, mit Ausnahme der gewöhnlichen Unterschiede.

Männchen. Kopf rundlich, Augen groß, ± halbkugelig. Mandibeln gezähnt. Flügel wie bei Plagiolepis oder wie bei dem Solenopsis-Typus, d. h. ein kurzer kubitaler Quernerv verbindet den Cubitus mit dem Radius, wie beim Genus Myrmelachista."

Emery teilt das Genus Acropyga in vier Subgenera auf, nämlich: 1. Subgenus Acropyga Roger, 2. Subgenus Rhizomyrma Forel, 3. Subgenus Atopodon Forel, 4. Subgenus Malacomyrma Emery.

In den Genera Insectorum gibt Emery (1925, S. 29) folgende Beschreibung des Subgenus *Rhizomyrma* Forel (Uebersetzung).

„Arbeiterin. Körper klein oder sehr klein. Augen sehr weit vorn liegend und rudimentär. Mandibeln meistens schmal, in geschlossener Stellung gewöhnlich eine Lücke zwischen ihnen und dem Epistom frei lassend. Kaurand im allgemeinen sehr schräg, mit 3—6 Zähnen. Die Mandibeln entspringen nicht genau an den vorderen Kopfecken, sondern etwas nach innen gerückt; dadurch unterscheiden sich diese Arbeiterinnen von denjenigen des Subgenus Atopodon (auch abgesehen von dem charakteristischen Zahn, der Rhizomyrma fehlt). Antenne 8—11gliedrig, letztes Glied dicker als die vorangehenden, oval, mindestens so lang wie die zwei vorangehenden Fühlerabschnitte. Die übrigen Charakter-Merkmale wie bei dem Subgenus Acropyga s. str.

Weibchen. Bedeutend größer als die Arbeiterin. Facettenaugen gut entwickelt, doch relativ klein. Vorderflügel entspricht dem Solenopsis-Typus, wie bei Myrmelachista.

Männchen. Kleiner als Weibchen; Kopf breit; relativ klein. Antennen 11—12gliedrig. Mandibeln und Flügel wie bei dem Weibchen. Typus: Rhizomyrma goeldii Forel."

Das gesamte Genus Acropyga umfaßt bis heute (mit Einschluß der beiden in der vorliegenden Arbeit behandelten Arten) 28 Spezies, 3 Subspezies und 8 Varietäten, deren Originalbeschreibungen mir alle zugänglich waren. Davon entfallen auf das Subgenus Rhizomyrma Forel 19 Spezies und 2 Varietäten, deren geographische Verbreitung sich über das tropische Amerika, nach Neu Guinea, Salomonsinseln, Sumatra (?), Australien und Formosa erstreckt, während die drei andern Subgenera in Amerika völlig fehlen. Vergl. die Kartenskizze (Abb. 1).

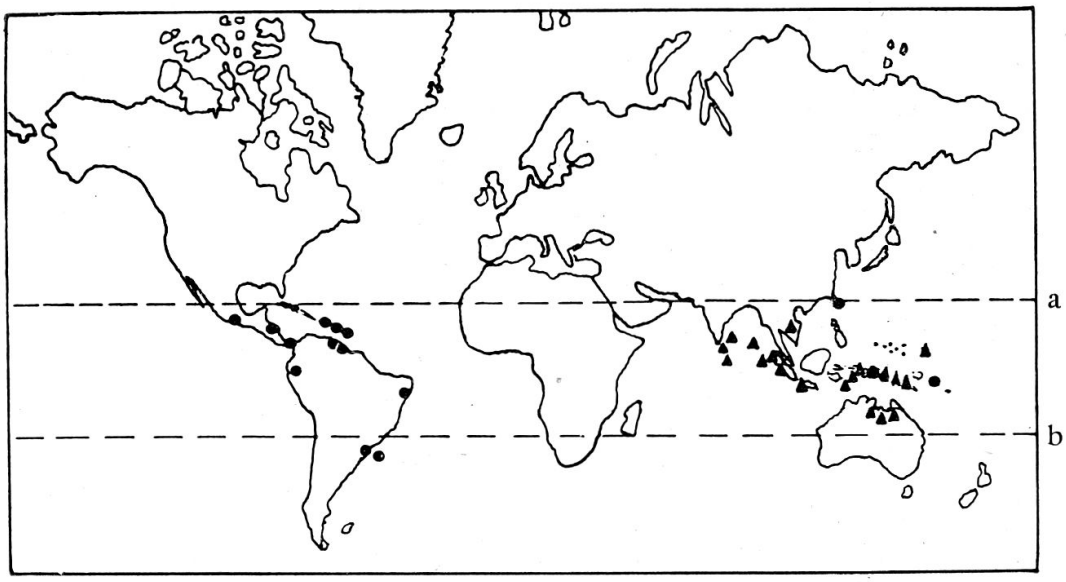


Abb. 1. Verbreitung der Subgenera Acropyga s. str. und Rhizomyrma.
● Rhizomyrma, ▲ Acropyga s. str. a—b = Tropenzone.

Die Ameisenart, mit welcher sich die vorliegende Arbeit vor allem befaßt, wurde von Borgmeier (1933) folgendermaßen (in Uebersetzung) beschrieben: *

„Kurze Notiz über Acropyga paramaribensis n. sp. (Hym. Formic.):

Letzthin hatte ich Gelegenheit, eine kleine, von G. H. Bünzli übersandte Ameisensammlung aus den Kaffeeplantagen von Paramaribo (Holländisch Guyana) zu studieren. Eine Tube enthielt außer Rhizoecus coffeae Laing mehrere Exemplare von Arbeiterinnen und Weibchen einer neuen Spezies von *Acropyga (Rhizomyrma)*, die ich *paramaribensis* n. sp. benenne. Diese Spezies ist mit A. smithi Forel (1893) nahe verwandt, bei welcher bekanntlich das Weibchen sieben Antennenglieder hat. Das Weibchen von paramaribensis hat acht Antennenglieder, die Arbeiterin sieben bis acht. Unsere Arbeiterinnen mit sieben Antennengliedern zeigen im zweiten Gliede des Funiculus manchmal eine rudimentäre Teilung. Das Endglied ist etwas länger als die drei vorangehenden Antennenglieder zusammen. Die Länge der Arbeiterin beträgt 1,8 mm, diejenige des Weibchens 2,5 mm. Die Flügellänge des Weibchens beträgt 2,5 mm. Dr. A. da Costa Lima sandte mir dieser Tage eine Tube mit Insekten von der gleichen Lokalität (Stahel leg.), welche mehrere Weibchen und Männchen der gleichen Spezies enthielt. Das Männchen ist 2,2 mm lang und hat zehn Antennenglieder. Es unterscheidet sich von A. dubitata Wheeler et Mann (1914) dadurch, daß das erste Glied des Funiculus nicht rundlich ist, sondern deutlich länger als breit. Die Nervatur der Flügel der beiden Geschlechter ist charakteristisch. Die Endabschnitte des Radius und Cubitus gehen direkt von dem distalen Teile der Cubitalzelle aus, welche Trapezform besitzt und nicht pentagonal ist wie z. B. bei goeldii For. oder pickeli Borgm."

Diese kurze Artdiagnose von Borgmeier möchte ich, gestützt auf meine eigenen Untersuchungen an 400 Arbeiterinnen, 254 geflügelten und ungeflügelten Weibchen, sowie 91 Männchen, zu nachfolgender Beschreibung der Art erweitern:

2. Acropyga (Rhizomyrma) paramaribensis Borgm.

Arbeiterin: hellgelb, glänzend, zart gebaut, 1,4—2,6 mm, im Mittel 1,9 mm lang. Körper mit weißlicher, dichter Pubeszenz und längerer, unregelmäßig angeordneter Behaarung. Kopf subrektangulär, meist etwas länger als breit, Occipitalrand seitlich etwas abgerundet, median in der Regel schwach eingebuchtet. Facettenaugen im vorderen Drittel oder Viertel der Kopfseitenlinie liegend, rudimentär aus 0—5, im Mittel 2—3 Ommatidien bestehend. Stirnaugen fehlen. Der Fühlerschaft erreicht in der Regel den Occipitalrand nicht. Stirnfeld trapezoid-dreieckig; Koronalnaht fehlt völlig; Clypeus schmal, der vordere Rand schwach konvex. Mandibel schmal; in der oberen Hälfte breiter; Kaukante gegen den inneren Rand scharf abgesetzt, dreizähnig, mit rötlich braunen, nicht aequidistanten, scharfen Spitzen. Ge-

* Erst nach dem Abschluß meiner Arbeit (Mitte März 1935) erhielt ich von P. Thomas Borgmeier seine neueste Publikation zugesandt, in welcher außer einer erweiterten Diagnose von Rh. paramaribensis Borgm. u. a. auch weitere, bisher unbekannte Ameisen-Arten (8 Spezies, 1 Subspezies und 1 Varietät) aus meinem surinamischen Material beschrieben werden. Seine Bestimmungsergebnisse konnte ich im biologischen Teil meiner Arbeit nachträglich noch einschalten.

legentlich tritt auch ein kleiner Innenzahn auf. Palpus maxillaris eingliedrig. Palpus labialis dreigliedrig. Antennen sieben- bis achtgliedrig; sie zeigen häufig am dritten proximalen Fühlergliede eine rudimentäre Einschnürung. An achtgliedrigen Antennen ist das Endglied annähernd so lang wie die vier vorangehenden Fühlerglieder. Pedicellus $1^1/_2$ mal so lang als breit. Die leicht ineinander greifenden Geißelglieder nehmen distalwärts an Breite und Länge zu. Thorax deutlich schmäler als der Kopf und $1^1/_3$ mal länger als dieser. Pronotum höchstens unter einem Winkel von 45° ansteigend, gegen das Mesonotum abgesetzt; letzteres schwach gewölbt. Basalfläche des Epinotum kurz, beinahe horizontal; Uebergang zum Absturz gerundet; letzterer steil, schwach konvex. Beine auffallend kurz. Petiolus klein mit gedrungener, niedriger Schuppe; letztere steigt schwach S-förmig an, kulminiert in einer Rundung und fällt steil, fast geradlinig ab. Abdomen eiförmig, durchschnittlich gleich breit wie der Thorax, aber sehr dehnungsfähig, mit feiner Linien- und Wabenskulptur.

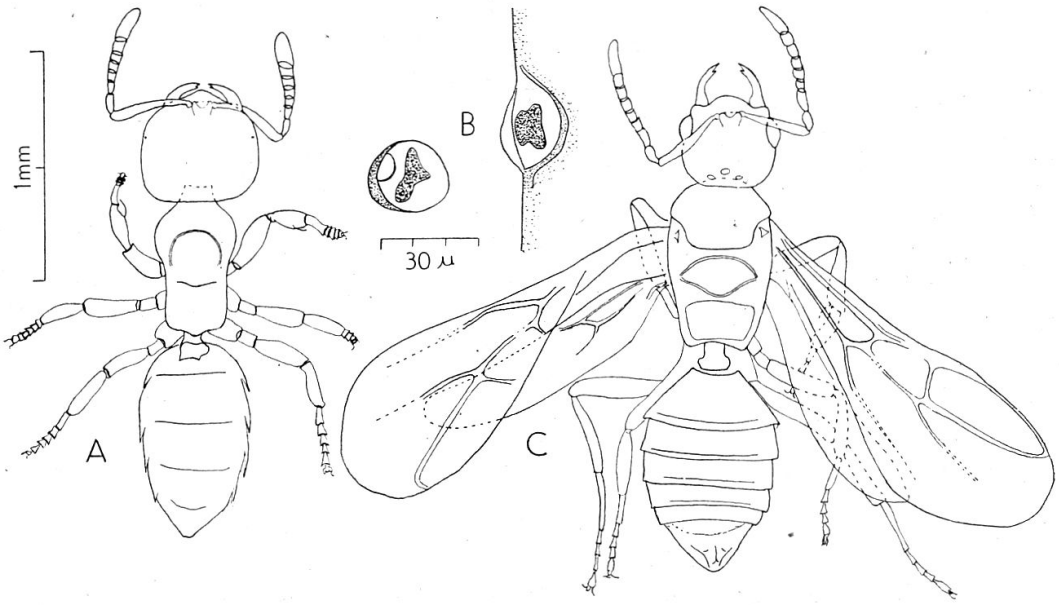


Abb. 2. Rhizomyrma paramaribensis.
A ☿ Gesamthabitus, Mandibeln nach unten gebogen (verkürzt).
B ☿ Facettenauge (rudimentär).
C ♂ Gesamthabitus.

Weibchen: Farbe, Behaarung, Skulptur entsprechend der Arbeiterin. Länge 2,3 bis 3,5 mm, im Mittel 2,7 mm. Kopf subrektangulär, meist etwas breiter als lang; Occipitalrand fast geradlinig, ebenso die Wangenbegrenzung. Facettenaugen seitlich vorgewölbt, aus 60—105 (im Mittel 80) Ommatidien bestehend, in der untern Hälfte des Kopfes liegend. Ocellen in der Dreizahl, gut entwickelt, ihre Innenränder auffallend dunkelbraun. Der Fühlerschaft überragt in der Regel den Occipitalrand ein wenig. Fühler sieben- bis neungliedrig; es treten ähnliche Verschmelzungen proximaler Geißelglieder auf wie bei der Arbeiterin. Stirnfurche zuweilen schwach angedeutet. Vorderer Clypeusrand schwach konvex oder gerade. Thorax fast so breit wie der Kopf. Pronotum schmal, steil aufgerichtet; Scutum stark aufgewölbt, vom Scutellum deutlich abgesetzt. Metanotum ein schmaler, etwas nach rückwärts geneigter Wulst. Basalfläche des Epinotum kurz, der abfallende Teil lang und steil. Flügel irisierend, stark behaart. Vorderflügel 2,3—3,2 mm lang

und 0,86—1,05 mm breit; Hinterflügel 1,6—2,2 mm lang und 0,37—0,49 mm breit mit sieben Hamuli. Aderung blaßgelb; Radialzelle geschlossen; Kubitalquernerv vorhanden oder fehlend; Kubitus kann auf längere Strecke sich mit dem Radius vereinigen. Abdomen zylindrisch, am Ende stumpf, nur wenig breiter als der Thorax.

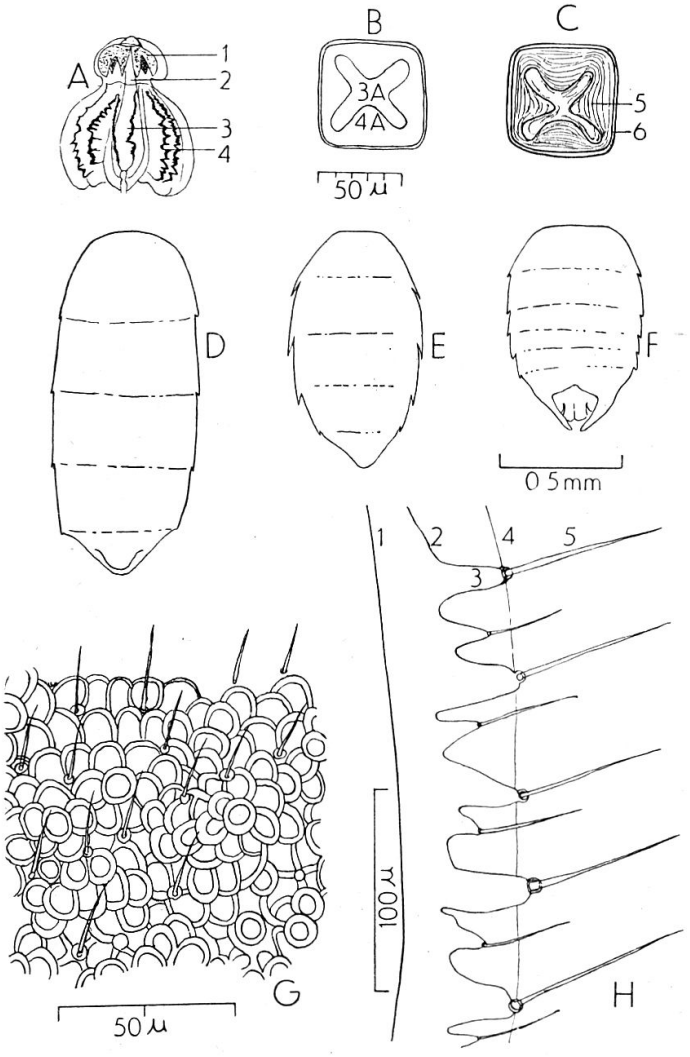


Abb. 3a. Gaster von Rhizomyrma paramaribensis.

A—C: Proventriculus ☿: A Seitenansicht, B und C Aufsicht.
1 Kelchglocke, 2 Kelchblätter, 3 Kugel, 4 Klappen, 3A Höhle der Kugel, 4A Wand der Kugel, 5 Längsmuskeln, 6 Quermuskeln.

D—F: Abdomen ♀, ☿, ♂.

G: Mediane Chitinstruktur am zweitletzten sichtbaren Tergit des ♀.

H: Hinterrand des zweiten Gastertergites der ☿.
1 Nicht umgebogene Segmentpartie; 2 obere Verwachsungsgrenze des umgebogenen Segmentteiles; 3 „tubulure" (Janet); 4 Verkürzter Unterrand des Segmentes; 5 Sinneshaar.

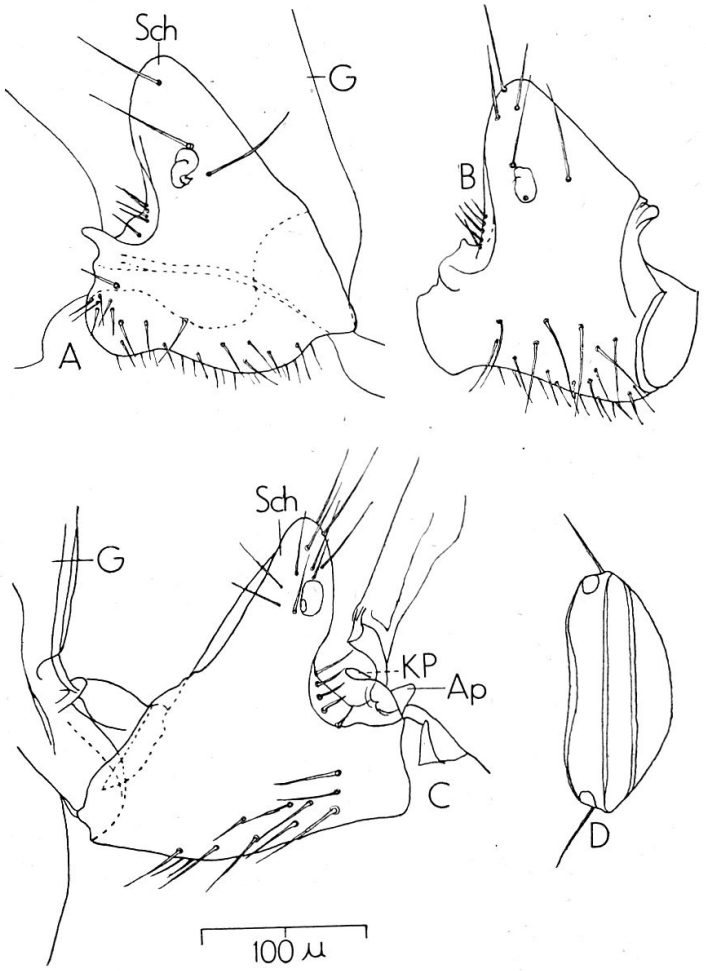
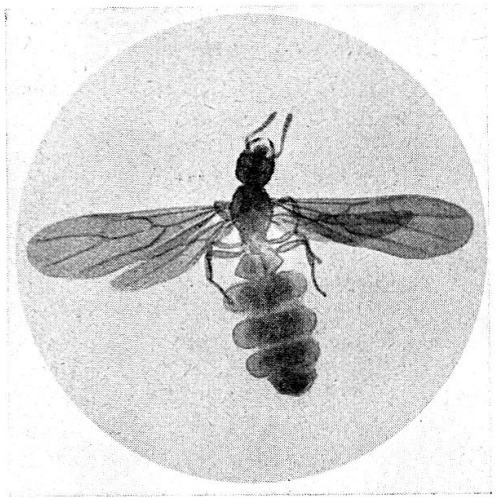


Abb. 3b. Petiolus.

A ☿ Rhizomyrma paramaribensis. Seitenansicht.
B ♂ Rhizomyrma paramaribensis. Seitenansicht.
C ♀ Rhizomyrma rutgersi.
D ☿ Rhizomyrma paramaribensis. Dorsalansicht der Schuppe.
Sch: Schuppe, G: Gaster, KP: kleine Propodealöffnung, Ap: Apophyse.

Männchen: 1,2—2,2 mm, im Mittel 1,8 mm lang, vorherrschend dunkelbraun, nur Thorax und Abdomen zuweilen heller. Kopf klein, subrektangulär, stets breiter als lang. Occipitalrand in der Mitte geradlinig oder schwach konvex oder eingebuchtet, Kopfecken meist stark abgerundet. Der Fühlerschaft überragt den Occipitalrand etwas mehr als beim Weibchen, die Stirnfurche ist deutlicher. Vorderer Clypeusrand schwach konvex. Facettenauge groß, gewölbt, beinahe die ganze untere (eingezogene) Kopfseite einnehmend, aus 65—76 Facetten bestehend. Mandibeln kürzer als bei Weibchen und Arbeiterin; ein viertes rudimentäres Zähnchen zuweilen vorhanden. Fühlergeißel etwas kürzer als bei Arbeiterin und Weibchen; das Endglied entspricht der Länge von $3^1/_2$ vorangehenden Abschnitten. Fühler graubraun, aus acht bis zehn Einzelgliedern; achtgliedrige Fühler zeigen regelmäßig eine unvollkommene Einschnürung im dritten proximalen Gliede, oft besitzt letzteres zwei solcher Einschnürungen. Auch neungliedrige Fühler zeigen zuweilen einfache oder doppelte Verschmelzungen am verlängerten dritten

Antennengliede, an zehngliedrigen Fühlern fehlen sie stets. Geißelglieder lockerer aneinandergereiht als beim Weibchen und distalwärts mit Ausnahme des letzten kaum größer werdend. Thorax in der Mitte etwas breiter als der Kopf und $1^3/_4$ mal länger als dieser. Pronotum sehr steil, vorderer Scutumanstieg beinahe senkrecht oder etwas vorgewölbt. Vordere und hintere Abgrenzung des Metanotums deutlicher als bei den Weibchen; Basalfläche des Epinotum kurz, schwach aufsteigend; abfallender Teil steil, schwach konvex. Beine dünn und schwächlich. Petiolus etwas stärker behaart, hinterer Abfall weniger steil als beim Weibchen. Flügel rauchgrau. Aderung wie beim Weibchen, nur deutlicher. Vorderflügel 1,7—2,4 mm lang und 0,64 bis 0,84 mm breit; Hinterflügel 1,2—1,7 mm lang und 0,24—0,32 mm breit,



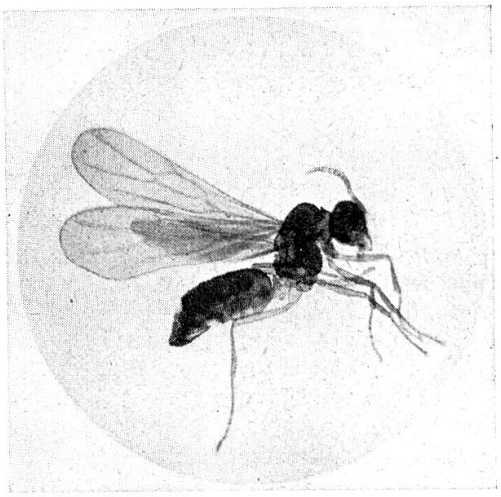
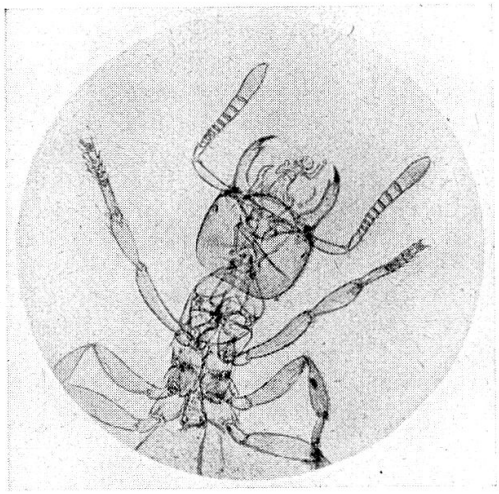


Abb. 4 und 5. Habitus von Rhizomyrma paramaribensis.
4: ♀ Kanadabalsampräparat (etwas gepreßt). Vergr. 7,2 ×.
5: ♂ Objekt frei unter Wasser. Vergr. 11,4 ×.



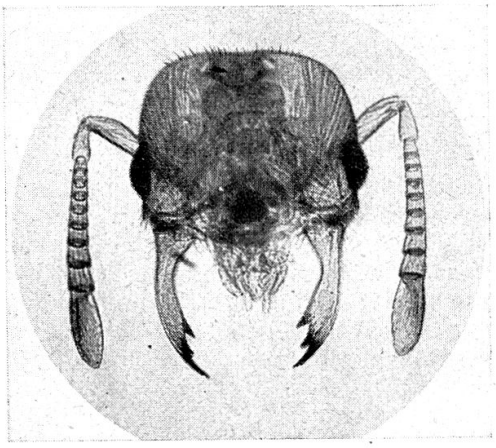


Abb. 6 und 7. Rhizomyrma rutgersi.
6: ☿ Mit Kalilauge maseriert, Kanadabalsampräparat. Labium leicht nach vorn verschoben. Vergr. 17,9 ×.
7: ♀ Kopf. Kanadabalsampräparat. Vergr. 31,7 ×.

mit vier bis fünf Hamuli. Gaster meist kürzer und breiter als bei der Arbeiterin, dorso-ventral etwas abgeplattet, im zweiten Segment am breitesten. Aeußerer Geschlechtsapparat groß, dunkler, nach unten und vorn umschlagbar. Squamulae verjüngen sich mit konvexen Innenrändern kaudalwärts; Stipites am unteren Rande lappig vorgezogen. Haftglocke stark behaart; Volsella 0,25 mm lang, kahl. Lacinia mit Ausnahme der fingerförmigen Spitze ventralwärts mit Haaren besetzt, am oberen gebogenen Rande mit fünf bis sieben Zähnen; diesen gegenüber im Winkelstück der Volsella befinden sich sechs bis acht abgerundete Höcker. Innere Parameren einen vorn diskusartig erweiterten Schlauch bildend, der über Volsella und Laciniaspitzen hinausreicht.

Vorkommen: In Trophobiose mit Cocciden in den Kaffeefeldern von Surinam.

Ich schließe hier gleich die Beschreibung der zweiten, in der vorliegenden Arbeit öfters erwähnten Ameisenart an, von der ich 42 Arbeiterinnen, 10 Weibchen und 3 Männchen eingehend untersuchte.

3. Acropyga (Rhizomyrma) rutgersi nov. spec.

Arbeiterin: 2,4—3,2 (im Mittel 2,8) mm lang, weißlichgelb bis crèmegelb. Weißliche Pubeszenz dichter, die zerstreut angeordneten Einzelhaare zahlreicher und länger als bei Rh. paramaribensis. Chitinstruktur liniert bis zellig. Kopf subrectangulär, deutlich breiter als lang. Occipitallinie in der Regel median sehr schwach eingebuchtet. Kopfecken abgerundet. Facettenauge als schwarzer Pigmentfleck deutlich, aus vier bis acht (Mittel fünf bis sechs) rudimentären Ommatidien bestehend und im unteren Drittel der in der Regel schwach gewölbten Kopfseite liegend. Vorderer Clypeusrand ± konvex, an beiden Seiten leicht abgesetzt. Stirnfurche schwach ausgebildet; Stirnleisten kurz, aber deutlich. Stirndreieck meist breit und oben abgerundet. Der Fühlerschaft überragt den Hinterhauptsrand stets deutlich. Die neun- bis elfgliedrigen Antennen, die vom ersten zum letzten Gliede stetig an Breite zunehmen, besitzen im allgemeinen transversalen Typus; die Fühlerglieder sind weniger stark ineinander geschoben als bei Rh. paramaribensis. Das Fühlerendglied ist bis fünfmal so lang als die drei vorangehenden Glieder zusammen. Zehngliedrige Fühler zeigen an dem auf den Pedicellus folgenden Geißelgliede meistens eine Quersutur (Ueberrest einer Gliederverschmelzung), neungliedrige Fühler besitzen stets eine oder zwei solche. — Mandibel schmal, dreizähnig, gelegentlich ein viertes Zähnchen am oberen Innenrande. Kaukante kürzer, die schwärzlichen Mandibelspitzen weniger lang als bei Rh. paramaribensis. Maxillarpalpus eingliedrig, Labialpalpus dreigliedrig. Thorax schmäler als der Kopf. Pronotum steil ansteigend, Mesonotum flach gewölbt. Grenze von Meso- und Metathorax deutlich. Basalteil des Epinotum im Gegensatz zu Rh. paramaribensis kaum nachweisbar. Absturz lang und wenig steil (höchstens 45°). Beinglieder, besonders die Tarsen der Vorder- und Mittelbeine kurz. Schuppe klein, im Profil schmal, stärker nach vorn geneigt und reichlicher behaart als bei Rh. paramaribensis. Schuppe steigt schwach S-förmig an, Kulmination abgerundet. Abfall steil. Gaster lang, in der Regel am lebenden Tiere sehr stark ausgedehnt; vorn kräftig aufgewölbt und nach hinten sich verjüngend, ähnlich wie bei der ostindischen Acropyga acutiventris.

Weibchen: Hellbraun bis gelb; 3,6—4,8 (im Mittel 4,1) mm lang. Kopf rectangulär, durchschnittlich 0,67 mm lang und 0,75 mm breit. Hinterhauptslinie fast gerade, nie aufgewölbt. Hintere Kopfenden abgerundet. Kopfseiten geradlinig. Vorderer Clypeusrand schwach konvex, zuweilen in der Mitte flacher. Ocellen vorhanden; Facettenauge seitlich in der untern Kopfhälfte, vorgewölbt, aus 85—120 Ommatidien bestehend. Stirnfurche schwach

entwickelt. Stirndreieck breit; Stirnleisten kurz, deutlicher als bei der Arbeiterin. Der Fühlerschaft überragt den Occipitalrand um Schaftbreite. Antennen zehn- bis elfgliedrig, sonst ähnlich denen der Arbeiterin. Zehngliedrige Fühler zeigen an dem auf den Pedicellus folgenden Geißelgliede ähnliche Nahtbildungen wie bei der Arbeiterin. Fühlerendglied so lang wie die drei bis vier vorangehenden Glieder zusammen. Thorax breiter als Kopf; Pronotum niedrig, sehr steil ansteigend, der anschließende Teil des Scutum vorgewölbt, dann schwach konvex. Nahtränder zwischen Scutum und Scutellum leicht aufgewölbt. Metanotum als schmaler Wulst ausgebildet. Basis des Epinotum meist kaum angedeutet, Absturz lang, aber weniger steil als bei Rh. paramaribensis. Beine wie bei der Arbeiterin. Schuppe geradlinig steil ansteigend, oben abgerundet, etwas weniger steil abfallend. Gaster 2—3 mal so lang und 1,5—2 mal so breit als der Thorax; vorn stark aufgewölbt und nach hinten allmählich zugespitzt.

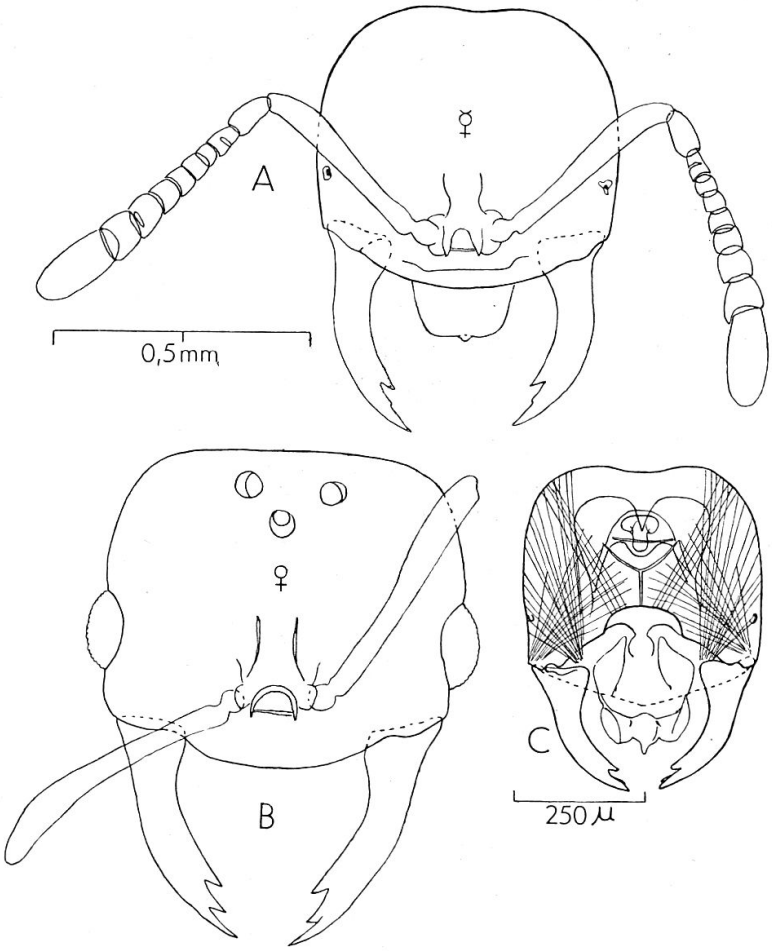


Abb. 8. A und B: Kopf von Rhizomyrma rutgersi ☿, ♀.
C: Kopfmuskulatur von Rhizomyrma paramaribensis ☿. Ventralansicht. Mit Diaphanol aufgehellt. Gehirnkontur und Hinterhauptsloch sind eingezeichnet.

Männchen: Dunkelbraun, 2,8—3,0 (im Mittel 2,9) mm lang. Kopf quadratisch; schmäler als der Thorax. Hinterhaupt stark abgerundet. Facettenaugen ziemlich stark vorgewölbt mit 70—90 Ommatidien. Punktaugen

gut entwickelt. Stirnfurche deutlich, Stirndreieck klein. Clypeus vorn schwach konvex. Mandibel dreizähnig und schmal. Fühlerschaft überragt den Occipitalrand. Fühler zwölfgliedrig, Endglied mindestens so lang wie die drei vorangehenden Glieder zusammen. Größenzunahme der Glieder gegen das Fühlerende hin weniger ausgeprägt als bei Arbeiterin und Weibchen. Scutellum und Metanotum heben sich im Profil des Thorax deutlicher ab als beim Weibchen. Epinotum mit sehr kurzem Basalteil, Absturz lang und steil konvex. Schuppe steil aufsteigend, Kulmination spitzer als beim Weibchen, Abfall steil, etwas konvex. Beine lang; Flügel rauchgrau, Radialzelle geschlossen, Radius und Cubitus sind stets durch eine schräg gestellte Querader miteinander verbunden, wie z. B. bei Rh. goeldii. Gaster breiter als der Thorax, nach hinten über eine lange Strecke sich verjüngend. Aeußerer Geschlechtsapparat dunkelbraun, ähnlich wie bei Rh. paramaribensis.

Die neue Spezies ist die größte der bis heute bekannt gewordenen Rhizomyrma-Arten; sie besitzt wie die größten Formen im Subgenus Acropyga s. str. (Acropyga acutiventris) einen etwas zugespitzten Hinterleib und läßt sich schon dadurch leicht von allen bisher bekannten Rhizomyrma-Arten unterscheiden.

Vorkommen: In Trophobiose mit Cocciden in den Kaffeefeldern von Surinam.

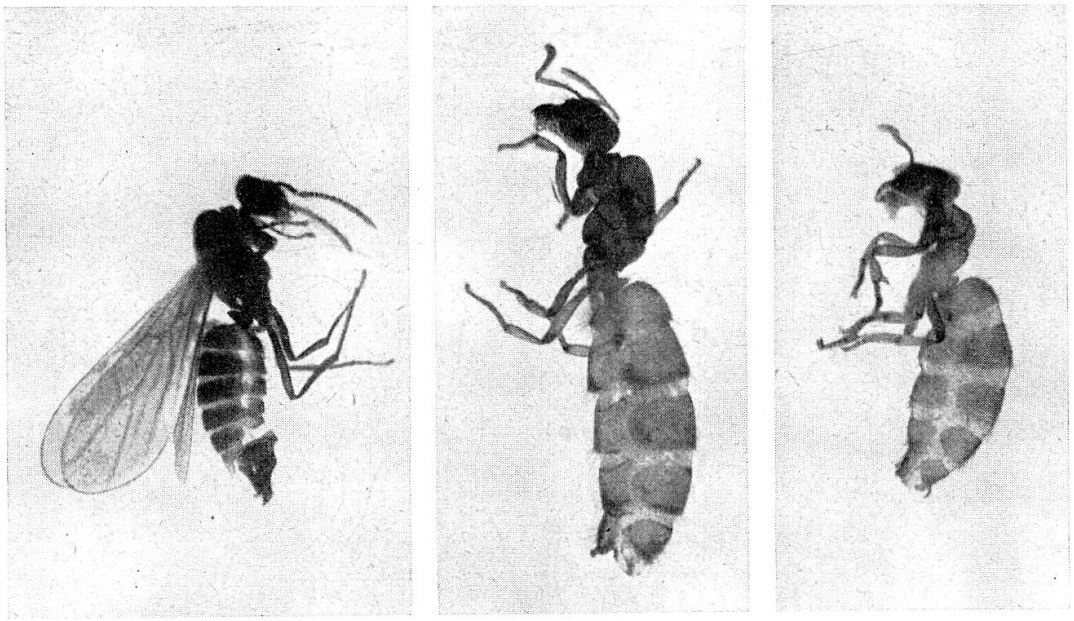


Abb. 9—11. Habitus von Rhizomyrma rutgersi. Vergr. 12 ×.
8: ♂, 9: ♀, 10: ☿.
♀ und ☿ zeigen die charakteristische Hypertrophie des Abdomens. Die Ansatzstelle des männlichen Begattungsapparates ist leicht beschädigt.

Die neue Art benenne ich zu Ehren des früheren Gouverneurs der holländischen Kolonie Surinam, Exzellenz Dr. A. A. R. Rutgers, dessen Güte ich eine mehrmonatliche Verlängerung meiner Anstellung im Tropendienste zu verdanken hatte.

III. Spezieller morphologischer Teil

Im Hinblick auf die ausnahmslos unterirdische Lebensweise der Arbeiterinnen der beiden surinamischen Rhizomyrma-Arten und die absolute Abhängigkeit vom Besitz honigtauspendender Wurzelläuse, war es wünschenswert, den weitgehend spezialisierten Körperbau an mikroskopischen Präparaten eingehend zu studieren. Außer der Mundregion waren dabei besonders die Augen, Fühler und Beine zu berücksichtigen. Da sich aber auch die Weibchen an der „Schildlauszucht" eifrig beteiligen, sowohl im Innern des Erdnestes als auch durch Mitnahme je einer Wurzellaus auf den Hochzeitsflug, so lag es nahe, die Geschlechtstiere in die Untersuchung einzubeziehen. Da ich über ein reiches Vergleichsmaterial verfügte, konnte auch der Variationsbreite gewisser Körpermerkmale nachgegangen werden (Zahl der Facetten in den Seitenaugen, Verschmelzung von Fühlergliedern, Flügeladerung), woraus sich der Eindruck ergab, daß gewisse Rückbildungsprozesse keineswegs als abgeschlossen gelten können, sondern noch in vollem Gange sind.

Die folgenden Untersuchungen beziehen sich, soweit nicht ausdrücklich die Geschlechtstiere genannt sind, stets auf die Arbeiterin von Rhizomyrma paramaribensis; wenn vergleichsweise die größere Art, Rh. rutgersi, mitberücksichtigt wird, so soll es stets speziell bemerkt werden.

1. Die Kopfkapsel

Schon die Kontur der Kopfkapsel erweist sich bei Durchmusterung einiger hundert Arbeiterinnen als bedeutend weniger einheitlich als man nach den Diagnosen von Forel, Emery, Wheeler etc. für andere Rhizomyrma-Arten annehmen möchte. Einzig da Costa Lima (1931, S. 2) macht bei einer Besprechung von Rh. pickeli Borg. auf ähnliche Schwankungen der Kopfkontur aufmerksam, wie wir sie bei Rh. paramaribensis finden. Der Occipitalrand zeigt nämlich in 76 Prozent der untersuchten Fälle eine schwache bis maximal 20 μ Tiefe erreichende Einsenkung; es gibt aber auch Formen mit geradem, leicht vorgewölbtem und sogar zugespitztem Occipitalrande. Es scheint sich dabei keineswegs um einen durch ungleiche Ernährungsbedingungen verursachten Arbeiterinnenpolymorphismus zu handeln, wie ihn Eidmann (1925, S. 790) bei der Koloniegründung von Camponotus nachwies, sondern eher um eine genetisch bedingte Variabilität. Wird eine neue Art nur nach wenigen Individuen beschrieben, so kann solchen Fluktuationen natürlich nicht Rechnung getragen werden. Die Kritik, welche Emery (1922, S. 107) an der Abgrenzung der Subgenera Rhizomyrma und Atopodon vom Subgenus Acropyga s. str. übt, weist in ähnliche Richtung. Karawajew (1933, S. 311) beschreibt eine neue Art (Rhizomyrma dubia), die den Uebergang zum Subgenus Acropyga s. str. vermittelt.

Desgleichen ist auch der Uebergang des Occipitalrandes in die Kopfseiten etwas variabel; die Umbiegung erfolgt auf kürzere oder längere Distanz. Der vordere Clypeusrand ist in der Regel gleichmäßig schwach nach vorn gewölbt (ähnlich Rh. sauteri Forel), selten überragt diese Vorwölbung die Grundlinie zwischen den vordern Kopfecken um weniger als 50 μ.

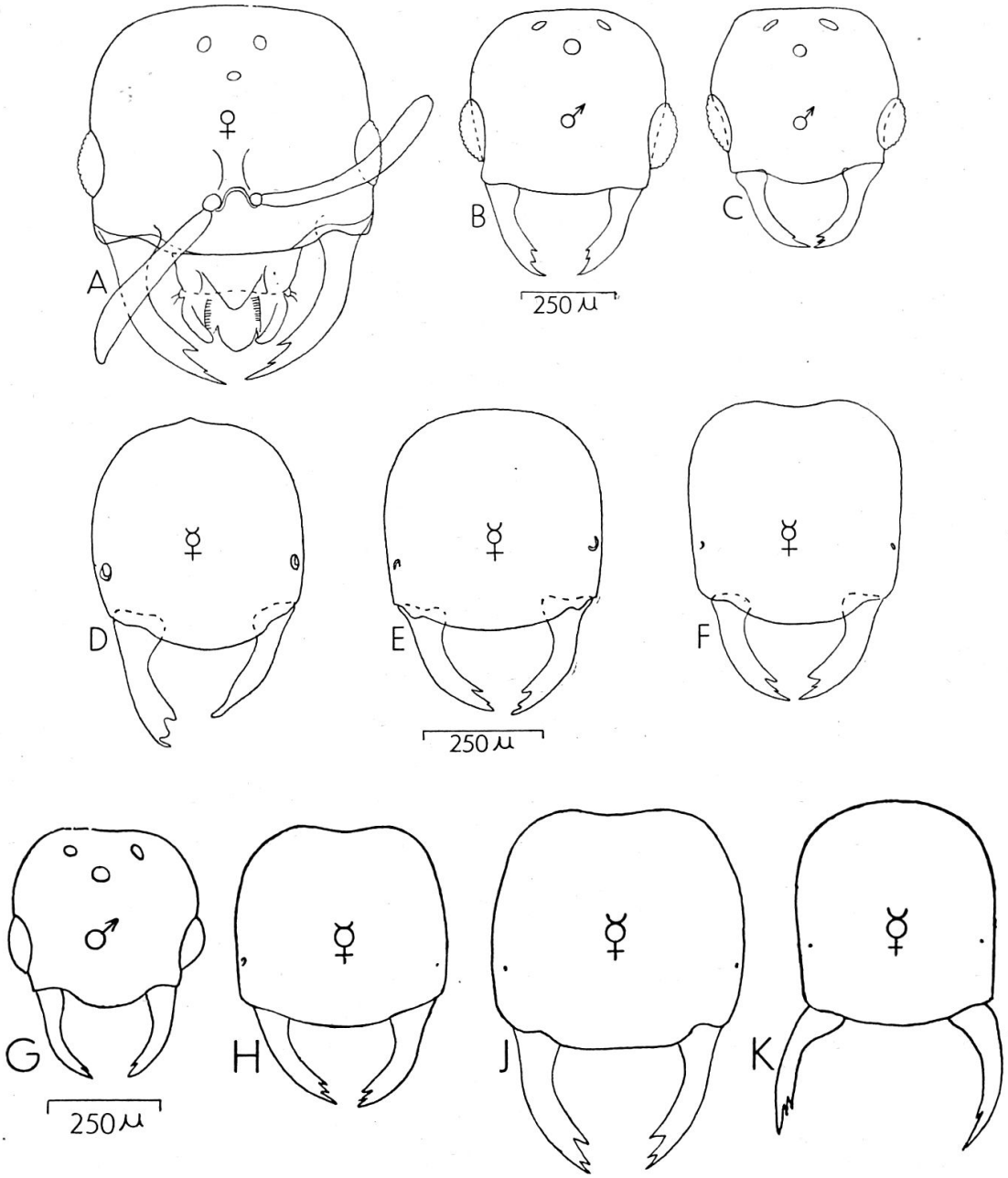


Abb. 12. Kopfkonturen von Rhizomyrma paramaribensis (A—H) und Rhizomyrma rutgersi n. sp. (J—K).

Die Kopflänge zwischen Occipitallinie und Clypeusrand schwankt von 380—490 μ (Mittelzahl 450); die größte Kopfbreite von 390—490 μ (Mittel 460). Das Verhältnis der Kopflänge zur

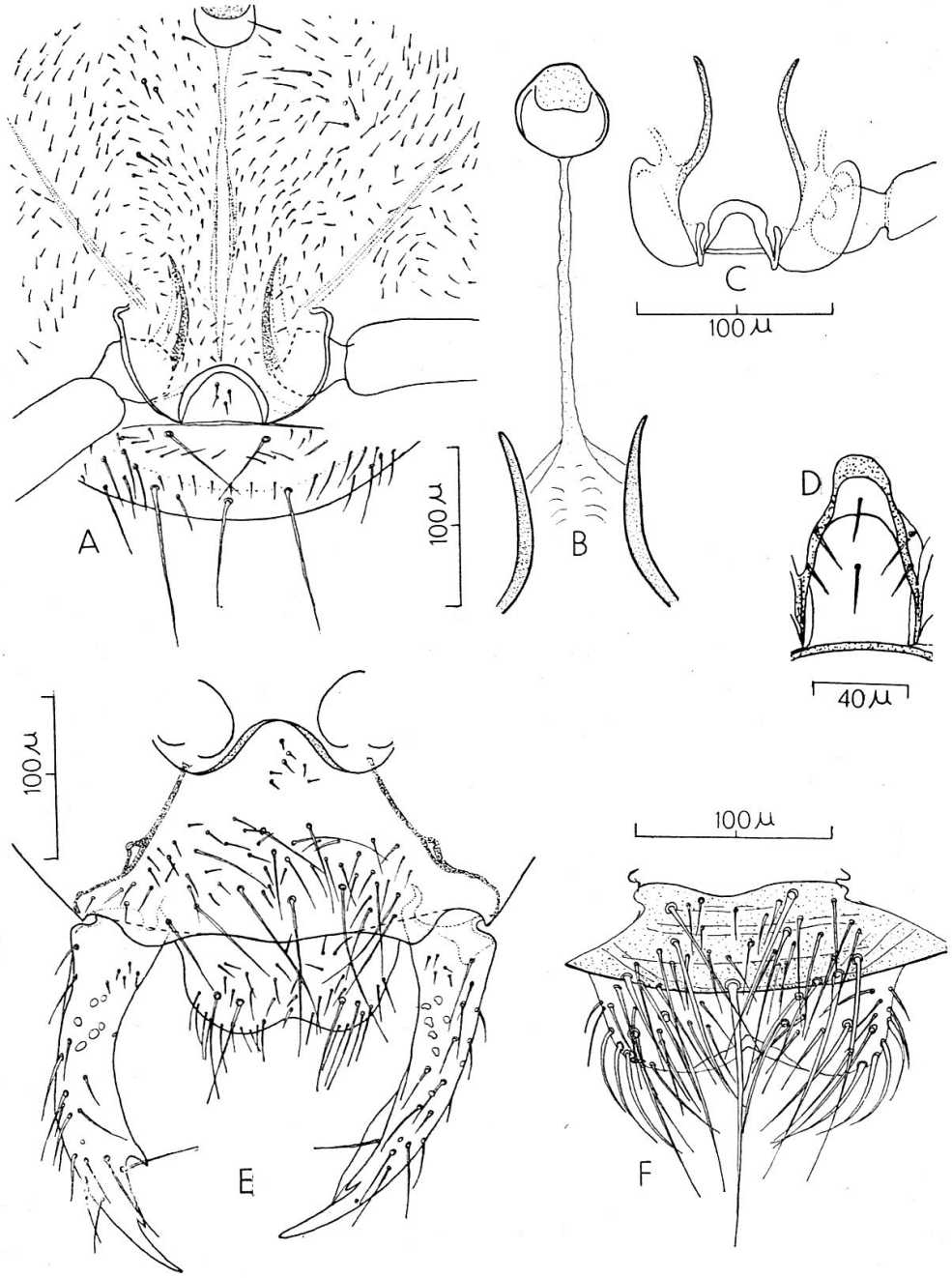


Abb. 13. A. Stirne mit Stirnfurche und Stirnleisten von Rhizomyrma paramaribensis ♂.
B. Mediane Stirnpartie von Rhizomyrma rutgersi ♀.
C. Stirndreieck von Rhizomyrma paramaribensis ☿.
D. Anormal langes Stirndreieck von Rhizomyrma paramaribensis ☿.
E. Vordere Kopfpartie mit Mandibeln von Rhiz. paramaribensis ♂.
F. Clypeus und Labrum von Rhizomyrma paramaribensis ☿.

Kopfbreite beträgt bei 20 Prozent der untersuchten Arbeiterinnen 1:1; 60 Prozent zeigen eine größere (maximal 60 μ) und 20 Prozent eine geringere (maximal 30 μ) Breite; berechnet man für die extremen Fälle die entsprechenden Längen:Breiten-Indices, so ergibt sich ein absoluter Variationsbereich von 1,070 bis 0,863.

Die Entfernung der Fühlergrube vom Occipitalrand stimmt mit der Scapuslänge in 10 Prozent der untersuchten Fälle genau überein; in der Regel erreicht der Fühlerschaft den obern Kopfrand nicht, sondern es fehlen dazu bei 10 Prozent = 10 μ, bei 20 Prozent = 20 μ, bei 40 Prozent = 30 μ und bei 20 Prozent = 40 μ. Die Schaftlänge schwankt von 290—360 μ (Mittel 330 μ).

Das Stirnfeld hebt sich deutlich ab und ist meist breiter als hoch, doch fand ich in einzelnen Nestern auch Arbeiterinnen, bei denen die Höhe des Stirnfeldes sich zu dessen Breite verhielt wie 77:36.

Das Hinterhauptsloch hat einen Durchmesser von 65—70 μ; seine Entfernung vom Occipitalrand beträgt 80 μ. Die starke Einbuchtung der ventralen Kopfkapselpartie (bis auf 100 μ Entfernung vom Hinterhauptsloch) hat zur Folge, daß Unterkiefer und Unterlippe tief unter der schützenden Kopfkapsel inseriert sind, im Gegensatz zu den oben und vorn eingelenkten Mandibeln.

Die Kopflänge der Weibchen von Rh. paramaribensis schwankt von 0,46—0,54 mm, die Breite variiert von 0,47—0,60 mm. Nur in 10 Prozent der untersuchten Fälle waren beide Achsen gleich lang. Der Index Länge : Breite variiert von 1,000—0,868. Es gibt Weibchen, bei denen die Scheitellinie vom Fühlerschaft nicht vollständig (10—20 μ) oder eben erreicht wird; in 70 Prozent der Fälle dagegen überragt der Fühlerschaft den Occipitalrand ein wenig (maximal 30 μ). Fälle mit zugespitzter Scheitellinie fehlen bei Männchen und Weibchen von Rh. paramaribensis völlig. Die Kopflänge der Männchen beträgt 0,35—0,39 und die Breite 0,37 bis 0,41 mm. Der Index Länge : Breite variiert beim Männchen von 1,000—0,875, sein Fühlerschaft überragt den Occipitalrand um 22—49 μ.

2. Die Augen

Im Zusammenhang mit der völlig unterirdischen Lebensweise lassen die Facettenaugen der paramaribensis - Arbeiterin eine starke Rückbildung erkennen, indem sie nur noch 0—5 Ommatidien besitzen. Die Reduktion kann so weit gehen, daß nur noch ein sichelförmiger Fleck an Stelle des Facettenauges sichtbar bleibt.

Bei den Weibchen sind die Facettenaugen viel besser ausgebildet. Das eigentliche Augenloch der Kopfkapsel mißt 68 μ in der Länge und 46 μ in der Breite. Die gefelderte Cornea wölbt sich so stark vor, daß die Länge des Auges doch 128—145 μ und

seine Breite 102—137 μ beträgt. Die Zahl der Einzelfacetten schwankt von 60—105. Das Sehvermögen, welches einzig zur Zeit des Hochzeitsfluges eine Rolle spielt, kann demnach nicht besonders hoch entwickelt sein. Die Weibchen wie die Männchen besitzen außer den Facettenaugen auch drei gut entwickelte Stirnaugen.

Das Augenloch der Männchen ist zwar bedeutend größer als dasjenige der Weibchen, nämlich 148 μ lang und 108 μ breit. Doch besitzt das männliche Facettenauge nur 65—76 Ommatidien. Beide surinamischen Rhizomyrma-Arten stimmen darin überein, daß die Facettenaugen der Weibchen mehr Einzelfacetten aufweisen als diejenigen der Männchen. Unter Beiziehung einiger Angaben von Forel (1920, S. 33—34) sei folgende Zusammenstellung über die Zahl der Ommatidien pro Facettenauge beigefügt.

	Arbeiterin	Weibchen	Männchen
Rhizomyrma paramaribensis	0—5	60—105	65 - 76
Rhizomyrma rutgersi	4—8	85—120	70—90
Solenopsis fugax	6—9	200	400
Tapinoma erraticum	100	260	400
Formica pratensis	600	830	1200

Das Facettenauge der Arbeiterin von Rhizomyrma paramaribensis mit nur 0—5 Ommatidien steht auf einem ähnlichen tiefen Niveau wie bei Ponera coarctata und P. punctatissima (1—5), während die Arbeiterin von Bondroitia coeca ganz blind ist.

Auch das Facettenauge der Rhizomyrma-Weibchen hat eine recht geringe Ommatidienzahl, ähnlich demjenigen der Anergates-Weibchen (mit etwa 90 Ommatidien); das Facettenauge des Weibchens von Stenamma hat nur 10 Ommatidien.

Auffallend ist der Umstand, daß die Reduktion der beiden Facettenaugen ein und desselben Tieres ungleich weit fortgeschritten sein kann. So finden sich unter meinem Material von Rh. paramaribensis Arbeiterinnen mit folgenden Ommatidien-Zahlen: links 1, rechts 0; links 1, rechts 2; links 4, rechts 2; links 1, rechts 3; links 3, rechts 5.

Normalerweise augenlos sind nach Emery (1910/25) Arbeiterinnen vieler unterirdisch lebender Vertreter der Dorylini, Ecitini und Leptanillini; unter den Ponerinae z. B. die Arbeiterinnen von Cerapachys augustae Wheeler (Texas), Cerapachys typhlus Roger (Ceylon) und Myopopone castanea Fred. Smith (Austra-

lien). Auch bei Probolomyrmex filiformis Mayr (Südafrika) und Centromyrmex bohemani Mayr (Brasilien) fehlen Facetten völlig.

Rudimentäre oder völlig ausgelöschte Augen weisen ferner die Arbeiterinnen der Genera Typhlomyrmex, Cryptopone und Myopias (Ceylon, Neuguinea, Nicobaren) auf. Die Arbeiterinnen von Onychomyrmex aus Queensland besitzen Augen, die sich aus wenigen, dafür aber großen Facetten zusammensetzen.

Innerhalb des Genus Acropyga ist festzustellen, daß bis vor kurzem das Subg. Acropyga s. str. von dem Subg. Rhizomyrma nach der verschieden starken Reduktion der Augen der Arbeiterinnen getrennt werden konnte. Meine Untersuchungen an Sammlungsmateriel von Dr. H. Kutter (Flawil), Dr. R. Brun (Zürich) und des Britischen Museums (London) ergab folgendes: Von Horn 1899 gesammelte Arbeiterinnen von Acropyga acutiventris Roger aus Weligama (Ceylon) besitzen 35—45 Facetten, ihre Varietät rubescens Forel, gesammelt von Overbeck (Singapore), hat 30—40, Acropyga acutiventris subsp. australis Forel (Queensland) 25—30, A. crassicornis Emery (Neu Guinea) 35. Den Acropyga s. str. gegenüber unterscheiden sich nicht nur die surinamischen Rhizomyrma deutlich; auch das Facettenauge von Rhizomyrma myops Forel (Arbeiterin) zählt nach meiner Untersuchung nur 5—7 Ommatidien und jenes von Rhizomyrma parvidens aus Haïti besitzt nach Wheeler und Mann (1914, S. 46) zirka 4. Atopodon inecae Forel aus Sumatra hat nur 0—3 Ommatidien und dieselbe stark reduzierte Facettenzahl weist auch Malacomyrma arnoldi Sant. aus Natal auf, womit Beispiele aus allen Subgenera der Gattung Acropyga erwähnt sind.

Während demnach, soviel bis heute bekannt, das Facettenauge der zum Subgenus Acropyga gehörenden Arbeiterinnen die Zahl von 25 Ommatidien nicht unterschreitet und im Subgenus Rhizomyrma die Zahl der Einzelfacetten nach obigen Ausführungen zwischen 0—8 schwankt, steht nun eine vor kurzem von Karawajew (1932, S. 311) beschriebene, höchstwahrscheinlich aus Sumatra stammende Art auf einer Uebergangsstufe zwischen den genannten Subgenera. Das Auge der Arbeiterin dieser Acropyga (Rhizomyrma) dubia Karaw. besitzt nämlich „etwa 13 winzige Facetten"; übrigens dokumentiert sich die Zwischenstellung auch durch die Beschaffenheit des Fühlerendgliedes.

3. **Die Mundteile**

Das ständige Zusammenleben der surinamischen Rhizomyrma-Arten mit Wurzelläusen und das häufige Transportieren der letzteren durch die Arbeiterinnen und Weibchen lassen erwarten, daß

spezielle Merkmale der Mundgliedmaßen mit dieser trophobiotischen Betätigung in Zusammenhang gebracht werden können. Diese Annahme erweist sich besonders in bezug auf die Form und Beschaffenheit der Mandibeln sowie bezüglich der starken Rückbildung der Maxillartaster als gerechtfertigt. Während Roger (1862, S. 769) und Emery (1925, S. 27) für Acropyga acutiventris ausdrücklich zweigliedrige Kiefertaster erwähnen, eine Tatsache, die ich bei nachprüfender Untersuchung dieser Spezies bestätigt fand, soll im folgenden gezeigt werden, daß sowohl Rhizomyrma paramaribensis als auch Rh. rutgersi nur noch eingliedrige Maxillarpalpen besitzen. Leider liegen über andere Rhizomyrma-Arten meines Wissens keine diesbezüglichen mikroskopischen Untersuchungen vor, was damit zusammenhängen mag, daß solches Material bisher auch in großen Ameisensammlungen nicht oder nur spärlich vertreten war. Ich halte es aber für wahrscheinlich, daß die Eingliedrigkeit der Kiefertaster bei Ausdehnung der mikroskopischen Untersuchung auf weitere Arten sich als charakteristisch für das ganze Subgenus Rhizomyrma herausstellen werde, womit eine bessere Abgrenzung vom Subgenus Acropyga s. str., für welches die Zweigliedrigkeit wenigstens bei der typischen Art, A. acutiventris Roger, sicher festgestellt ist, erzielt würde.

Soweit in den folgenden Darlegungen nichts anderes gesagt ist, beziehen sich meine Feststellungen wieder auf die Arbeiterin von Rhizomyrma paramaribensis. Wie aus den beigefügten Abbildungen zu ersehen ist, stimmen die Mundteile von Rh. rutgersi weitgehend damit überein.

Die Oberlippe (Labrum) überragt in der Normallage den Vorderrand des Clypeus zur Hälfte; der vorragende Lippenteil trägt dorsal einen Haarbesatz. Die Haarlänge beträgt beim Männchen 60, bei der Arbeiterin 80 und beim Weibchen 100 μ. Kopfschild und vorstehendes Stück der Oberlippe mit dem Haarbesatz schützen die empfindlichen, zwischen und unter den derben Mandibeln vorragenden Teile der Maxillen und des Labiums vor allem bei gesenkter Kopfstellung.

Die langen, schmalen Spateln vergleichbaren Oberkiefer (Mandibeln) verlaufen außen bogenförmig in den großen Apikalzahn, während der konkave Innenrand der Mandibel in den kleineren Basalzahn übergeht. Zwischen diesen Eckzähnen trägt die „Kaukante“ noch eine Spitze; diese drei Zähnchen, die durch stärkere Chitinisierung auffallen, liegen allerdings nicht in einer geraden Linie, weil der distale Teil der Mandibel infolge Torsion des äußeren Kieferrandes besonders bei Arbeiterin und Weibchen die Form einer Hohlkehle gewinnt. Die Mandibel eignet sich demnach besser zum Tragen und Graben als zum Schneiden.

Die Länge der Oberkiefer beträgt in mm:

	Außenseite	Innenseite
Arbeiterin	0,28 — 0,31	0,18 — 0,22
Weibchen	0,37 — 0,38	0,26 — 0,28
Männchen	0,23 — 0,24	0,21 — 0,25

Bei Rhizomyrma rutgersi variiert die Oberkieferlänge noch stärker, wenn man Proben aus verschiedenen Kaffeefeldern untersucht.

Die erwähnten Mandibularzähne wechseln in der Form. Bei einigen Weibchen von Rh. paramaribensis fand sich eine vielleicht teratologische Knickung des Apikalzahnes. Bei jungen Individuen haben die Zähne eine scharfe Spitze, runden sich aber durch häufigen Gebrauch ab und werden flach und breit. Es gibt Fälle, wo der apikale Zahn bis auf die Höhe des intermediären abgenutzt ist. Aehnliche, durch Gebrauch nachträglich veränderte Mandibeln sind von Emery (1919, S. 221) bei Pheidologeton Mayr (Myrmicinae), sowie bei Pheidole affinis Jerdon festgestellt worden. Die Zähne der Männchen sind hingegen stets scharf zugespitzt; ihre Oberkiefer treten fast nur beim Hochzeitsflug zum Festhalten des Weibchens in Funktion.

Von Interesse ist auch der Nachweis, daß in 7 von 125 Probeentnahmen aus verschiedenen paramaribensis-Nestern gelegentlich an Arbeiterinnen, Weibchen und Männchen ein viertes, kleines Zähnchen hinter dem Basalzahn auftrat, welches als Hinweis auf eine frühere Vielzähnigkeit der Mandibel zu werten ist. Forel (1912, S. 61) benutzte eine ähnliche Feststellung, um von Rhizomyrma goeldii die Varietät tridentata abzutrennen. Der in Brasilien einheimischen typischen Rh. goeldii soll nämlich als konstantes Merkmal ein solches viertes Zähnchen eigen sein, während es bei der Varietät tridentata aus Panama fehlt. Forel bemerkt allerdings, daß das ihm von Christophersen zur Verfügung gestellte Material eigentlich zu wenig umfangreich gewesen sei, um eine definitive neue Varietät errichten zu dürfen.

Auf Grund der Mandibularausbildung im Genus Acropyga ist anzunehmen, daß ursprünglich sechs Zähne vorhanden waren.

Das ergibt sich aus nachfolgender Zusammenstellung aller Arten des Genus Acropyga Roger, soweit von ihnen die Zahl der Mandibularzähne der Arbeiterin bekannt ist.

Abb. 14. Mandibeln.
A, B, C, D: ☿ Rhizomyrma paramaribensis.
E, F, G, H: ♀ Rhizomyrma rutgersi.

	Zahl der Mandibelzähne:
Atopodon ambigua Emery (1922)	6
Rhizomyrma dubia Karaw. (1933)	
Atopodon inezae Forel (1912)	5
Acropyga acutiventris Roger (1862)	
„ „ var. javana Karaw. (1933) . .	
„ „ var. carinata Karaw. (1933) .	
„ „ subsp. bugnioni Forel (1913)	
Rhizomyrma myops Forel (1910)	4—6
Malacomyrma silvestrii Emery (1915)	
Acropyga acutiventris var. flava Emery (1869) . .	4
Rhizomyrma decedens Mayr (1887)	
„ pachycera Emery (1905)	
„ oceanica Emery (1910)	
„ fuhrmanni Forel (1913)	
„ parvidens Wheeler et Mann (1914) . .	
„ emeryi Forel (1915)	
„ lauta Mann (1919)	
„ pickeli Borgm. (1927)	
„ goeldii Forel (1893)	
Rhizomyrma paramaribensis Borgm. (1933) . . .	3—4
„ rutgersi n. sp. (1935)	
Rhizomyrma exsanguis Wheeler (1909)	3
„ goeldii var. columbica Forel (1912) . .	
„ goeldii var. tridentata Forel (1912) . .	
„ sauteri Forel (1912)	
„ dubitata Wheeler et Mann (1914) . .	
„ marshalli Crawl (1921)	
„ wheeleri Mann (1922)	

Die Mandibeln der Weibchen und Arbeiterinnen besitzen 22 bis 28, diejenigen der Männchen 8—12 Sensorien. Die in der Aufsicht runden Organe, die bei Arbeiterinnen und Weibchen der Zahl nach überwiegen, haben einen Durchmesser von 3—5 μ; die anderen größeren, welche bei den Männchen vorherrschen, sind oval ausgebuchtet. Welche Funktion diesen Mandibularsensillen zukommt, ist mir nicht bekannt.

Im Zusammenhang mit den Oberkiefern sind die zwischen den unteren Kopfecken und den Augen liegenden, auch an nicht mazeriertem Material durch die Kopfkapsel hindurchscheinenden M a n d i b u l a r d r ü s e n zu erwähnen. Aus dem Vergleiche dieser Drüsen bei Nymphen und Imagines verschiedenen Alters ergaben sich die drei folgenden transitorischen Entwicklungsstadien. Bei

Nymphen können nur einige wenige alveoläre Elemente festgestellt werden; bei den jüngeren Arbeiterinnen wächst dagegen das Drüsenareal stark an und zeigt grobkavernöses Aussehen, auch sind die engen Ausführkanäle deutlich erkennbar. Mit dem Aelterwerden der Tiere degeneriert ein zunehmender Teil des Drüsengewebes und die geschrumpften, stark lichtbrechenden Partien nehmen immer mehr überhand. Liegt eine alte Arbeiterin vor, bei welcher die Zähne am Oberkiefer durch langen Gebrauch abgestumpft worden sind, so finden sich nur noch ganz vereinzelte, glashelle, funktionierende Drüsenpartien vor, die sich von den geschrumpften, dunkeln Regionen deutlich abheben.

Das Mundfeld, in welchem Labium und Maxillen liegen, ist bei Rhizomyrma im Vergleiche etwa mit Myrmica rubra oder Oecophylla smaragdina stark in die Kopfkapsel zurückverlegt.

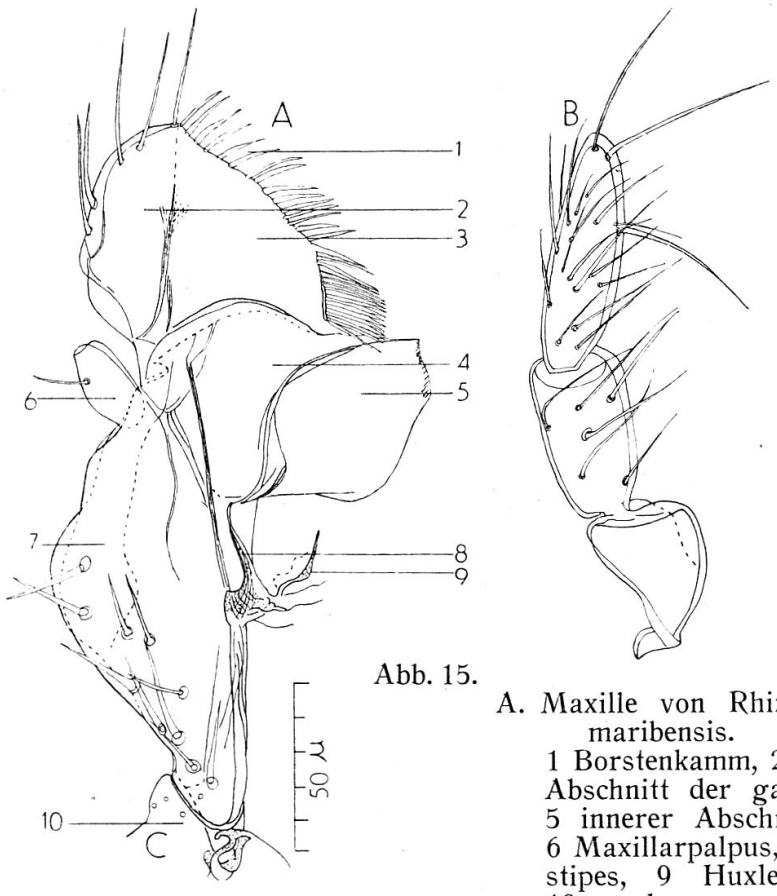


Abb. 15.

A. Maxille von Rhizomyrma paramaribensis.
1 Borstenkamm, 2 äuß., 3 innerer Abschnitt der galea, 4 äußerer, 5 innerer Abschnitt der lacinia, 6 Maxillarpalpus, 7 stipes, 8 epistipes, 9 Huxley'sches Sklerit, 10 cardo.

B. Labialpalpus von Rhizomyrma rutgersi.

Die C a r d o (Angel), der am stärksten chitinisierte Teil, steht mit der „pièce intercalaire" (Bugnion 1924, S. 128) in Verbindung. Die beidseitigen Gelenke der Cardo, sowie die sehnige Verbindung mit unteren und seitlichen Partien des hufeisenförmig gebogenen

Unterkinns erlauben, Stipes und Submentum nach vorn und unten zu verschieben. Bei diesem Vorstoße, der durch ein von der Kopfwand nach dem proximalen Ende der Cardines ziehendes Muskelpaar ausgelöst wird, geraten Unterkiefer und Unterlippe in geöffnete Stellung. Das Zurückziehen erfolgt ausschließlich durch die Retraktoren des Labiums, wie es von Bugnion (1929, S. 67) bei anderen Arten festgestellt wurde.

Die Verbindungen zwischen dem, die Kopfkapsel versteifenden Tentorium, dem Interkalarstück und der Cardo, gehen aus Abb. 17 B hervor; dabei ist festzustellen, daß vom Tentorium zwei Verbindungsstränge nach dem ventral etwas verkürzten Teile des Stipes gehen und daß der laterale Cardoteil sowohl mit der Mandibularbasis als auch mit der seitlichen Tentorium-Brücke verbunden ist. Das median stumpfwinklige Tentoriumstück ist mit den Enden der Cardines in hakenartiger Verbindung.

Eine Verbindung des Submentum mit dem Cardo-Stipesgelenk — wie sie z. B. im Zügel (lorum) der Apiden vorhanden ist — fehlt hier, dafür sind die unteren Partien der Stipesinnenwände durch eine elastische Membran miteinander verbunden. In Retraktionsstellung des maxillolabialen Apparates ist diese wenig chitinisierte Membran, die Kehlhaut nach Hilzheimer (1905, S. 123), schlaff und das Mentum stark nach unten gesenkt; in der Vorstoßstellung ist die Kehlhaut dagegen gespannt, wodurch das Labium automatisch gehoben wird.

Das Stammstück (Stipes), ist 130 μ lang und maximal 30 μ breit und trägt auf der äußeren, stark gewölbten Seite außer den Sensorien bei Arbeiterin und Weibchen 10—11 Haare von 22 bis 30 μ Länge, beim Männchen 9—10 etwas kürzere Haare. Die dem Labium zugewandte Seite des Stammes ist bis zur Mitte membranös mit dem Submentum und dem anstoßenden Teile des Mentum verbunden. Zusammengefaltet erscheint diese Verbindungsmembran als dunkles, schmales Band, ausgebreitet läßt sie zwei 20 μ lange, hakenartige Sklerite erkennen. Solche finden sich bei vielen Hymenopteren in variabler Form und werden von Bugnion (1930, S. 13) bei Ameisen als „tigelles coudées“ oder „epistipes“ bezeichnet. Ein 15 μ langer Wulst greift in die mediane Stipeswand ein; diese Zone gibt beim Zurückziehen des Labium auf den Druck des sich erweiternden Mentum nach, so daß die innere Stipeswand mitsamt den hypopharyngealen Skleriten, den „baguettes de Huxley“ (Bugnion 1930, S. 20) einknickt.

Die obere Innenpartie des Stipes geht in einer Naht in die dehnbare Lacinia (Innenlade) über. Die Lacinia kann in dieser Naht eingeschlagen werden. Ausgebreitet mißt die Innenlade transversal 70—80 μ und in der Längsrichtung 50—60 μ. Der äußere, tiefer liegende, lappenartige Teil ist nur in der basalen Hälfte mit dem schmäleren, inneren Teile verwachsen und kann um 180°

bewegt werden. Der äußere Lappen der Lacinia trägt am oberen Rande eine feine, 3 μ lange Bewimperung und 8—10 parallele, äußerst fein bedornte Rillen. Diese Chitinbildungen können sowohl mit den Borstenfeldern (râteaux) der Paraglossen, mit den großen, stark behaarten Seitenlappen des Hypopharynx als auch mit den behaarten Wandungen der Glossa in Berührung kommen. Der mehr nach oben gerichtete innere Teil der Lacinia folgt in der Hauptsache den Bewegungen der Galea, die durch eine Falte von der Lacinia abgegrenzt ist. Die Abgrenzung der Lacinia gegenüber der Galea erfolgt durch eine gebogene Falte.

Die Galea (Außenlade) ist bei Rhizomyrma kurz gedrungen. Sie zeigt ebenfalls eine Zweiteilung. Die äußere, gewölbte Partie ist von dem inneren, größeren und flachen Teil durch eine beinahe gerade verlaufende Linie geschieden. Der gewölbte Teil besitzt 15 je 30—40 μ lange, zerstreut angeordnete Haare und vier auf der Fläche verteilte Sensorien. Er ist einklappbar und kann um 10—14 μ zurückgezogen werden — ein Umstand, welcher für die Ausbildung des Palpus maxillaris nicht ohne Bedeutung ist. — Der flache Teil dagegen ist aus- und einschwenkbar und trägt median einen regelmäßigen Borstenkamm mit 10 μ langen Borsten. Der Kamm ist keinen Knickungen ausgesetzt, im Gegensatz zu andern Teilen der Galea. Die Kammpartie kann unter den äußeren vorgewölbten Teil der Galea eingezogen werden. Bei der Vorwärtsbewegung der Ameise in den Gängen des Erdnestes wird der maxillo-labiale Apparat zurückgezogen; die Außenladen sind dann eingeschwenkt und ihre behaarten, zylindrischen Teile konvergieren nach vorn.

Unmittelbar vor dem Uebergange des Stipes zur Galea befindet sich der eingliedrige, seitlich inserierte Maxillarpalpus. Soweit bei Acropyga-Arten bisher der Kiefertaster beschrieben wurde, ist er als zweigliedrig bezeichnet. Die Zweigliedrigkeit des Kiefertasters galt deshalb bisher als Gattungsmerkmal für Acropyga und die zugehörigen Subgenera. An meinem Material aus Surinam wird nun die Eingliedrigkeit der Maxillarpalpen für das Subgenus Rhizomyrma zum ersten Male nachgewiesen. Dieses neue Merkmal ermöglicht in Verbindung mit der Beschaffenheit der Fühler und der Augen wieder eine gute Unterscheidung der Subgenera Rhizomyrma und Acropyga s. str., nachdem deren Abgrenzung neuerdings durch die Entdeckung von Rh. dubia etwas unsicher geworden war (Karawajew 1932, S. 311).

Von der Zweigliedrigkeit der Kiefertaster der indo-malayischen Acropyga acutiventris Rog., welche mir aus der Sammlung Dr. Kutter (Flawil) zur mikroskopischen Untersuchung überlassen wurde, konnte ich mich persönlich überzeugen.

Der Kiefertaster von Rh. paramaribensis weist folgende Maße (in μ) auf:

	Länge	Breite
Männchen . . .	24—27	14—17
Arbeiterin . . .	26—35	15—18
Weibchen . . .	28—38	19—20

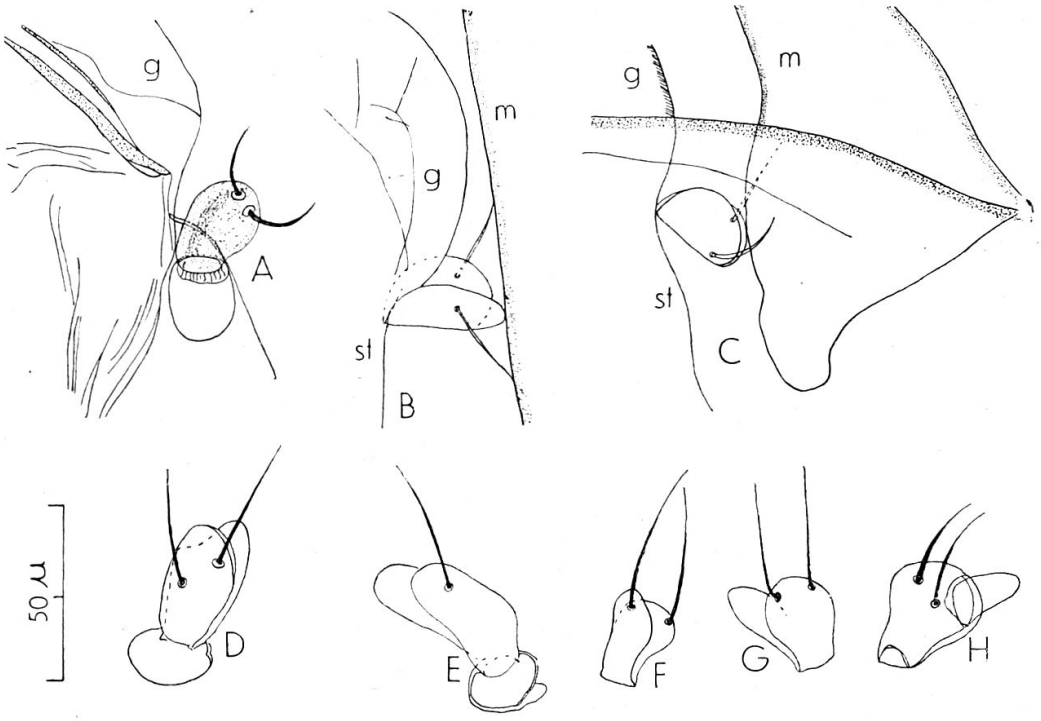


Abb. 16. Palpus maxillaris von Rhizomyrma.
A, B, D: ♂; E: ♀ Rhizomyrma rutgersi.
C, F: ♂; G, H: ♀ Rhizomyrma paramaribensis.
g: galea, m: Mandibel, st: stipes.

Vergleichsweise sei erwähnt, daß der sechsgliedrige Palpus maxillaris von Camponotus dreimal so lang ist als das Mentum, der eingliedrige Taster von Rh. paramaribensis dagegen nur ein Siebentel der Kinnlänge erreicht. Dieser kurze Taster trägt meist zwei, seltener bis vier Haare von 30—35 μ Länge (Sensilla trichodea). Weitere Sinnesorgane konnte ich an dem Tastergliede keine finden. Von 500 daraufhin untersuchten Individuen fand ich nur in einem (Abb. 16, H) Falle (linker Unterkiefer eines Weibchens) ein rudimentäres zweites Tasterglied, das aber noch viel weiter rückgebildet war als bei A. acutiventris und eher an die von Wasmann (1896, S. 422) beschriebene Tasterreduktion von Termitomorpha meinerti Wasm. erinnerte. Bei unseren surinamischen Rhizomyrma-Arten wird das einzige Kiefertasterglied kolbig und neigt zur Längsspaltung; letztere kann so weit gehen, daß sie bis zur Basis des Gliedes reicht. Dieser eingliedrige Kiefertaster wirkt höchstens noch als P u f f e r zwischen den weitgeöffneten Oberkiefern und dem Maxillenteil; die Längsspaltung hängt ebenfalls mit dieser

Funktion zusammen und die Tasterhaare werden das Abbremsen des Zusammenstoßes regeln. Der Taster kann somit den geöffneten Mandibeln als federndes Polster dienen, das insbesondere beim häufigen Umhertragen der Schildläuse von Bedeutung sein dürfte. Die Insertionsstelle des Tasters ist relativ groß (40 μ breit); die Membran, welche den Rand der Oeffnung mit der Basis des Palpus verbindet, ist stark dehnbar. Der Palpus kann einerseits bis zur Hälfte in das Loch zurückgepreßt, anderseits aber auch über dasselbe emporgehoben werden; er ist ferner befähigt, Drehbewegungen auszuführen. Der Taster hat demnach trotz seiner Eingliedrigkeit eine bedeutende Beweglichkeit. Er wirkt auch gegen die in der Rückzugsstellung eingeschlagene Galea als Prellbock, was die Aufspaltung in zwei oft unsymmetrische Lappen ebenfalls begünstigt.

Escherich (1917, S. 22) schreibt: „Es weist uns die verschiedene Zahl der Palpenglieder darauf hin, daß nicht alle Ameisen in gleicher Weise zur selbständigen Nahrungssuche begabt sind. Solche Formen z. B., welche nur ein Palpenglied besitzen, sind dieser Fähigkeit vollkommen bar und daher unbedingt auf die Fütterung durch andere Ameisen angewiesen.“ Nach Wasmann (1896) sind „die Taster diejenigen Mundteile, welche zur selbständigen Nahrungssuche und zur selbständigen Nahrungsprüfung dienen“. Er hat diese Auffassung an Hand von Versuchen mit Myrmedonien nachgewiesen (1891) und stellte fest, daß bei den unselbständig lebenden Clavigeriden sämtliche Taster sehr kurz, die Kiefertaster insbesondere eingliedrig und rudimentär sind. Verkürzte Kiefertaster und verminderte (weniger als vier) Gliederzahl finden sich auch bei myrmekophilen Pselaphiden.

Daß es sich in bezug auf die Rückbildung der Zahl der Tasterglieder bei Ameisen mit unterirdischer Lebensweise und völliger Ernährungsabhängigkeit von Wurzelläusen, Termiten oder anderen Ameisenarten um eine verbreitete Erscheinung handelt, ist aus folgender Zusammenstellung zu ersehen:

	Zahl d. Kiefer-tasterglieder	Zahl d. Lippen-tasterglieder
Paedalgus Forel	2	2
Allomerus Mayr	2	2
Erebomyrma Wheeler	1	2
Anergates Forel	1	2
Leptanilla Emery	1	1
Acropyga acutiventris	2	3
Rhizomyrma paramaribensis und rutgersi .	1	3
Normaltypus: Camponotus, Myrmica etc.	6	4

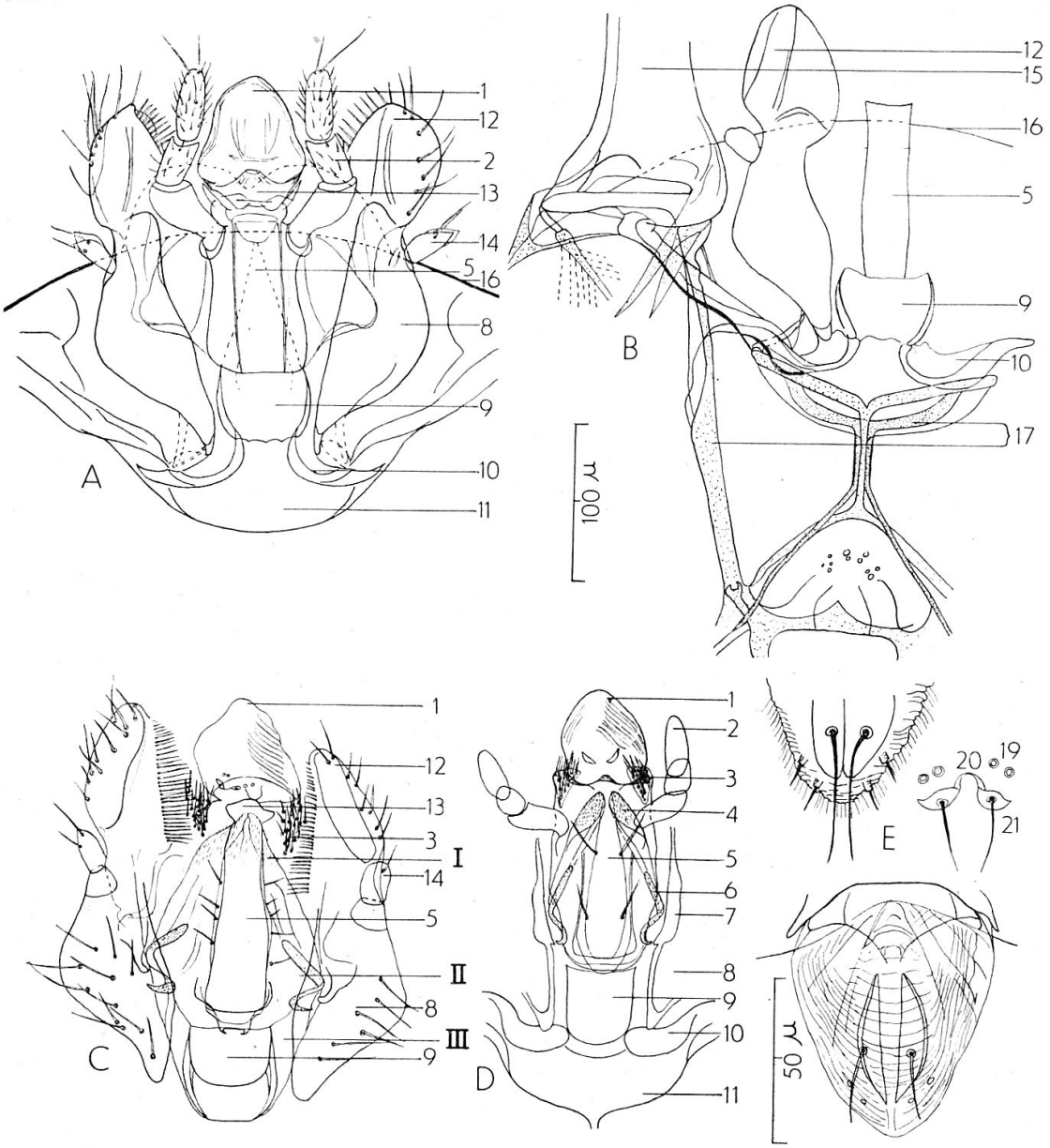


Abb. 17. Rhizomyrma paramaribensis.

A. Ventralansicht des Maxillo-labialen Komplexes ☿.

B. Verbindung des Maxillo-labialen Komplexes mit dem Tentorium (Tentorium punktiert) ☿.

C. Dorsalansicht des Maxillo-labialen Komplexes ☿ (durchscheinend).

D. Ventralansicht des Labiums ♂ (durchscheinend).

E. Glossa.

1 glossa, 2 palpus labialis, 3 paraglossa („râteaux"), 4 „raquettes", 5 mentum, 6 „baguettes de Huxley" = epimenta, 7 epistipes, 8 stipes, 9 submentum, 10 cardo, 11 „pièce intercalaire", 12 galea, 13 Sublingualplatte, 14 palpus maxillaris, 15 Mandibel, 16 Clypeusrand, 17 tentorium, 18 labrum, 19 Geschmackspapillen, 20 Glossarinne, 21 Chitinlamelle mit Sinneshaar.

Hypopharyngeale Region
- I vorderer lappiger Abschnitt mit „raquettes"
- II mittlerer Abschnitt mit den Huxley'schen Skleriten
- III hinterer Teil der Infrabuccaltasche.

Die Unterlippe (Labium) begrenzt die Mundöffnung ventralwärts. Das Submentum von Rhizomyrma ist kräftig entwickelt und in der Aufsicht von nahezu quadratischer Form. Die hintern, abgerundeten Ecken schließen eng an die Cardines an, während die Seitenwände durch eine schon erwähnte Membran mit den Stammteilen in Verbindung stehen. Alle Bewegungen des Submentum werden auf das anschließende Mentum übertragen.

Während bei Rhizomyrma die Länge des Unterkinns zu derjenigen des Kinns sich verhält wie 1:2, beträgt dieses Verhältnis bei Messor arenareus (Bugnion 1930, S. 74) 1:3, bei Atta sexdens (l. c. S. 84) 1:4.

Länge und Breite des Mentum messen beim Männchen 105:50, beim Weibchen 140:60 und bei der Arbeiterin 80:65 μ. Unterseits stehen beidseitig 30 μ lange Tasthaare, die eine direkte Berührung des Kinnes mit dem Boden verhindern; bei der Arbeiterin von Rh. paramaribensis finden sich 4—6, bei derjenigen von Rh. rutgersi 6—8 solcher Haare.

In den Seitenwänden des Kinnes liegt je ein schwer feststellbares Sensorium. An nicht mazeriertem Material von Arbeiterinnen und Weibchen (nie bei Männchen) erkennt man zuweilen eine ampullenartige Erweiterung des Labialdrüsenkanales etwa 30 μ vor seiner Mündungsöffnung, eine Bildung, die mir von anderen Ameisenarten nicht bekannt ist und hier vielleicht einer speziellen Regulierung des Speichelflusses dient.

Die im Vergleich zu den Kiefertastern weniger exponierten Lippentaster sind dreigliedrig und frei beweglich; das erste Glied besitzt drei rundliche, dicht zusammengerückte Sinnesplatten von 6 μ Durchmesser und hat eine Länge von 50 μ, gegenüber 40 μ des zweiten und 70 μ des dritten Gliedes. Die beiden letztern tragen lange Tasthaare, andere Sinnesorgane sind an ihnen nicht zu finden.

Die Paraglossen können bei Rhizomyrma leicht gefunden werden, weil sie außer diffusen, kurzen Haaren seitliche Borstenfelder mit je 28—32 steifen, leicht konvergierenden Borsten besitzen. Buysson (1903, S. 269) nennt diese Borstenfelder bei Vespiden „râteaux“ oder „rastelli“ und Bugnion (1930, S. 17) verwendet diese Bezeichnungen auch bei Ameisen, die „râteaux“ nennt er auch „prétendus paraglosses“. — Jedenfalls stellen die den sublingualen Teil der Unterlippe kragenartig umfassenden „Paraglossen“ der Ameisen nur den basalen Teil der Nebenzungen, wie sie bei anderen Hymenopteren noch vorhanden sind, dar.

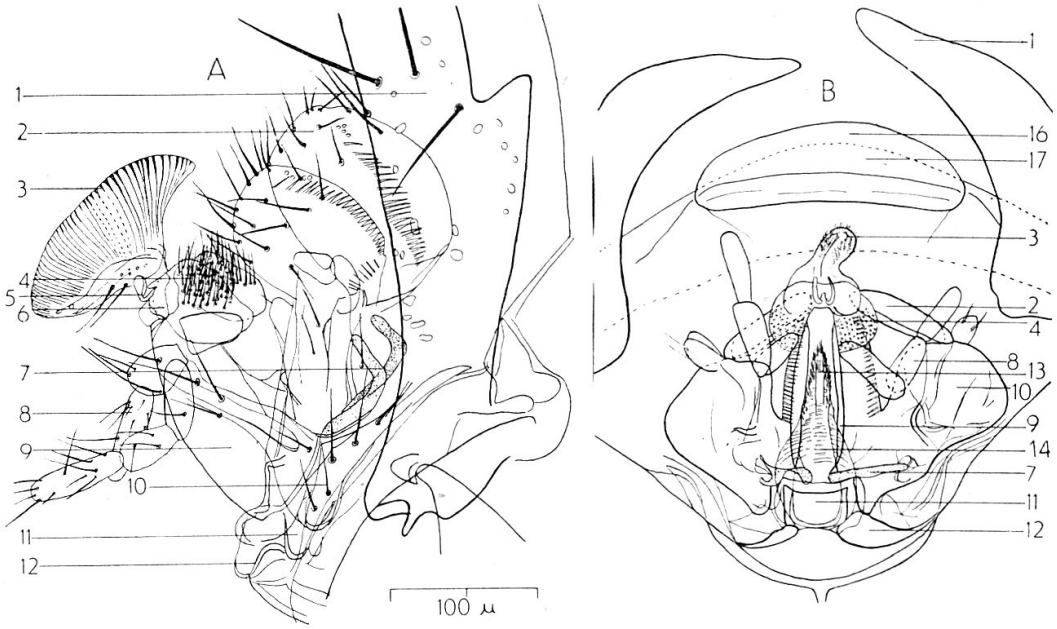
Ich möchte die Funktion der erwähnten Borstenfelder bei Rhizomyrma folgendermaßen auffassen: Wenn sich in den Kämmen der Galea Abfälle befinden, herrührend von der Reinigung des tibiotarsalen Putzapparates, so können diese Kämme beim Durchziehen durch die „râteaux“ gereinigt werden. Der Abraum fällt dann direkt in die Nische zwischen den gehobenen paraglossalen

Plattenteilen und den hypopharyngealen Lappen, die die Kehlrinne bilden und ihrerseits durch die Huxley'schen Sklerite bewegt werden.

Die stark behaarte Zunge ist bei diesem Reinigungsakte zusammengeschrumpft und nach aufwärts umgebogen; ihr pinselförmiges Ende unterstützt von oben her die an den râteaux stattfindende Reinigung der Galea, während die Basis der Glossa und der lang ausgezogene und gesenkte hypopharyngeale Vorsprung die Oeffnung des Speichelkanales decken, ohne jedoch dessen Tätigkeit zu unterbrechen. Damit kann der zur Herstellung eines zusammenhängenden Abraumklümpchens notwendige Speichel ungehindert zufließen. Die Rückwärtsbeförderung des Klümpchens in die Infrabuccaltasche erfolgt durch Bewegungen der paarigen hypopharyngealen Lappen (lames pectinées) unter Druck der Huxleyschen Sklerite, wobei auch die Galeaborstenkämme mitwirken.

Die Zunge (Glossa) ist in der Ruhelage eingeschlagen, schmal, pinselförmig; beim Auflecken von Flüssigkeit kann sie sich dagegen diskusartig, bis auf 150 μ verbreitern. Die Rillen der Zungenfläche sind in Abständen von 2 μ mit feinen Dörnchen besetzt. Dazu kommen gleichfalls in regelmäßigen Entfernungen feine Haare, die in der Ruhelage nach vorn gerichtet sind, von der vorgestreckten Zunge dagegen senkrecht abstehen. Mit der Zunge können sowohl freie Tröpfchen als auch dünne, stark adhaerierende Flüssigkeitsbelege und selbst kapillar im Innern von Erdpartikelchen festgehaltene Flüssigkeitsmengen aufgesogen werden. Unterseits, nahe der Zungenspitze, finden sich vier kurzbestiftete Sensorien; nach rückwärts folgen als Zungenverstärkung zwei 40 μ lange, beidseitig zugespitzte Chitinlamellen („lamelles chitineuses" Forel), deren jede ein kräftiges, 25 μ langes Tasthaar trägt. Zwischen den beiden Lamellen liegt die nach hinten sich verbreiternde Zungenrinne. Alle diese Teile sind an Nymphen noch deutlicher zu erkennen als im Imaginalstadium. An der dorsalen Zungenbasis sind 14—18 kleine Geschmackspapillen halbkreisförmig angeordnet; sie liegen in einer schmalen, rillenlosen und daher etwas heller erscheinenden Zone. Darunter folgt die Sublingualplatte („plaque sublinguale", Bugnion 1924, S. 433), welche eine mittlere Spitze und zwei lateral nach vorn und unten gebogene Leisten („supports" Bugnion) besitzt. Dieses Gerüst stützt die zartgebaute Zunge. Dorsal mündet der Speichelgang; die kleine Oeffnung ist jedoch nicht leicht zu entdecken. Das Sekret fließt, der Begrenzung der Paraglossen folgend, auf die Unterseite der Glossa und gelangt in die Zungenrinne. Die gleichmäßige Verteilung des Speichels auf die stets feucht gehaltene Glossa erfolgt durch Kontraktion und Ausdehnen des ganzen Zungenkörpers.

Die Zunge von Rhizomyrma kann in gleicher Weise, wie es Bugnion (1929, S. 78) für Atta sexdens Lin. nachwies, in dorsalventraler Richtung um beinahe 270° gedreht werden.



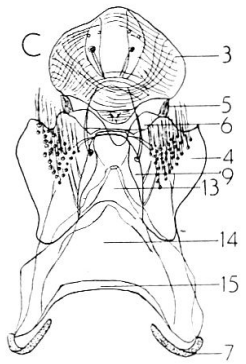


Abb. 18. Maxillo-Labialer Komplex von Rhizomyrma rutgersi.
A: Seitenansicht mit ausgebreiteter Zunge.
B: Ventralansicht mit eingezogenen Mundteilen (durchscheinend).
C: Aufsicht mit umgeschlagener Zunge (die Labialpalpen sind weggelassen), durchscheinend.
1 Mandibel, 2 galea, 3 glossa, 4 paraglossa mit Borstenfeld (in B nicht ausgezeichnet), 5 Zungenstützgerüst, 6 Sublingualplatte, 7 Huxley'sche Sklerite, 8 palpus labialis, 9 mentum, 10 stipes, 11 submentum, 12 cardo, 13 hypopharyngealer Lappen, 14 vorderer Teil der Infrabuccaltasche, 15 Infrabuccaltaschenschlitz, 16 labrum, 17 vorderer Clypeusrand.

4. Die Fühler

Die Untersuchung der Antennen der südamerikanischen Rhizomyrma-Arten bot ein spezielles Interesse wegen der auffallenden Neigung zur Verschmelzung gewisser Geißelglieder. Wenn bei Rh. paramaribensis Arbeiterinnen-Fühler in der Gliederzahl von 7—8, diejenigen der Weibchen von 7—9, diejenigen der Männchen von 8—10 schwanken, so läßt sich ohne weiteres vermuten, daß auch Zwischenstufen in Form unvollkommener Einschnürungen auftreten können. Das ist tatsächlich der Fall. Die mikroskopische Untersuchung solcher Fühlerserien erweckt nachdrücklich die Vorstellung, daß die Verschmelzung der Geißelglieder zur Zeit noch keineswegs als abgeschlossen betrachtet werden kann, sondern sich

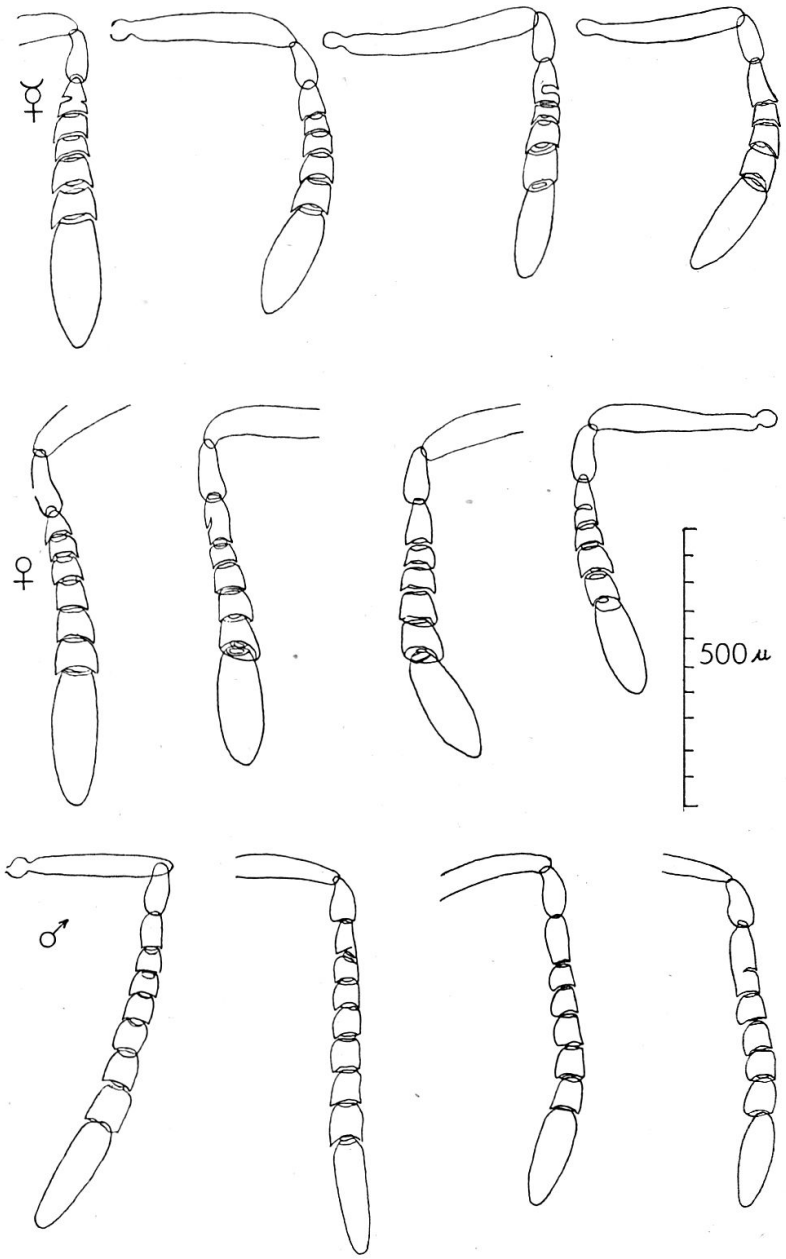


Abb. 19. Fühlertrimorphismus von Rhizomyrma paramaribensis.
☿ 7—8gliedrige Antennen
♀ 7—9gliedrige Antennen
♂ 8—10gliedrige Antennen.

in vollem Flusse befindet. Die Fühler dieser Rhizomyrma-Ameisen zeigen die deutliche Tendenz, sowohl die Gliederzahl als auch die Fühlerlänge zu reduzieren. Das führt in vielen Fällen zu einer eigentlichen Fühler-Asymmetrie, indem der Verschmelzungsprozeß nicht an beiden Fühlern eines Individuums gleichweit fortgeschritten zu sein braucht. Die ganze Fühlerlänge (Scapus und Funiculus)

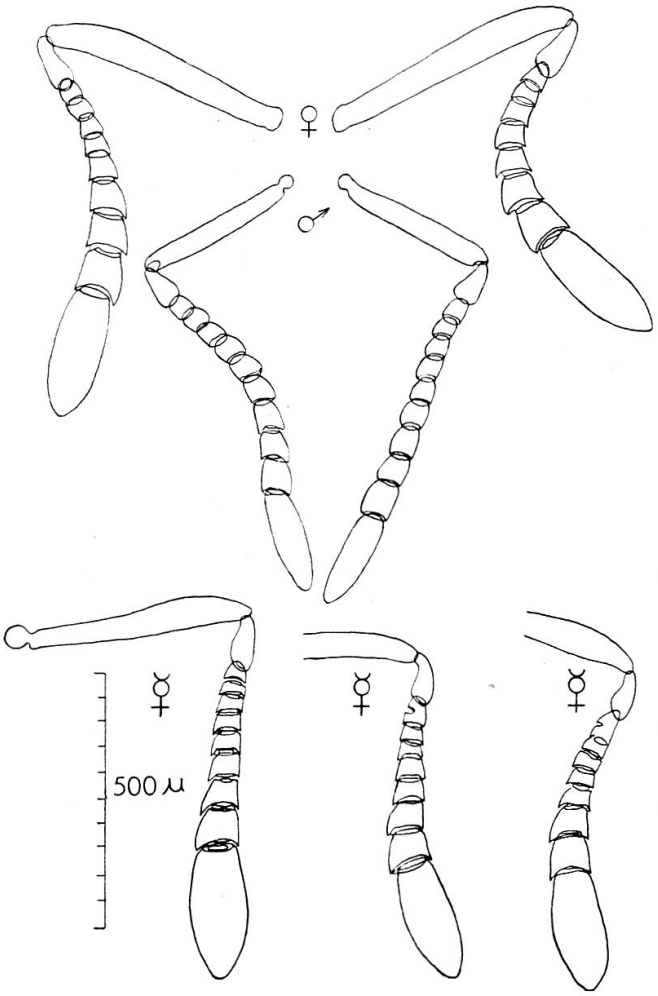


Abb. 20.
Fühler von Rhizomyrma rutgersi.
♀ Asymmetrische Fühlerausbildung: links 11, rechts 10 Glieder.
♂ stets 12gliedrige Antenne.
☿ 9—11gliedr. Antennen.

beträgt bei der Arbeiterin 820—840, beim Weibchen 970—1030 und beim Männchen 960—1090 µ. Der Schaft allein mißt entsprechend 330—340, 390—410 und 300—320 µ. Die Geißel- oder Funiculuslänge (Pedicellus und Flagellum) in µ und die Zahl ihrer Einzelglieder stehen bei Rh. paramaribensis in folgendem Verhältnis:

Zahl der Geißelglieder	Arbeiterin	Weibchen	Männchen
6	480	570	—
7	500	580	660
8	—	630	740
9	—	—	770

Dabei sind nur die deutlichen Gliederabgrenzungen berücksichtigt, bei denen die Einschnürung zwischen zwei Gliedern ringsum feststellbar ist.

Unter den bis jetzt bekannten Arbeiterinnen aus dem Genus Acropyga stehen jene Individuen von Rh. paramaribensis, die nur siebengliedrige Fühler aufweisen (Schaftglied inbegriffen) in bezug auf die Zahl der Antennenglieder am tiefsten, wie aus folgender Zusammenstellung hervorgeht:

Zahl der Fühlerglieder bei der Arbeiterin von:

Acropyga acutiventris Roger	11
Acropyga moluccana Mayr	11
Rhizomyrma emeryi Forel	11
Atopodon ambigua Karaw.	10—11
Rhizomyrma pickeli Borgm.	10—11
Rhizomyrma goeldii Forel	10—11
Rhizomyrma marshalli Crawl.	10—11
Rhizomyrma parvidens Wheeler et Mann . .	10
Rhizomyrma decedens Mayr	9—11
Rhizomyrma rutgersi n. sp.	9—11
Rhizomyrma goeldii var. tridentata Forel . .	9—10
Rhizomyrma pachycera Emery	9
Rhizomyrma wheeleri Mann	9
Rhizomyrma exsanguis Wheeler	8—9
Rhizomyrma oceanica Emery	8—9
Rhizomyrma fuhrmanni Forel	8
Rhizomyrma paramaribensis Borg.	7—8

Für Rhizomyrma smithi Forel ist die Arbeiterinnen-Form bis jetzt nicht bekannt; die Art ist nach einem einzigen Weibchen beschrieben, das einen siebengliedrigen Fühler besitzt und demnach der Rh. paramaribensis mit sieben bis neun Fühlergliedern nahe steht.

Die mehr oder weniger deutlichen Ueberreste der früheren Scheidewände verschmolzener Fühlerglieder sind, soweit überhaupt vorhanden, stets im zweiten Geißelgliede, also im dritten Fühlergliede mit Einschluß des Schaftes, anzutreffen. Es können in dem genannten dritten Fühlergliede eine oder zwei solcher ursprünglichen Segmentationen angedeutet sein, so daß sich daraus der Schluß ziehen läßt, daß das betreffende Fühlerglied das Verschmelzungsprodukt von zwei oder drei früheren Geißelgliedern darstellt. Diese rudimentäre Segmentierung, die erst bei der mikroskopischen Untersuchung zur Geltung kommt, ist demnach zu unterscheiden von der normalen Segmentierung der Fühlergeißel, wie sie im Lupenbild festgestellt werden kann.

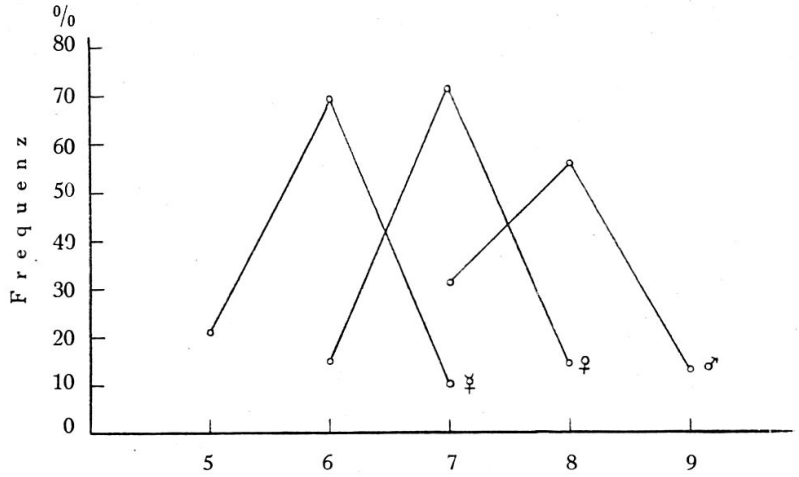
Ueber die Asymmetrie der Fühlergliederung ein und desselben Tieres, wie sie sich einerseits im Lupenbild als normale Gliederung, anderseits bei mikroskopischer Untersuchung als normale oder auch nur angedeutete Gliederung darbietet, orientiert die folgende Uebersicht.

Zahl der nachweisbaren Fühlerglieder.

	Linker Fühler		Rechter Fühler	
	Bei Lupenuntersuchung	Im mikroskopischen Präparat	Bei Lupenuntersuchung	Im mikroskopischen Präparat
Rh. paramaribensis:				
Arbeiterin	7	8	7	8
„	7	8	8	8
„	8	8	8	8
„	8	8	8	9
Weibchen	7	8	7	8
„	8	8	8	8
„	8	9	8	9
„	8	9	9	9
„	9	9	9	9
„	9	9	9	10
Männchen	8	9	8	9
„	8	10	8	10
„	8	9	9	9
„	9	9	9	9
„	9	9	9	10
„	9	11	9	11
„	9	10	9	10
„	10	10	10	10
Rh. rutgersi:				
Arbeiterin	9	10	10	11
„	10	11	9	11
„	10	11	10	11
„	11	11	11	11
Weibchen	10	11	10	11
„	11	11	10	11
Männchen	12	12	12	12

Berücksichtigen wir nur die Zahl der vollständig und andeutungsweise abgetrennten Geißelglieder (also ohne Schaft) gestützt auf die Befunde der mikroskopischen Untersuchung, so ergibt sich für Rh. paramaribensis folgende Darstellung.

Abb. 21. Fühlertrimporphismus von Rhizomyrma paramaribensis.



Zahl der vollständig und unvollständig getrennten Geißelglieder.

Wir können daraus entnehmen, daß in 69 Prozent der Fälle die Arbeiterin sechs Geißelglieder erkennen läßt; das Weibchen besitzt in 71,5 Prozent der Fälle sieben und das Männchen in 56 Prozent der Fälle acht scharf oder nur andeutungsweise getrennte Geißelglieder.

Im einzelnen geht die Gliederverschmelzung in verschiedener Weise vor sich. Wenn beispielsweise die Einschnürung auf einem Viertel des Umfanges verschwindet, so zeigt sich die Rückbildung zuerst am proximalen Gliede, während die distale Grenzfläche als Ring oder offene Spange noch länger erhalten bleibt, bis zuletzt nur noch eine undeutliche Grube übrig bleibt.

Bei den Fühlern des Männchens kann eine doppelte Fühlergliederverschmelzung eintreten, bevor das neue, aus drei ursprünglichen Gliedern entstandene Geißelglied sich verkürzt. Solche abnorm lange Fühlerglieder lassen stets vermuten, daß sie aus der Verschmelzung von zwei oder drei Geißelgliedern hervorgingen; die mikroskopische Untersuchung bestätigt diese Annahme durch den Nachweis von Ueberresten der frühern Trennungswände.

Aehnliche Feststellungen über Verschmelzungen von Fühlergliedern sind für das Genus Acropyga schon von frühern Beobachtern, Mayr (1887), Emery (1922), Crawley (1921) und Borgmeier (1927 und 1933) gemacht worden.

Mayr (1887, S. 521) untersuchte Rhizomyrma decedens Emery und fand bei den Arbeiterinnen neun- bis elfgliedrige Fühler. Bei den neungliedrigen stellte er im durchfallenden Licht fest, daß das dritte Fühlerglied aus zwei verwachsenen Gliedern besteht. Craw-

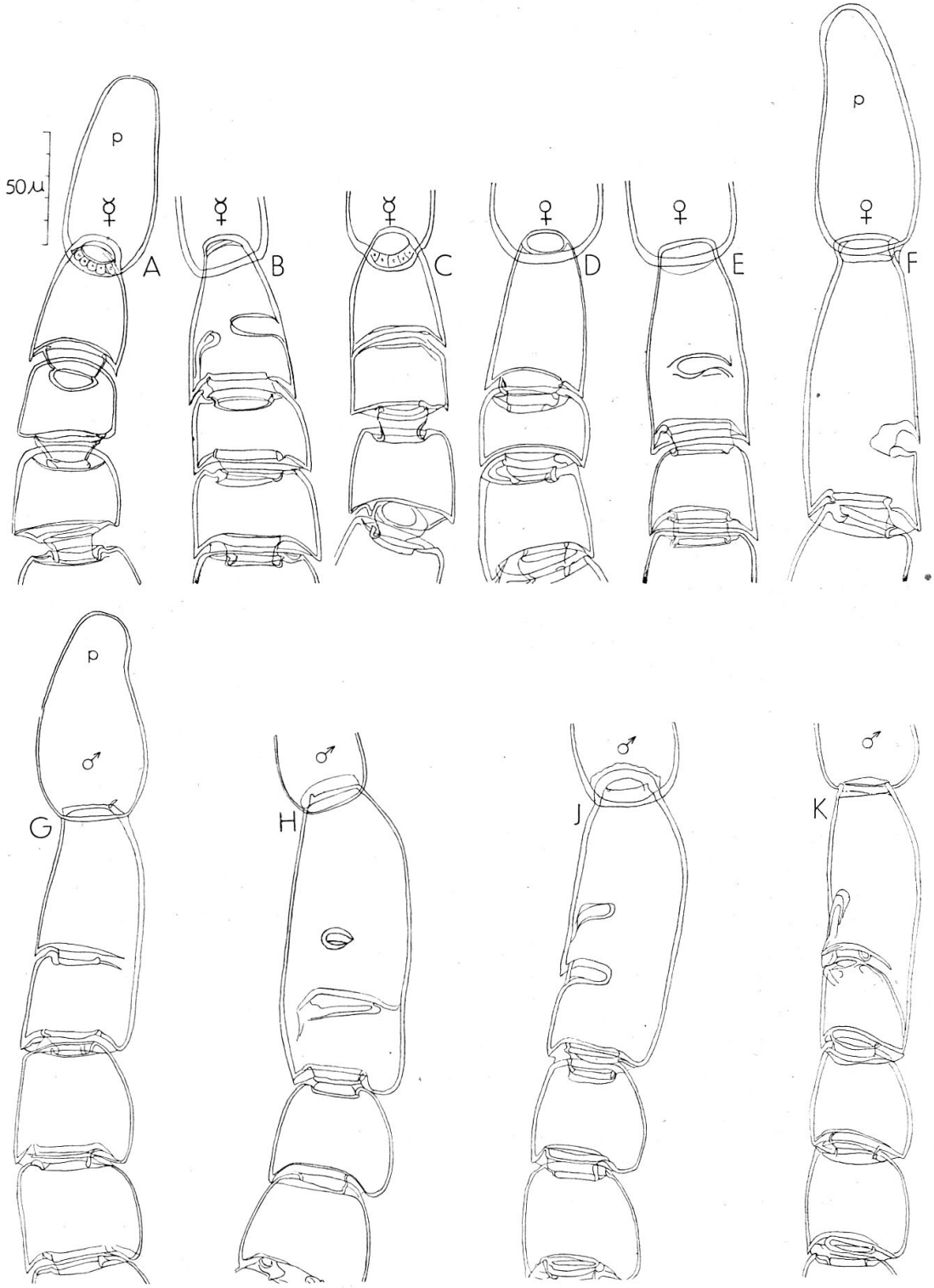


Abb. 22. Verschmelzung proximaler Fühlerglieder der Geißel von Rhizomyrma paramaribensis. p = pedicellus.
A—C: ☿; D—F: ♀; G—K: ♂.

ley (1921, S. 93) fand bei Arbeiterinnen von Rhizomyrma marshalli „the second joint of funiculus is not a complete joint, being devided on one side only — the outer — and incapable of flexion". Emery (1922, S. 107) stellte an zwei Arbeiterinnen von Acropyga (Atopodon) ambigua aus Neu Guinea fest: „Antennes de dix articles, ou si on veut de onze, car le deuxième article du funicule notamment plus longue que le suivant, est partagé en deux segments par une suture peu apparente". Das einzige Weibchen zeigte zehn Fühlerabschnitte „sans vestige de division du deuxième article du funicule". Borgmeier (1927, S. 287) beschreibt Verwachsungen von Fühlergliedern bei Acropyga (Rhizomyrma) pickeli aus Brasilien. Es standen ihm zahlreiche Arbeiterinnen und ein Weibchen zur Verfügung; dabei fand er ganz ähnliche Verhältnisse wie bei der eben erwähnten Spezies von Emery, nämlich bei den Arbeiterinnen zehn bis elf, bei dem Weibchen elf Fühlerglieder, wobei das dritte Glied länger war als das folgende. Schon bei der Erstbeschreibung von Rh. paramaribensis machte Borgmeier (1933, S. 263) auf Gliederverschmelzung aufmerksam: „Nos operarios com 7 articulos antennaes, o 2° articulo funicular apresenta ás vezes o rudimento de uma divisão".

Aus dem indomalaiischen Verbreitungsgebiete sind für das Subgenus Acropyga s. str. bis jetzt keine Fühlergliederverschmelzungen beschrieben worden.

Es mag hier eine ähnliche Feststellung für andere Ameisen beigefügt sein: Die ausschließlich amerikanischen Attini zeigen bei Arbeiterinnen und Weibchen 11, bei Männchen 12 oder 13 Fühlerglieder. Die Proatta aus Singapore und Sumatra haben die ursprünglichere Fühlergliederzahl beibehalten, Arbeiterinen und Weibchen besitzen 12, die Männchen 13 Glieder. Emery (1922, S. 331) hält für wahrscheinlich, daß es sich bei diesen Proatta des indomalaiischen Verbreitungsgebietes um Einwanderer in die malaiische Fauna handle, während in Amerika dieser ursprüngliche Typus sich später nicht mehr habe halten können. Eine gleitende Reduktion dieser Attini-Fühler kommt darin zum Ausdruck, daß Sericomyrmex lutzi Wheeler aus Guyana die Dreigliedrigkeit der Fühlerkeule der Arbeiterinnen kaum noch erkennen läßt.

Es wären noch viele Beispiele dafür beizubringen, wie die bei akuleaten Hymenopteren ursprünglich 12gliedrigen Fühler der Arbeiterinnen und Weibchen und die 13gliedrigen der Männchen bei Ameisen mit ausschließlich unterirdischer Lebensweise oder weitgehender Ernährungsspezialisation Reduktionen unterworfen sind; die Gattungen Brachymyrmex, Cladomyrma, Oligomyrmex, Strongylognathus, Anergates und viele andere könnten hier genannt werden. Ich begnüge mich aber mit folgenden zwei Hinweisen.

Nach Santschi (1907, S. 321) besitzt der Fühler des normalen Männchens von Cardiocondyla batesi var. nigra Forel aus Kairouan

12 oder 13 Glieder „articles 3 à 5 très indistincts et en partie soudés ensemble“, bei ergatoiden Männchen ist die Fühlerzahl auf zehn reduziert, die kleinen Glieder „sont assez indistincts et parfois soudés ensemble, de façon à former une antenne de six articles“. Bei dieser Ameise finden sich nach Santschi auch viele Weibchen im gleichen Neste, wie wir es für die surinamischen Rhizomyrma konstatieren konnten.

Eine auffallende Fühlerreduktion fand Forel (1904, S. 680) bei einer Ameise des Amazonasgebietes (Allomerus octoarticulatus var. septemarticulatus Mayr), die im Innern der Blattstielanschwel-

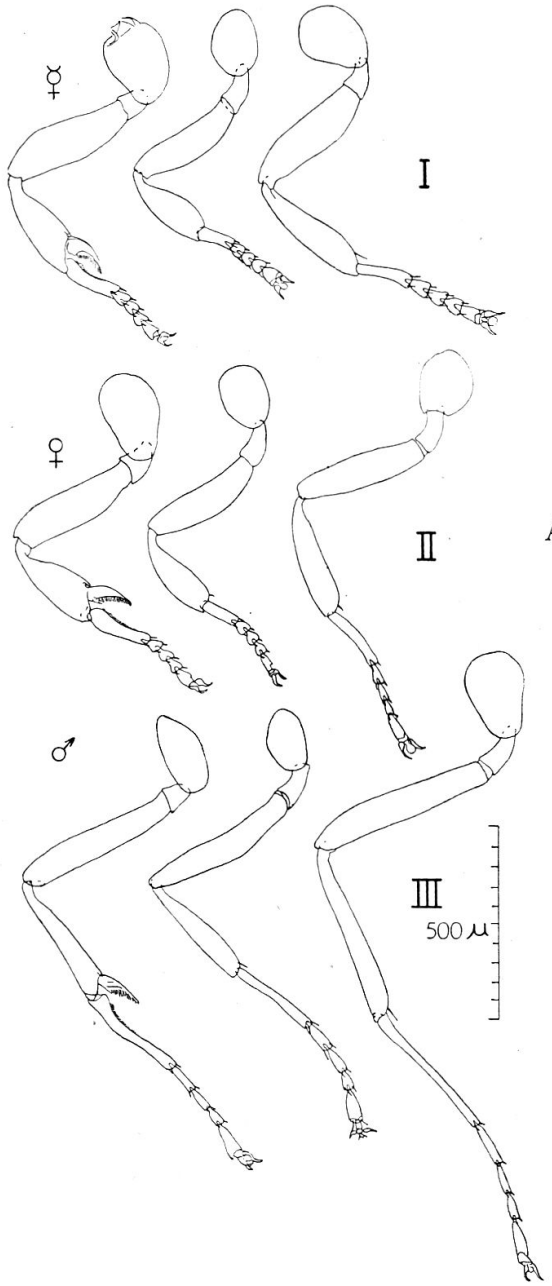


Abb. 23.
Rhizomyrma paramaribensis: Vorder-, Mittel- und Hinterbeine von ☿, ♀ und ♂.

lungen von Duroia saccifera Spruce lebt; die Arbeiterinnen haben sieben- oder achtgliedrige Fühler; die Abschnürung kann auch nur unvollständig angedeutet sein, wie bei Rhizomyrma.

Zahlreich sind insbesondere die Literaturangaben über Verschmelzungen von Fühlergliedern bei myrmekophilen Käfern; als interessantes Beispiel erwähne ich hier einzig die Feststellung einer Verwachsung der Glieder 5—6 an der linken und der Glieder 4—7 an der rechten Fühlerkeule von Cerapterus latipes Swed. (Natal) durch Reichensperger (1915, S. 15).

In bezug auf die Fühlersinnesorgane ist festzustellen, daß das Fühlerendglied weitaus die größte Zahl derselben aufweist, und zwar unterscheiden sich die beiden Arten Rh. paramaribensis und Rh. rutgersi in dieser Hinsicht nur wenig; letztere Art besitzt auf den letzten Geißelgliedern eine etwas größere Zahl der Sensilla ampullacea. Wir bringen in den folgenden Zusammenstellungen die festgestellten Zahlen der Sensilla trichodea (Tasthaare), der Sensilla trichodea curvata (gebogene Tasthaare), der Sensilla coeloconica (Pfropforgane) und der Sensilla ampullacea (Flaschenorgane).

Zahl der Tasthaare an der Fühlergeißel von Rh. paramaribensis.

Fühlergeißel	Sensilla trichodea		Sensilla trichodea curvata	
	Arbeiterin u. Weibchen	Männchen	Arbeiterin u. Weibchen	Männchen
Distales Endglied	350—400	140—170	25—30	22
2. letztes Geißelglied	110—125	38—40	4—6	6—7
3. „ „	95—105	34—38	5	4—6
4. „ „	65—75	32—36	3	3—5
5. „ „	60—70	24—30	1	3
6. „ „	75—85	22—26	0	1
7. „ „	—	64—72	—	2

Die auffallende Zunahme der Tasthaare bei den Arbeiterinnen und Weibchen am sechstletzten und bei den Männchen am siebentletzten Gliede erklärt sich folgendermaßen: Dieses Glied (es ist das dritte Fühlerglied, wenn wir den Schaft als erstes zählen) ist das Verschmelzungsprodukt von zwei oder drei Geißelgliedern und erreicht deshalb eine größere Länge und eine höhere Zahl von Tasthaaren im Vergleich zu den spitzenwärts folgenden Geißelgliedern.

Zahl der Pfropfen- und Flaschenorgane bei Rh. paramaribensis.

Fühlergeißel	Sensilla coeloconica			Sensilla ampullacea		
	Arbeiterin	Weibchen	Männchen	Arbeiterin	Weibchen	Männchen
Distales Endglied	2	2	2	6—7	13—15	11—13
2. letztes Geißelglied	1	1	1	1	1	1
3. „ „	1	1	1	1	1	1
4. „ „	1	1	0	1	1	0
5. „ „	1	0	0	1	0	0
6. „ „	0	0	—	0	0	—
7. „ „	0	—	—	0	—	—

Zu der letzten Zusammenstellung soll noch bemerkt werden, daß die Zahlen für die Flaschenorgane sich auf die im Fühlerinnern befindlichen Flaschenkörper beziehen, womit die Zahl der Mündungsstellen an der Fühleroberfläche nicht übereinzustimmen braucht. Die Flaschenorgane sind bei Rhizomyrma nämlich büschelartig angeordnet mit 20—27 μ langem und 4—6 μ breitem eigentlichen Flaschenkörper. Die halsartigen Fortsätze vereinigen sich zu einem lockern Strange von 60—70 μ Länge, der sich dann distalwärts in zwei Bündel aufteilt; jedes der letztern mündet anscheinend für sich in die Basis eines großen Pfropforganes.

5. Die Beine

Alle Teile der Beine von der Coxa bis zum Praetarsus sind stark behaart. Am distalen Ende eines jeden Beingliedes befinden sich überdies ein bis vier kräftige Borsten. Eine der tibialen Borsten am Vorderbeine ist zum Putzdorn differenziert. Die zugehörige Putzscharte am Metatarsus besitzt einen aus 28—30 Zähnen bestehenden Kamm.

Die Beine von Rhizomyrma sind im Vergleiche zu anderen Ameisen sehr kurz. Die Größenverhältnisse der einzelnen Beinglieder wurden in der folgenden Tabelle zusammengestellt. Die Durchschnittszahlen beziehen sich auf je drei Individuen von möglichst ungleicher Körpergröße.

Länge und Breite der einzelnen Beinglieder in 1/100 mm.

Rh. paramaribensis Borgm.	Coxa		Trochanter		Femur		Tibia		Tarsenglieder I		II		III		IV		V		Gesamtlänge Tarsus	Gesamtlänge Bein
	L	B	L	B	L	B	L	B	L	B	L	B	L	B	L	B	L	B	L	L
Vorderbein																				
Arbeiterin .	20,5	13,5	8	5,5	31,5	10	25,5	8,5	14,5	4	3	3	3	3	3	3	9	3	32,5	115,0
Weibchen . .	23	13,5	9	7	32,5	9,5	28	9,5	16	4	3	3	3	3	3	3	9	3	34,0	126,5
Männchen .	16	11	6,5	5	42	8	30,5	5	23	4	6	2	5	2	4	2	9,5	2,5	47,5	142,5
Mittelbein																				
Arbeiterin .	16	11	11	5	28	8	23	8	9	3,5	3	3,5	3	3	3	3,5	9	3,5	27,0	105,0
Weibchen . .	15	11,5	11	5	30	8	24	7	9	2,5	3	3	3	2,5	3	2,5	10	3	28,0	108,0
Männchen .	13,5	10	8	5	36,5	7	28,5	5	18	2	6	2	5,5	2	4,5	2,5	14,5	3	48,5	135,0
Hinterbein																				
Arbeiterin .	19	14	9	5	33	10	33	8	13	3	5	3	5	3,5	4	3,5	12	3,5	39,0	133,0
Weibchen . .	25	15	10	4,5	33	8	31	7	16	2,5	4,5	2,5	4	2	3,5	2	13	2,5	41,0	140,0
Männchen .	20	13	11	5	42,5	7,5	39	5	29,5	2	8,5	2	6,5	2	5	2,5	14,5	3	64,0	176,5
Rh. rutgersi																				
Vorderbein																				
Arbeiterin .	20	14	11	6	39	10	30	9	17	4	3	3	3	3	3	3	12	3	38,0	138
Weibchen . .	29	19	10	8	60	13	40	11	27	5	4	3	4	3	4	3	15	4	54,0	193
Männchen .	16	13	9,5	5	52	8	43	6	33	4	8	2,5	6	3	5	2,5	17	4	69,0	189,5
Mittelbein																				
Arbeiterin .	16	11	12	6	41	10	33	10,5	16	4	5	5	5	4	4,5	4	13	4	43,5	145,5
Weibchen . .	29	23	14	12	51	11,5	41	10	23	3,5	8	3	5	3	4,5	3	20	4	50,5	195,5
Männchen .	15	11	9	5	49	7,5	38	7	30	2	9	2	6	3	4,5	4	17	4	66,5	177,5
Hinterbein																				
Arbeiterin .	19	15	10	4	42	11	40	9	28	4	6	4	6	5	6	4	15	4	61,0	172
Weibchen . .	27	22	12,5	7,5	60	13	55	9	37	4,5	8	3,5	5	3,5	5	3,5	23	4	78,0	232,5
Männchen .	20	13	12	5,5	55	7,5	40	6	33	2	9	2,5	6	2,5	4,5	3	17	3,5	69,5	196,5

Aus der Zusammenstellung ergibt sich die interessante Tatsache, daß bei Rh. paramaribensis die längsten Beine dem Männchen, bei Rh. rutgersi aber dem Weibchen zukommen. Man könnte daraus schließen, daß bei letzterwähnter Art die Weibchen der unterirdischen Lebensweise noch weniger angepaßt sind als bei Rh. paramaribensis. Die Beinglieder der Männchen sind bei beiden Arten schlanker als jene der Weibchen und Arbeiterinnen.

Auffallend ist die stark gedrungene, gewissermaßen gestauchte Gliederung der Tarsen bei Arbeiterinnen und Weibchen, wobei vor allem der stark verkürzte Metatarsus auffällt. Dieser ist bei Rh. paramaribensis am Mittelbein bedeutend kürzer als am Vorderbein. Die sehr starke Verkürzung der Tarsen am mittleren Beinpaare begünstigt die Fortbewegung der Ameise in niedrigen und schmalen Erdgängen, in denen Vorder- und besonders Hinterbeine sich in der Längsrichtung des Ganges strecken können, während das seitliche Spreizen der Mittelbeine außerordentlich behindert ist. An den Vorderbeinen setzt übrigens der Putzapparat einer übermäßigen Verkürzung des Metatarsus Grenzen, umsomehr, als der Fühlerreinigung bei dauernd unterirdischer Lebensweise eine erhöhte Bedeutung zukommt. Die Abbildung 24 B läßt erkennen, daß bei der Arbeiterin die Verkürzung des Metatarsus schon jene Grenze erreicht hat, die gerade noch ein normales Funktionieren des Putzapparates gewährleistet. Am Mittelbein fehlte dieses Hindernis für eine weitergehende Verkürzung des Metatarsus.

Am zweiten, dritten und vierten Tarsenglied der Arbeiterin tritt die Verkürzung noch stärker in Erscheinung; an aufgehellten Präparaten zeigt sich, daß die Insertionen der einzelnen Tarsenglieder tief ineinandergreifen; von unten gesehen, erscheint jedes Glied in zwei Lappen aufgeteilt. Bei den Weibchen, die sich nur ausnahmsweise mit Erdarbeiten befassen, bleiben die Mittel- und Hintertarsen schlanker.

Das Krallenglied zeichnet sich durch seine größere Länge von den drei vorangehenden Fußgliedern aus: die Arbeiterinnen besitzen die kleinsten, die Männchen die größten Krallenglieder, die Länge des Praetarsus nimmt bei Rh. paramaribensis bei allen Ständen vom ersten bis dritten Beinpaar zu; die Männchen von Rh. rutgersi haben dagegen an allen Beinen gleich lange Endglieder.

An den vorderen seitlichen Randpartien des Praetarsus, dem sog. Krallenträger, sind die hohlen, langen und stark beweglichen Klauen inseriert; diese sind an ihren Basen und bis zum ersten Drittel hinauf stark angeschwollen und behaart; der längere, schmale, distale Teil ist stark chitinisiert und läuft in eine scharfe, nach unten gebogene Spitze aus. Zwischen den Krallen, die ein Festhaken ermöglichen, befindet sich das blasse, blasige Arolium; es stellt einen um die stumpfe Spitze des Empodiums beweglichen Haftapparat dar und ist durch eine tiefe Medianfurche in zwei

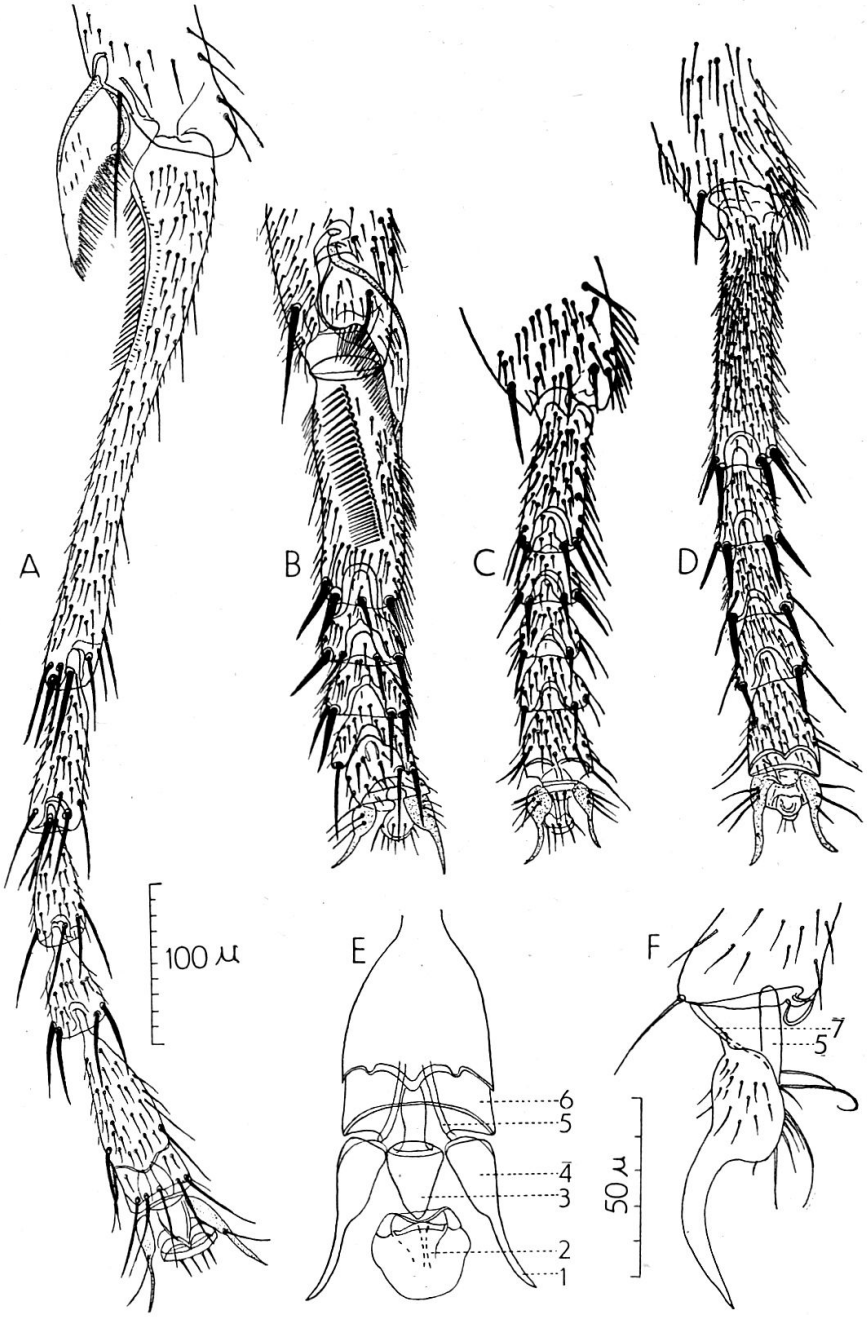


Abb. 24. Rhizomyrma: Tarsen.

A: ♂ Vordertarsus von Rhizomyrma rutgersi.

B, C, D: ☿ Vorder-, Mittel- und Hintertarsus von Rhizomyrma paramaribensis.

E, F: ☿ Praetarsus des Vorderfußes von Rhizomyrma paramaribensis. 1 Kralle, 2 Arolium, 3 Empodium, 4 Krallenbasis, 5 Unguitraktor, 6 Unguifer, 7 Elastisches Ligament.

Teile aufgespalten und behaart. Das Empodium ist so lang wie die angeschwollenen Teile der Krallen; es trägt an seiner ventralen Seite vier kräftige, steife Tasthaare, welche das Auftreten des Fußes kontrollieren.

An mazeriertem Material wurden auch die Sinnesorgane der Beine untersucht, die an Trochanter, Femur und Tibia nachgewiesen werden konnten. Ich möchte diese rundlichen, sowohl einzeln als auch in Gruppen auftretenden Sensorien dem Typus der Sensilla campaniformia (Sinneskuppeln) zuweisen und ihre Zahl und Verteilung (wobei getrennte Gruppen am gleichen Beinglied auch gesondert angegeben werden) durch die folgende Uebersicht veranschaulichen.

Zahl der Sensilla campaniformia an den Beinen von Rh. paramaribensis.

	Coxa	Trochanter	Femur	Tibia	Tarsus	Gesamtzahl
Vorderbein						
Arbeiterin	—	6 3 2	6	4 2 8	—	31
Weibchen	—	1 9 4	5	4 4 7	—	34
Männchen	—	3 7	3	4	—	17
Mittelbein						
Arbeiterin	—	1 2 2 3	7	2 2	—	19
Weibchen	—	1 2 8 4	8	5	—	28
Männchen	—	3 1 3 6	3	3 2	—	21
Hinterbein						
Arbeiterin	—	2 3	5	2 3	—	15
Weibchen	—	2 3 9 4	3	4	—	25
Männchen	—	3 1 3 6	3	3 2	—	21

Wir können dieser Zusammenstellung entnehmen, daß das Weibchen an allen Beinen die größte Zahl dieser Sensillen aufweist, daß aber auch die Vorderbeine der Arbeiterin auffallend stark mit ihnen versehen sind.

6. Die Flügel

Die Größe der Flügel schwankt beträchtlich; 30 Weibchen und 30 Männchen, am 14. Januar 1932 dem Riesenneste Nr. 216 von Rh. paramaribensis entnommen, ergaben folgende Grenzzahlen in $^1/_{100}$ mm:

Plantage Peperpot.

	Vorderflügel		Hinterflügel	
	Länge	Breite	Länge	Breite
Weibchen	237—327	86—105	167—227	37—49
Männchen	170—243	64—84	122—174	24—32

Die Körperlänge der betreffenden Weibchen schwankt von 2,2 bis 2,6 und die der Männchen von 1,2—1,6 mm; eine Korrelation zwischen Körpergröße und Flügellänge konnte ich nicht feststellen. Die größten Flügel fanden sich bei mittelgroßen Tieren. Die Flügel der um 0,6—0,8 mm längern Weibchen von Rh. rutgersi fallen vollständig in die Variationsbreite von Rh. paramaribensis.

Unter den größten, 1,6 mm langen Männchen finden sich Individuen vor, welche um 0,1 mm längere Flügel besitzen als die größten 2,6 mm langen Weibchen; die kleinsten Männchen besitzen dagegen bedeutend kleinere Flügel als die kleinsten Weibchen.

Messungen an je acht Geschlechtstieren aus andern, kleineren Erdnestern von Rh. paramaribensis ergaben folgendes:

Plantage Jagdlust; Nr. 135a; 5. V. 1931.

	Vorderflügel		Hinterflügel	
	Länge	Breite	Länge	Breite
Weibchen	300—321	91—108	219—236	42—46
Männchen	231—246	78—87	163—170	33—35

Erhebungen, die an Weibchen aus ein- und demselben Neste, aber in zwei aufeinanderfolgenden Jahren gemacht wurden, ergaben folgende Werte:

Jagdlust; Nr. 155a.

	Vorderflügel		Hinterflügel	
	Länge	Breite	Länge	Breite
19. März 1931	247—257	88—92	184	37—39
25. Mai 1932	263—312	93—102	192—223	39—40

Viel deutlichere Beziehungen zwischen Flügel- und Körpergröße fand Wheeler (1907, S. 55) bei Lasius latipes Walsh, wo ein ausgesprochener Größendimorphismus der Weibchen vorkommt; die

großen Weibchen (α Form besitzen dort 9 mm lange, die kleinen (β Form) nur 5 mm lange Flügel. Wheeler führt das Vorkommen dieser dimorphen Weibchen auf Mutation zurück. Möglicherweise liegen auch den Unterschieden in der Flügelgröße bei Rh. paramaribensis nicht nur phaenotypische (Einfluß der Feuchtigkeit und Ernährung), sondern auch genotypische Verschiedenheiten zu Grunde.

Auf das Flugvermögen der Rhizomyrma-Geschlechtstiere werde ich im biologischen Teil dieser Arbeit zurückkommen.

Die mikroskopische Untersuchung der Flügel, die bei den Weibchen von Rh. paramaribensis schwach gelblich, bei den Männchen leicht bräunlich-gelb getönt sind, zeigt auf den Flügelflächen Haare von 10—20 μ Länge. Am Hinterrand der Vorderflügel messen die Haare 40—50 μ, an demjenigen der Hinterflügel 80 bis 90 μ. Am vordern Rande des Hinterflügels sind beim Weibchen sieben, beim Männchen fünf bis sechs Hamuli für die Flügelverhängung inseriert.

Eine eingehendere Besprechung möchte ich hier der Flügeladerung widmen, die in der Ameisensystematik weitgehende Berücksichtigung erfährt (Emery 1915, S. 89).

Bei Rhizomyrma finden sich im Vorderflügel folgende Längsadern: 1. Costa, 2. Subcosta, 3. Media, 4. Analis, 5. Radius, 6. Cubitus und die Queradern: a) Basalader, b) Anale Querader und c) Cubitalquerader. Santschi (1933, S. 558) faßt die Adern 1—4 als troncs, 5—6 als branches und a—c als trabécules zusammen.

Von dem primitiven Flügeltypus der Ponerinen, Myrmicinen und Dolichoderinen mit zwei geschlossenen Cubital- und einer Discoidalzelle leitet Emery (1912, S. 3) den „Camponotus-Typus" (zu dem auch Rhizomyrma gehört) wie folgt ab: „La portion de la nérvure cubitale comprise entre la première et la deuxième nérvure transverse disparaît, p. ex.: Azteca, Tapinoma et la plupart des mâles d'Iridomyrmex." „Ceci donne lieu aux ailes du type Formica et, par suppression de la nérvure récourrente et conséquemment de la cellule discoidale, au type Camponotus."

Charakteristisch für diesen Camponotus-Flügeltypus ist der Umstand, daß zwei Queradern verschwunden sind und nur noch zwei geschlossene Zellen, die Radial- und Cubitalzelle, übrig bleiben.

Emery (1915) leitet den Camponotus-Flügeltypus (Typus VI) vom Formica-Typus V ab. Dem Typus VI fehlt also die Discoidalzelle: dagegen ist bei V und VI die Radialzelle geschlossen und meist spitz auslaufend. Der Cubitus berührt den Radius in einem Punkte oder beide verlaufen eine Strecke weit gemeinsam.

Als Ausnahmen für die Camponotinae führt Emery neben Myrmelachista auch das Subgenus Rhizomyrma an, bei welchem der Cubitus den Radius nicht tangiere, sondern durch eine kurze Cubitalquerader, wie beim Solenopsis-Typus III, verbunden sei.

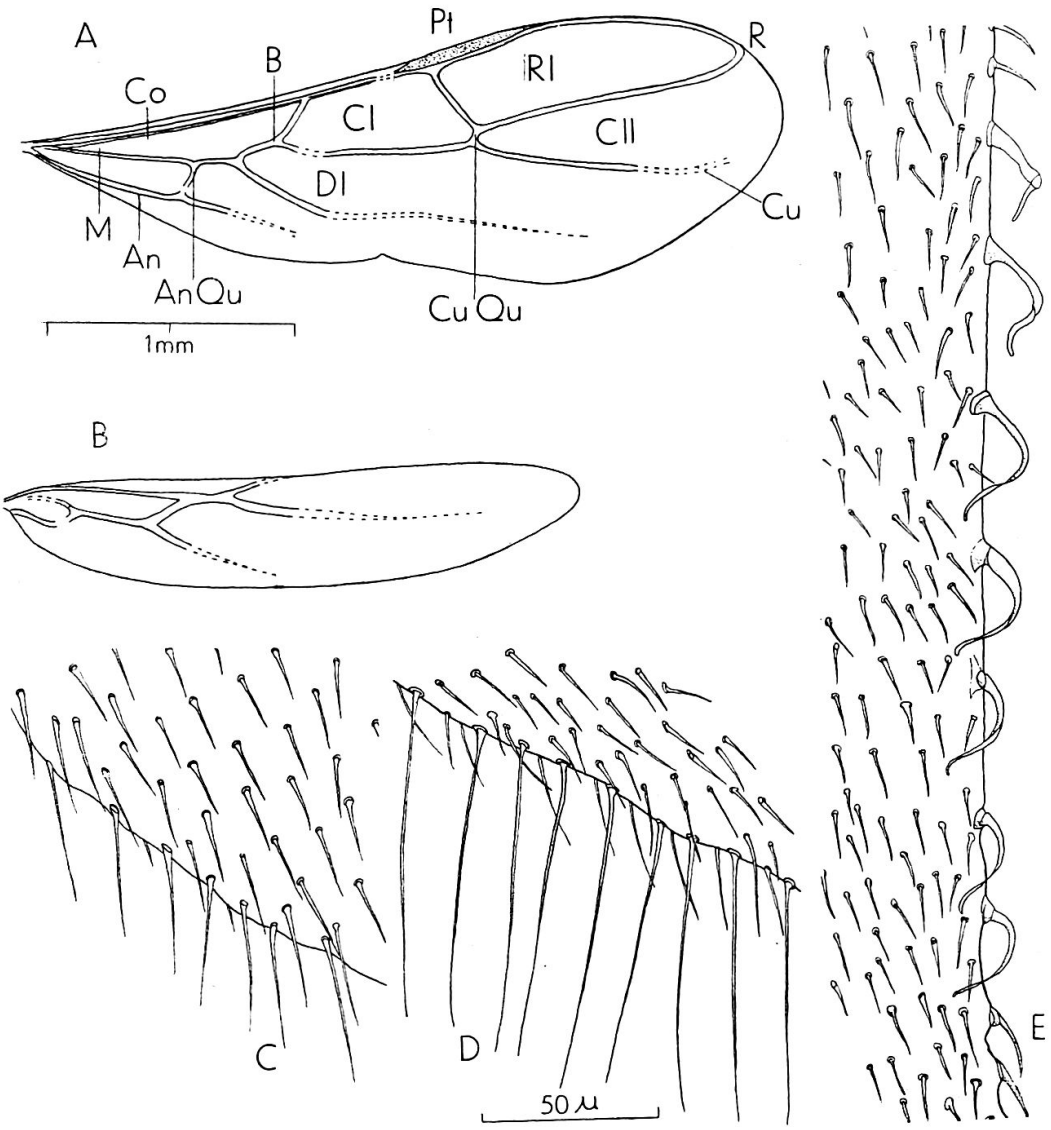


Abb. 25. Flügel von Rhizomyrma paramaribensis ♀.

A: Vorderflügel, B: Hinterflügel.

Bezeichnung der Adern: R = Radius; Cu = Cubitus; Co = (Costa + Subcosta); M = Media; An = Analis; B = Basalader; Cu Qu = cubitale Querader; An Qu = anale Querader.

Bezeichnung der Flügelfelder: RI = Radialzelle; CI, CII = Cubitalzellen; DI = Discoidalzelle.

C—E: Flügelbehaarung.

C: Hinterrand des Vorderflügels.

D: Hinterrand des Hinterflügels.

E: Hamuli der Flügelverhängung am vorderen Rand des Hinterflügels.

Emery (1925, S. 3) schreibt: „Est-cela une disposition primitive ou dérivée du type Camponotus? Je ne saurai répondre à cette question d'une manière définitive; mais je penche pour la première alternative. L'aile antérieure du type Formica serait donc dans ce cas, dérivée de celle du type Solenopsis comme en général chez les Myrmicinae."

Ueber die Flügeladerung im Genus Acropyga und in den zugehörigen Subgenera liegen bis heute nur wenige Angaben vor. Von mancher Art, wie Rhizomyrma exsanguis Wheeler (Mexico), Rh. parvidens Wheeler et Mann (Haïti), Rh. emeryi Forel (Neu Guinea), Rh. marshalli Crawly (Barbados), Rh. sauteri Forel (Formosa) und Malacomyrma silvestrii Emery (Erythrea) sind die Geschlechtstiere noch gar nicht bekannt und bei anderen Spezies wie Rhizomyrma wheeleri Mann (Honduras), Atopodon butteli Forel (Sumatra) und Atopodon termitobia Forel (Malacca) wurden anscheinend nur ungeflügelte Weibchen gefunden. Es war deshalb gegeben, unser ungewöhnlich reiches Rhizomyrma-Material auch zur Untersuchung der Variabilität der Flügeladerung speziell in bezug auf die Verbindung zwischen Radius und Cubitus zu verwenden.

Der Radius, welcher aus dem proximalen Bereiche des Flügelmales seinen Ursprung nimmt, verläuft zuerst schräg nach unten und biegt meist nach kurzer Berührung mit dem Cubitus winkelig nach der Spitze hin um; (externer Cubitalast Mayr). Kurz vor Erreichung des Flügelrandes erfolgt eine schwache Aufkrümmung. Wie bei Camponotus liegt auch bei Rhizomyrma eine geschlossene Radialzelle vor; diese Feststellung stimmt überein mit Angaben von Forel (1913) für Rhizomyrma fuhrmanni (Columbien), von Karawajew (1933) für Rh. dubia (Sumatra) und Atopodon inecae und von Wheeler und Mann (1914) für Rhizomyrma dubitata (Haïti); sie steht jedoch nicht in Einklang mit der einzigen, mir zugänglichen Flügelzeichnung einer Rhizomyrma, wie sie als Fig. 15, Tafel I, in den „Genera Insectorum" Emery (1925) für Rhizomyrma goeldii Forel bringt. In dieser Zeichnung erscheint die Radialzelle nämlich offen. Meine Nachprüfung an Exemplaren von Acropyga acutiventris Roger, A. mollucana Mayr und A. goeldii var. tridentata aus der Sammlung von Dr. Kutter in Flawil ergab ausnahmslos eine geschlossene Radialzelle; ich neige daher dazu, die von Emery verwendete Zeichnung als unvollständig anzusehen; vielleicht war der als Vorlage dienende Flügel am Vorderrande leicht umgeschlagen, wie das oft eintritt.

Eine Untersuchung des Flügels im Nymphenstadium zeigt für Rh. paramaribensis gleichfalls eindeutig die geschlossene Radialzelle.

Der Cubitus entspringt aus der Mitte der Basalader (premier trabécule médiane Santschi 1933, S. 562). In der Mitte ist

er schwach gegen den Radius aufgebogen, wodurch in der Regel ein direkter Kontakt mit dem Radius zustande kommt. So entsteht immer eine geschlossene Cubitalzelle. Unmittelbar nach dem Abzweigen vom Basalnerv zeigt der Cubitus eine Unterbrechung. Je länger die Flügel bei Rh. paramaribensis sind, um so größer erscheint auch die Unterbrechung.

In der Mehrzahl (70 Prozent) der von mir untersuchten Flügel von Rh. paramaribensis berühren sich Radius und Cubitus nur in einem Punkt, nicht auf einer längern Strecke; die Verlängerung entspricht demnach nicht der Charakterisierung des Subgenus Rhizomyrma von Emery (1925, S. 29): „aile antérieure du type Solenopsis, comme dans le genre Myrmelachista". Emery bezieht sich dabei wahrscheinlich auf Rhizomyrma goeldii (Brasilien); an einem geflügelten Weibchen der var. tridentata (Panama) aus der Kutter'schen Sammlung fand ich jedoch die Berührungsstelle von Cubitus und Radius nur punktartig. Diese Berührungsart würde nach Emery (1925, S. 28) nicht Rhizomyrma, sondern dem Subgenus Acropyga s. str. zukommen: „aile généralement comme Plageolepis, rarement et comme anomalie une très courte nérvure cubitale entre le cubitus et le radius". In etwas mehr als 10 Prozent der untersuchten Rh. paramaribensis entsprach die Verbindung Radius-Cubitus eher dem Solenopsis-Typus; dabei verhielten sich aber zuweilen nicht beide Vorderflügel eines Tieres gleich.

Emery (1922a) diskutierte im Zusammenhang mit der Feststellung eines kurzen Cubitalquernervs an zwei Weibchen von Acropyga (Atopodon) ambigua (Neuguinea) die Trennung der Subgenera Acropyga und Rhizomyrma; da seine dort geäußerte Auffassung meines Erachtens den Verhältnissen besser gerecht wird, als die 1925 in den Genera Insectorum wiedergegebene Darstellung, lasse ich sie hier folgen. „J'avais remarqué d'abord dans le genre néotropical Myrmelachista et ensuite chez les espèces américaines de Rhizomyrma que la nérvation de l'aile antérieure est disposée autrement que dans la généralité des autres Formicinae. C'est à dire que, au lieu d'avoir le cubitus soudé en un point au radius (type Formica et Camponotus), les deux troncs sont reliés entre eux par une nérvure cubitale (type Solenopsis). Ayant constaté que la femelle de Rh. oceanica Emery a les ailes faites comme les espèces américaines, je croyais avoir trouvé un bon caractère pour séparer généralement Rhizomyrma d'Acropyga. Mais l'examen renouvelé des ailes d'Acropyga dans ma collection m'a prouvé que ce caractère est inconstant dans les Acropyga typiques et qu'on trouve dans la même espèce des individus ayant une nérvure cubitale distincte et d'autres ayant le cubitus soudé au radius.

Par conséquent je suis d'avis qu'il n'y a pas lieu d'ériger en genre Rhizomyrma; que même ces caractères sont si insignifiants

qu'on pourrait renoncer à le séparer même comme sous-genre. Néanmoins je propose de le conserver et d'y comprendre toutes les espèces d'Acropyga qui ont les mandibules plus ou moins étroites à dents peu inégales et avec les yeux rudimentaires (toutes les espèces de Rhizomyrma et l'Acropyga myops For. d'Australie)."

Meine Nachprüfung der Cubitus-Radiusverbindung am Weibchen von A. moluccana (Bismarck-Archipel) aus der Sammlung Dr. Kutter ergab eine kurze Querader; das Bild kommt somit dem von Rh. goeldii, welche eine etwas längere Querader hat, nahe. Acropyga acutiventris Roger (Indien) aus der gleichen Sammlung zeigt hingegen keine Querader, im Gegenteil sind Radius und Cubitus nicht nur in einem Punkte, sondern über eine kurze Strecke miteinander vereinigt. Dieses Bild finde ich nun auch bei etwa 20 Prozent der untersuchten Rh. paramaribensis wieder. Dabei sind ebenfalls asymmetrische Vereinigungen, z. B. links punktförmig und rechts lineare Verwachsung u. a. recht häufig. Wie aus Abb. 26, I, 8 hervorgeht, kann die Vereinigungsstelle von Radius und Cubitus so lang sein wie der absteigende Ast des Radius.

Ueberblicken wir nochmals die bei Rhizomyrma vorgefundenen Variationen der Radius-Cubitusverbindung, so kommen wir zum Schlusse, daß zwischen den Extremen die verschiedenartigsten Uebergänge anzutreffen sind. Das Auftreten einer deutlichen Querader zwischen Radius und Cubitus kann als Reminiszenz an den stammesgeschichtlich ursprünglicheren Aderungstypus, den ich bei Rh. rutgersi ausschließlich vorfand, gedeutet werden. Damit stimmt auch der Befund an drei paramaribensis-Nymphen überein, die ich untersuchen konnte; bei allen berührten sich Radius und Cubitus nicht, sondern waren durch eine deutliche Querader miteinander verbunden. Das andere Extrem liegt in der Vereinigung von Radius und Cubitus auf einer längeren Strecke; in diesem Fall kommt natürlich der Quernerv in Wegfall. Die zwei extremen Möglichkeiten fand ich nie am gleichen Individuum verwirklicht, so groß im übrigen die Neigung zu einer asymmetrischen Flügeladerung sein mochte. Bei der Hauptmenge der Geschlechtstiere (70 Prozent) berühren sich Radius und Cubitus dagegen nur an einer engbegrenzten Stelle, nur diese entsprechen dem Plagiolepis-Aderungstypus im üblichen Sinne.

Dabei darf aber nicht unerwähnt bleiben, daß auch in der Gattung Plagiolepis Variationen in der Aderung keineswegs fehlen, wie ich an Exemplaren aus der Ameisensammlung des Entomologischen Institutes der E. T. H. feststellen konnte. Bei Plagiolepis gracilis fand sich nämlich eine kurze Querader, während letztere bei Plagiolepis pygmeae fehlt; männliche und weibliche Individuen der letztgenannten Art aus dem Wallis zeigen vielmehr eine direkte Berührung von Radius und Cubitus an eng begrenzter Stelle, wäh-

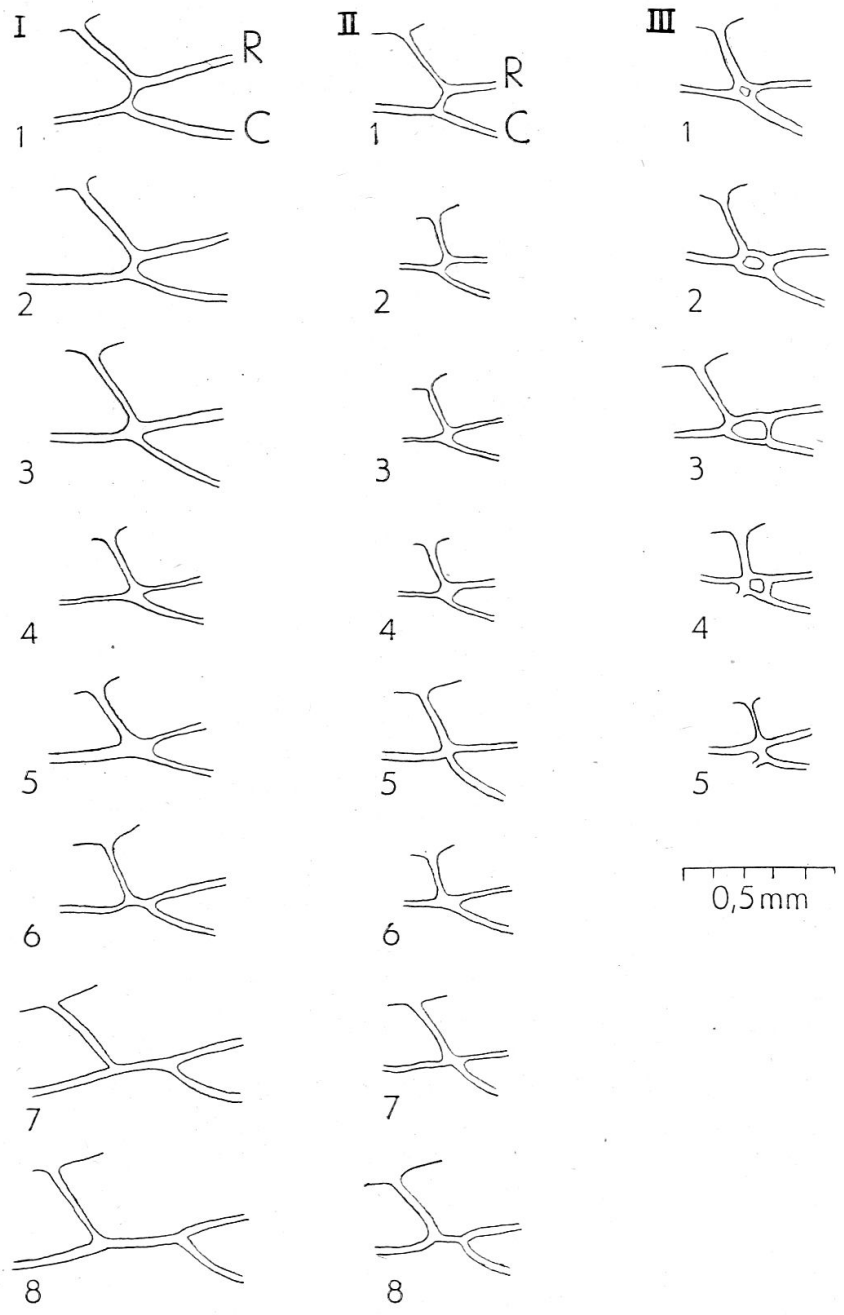


Abb. 26. Radius-Cubitus-Verbindung im Vorderflügel von Rhizomyrma paramaribensis.

Serie I: ♀♀, Serie II: ♂♂ in gleitenden Reihen.

Der primär vorhandene Cubitalquernerv wird reduziert, so daß Radius und Cubitus einander direkt berühren; schließlich verlaufen die genannten Hauptadern über eine längere Strecke gemeinsam.

Serie III: Anormale Cubitus-Radius-Verbindungen.

rend an Material von Locarno Radius und Cubitus auf längere Strecke gemeinsam verlaufen.

Es sei noch auf das seltene Auftreten einer „Areola"-artigen Bildung hingewiesen, die bei Rh. paramaribensis gelegentlich an Männchen und Weibchen festgestellt werden konnte, aber stets nur auf einem Flügel des gleichen Tieres. Innerhalb einer verdunkelten Berührungszone von Radius und Cubitus hebt sich diese Neubildung als heller Fensterfleck ab.

Schließlich mag auch noch eine abnorme Verzweigung der Subcosta als seltene Modifikation der paramaribensis-Aderung erwähnt sein. Emery (1913), Comstock (1918) und Santschi (1933) haben die entwicklungsgeschichtliche Bedeutung derartiger aberrativer Aderstücke im Ameisenflügel schon früher diskutiert. Mit Recht schreibt Wheeler (1913, S. 24), daß die „venation is sometime highly variable in detail, even in males and females reared from the same mother"; wie wir es für Rh. paramaribensis nachwiesen, können Einzelmerkmale der Flügeladerung bei ein und derselben Art so stark variieren, wie wir es sonst für Subgenera oder Genera gewohnt sind.

IV. Oekologisch-biologischer Teil

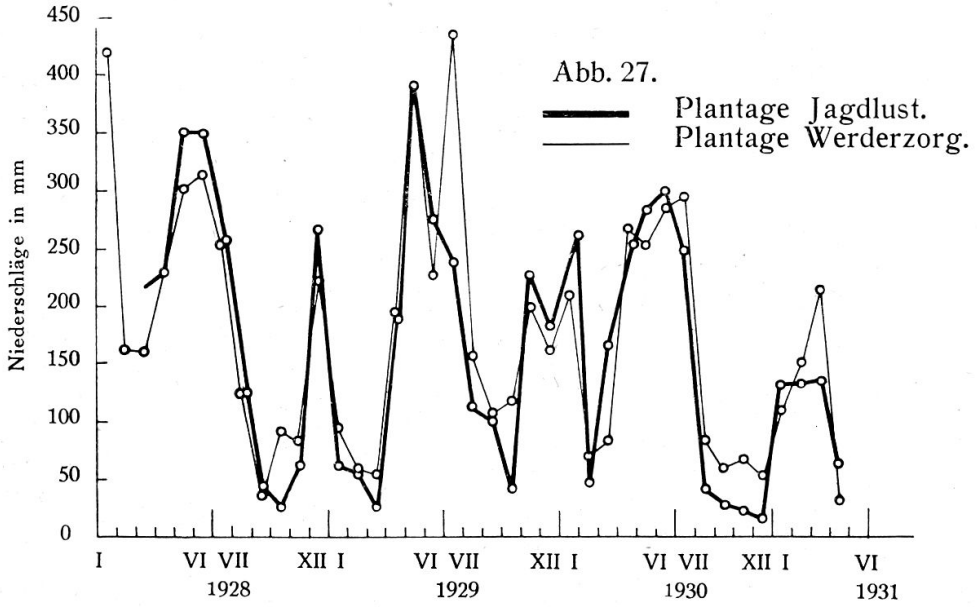
1. Das Milieu

Die Tatsache, daß viele Kaffeefelder im surinamischen Tieflande in außerordentlich starkem Ausmaße von Rhizomyrma besetzt sind, läßt von vorneherein vermuten, daß hier verschiedene, der Vermehrung der Ameisen günstige Faktoren zusammenwirken. Klima und Boden, der Kaffee als Kulturpflanze und die Bewirtschaftungsweise schaffen hier ein einzigartiges Milieu. Rh. paramaribensis, welche schon 1924 von Reyne in Surinam entdeckt und beobachtet, aber erst 1933 gestützt auf das von mir gesammelte Material durch Th. Borgmeier als neue Art beschrieben wurde, lebt in Trophobiose mit Schildläusen zusammen.

Wasmann (1920, S. 4) bezeichnet als Trophobiose „eine zur Ernährung der Wirte dienende Symbiose" zwischen Ameisen und „Nutzvieh, dessen Ausscheidungen (z. B. zuckerhaltige Exkremente der Blattläuse) den Wirten als eigentliche Nahrungsquelle dienen". Die honigtauabgebenden Schildläuse im Rhizomyrma-Erdnest sind demnach Trophobionten im Sinne von Wasmann (l. c. S. 12). — Soviel bis heute bekannt ist, darf angenommen werden, daß alle Arten der Gattung Acropyga in Trophobiose leben.

Surinam liegt zwischen dem 4.—6. nördlichen Breitengrad und dem 54.—58. westlichen Längengrad und hat tropisches Klima; die Lufttemperatur ist weitgehend ausgeglichen und beträgt im

Jahresmittel 26,7° C.; die Bodentemperatur ist ebenfalls nur geringen Schwankungen unterworfen. Eine ständig hohe relative Luftfeuchtigkeit von 84 Prozent im Mittel und ein geringer Wechsel im Luftdruck (756,5—765,9 mm) vervollständigen den gleichmäßigen Klimacharakter. Die Winde kommen zu etwa 70 Prozent aus N—O (Passat) und sind von geringer Stärke. Das einzige stark wechselnde klimatische Element sind die Niederschläge; diese erweisen sich denn auch von kardinaler Bedeutung für das Leben von Pflanzen und Tieren. Auf die große Regenzeit vom



Schwankender Witterungsverlauf, bezogen auf die Niederschläge der Periode: Januar 1928 bis März 1931.

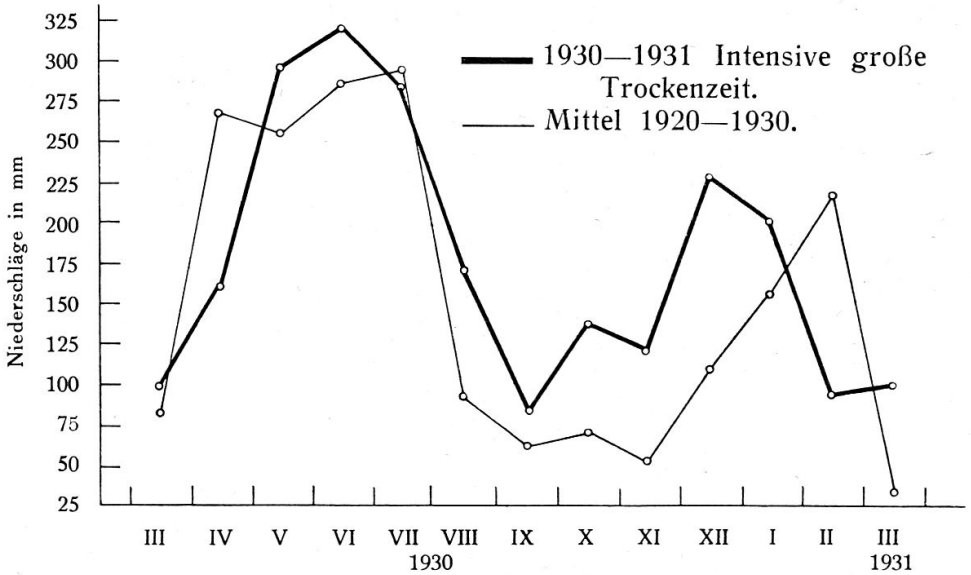


Abb. 28. Anormale Verteilung der Niederschläge 1930—1931, Pltg. Jagdlust.

April bis und mit Juli folgt die große Trockenzeit vom August bis November, die von der kleinen Regenzeit vom Dezember bis Januar abgelöst wird. Zwischen kleine und große Regenzeit schiebt sich im Februar und März die kleine Trockenzeit ein. Es treten auch Uebergangsperioden mit kleineren oder größeren Verschiebungen auf. (Abb.) Die kleine Regenzeit kann z. B. fast ausfallen, so daß eine langdauernde große Trockenperiode entsteht, oder die kleine Trockenzeit tritt kaum in Erscheinung; dann gibt es eine sehr lange Regenperiode. Die Gesamtniederschläge während eines Jahres können bedeutenden Schwankungen unterworfen sein; im Mittel vieler Jahre betragen sie 2298 mm.

Das surinamische Küstengebiet eignet sich zum Anbau von Kulturpflanzen erst seit der künstlichen Eindeichung. Zur Zeit schwerer Regenfälle müssen die Kaffeepolder unter Mitwirkung der Ebbe entwässert werden; während der Trockenzeiten sucht man durch Bewässerung die mehrjährigen Kulturpflanzen in Ertrag zu erhalten. Zum Zwecke der Erreichung einer möglichst ausgeglichenen Bodenfeuchtigkeit ist eine Aufteilung des trockengelegten Landes in einzelne Felder und zahllose Beete notwendig. Kanäle und Gräben durchziehen das meist aus schweren Tonböden bestehende Kulturland, während hohe Dämme die Felder und Plantagen allseitig sowohl gegen Versalzung wie auch gegen Süßwasserüberschwemmungen schützen. Die Hauptkulturpflanze, Coffea liberica, wird im Schatten von Erythrinabäumen gezogen; dieser Schutz kann nur dort entbehrt werden, wo zur Trockenzeit reichliche Irrigation möglich ist.

Nach der künstlichen Trockenlegung der Tieflandzone längs der Flüsse erfolgte aktiv und passiv die Einwanderung von Pflanzen und Tieren, die hier ähnliche Verhältnisse vorfanden, wie sie auf den etwas erhöhten Sand- und Muschelbänken in der Vorflutzone und flußaufwärts bestehen. Die aufgeworfenen hohen Dämme stellten wichtige Invasionswege und Stützpunkte für die Eroberung des Kulturlandes durch Unkräuter und Insekten dar. Der Mensch hat aber nicht nur durch diese kulturtechnischen Maßnahmen die Neuverteilung der einheimischen Flora und Fauna beeinflußt, sondern auch neue Arten aus andern Erdteilen importiert. Der in Surinam angepflanzte Liberiakaffee ist in der zweiten Hälfte des letzten Jahrhunderts aus Afrika in Form von Samen eingeführt worden und hat den schon viel früher kultivierten arabischen Kaffee, der im Ertrag zurückgegangen war, bis auf kleine Ueberreste verdrängt. Nun sind aber gerade die Kaffeebäume die Hauptursache der starken Ueberhandnahme der Rhizomyrma-Ameisen in den surinamischen Kaffeepoldern, weil an den Kaffeewurzeln Schildlausarten leben, z. B. Rhizoecus coffeae, auf deren Honigtauausscheidungen jene Ameisen angewiesen sind.

Wie wir noch zeigen werden, handelt es sich bei den Partnern dieser Trophobiose der Ameisen und Schildläuse um Insekten, die in ihrem Vorkommen keineswegs auf die Kaffeewurzeln beschränkt sind. Sie kommen auch an Wurzeln wildwachsender surinamischer Pflanzen vor, allerdings in geringerer Zahl, von denen aus sie ursprünglich den Kaffee besiedelten und hier stark überhand nahmen. Die Liberiakaffeepflanze zeigt in ihrer Wurzelausbildung ein weitgehendes Anpassungsvermögen an die surinamischen Polder. Zufolge des hohen Grundwasserstandes könnten normale Pfahlwurzeln in der Polderlandschaft sich nicht entwickeln; Coffea liberica bildet jedoch williger als andere Kaffeesorten ein tellerförmig ausgebreitetes, flaches Wurzelsystem und in beschatteten, geschlossenen Anpflanzungen auch ein reichverzweigtes, oberflächliches Wurzelwerk. Diese Flächenentwicklung des Wurzelsystems mit einem Tiefgange von durchschnittlich nur 30 cm (an Stelle einer 1—2 m tiefen Pfahlwurzel) erleichtert die Besiedlung des Bodens durch Rhizomyrma außerordentlich. Durchlüftung und Drainage der streng an die Wurzelzone gebundenen Ameisennester werden erleichtert; die von den Ameisen minierten Gänge und die Erdaufschüttungen an der Beetoberfläche werden bald von neuen Würzelchen durchwachsen. So entstehen immer wieder neue Wurzelansatzstellen für die in der Obhut der Ameise befindlichen Schildläuse. Berücksichtigt man ferner, daß das dichte Wurzelgeflecht 15—20jähriger Kaffeebäume im Vergleich zu den ursprünglichen surinamischen Wirtspflanzen dieser Wurzelschildläuse pro Flächeneinheit die Besiedlungsmöglichkeiten um ein Vielfaches vermehrt, so wird auch das Entstehen der Ameisen-Riesennester in den Kaffeebeeten verständlich. An den Wurzeln einheimischer „Unkrautpflanzen“ bleiben die Rhizomyrma-Nester dagegen stets klein.

Die Kaffeebäume werden in zwei oder drei Reihen auf 100 bis 130 m langen und 7—10 m breiten Beeten in regelmäßigen Abständen von 3—4 m gepflanzt. Durch Einkürzen des Haupttriebes auf etwa 3 m, im vierten oder fünften Jahre nach dem Auspflanzen, wird eine breite Krone erzeugt, die das Abernten erleichtert; dadurch erreicht man auch ein geschlossenes Blätterdach, das den Boden so stark beschattet, daß das Unkraut später nicht mehr aufkommen kann. Es ist klar, daß eine solche Monokultur für eine Uebervermehrung von Insekten günstige Voraussetzungen bietet.

Die durchwegs schweren Tonböden erfordern während der ersten Entwicklung der Kaffeebäume eine Behackung, um die Wurzelentwicklung zu fördern. Vier bis fünf Jahre nach der Bepflanzung muß aber mit dieser Bodenbearbeitung aufgehört werden, weil das Wurzelwerk wegen des Grundwassers sich nun vorwiegend in der obersten Bodenschicht auszubreiten beginnt und durch die Bodenbearbeitung verletzt würde.

Abb. 29a und 29b. Liberia-Kaffeefelder von Surinam.
29a: 4—5jähriger Bestand mit jungen Erythrina-Schattenbäumen.
29b: 7jährige Anpflanzung; die Spitzentriebe der Kaffeebäume sind eingekürzt.
Beide Kaffeefelder sind frei von Rhizomyrma und Wurzelcocciden.

In den ersten Jahren, wenn der Boden noch behackt wird, können sich auch schon Schildläuse an den Kaffeewurzeln einstellen; eine starke Ueberhandnahme dieser Cocciden und der Rhizomyrma-Ameisen erfolgt aber erst in den nicht mehr behackten Kaffeebeeten.

Es sind aber noch andere Faktoren zu berücksichtigen, welche die Massenvermehrung der Ameisen begünstigen oder verhindern können. Homogene Tonböden oder geschichtete Böden aus Ton-Sand-Ton sind für die Ameisenvermehrung günstig; in reinen Sandböden, die meist auch etwas höher über dem mittleren Grundwasserniveau liegen, kommt es dagegen nur zur Bildung vereinzelter, kleiner Ameisennester in 30—40 cm Bodentiefe. In harten Muschelböden traf ich Rhizomyrma überhaupt nicht an. Diese Unterschiede in der Besiedlungsfähigkeit stehen primär mit der ungleichen Durchlässigkeit für Wasser und Luft in Zusammenhang; deshalb seien hier auch einige bodenphysikalische Untersuchungen mitgeteilt.

In der graphischen Darstellung (Abb. 30) veranschaulichen wir vorerst die Veränderungen der Bodenfeuchtigkeit im unbearbeiteten Boden einer jüngern Kaffepflanzung vom Dezember 1930 bis April 1932, für die Bodenschichten in 0—10, 10—20, 20—30 cm Tiefe. Die Abhängigkeit von den Niederschlägen ist ohne weiteres ersichtlich.

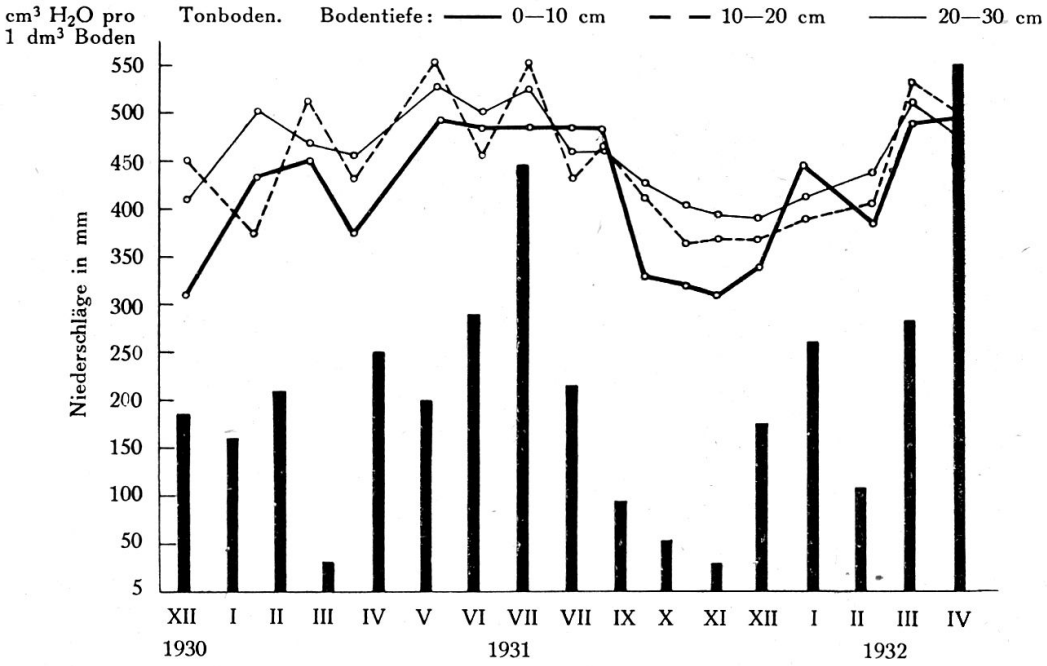


Abb. 30. Niederschläge und Bodenfeuchtigkeit zu Paramaribo (Surinam): Periode Dezember 1930 bis April 1932.

Ueber die absolute Wasser- und Luftkapazität verschiedener Proben von Polderböden in vier Tiefenstufen, untersucht nach der kombinierten Methode Kopecky-Burger-Wiegner, geben die folgenden Zahlen Aufschluß:

cm³ Wasser in je 1000 cm³ Boden.

	Wasserkapazität				Luftkapazität			
Bodentiefe in cm	0—10	10—20	20 - 30	30—40	0—10	10—20	20—30	30—40
Tonböden a	482	522	490	514	75	38	50	35
„ b	512	560	553	549	102	40	43	43
„ c	524	550	615	589	80	62	43	30
„ d	542	564	538	565	73	30	35	51
Sandböden a	339	315	239	322	322	252	286	—
„ b	447	453	433	406	130	94	112	44
“ c	499	417	420	—	90	83	48	—
„ d	515	368	385	—	78	78	15	—
Muschelböden a	338	347	267	263	319	234	298	347
„ b	404	361	382	381	196	199	113	93
„ c	442	361	480	465	105	200	70	90

Mit Stahlzylindern von 10 cm Durchmesser und 30 cm Höhe, die 5 cm tief in den Boden eingeschlagen wurden, stellte ich ferner die Durchflußgeschwindigkeit pro Liter Wasser fest, um ein Bild von der Wasserdurchlässigkeit resp. der Durchlüftungsfähigkeit verschiedener Böden zu erhalten. Zur Untersuchung der Bodenschichten von 10—20, 20—30, 30—40 und 40—50 cm Tiefe wurde vorher die darüberliegende Erde entfernt. In den von Wassergräben begrenzten Kaffeebeeten wurden in der Querrichtung je sechs in einer Reihe liegende und 1 m von einander entfernte Bodenstellen (I—VI) profilgemäß untersucht.

Die Beobachtungen in den Kaffeepoldern zeigten mir, daß plastische Böden mit hoher Wasserkapazität und einer ursprünglich geringen Luftkapazität Rhizomyrma am besten behagten. Die Beetkultur bringt es mit sich, daß mit dem Kaffee auch die Ameisen sowohl vor stagnierender Nässe, wie zufolge der Irrigation, auch vor zu großer Trockenheit geschützt werden. Die optimalen Feuchtigkeitsbedingungen für Kaffee unter Schattenbäumen entsprechen auch Rhizomyrma am besten.

Tabelle über die Wasserdurchlässigkeit in Böden ohne Ameisennester.

Bodentiefe in cm	Stunden — Minuten — Sekunden I	II	III	IV	V	VI
Muschelboden, 5. November 1930						
0—10	00.04.00	00.02.30	00.02.50	00.03.40	00.03.04	00.03.38
10—20	00.03.30	00.03.00	00.03.46	00.03.18	00.03.19	00.04.18
20—30	00.03.53	00.03.58	00.03.03	00.03.40	00.04.11	00.06.55
30—40	00.09.56	00.04.11	00.03.41	00.05.53	00.05.00	00.08.52
Sandboden, 12. November 1930						
0 - 10	00.03.40	00.03.30	00.02.53	00.03.26	00.04.55	00.03.20
10—20	00.11.40	00.25.56	00.03.56	00.27.30	00.13.40	00.16.20
20—30	00.17.58	00.17.01	00.09.30	00.13.33	00.13.30	00.09.33
30—40	00.08.56	00.19.43	00.09.51	00.14.33	00.19.28	00.08.38
Tonboden, 8.—12. November 1930						
0—10	01.07.33	01.10.04	00.32.00	01.20.22	00.27.04	00.22.11
10—20	13.19.45	12.48.00	01.54.00	00.17.02	01.26.20	00.50.10
20—30	02.27.15	02.00.00	04.55.20	02.37.25	01.55.40	03.37.35
30—40	undurch-	undurch-	undurch-	00.22.45	85.00.00	00.31.00
40—50	lässig	lässig	lässig	undurchlässig	undurchlässig	undurchlässig

Vorübergehend kann die Anwesenheit von Rhizomyrma dem Wurzelwachstum der Kaffeepflanze sogar förderlich sein, indem die von den Ameisen gegrabenen Gänge eine bessere Drainierung und Durchlüftung des Bodens ermöglichen. Folgende Tabelle zeigt den Einfluß der Ameisen auf die Durchlüftung des Bodens:

Absolute Luftkapazität in Vol %.

Bodentiefe in cm	Ohne Vegetation unberührt			Beschattet u. vom Kaffee durchwurzelt			Beschattet, von Kaffee durchwurzelt und von Rhizomyrma miniert					Junge Kaffeepflanzen, behackt		
0—10	7,1	8,0	6,0	9,5	7,5	9,5	16,2	10,2	14,9	15,5	12,0	16,4	14,6	23,3
10—20	4,6	3,0	5,5	7,3	6,5	4,3	11,2	13,2	12,7	12,0	22,0	19,7	14,0	15,9
20—30	1,8	2,0		5,8	3,8	6,2	11,2	11,3	12,7	7,8	19,0	6,8	13,7	11,8
30—40	0,3	1,0	3,0	3,5	5,2	3,5		5,2	8,4	4,5	9,7	3,5	9,1	

Zum Vergleich mit der Tabelle über die Wasserdurchlässigkeit von Böden ohne Ameisen sei hier auch das Untersuchungsergebnis von sechs Punkten (I—VI) eines Beetprofiles mit starkem Befall durch Rhizomyrma paramaribensis beigefügt:

Tabelle über die Wasserdurchlässigkeit in Tonböden mit Rhizomyrma-Nestern.
Durchflußgeschwindigkeit pro 1 l Wasser 13. Okt. 1931.

Bodentiefe in cm	In Stunden, Minuten und Sekunden					
	I	II	III	IV	V	VI
0—10	00.14.00	00.02.23	00.03.05	00.24.33	00.07.46	00.04.30
10—20	00.13.54	00.01.10	00.05.25	00.10.36	00.03 25	00.19.54
20—30	00.00.56	00 17.20	00.00.40	00.02 35	00.04 50	00.00.50
30—40	00.00.50	00 04.51	00.01.08	00.09.08	00.48.26	01.51.36
40—50	05.01.36	00.01.15	00.03.50	20.08.40	00.02.26	00.06 58

Trockensubstanz der Wurzelmasse pro 1 dm³ Bodenvolumen unter 20jährigen Kaffeebäumen (Probeentnahmen I—X).

Bodentiefe in cm	Gewicht in gr.											
	Boden nicht von Ameisen besiedelt					Boden seit Jahren von Rhizomyrma besiedelt						
	I	II	III	IV	Mittel	V	VI	VII	VIII	IX	X	Mittel
0—10	4	6	6	7	5,75	16	15	22	13	12	17	15,83
10—20	3	5	3	6	4,25	5	7	4	8	7	8	13,00
20—30	2	4	4	4	3,50	10	5	8	4	6	4	12,33
30—40	0	1	0	2	0,75	4	3	3	0	5	2	5,67

Die Kaffeewurzeln wachsen gerne auch dicht an der Bodenoberfläche, wo die von den Ameisen herausgeschaffte Erde, untermischt mit abgefallenen Blättern, eine gutdurchlüftete, einige Zentimeter tiefe Schicht bilden kann.

2. Untersuchungen an Ameisennestern

Gräbt man in einem seit Jahren von Rhizomyrma paramaribensis besiedelten Boden unter einem älteren Kaffeebaume nach, so zeigt sich folgendes Bild:

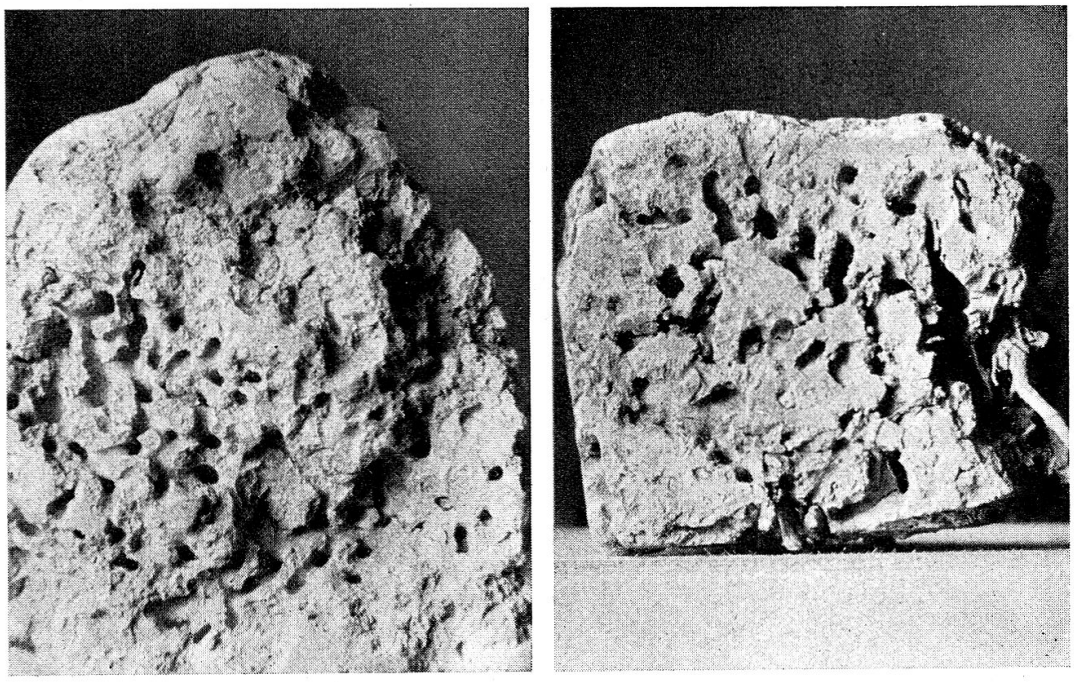


Abb. 31 A und B. Bodenproben aus Erdnestern von Rhizomyrma paramaribensis.

A: Aufgebrochene Erdscholle aus einem Neste im Wurzelbereiche eines 20jährigen Liberia-Kaffeebaumes.

B: Aufgeschnittene Tonscholle mit den Gangsystemen von Rhizomyrma. Nest unter einem 15jährigen Kaffeebaum. Vergr. 2,2 ×.

Unzählige gewundene Gänge von 0,9—2,2 mm Durchmesser durchziehen den Boden in jeder Richtung; pro cm² Anschnittfläche findet man bis 15 runde oder ovale Ganglöcher. Es gibt aber auch Kammern bis zu 5 cm Durchmesser, die mit den Gängen in Kommunikation stehen. Das Gewirr von Gängen und Kammern folgt vorwiegend dem Wurzelverlaufe. Die Ameisen legen ihre Gänge mit Vorliebe längs der feineren, bis 1 mm dicken Würzelchen an, die den Schildläusen besonders zusagen. Sind diese jungen, weißen Würzelchen nur spärlich vorhanden, so saugen die Schildläuse auch an älteren, bis 4 mm dicken Wurzeln, die von den Ameisen in das Gangsystem einbezogen werden. Die Gänge, die Rhizomyrma längs der Wurzeln gräbt, legen immer nur einen Teil der Wurzeloberfläche frei; geraden Wurzelstrecken wird in

korkzieherartigen Windungen nachgegraben. An der freigelegten Wurzeloberfläche längs der Gänge sitzen die honigtauspendenden Schildläuse, während die größeren Erdkammern als Bruträume zu bezeichnen sind, in denen die Jugendstadien der Ameisen und der Schildläuse liegen. Außer den Futtergängen und Brutkammern gibt es auch besondere Laufgänge ohne Wurzeln; sie dienen zur Verbindung verschiedener Gangsysteme. Andere Schächte wiederum dienen der Ventilation und der Drainage; sie folgen oft ältern

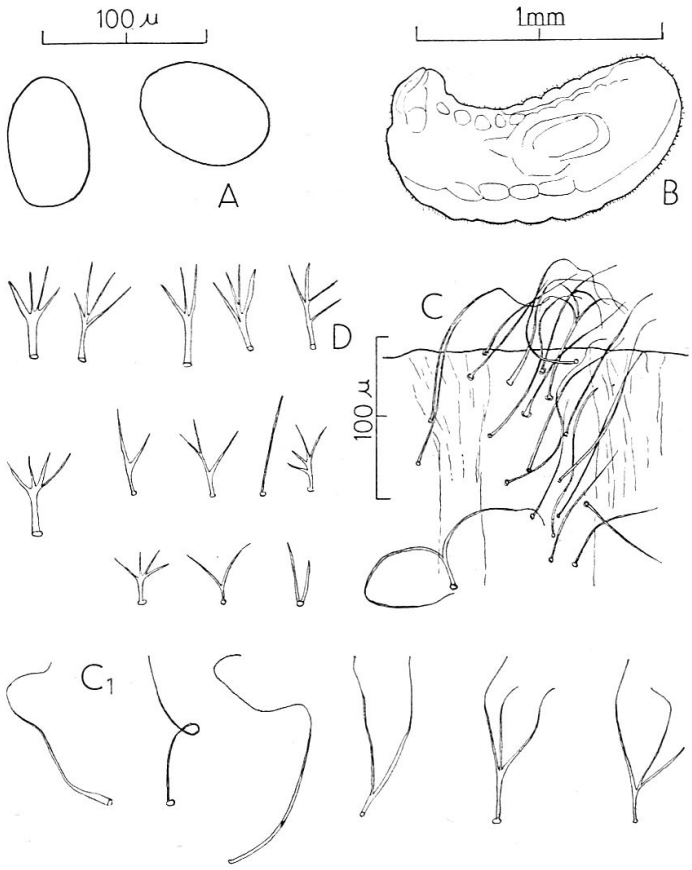


Abb. 32.

Rhizomyrma paramaribensis.

A. Eier.
B. Larve ♀.
C. Behaarung junger Larven.
C_1 Einzelhaare.
D. Behaarung älterer Larven.

Wurzeln und erstrecken sich gelegentlich auch über den Wurzelbereich des betreffenden Baumes hinaus, ohne aber an der Beetoberfläche frei auszumünden. Dagegen endigen sie oft in der lockern Masse des in der Beetmitte von den Plantagenarbeitern aufgehäuften Abfallmateriales oder unter dickern Wurzeln der Schattenbäume.

Die frischgelegten Eier von Rh. paramaribensis sind mattweiß, elliptisch, 0,08 mm lang und 0,05—0,06 mm breit; man findet die Eier einzeln oder in Gruppen in blind endigenden kleinen Brut-

Formular für die Nestauszählungen.

Lokalität: Plantage Jagdlust, Feld H, Beet 25. Datum der Aufnahme: 3. Oktober 1931.

Zahl der Insassen des Bodennestes No. 444 von Rhizomyrma paramaribensis Borgm. n. sp.

Zylinder Probe No.	1 dm³ frischer Boden in gr	Wasser in gr	Wurzeln in gr	Analysierter frischer Boden in gr	Profiltiefe in cm	Rhizoecus coffeae Laing							Rhizomyrma paramaribensis Borgm.							Bemerkungen
						Eier	♀ Stadien I	II	III	IV	♂ Nymph.	Imag.	Eier	Larven	Nymph.	♀	♀ gefl.	♀ ungef.	♂	
4	1137	283	17	224	0—2	—	15	18	10	—	—	—	—	—	—	53	—	4	—	Boden stark perforiert
					2—4	—	18	44	41	—	—	—	—	—	—	28	—	—	1	
					4—6	—	46	63	27	—	—	—	4	2	2	31	—	1	—	
					6—8	4	110	26	20	2	—	—	17	6	6	42	—	2	—	
					8—10	12	237	57	64	—	—	—	43	26	21	98	—	9	—	
				224	0—10	16	426	208	162	2	—	—	64	34	29	252	—	16	1	
		1 dm³ : 1137 : 0—10 :				81	2164	1057	823	10	—	—	325	173	147	1230	—	81	5	
5	1359	354	7	140	10—12	14	13	—	5	—	—	—	—	—	—	8	—		—	4 gefl. Termit.
					12—14	—	26	9	8	1	—	1	—	3	4	10	—	1	—	
					14—16	—	31	14	20	—	—	—	5	4	25	26	—	1	—	
					16—18	—	33	5	8	—	—	—	17	21	27	27	—	1	—	
					18—20	—	45	3	—	—	—	—	—	25	—	7	—	2	—	
				140	10—20	14	148	31	41	1	—	1	23	53	56	78	—	5	—	
		1 dm³ : 1359 : 10—20:				136	1437	301	398	10	—	10	223	515	544	757	—	49	—	
6	1402	358	6	159	20—22	—	34	16	45	—	—	—	—	2	3	47	—	1	—	
					22—24	—	48	5	26	—	—	—	5	10	7	12	—	1	—	
					24—26	—	12	4	14	—	—	—	—	2	1	15	—		—	
					26—28	—	7	2	7	—	—	—	—	—	—	5	—		—	
					28—30	—	18	3	9	—	—	—	—	—	—	20	—	2	—	
				159	20—30	—	119	30	101	—	—	—	5	14	11	99	—	4	—	
		1 dm³ : 1402 : 20—30:					1050	265	891	—	—	—	44	123	97	873	—	35	—	

räumen, in welchen gleichzeitig auch Eier und Junglarven von Schildläusen aufgespeichert sein können. Kurz vor dem Ausschlüpfen der Larve werden die Eier etwas größer. Die Larven sind reichlich behaart, etwas schwächer am Vorderende und an der Bauchseite. Die Haare erreichen eine Länge von 18 mm und lassen oft unregelmäßige Verzweigungen erkennen; später brechen Teilstücke ab, wohl wegen des häufigen Transportes der Larven durch die Arbeiterinnen. Von den larvalen Mundwerkzeugen heben sich die hakenförmigen, kurzen, etwas pigmentierten Mandibeln am deutlichsten ab. Die Nymphen sind nackt, ohne Cocon.

Um das zahlenmäßige Vorkommen der Entwicklungsstadien aus verschiedenen Nestern und zu verschiedenen Jahreszeiten feststellen und vergleichen zu können, bediente ich mich des folgenden Auszähleverfahrens.

Im Zentrum des zu untersuchenden, markierten Erdnestes wurden mittelst Stahlzylindern von 10 cm Höhe und 100 cm^2 Querschnitt Bodensäulen in ungestörter Lagerung gewonnen; die 20—40 cm tiefen und 2000—4000 cm^3 umfassenden Nestproben wurden in das Laboratorium gebracht und in gleiche Sektoren aufgeteilt. In einer mittelstark besiedelten Probe von 60—200 g Gewicht zählte ich dann alle Insassen aus. Von jeder verarbeiteten Bodenprobe wurde auch der Wassergehalt bestimmt. Vorstehende Uebersicht mag als Beispiel für die verwendeten Formulare und meine Berechnungsart gelten. Die so gewonnenen Resultate konnten zur angenäherten Berechnung der Gesamtzahl der in einem bestimmten Zeitpunkte in dem betreffenden Ameisenneste vorhandenen Insassen benutzt werden; es genügte die Ausdehnung des Nestes durch Stichproben zu ermitteln und die für ein Profil mit 100 cm^2 Querschnittsfläche ermittelten Durchschnittszahlen mit einem entsprechenden Faktor zu multiplizieren. Wenn das gesamte Wurzelwerk eines Baumes von Ameisen besiedelt war, so ergaben sich folgende Umrechnungsfaktoren pro Baum:

5-jähriger	Liberiakaffeebaum	Umrechnungsfaktor		$F_1 = 400$
10-	„	„	„	$F_2 = 1225$
15-	„	„	„	$F_3 = 2500$
20-	„	„	„	$F_4 = 3600$

Gleichzeitig mit den Ameisen wurden auch die in den Erdnestern vorhandenen Schildläuse gezählt; doch sollen diese letztern erst im nächsten Kapitel behandelt werden. Es mögen nun einige Tabellen mit den Ergebnissen solcher Auszählungen von Nestproben folgen.

Tabelle 1.

Rhizomyrma paramaribensis-Nest
(Nr. 216, Plantage Peperpot).

Zählungen in je 1 dm³ Nestmaterial vom Sept. 1931 — Juni 1932.

Bodentiefe in cm	Eier			Larven			Nymphen			Arbeiterinnen		
	0-10	10-20	20-30	0-10	10-20	20-30	0-10	10-20	20-30	0-10	10-20	20-30
Datum												
21. IX.	0	498	—	73	365	—	0	26	—	402	638	—
19. XI.	360	0	0	49	46	0	146	120	68	598	323	89
14. I.	105	0	0	249	34	0	132	68	0	1375	517	120
29. II.	17	58	0	84	80	209	33	174	38	1417	1331	469
14. IV.	744	709	385	142	0	614	725	58	279	2279	3454	1344
19. V.	796	666	201	538	702	704	258	421	47	1174	2087	1385
2. VI.	601	35	145	493	16	318	193	287	0	1594	1544	1164

Bodentiefe in cm	Männchen			Weibchen geflügelt			Weibch. ungeflügelt		
	0-10	10-20	20-30	0-10	10-20	20-30	0-10	10-20	20-30
Datum									
21. IX.	0	0	0	0	0	0	0	0	5
19. XI.	0	92	9	8	0	0	8	0	0
14. I.	249	23	0	0	68	0	27	0	0
29. II.	0	0	0	0	13	0	51	13	0
14. IV.	19	0	0	0	0	0	71	128	46
19. V.	40	70	0	20	263	0	40	126	47
2. VI.	151	0	22	30	11	0	105	18	17

Tabelle 2.

Rhizomyrma paramaribensis-Nester unter 20jähr. Kaffeebäumen.
Zählungen in je 3 dm³ Nestmaterial aus 0—30 cm Bodentiefe im Oktober 1931.

Datum	Nest-nummer	Eier	Larven	Nym-phen	Arbeiter-innen	Männ-chen	Weibchen geflügelt	Weibchen ungeflügelt
3. Oktober	H 555	645	851	805	2007	6	0	177
	G 1415	984	218	276	586	0	0	33
	I 39	409	386	272	1427	12	40	77
10. Oktober	E 68	574	498	200	846	28	28	22
	E 69	434	641	48	1082	0	0	29
	E 70	142	58	23	680	0	0	0
15. Oktober	P 167	458	184	298	1061	0	0	14
	P 1613	577	140	556	1858	0	0	23
	P 1618	200	42	21	942	0	0	23
	P 1619	207	276	1152	2293	0	7	77
22. Oktober	P 164	278	51	321	1859	0	0	51
	P 1614	395	400	382	1774	8	0	—
	P 1616	1237	383	371	2628	8	0	64
	P 1624	358	175	192	1532	0	0	0

Tabelle 3.

Rhizomyrma paramaribensis-Nester.
Durchschnitte aus den Zählungen in je 2—3 dm³ Nestmaterial aus 59 verschiedenen Nestern vom August 1931 — Juni 1932.

	Boden-tiefe	Nest-anzahl	Eier	Larven	Nym-phen	Arbeiter-innen	Männ-chen	Weibchen gefl.	Weibchen ungefl.
1931									
August	0-20	28	243	476	112	471	5	18	14
September	0-20	10	77	154	5	506	1	0	6
Oktober	0-30	18	353	249	287	1220	3	4	34
November	0-30	4	425	172	240	956	8	6	18
Dezember	0-30	12	117	27	138	1341	24	5	23
1932									
Januar	0-30	11	172	210	163	1344	69	16	19
Februar	0-30	11	620	441	294	2378	40	16	42
März	0-30	4	558	398	304	3101	12	25	45
April	0-30	18	1041	464	430	2179	44	32	49
Mai	0-30	13	580	469	479	2230	25	53	64
Juni	0-30	6	597	596	811	2267	115	0	67

Nur zur Berechnung der Durchschnittszahlen in der Tab. 3 mußte ich aus Nestproben isolieren und einzeln zählen: 10 756 Eier, 9359 Larven, 6808 Nymphen, 42 620 Arbeiterinnen, 712 Männchen, 471 geflügelte und 802 ungeflügelte Weibchen von Rhizomyrma paramaribensis.

Ueberblicken wir die obigen Tabellen, so ergibt sich die Tatsache, daß, auf zahlreiche Nester bezogen, in jedem Zeitpunkte nahezu alle Entwicklungsstadien vorgefunden werden können. Die Maxima liegen innerhalb der Regenzeit, die in den Beobachtungen 1931/32 ausnahmsweise unter fast völligem Wegfall der kleinen Trockenzeit vom Dezember bis zum Juli dauerte. Vom Februar bis Juni nimmt auch die Zahl der Arbeiterinnen auffallend zu. Das Verhältnis der Arbeiterinnen zu den Weibchen schwankt von 33—84:1. Es sind also im Vergleiche zu vielen anderen Ameisenarten außerordentlich zahlreiche Weibchen in einem paramaribensis-Riesennest, was mit dem später zu besprechenden Verlaufe des Hochzeitsfluges zusammenhängt.

Auf ein Durchschnittsnest im Wurzelwerk eines 20jährigen Kaffeebaumes berechnet, schätze ich nach meinen Stichproben die Zahl der begatteten Königinnen im November pro Nest auf 86 000 und auf 241 000 im Juni.

Die meisten Geschlechtstiere treten in zwei Perioden, in der kleinen und großen Regenzeit auf.

Die Bodenfeuchtigkeit in den Erdnestern ist abhängig von den Niederschlägen; 1931/32 ergaben sich folgende Feststellungen:

cm³ Wasser in je 1000 cm³ Boden aus Erdnestern von Rh. paramaribensis.

Bodenfeuchtigkeit in der Untersuchungsperiode Juli 1931 bis Juni 1932.

		0-10 cm tief	10-20 cm tief	20-30 cm tief	Anzahl der Untersuchungen	Niederschläge in mm
1931	Juli	474	515		22	214,9
	August	428	421		44	194,0
	September	379	386		33	55,5
	Oktober	292	320	364	47	55,5
	November	274	301	338	15	31,0
	Dezember	368	345	469	36	264,0
1932	Januar	444	435	457	69	223,0
	Februar	388	399	432	36	108,0
	März	414	397	483	14	214,5
	April	446	424	505	48	548,2
	Mai	430	452	474	25	276,4
	Juni	486	485	504	25	226,9

In der Periode vom Oktober 1931 bis Juni 1932 fand ich im November mit 31,0 mm Niederschlag am wenigsten Arbeiterinnen. Die Trockenheit der vorangehenden Monate ermöglichte wegen Nahrungsmangels keine genügende Nachzucht. Mit dem Beginn der Regen im Dezember erhöhte sich der Arbeiterbestand rasch und stieg im Februar über 2000 für je 3 dm^3 untersuchten Nestvolumens (0—30 cm tief). Die erheblichen Schwankungen rühren zum Teil auch von ungleicher Entwässerung der Beete her, wodurch die Besiedlungsdichte stark beeinflußt wird; auch ist zu bemerken, daß zur Regenzeit die Aufzucht gelegentlich durch Ueberschwemmungen gehemmt wird, so daß Rückschläge eintreten können.

Die Ameisen befinden sich mit ihrer Brut während des ganzen Jahres hauptsächlich in den oberen Nestpartien bis 20 cm Tiefe; größere vertikale Verschiebungen treten besonders in ungleichaltrigen Kaffeebeständen auf, wo die Austrocknung durch Wind und Sonne lokale Unterschiede hervorruft.

Als wichtiger Faktor für eine vertikale oder horizontale Verschiebung der Erdnestbesiedelung erweist sich vor allem auch die Veränderung des Grundwasserspiegels. Wenn in der Regenzeit das Wasser in den die Beete umgrenzenden Gräben stark ansteigt, so hebt sich auch das Grundwasser unter dem Erdnest. Da nun die Bodenoberfläche in den Kaffeebeeten nicht gleichmäßig eben, sondern meist gegen die Beetmitte hin um einige dm höher liegt als an den Rändern, so wird in der Regenzeit am Rand die Ameisendichte abnehmen, in der Beetmitte aber durch Zuwanderung von den Rändern her beträchtlich vergrößert.

Derartige lagebedingte Verschiebungen konnte ich z. B. in drei Kaffeebeeten vor und nach der kleinen Regenzeit deutlich nachweisen. Die Niederschläge betrugen 1931 für den September und Oktober je 55 mm, November 31 mm, dagegen im Dezember 126 mm, Januar 1932 198 und Februar 230 mm (Abb. 33 B).

Zahlenmäßig lassen sich solche Verschiebungen mit folgender Tabelle veranschaulichen. Es handelt sich um ein Riesennest (Nr. 453) von Rh. paramaribensis, das sich über den ganzen Wurzelbereich zweier 6 m von einander entfernten Kaffeebäume erstreckte. Die Bodenoberfläche lag infolge des unsymmetrischen Beetquerschnittes bei Baum B 30 cm höher als bei Baum A.

Tabelle 4.

Zählungen in je 1 dm³ Nestmaterial.

Bodentiefe in cm	Ei		Larven		Nymph.		Arbeiterinnen		Männchen		Weibchen gefl.		Weibchen ungefl.	
	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B
1. Aufnahme: Ende der grossen Trockenzeit (10. Dez. 1931)														
0—10	109	220	19	24	149	34	775	1319	0	0	0	46	60	10
10—20	89	0	8	0	41	0	569	835	8	0	0	18	8	5
20—30	0	0	0	0	0	0	138	109	0	0	0	0	0	0
2. Aufnahme: Während der grossen Regenzeit (11. April 1932)														
0—10	0	263	0	309	0	310	0	1942	0	12	0	263	0	12
10—20	0	3298	0	2118	0	451	0	1810	0	451	0	0	0	118
20—30	0	322	0	320	0	663	6	663	0	0	0	0	0	20

Die Abwanderung aus dem tiefer liegenden Nestbereich bei A nach dem 30 cm höher liegenden bei B unter Einfluß der Regenzeit ist augenfällig.

Außer den hier skizzierten quantitativen Nestuntersuchungen wurden in den Kaffeebeeten zahlreicher Plantagen durch alle Jahreszeiten auch Tausende von Stichproben mit dem Spaten ausgehoben und auf das Vorkommen oder Fehlen von Ameisen untersucht. Nur so war es möglich, im Laufe der Zeit einen genauen Einblick in die Verteilung und Ausdehnung der Ameisenbesiedlung in den Versuchsparzellen zu gewinnen und die Befunde kartographisch zu verarbeiten. Als Beispiele für die sehr ungleiche Ameisenbesiedlung der Kaffeebeete greife ich hier einige dieser Situationspläne heraus; da Rh. paramaribensis nie ohne Wurzelläuse vorkommt, wurden gleichzeitig auch Erhebungen über das Auftreten dieser Schildläuse im Zusammenhang mit der Kaffeekrankheit (der in der Einleitung erwähnten Phloemnecrose) durchgeführt. So ließ sich die Ausdehnung sowohl einzelner kleiner Ameisennester im Wurzelwerk fünf- bis siebenjähriger Kaffeebäume, als auch der Riesennester, die sich über die Wurzeln mehrerer alter Kaffeebäume hinerstrecken, exakt feststellen.

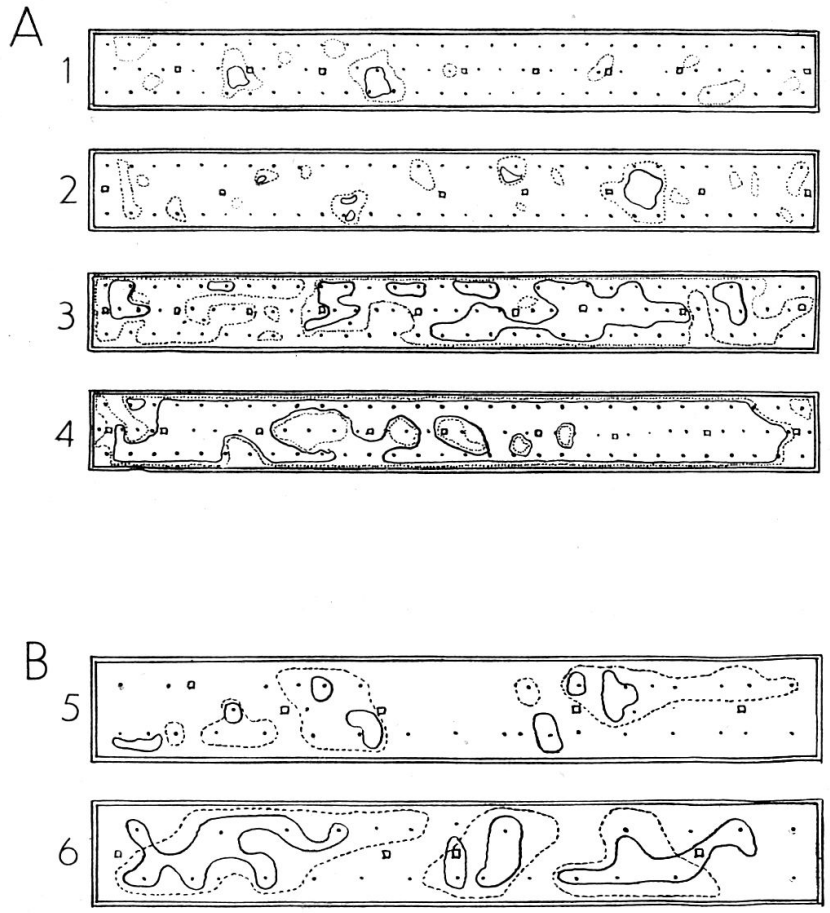


Abb. 33. A. Ungleicher Befall in vier Kaffeebeeten.
• • • 20jährige Kaffeebäume.
▫ Schattenbäume.
——— Grenzen der Rhizomyrma paramaribensis-Nester.
..... Grenzen des Befalles durch Wurzelcocciden.
Beete 1, 2: Feld XV B Pltg. Peperpot.
Beete 3, 4: Feld X B Pltg. Peperpot.
Aufnahme: 12.—20. Juli 1931.

B. Einfluß extremer Saisonbedingungen auf die Größe resp. den Umfang des bewohnten Nestareals von Rhizomyrma paramaribensis in zwei Kaffeebeeten.
——— 1. Aufnahme: Ende der kleinen Regenzeit (März) 1931, Grundwasserspiegel sehr hoch.
..... 2. Aufnahme: Ende der großen Trockenzeit (Dez.) 1931, Grundwasserspiegel sehr tief.
Beet 5, 6: Feld G. a. Pltg. Jagdlust.

3. Die Wurzelläuse der Kaffeepflanze als Trophobionten.

Es wurde schon darauf hingewiesen, daß sowohl Rh. paramaribensis als auch die Wurzelläuse in Surinam einheimisch waren, bevor die Liberiakaffeepflanze dort eingeführt wurde. Die primären Nährpflanzen der Wurzelläuse sind demnach unter den einheimi-

schen Florenelementen zu suchen, von wo aus nachträglich die Besiedelung der Kaffeewurzeln erfolgte, dank einer überraschenden Polyphagie mancher dieser Schildlausarten. In den Kaffeefeldern treten verschiedene dieser primären Nährpflanzen jetzt als Unkräuter auf; während aber an den Unkräutern die Vermehrung der Wurzelläuse und der auf letztere angewiesenen Ameisen sich stets in relativ engen Schranken hält, kann sich die Ueberhandnahme mit dem Uebergang auf die als Monokultur gehaltene Kaffeepflanze ins Ungemessene steigern. Ich bringe vorerst eine Liste aller von mir an der Liberiakaffeepflanze in Surinam gesammelten Pflanzenläuse.

Liste der an Liberiakaffee in Surinam auftretenden Pflanzenläuse.

An Wurzeln:

Coccidae	**	Rhizoecus coffeae Laing
„	***	Rhizoecus moruliferus Green
„	**	Rhizoecus caladii Green
„	***	Pseudorhizoecus proximus Green
„	***	Pseudorhizoecus migrans Green
„	**	Geococcus coffeae Green
„	**	Pseudococcus radicis Green
„	***	Pseudococcus podagrosus Green
„	*	Phenacoccus surinamensis Green
„	*	Ortheziopa reynei Laing
Pemphigidae	***	Geopemphigus surinamensis Hille Ris Lambers

Am Stamm:

Coccidae	*	Pseudococcus citri Risso
„	*	Pseudococcus bromeliae Bouché = Ps. brevipes Ckll.

An unverholzten Trieben:

Coccidae	*	Lecanium viride Green
„	**	Pseudococcus brevipes Ckll.

An Blättern:

Coccidae	*	Lecanium viride Green
„		Ichnaspis longirostris Sign.
„		Orthezia insignis Dougl. (nur experimentell)
Aphidae		Toxoptera aurantii Boyer

*** Nur mit Ameisen zusammen
** Vorwiegend mit Ameisen zusammen
* Zuweilen mit Ameisen zusammen
Ohne * Nie mit Ameisen zusammen gefunden.

An Beeren:

Coccidae	Pseudococcus citri Risso
„	Selenaspis articulatus Morg.

Von den allgemein in den Kaffeefeldern von Surinam auftretenden Unkräutern sind folgende auf Wurzelläuse untersucht worden:

I. Gramineen.

Leptochloa virgata (L.) P. B.
Digitaria marginata Link
D. horizontalis Willd.
Eragrostis ciliaris (L.) Link
Setaria geniculata (Lam.) P. B.
Panicum barbinode Trin.
P. pilosum Sw.
P. laxum Sw.
* P. spectabile Nees = Echinochloa polystachya (H.B.K.) Hitchc.
P. sabulicola Nees = Echinochloa crus-galli (L.) P. B. subsp. crus pavonis (H.B.K.) Hitchc.
P. maximum Jacq = P. jumentorum Pers.
* Orthoclada laxa (Richard) P. B. = Orth. rariflora (Lam.) P. B.
Leersia hexandra Sw.
Hymenachne amplexicaulis (Rudge) Nees = P. amplexicaule Rudge
* Paspalum compressum (Sw.) Raspail = Axonopus compressus (Sw.) P. B.
P. conjugatum Berg.
* P. virgatum L.
* P. melanospermum Desv.
* P. millegrana Schrader
Olyra latifolia L.
Imperata brasiliensis Trin.
Andropogon bicornis L.
Sporobolus Jacquemontii Kunth = S. indicus (L.) R. Br.
Cynodon dactylon (L.) Pers.
Cenchrus echinatus L.
Eriochloa punctata (L.) Desv.
Trachypogon plumosus Nees
Rottboellia exaltata L. f.

II. Cyperaceae.

* Cyperus ligularis L. = Mariscus ligularis (L.) Urban
* C. ferax Rich. = Torulinium ferax Urban
* C. Luzulae (L.) Retz

* bedeutet Vorkommen von Kaffeewurzelläusen.

* C. Chalaranthus Presl
* Kyllinga brevifolia Rottb.
K. pumila Michx.
* Scleria pratensis Lindl. = S. pterota Presl
Scirpus micranthus Vahl.

III. Aus anderen Familien.
* Blechum Brownei Juss.
* Sparganophorus Vaillantii Gartn.
* Lepidagathis alopecuroidea (Vahl.) R. Br.
Paullinia pinnata L.
* Caladium bicolor
* Leonotis spec.
* Hyptis recurrens
* Montrichardia spec.

Unter diesen wildwachsenden Pflanzen, die in den Kaffeefeldern als Unkräuter auftreten, sind die Gramineen und Cyperaceen besonders stark vertreten. Mit einer einzigen Ausnahme (Rhizoecus moruliferus Green) konnte ich alle von mir an Kaffeewurzeln nachgewiesenen Schildlausarten auch an einheimischen Wildpflanzen wiederfinden, entweder für sich allein oder als Trophobionten von Ameisen. Die ursprünglichen kleinen Ameisennester von Rhizomyrma paramaribensis und Rh. rutgersi fand ich am Wurzelwerk von Unkrautpflanzen an Beeträndern und auf den gut drainierten Dämmen.

An den Wildpflanzen ist infolge der geringen Ausdehnung der Wurzeln sowohl der Befall durch Schildläuse allein als auch die Vermehrung der in Trophobiose lebenden Ameisen und Wurzelläuse, im Vergleich zur Kaffeepflanze, sehr beschränkt. Immerhin läßt sich schon an den Unkräutern feststellen, daß bei Gegenwart von Rhizomyrma auch die Schildläuse bedeutend zahlreicher vorhanden sind. Folgende Zählungen an einer in den Kaffeefeldern sehr häufig anzutreffenden Caladium-Art (wahrscheinlich C. bicolor) mögen dies beweisen:

Am 21. April 1931 untersuchte ich auf der Plantage Jagdlust 60 Caladiumpflanzen auf Wurzelläuse, wovon 50 befallen waren (je 5—50 Schildläuse, im Mittel 18 pro Pflanze). Geococcus coffeae war darunter am stärksten vertreten. Am 29. Juli 1931 prüfte ich auf der Plantage Peperpot 108 weitere Caladium-Wurzelsysteme, 70 darunter waren frei von Schildläusen, an 34 andern fand ich nur Schildläuse (im Mittel 14 pro Pflanze) und an vier Stöcken Schildläuse (im Mittel 88 pro Pflanze) zusammen mit der Ameise Rhizomyrma paramaribensis. Es handelte sich dabei um vier winzige Ameisenkolonien mit je 20—40 Arbeiterinnen und 2—5 flügellosen Weibchen. Immerhin ist die deutliche Steigerung des Schildlausbefalles durch die Gegenwart der Ameise doch un-

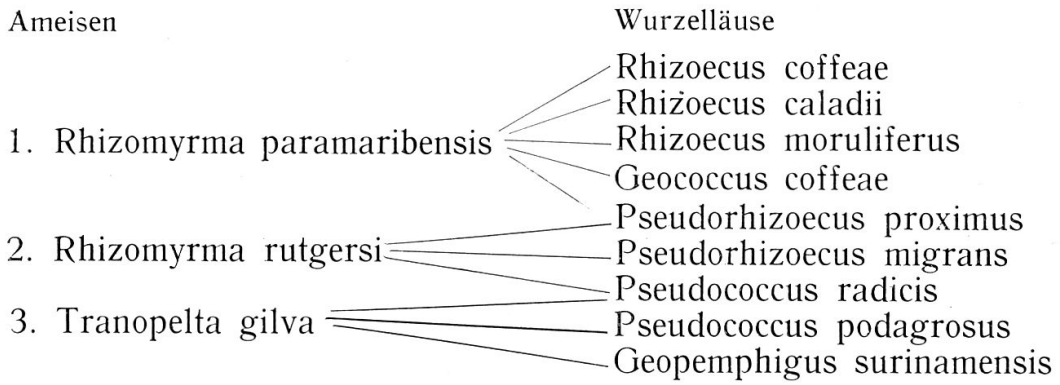
verkennbar. Die Cocciden gehörten den drei Arten Rhizoecus caladii, Rh. coffeae und Geococcus coffeae an; an einer von Ameisen besiedelten Pflanze saßen beide Rhizoecus-Arten nebeneinander. Entsprechende Befallsverhältnisse, nur mit geringern Zahlen, konnte ich auch an Gramineen und Cyperaceen feststellen.

Rhizomyrma rutgersi weicht in ihrem Verhalten zu den einheimischen Pflanzen insofern ab, als ihre Ameisennester an den Wurzeln von Paspalum virgatum und Sparganophorus vaillantii etwas größere Dimensionen erreichen können (aber immerhin lange nicht so groß sind wie an Kaffee), was mit der ausgedehnteren Bestockung dieser Pflanzen zusammenhängt. In den Rh. rutgersi-Nestern fand ich entweder Pseudorhizoecus proximus, Pseudorhizoecus migrans oder Pseudococcus radicis als Trophobionten, nie zwei dieser Schildlausarten beisammen im gleichen Ameisennest.

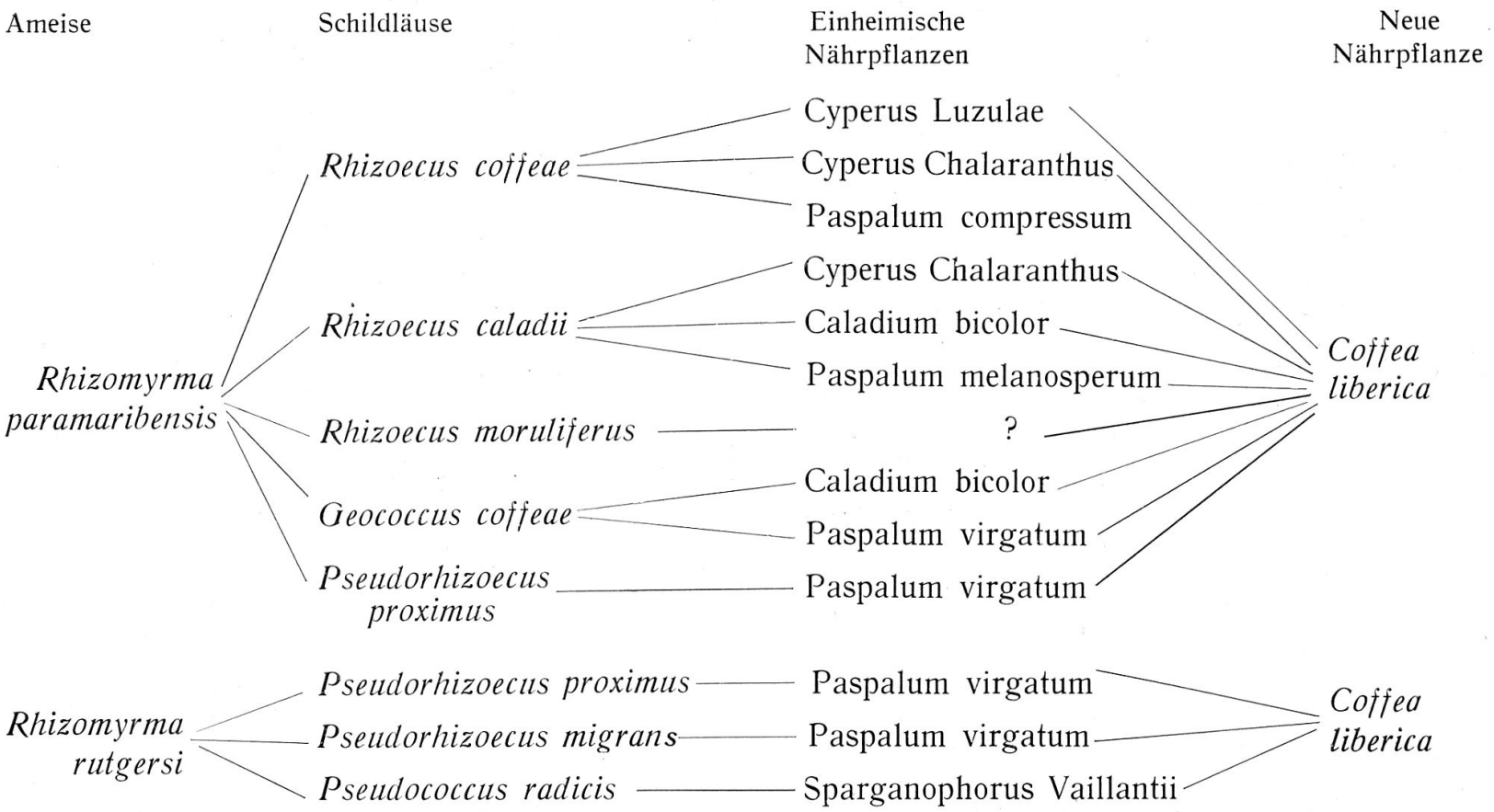
Oberirdisch lebende Cocciden werden seltener von Ameisen aufgesucht und die gegenseitigen Beziehungen bleiben dann lockerer. Pseudococcus citri wird z. B. besucht von Pheidole biconstricta und Solenopsis picea, Lecanium viride von Pheidole biconstricta und Crematogaster curvispinosa, Pseudococcus brevipes von Solenopsis picea.

Aber auch die unterirdisch lebenden Cocciden verhalten sich bezüglich des Ameisenbesuches ungleich, wie aus unserer Schildlausliste zu ersehen ist; die einen Arten sind nur gelegentlich mit Ameisen zusammen anzutreffen (Phenacoccus surinamensis, Ortheziopa reynei), andere Wurzelläuse fand ich ausschließlich in Ameisennestern (Pseudorhizoecus proximus, P. migrans, Pseudococcus podagrosus und Geopemphigus surinamensis).

Von Ameisen, die nie ohne Wurzelläuse angetroffen wurden, kenne ich aus den Kaffeefeldern Surinams nur die folgenden drei Arten:



Greifen wir für die beiden Rhizomyrma-Arten die Zusammenhänge mit ihren trophobiontischen Schildläusen und deren Nährpflanzen heraus, so ergibt sich folgende U e b e r s i c h t:


Ameise
Schildläuse
Einheimische Nährpflanzen
Neue Nährpflanze
Rhizomyrma paramaribensis
Rhizoecus coffeae
Rhizoecus caladii
Rhizoecus moruliferus
Geococcus coffeae
Pseudorhizoecus proximus
Cyperus Luzulae
Cyperus Chalaranthus
Paspalum compressum
Cyperus Chalaranthus
Caladium bicolor
Paspalum melanosperum
?
Caladium bicolor
Paspalum virgatum
Paspalum virgatum
Coffea liberica
Rhizomyrma rutgersi
Pseudorhizoecus proximus
Pseudorhizoecus migrans
Pseudococcus radicis
Paspalum virgatum
Paspalum virgatum
Sparganophorus Vaillantii
Coffea liberica

Die Wechselbeziehungen sind vor allem dadurch kompliziert, daß die weitaus häufigste Ameisenart Rhizomyrma paramaribensis mit fünf Schildlausarten in Trophobiose leben kann und daß sich die Nährpflanzenkreise dieser Schildläuse teilweise überschneiden (Cyperus Chalaranthus, Caladium bicolor) und alle auch Coffea liberica umfassen. Der Liberiakaffeeanbau hat die Uebervermehrung von Rhizoecus coffeae besonders begünstigt und damit auch die gewaltige Ausdehnung der paramaribensis-Nester ermöglicht.

Laing (1925) und Green (1933) haben die in Frage kommenden trophobiontischen Schildläuse benannt und nach ihren systematischen Kennzeichen beschrieben; ich verweise in dieser Hinsicht auf ihre Publikationen. Einzig die weiblichen Tiere von Rhizoecus coffeae waren schon vor meinen Untersuchungen durch Reyne gesammelt und von Laing (1925) untersucht worden. Die vorher nicht bekannten Schildlausmännchen von Rhizoecus coffeae fand ich ausschließlich in paramaribensis-Nestern an Kaffeewurzeln, nie in den kleinen Ameisennestern an Unkräutern, die Männchen von Pseudorhizoecus proximus und P. migrans dagegen konnten auch in Ameisennestern an einheimischen Pflanzen nachgewiesen werden. Von Rhizoecus caladii, Rh. moruliferus und Geococcus coffeae sind männliche Tiere unbekannt geblieben.

Bei den am Schlusse dieses Kapitels mitgeteilten Bodenuntersuchungen habe ich versucht, die in den Ameisennestern vorgefundenen Schildläuse nach ihrem Alter auseinander zu halten, um einen genauern Einblick in das zeitliche und örtliche Auftreten der verschiedenen Entwicklungsstadien zu gewinnen. Dabei mußte ich mich in der Hauptsache an Größenunterschiede halten, da exaktere

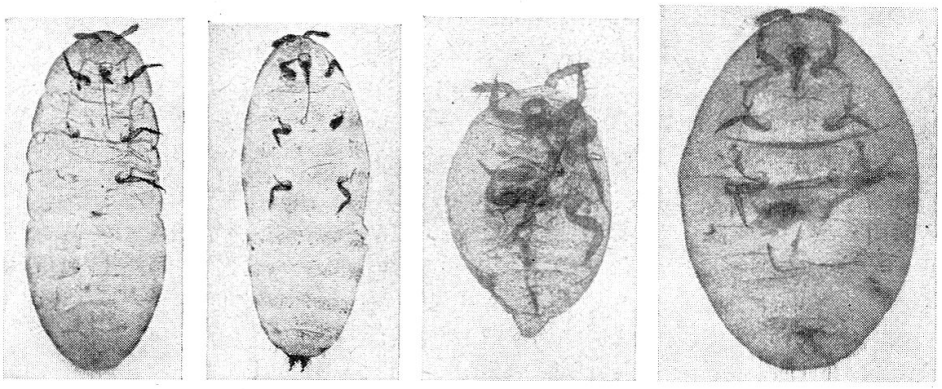


Abb. 34. a—d: Wurzelcocciden, mazeriert und gefärbt mit Säurefuchsin. Dauerpräparate.
a: Rhizoecus caladii Green. Vergr. 26,6 ×
b: Geococcus coffeae Green. Vergr. 17,5 ×
c: Pseudorhizoecus migrans Green. Vergr. 26,0 ×
d: Rhizoecus coffeae Laing. Vergr. 30,1 ×.

Feststellungen über Zahl und Zeitpunkt der Schildlaushäutungen in Anbetracht meiner übrigen Untersuchungsaufgaben nicht möglich waren. Zudem mußte auch der Umstand, daß die Ameisen alle Abfälle, also auch die abgestreiften Exuvien ihrer Trophobionten sofort entfernen, das sichere Auseinanderhalten der wirklichen Häutungsstadien wesentlich erschweren, wobei noch hinzu kam, daß es sich öfters um ein Gemisch bisher unbekannter Arten handelte, deren Jungstadien nicht immer auseinander zu halten waren.

Entwicklungsgang von Rhizoecus coffeae Laing.

Diese in den Kaffeefeldern von Surinam weitaus am häufigsten anzutreffende (über 95 Prozent der vorhandenen Schildläuse) wurzelbewohnende Coccide ließ sich in Laboratoriumszuchten nicht dauernd beobachten, nur einmal blieben einige Tiere durch sechs Wochen hindurch am Leben. Ich war daher zur Hauptsache auf Freilandbeobachtungen und periodische Bodenuntersuchungen angewiesen.

Auffallend ist der Unterschied in der Entwicklung dieser Schildläuse beim Fehlen oder Vorhandensein der Ameisen. Lebt Rhizoecus coffeae ameisenfrei, was vorzugsweise auf einheimischen Pflanzen beobachtet werden kann, so beschränkt sich der Wurzelbefall auf die oberste Bodenschicht (nicht unter 20 cm tief). Die große Trockenheit kann deshalb von den selbständig lebenden Schildläusen der Arten Rhizoecus coffeae, Rh. caladii und Geococcus coffeae in dieser Bodenschicht, wo auch die befallenen Würzelchen meist vertrocknen, am sichersten im Eistadium überdauert werden. Schon von der Mitte der vorausgehenden Regenzeit an beginnen die Rhizoecus-Weibchen mit der Ablage von 60—80 Eiern, die von einer pulverigen oder kurzfädigen Wachshülle umgeben sind. Ein Abwandern der legereifen Weibchen auf größere Entfernung von der ursprünglichen Saugstelle erfolgt bei Rhizoecus, im Gegensatz zu Geococcus, nicht. Das Ausschlüpfen, Umherwandern und Festsaugen der ameisenfreien Rhizoecus-Larven erfolgt in der kleinen Regenzeit, worauf in der folgenden kleinen Trockenzeit die Ernährungsbedingungen sich wieder ungünstiger gestalten. Die Schildläuse reagieren durch vermehrte Ausscheidung eines mehligen Wachsüberzuges auf diese ungünstigen Außenbedingungen. Das Heranwachsen zum legereifen Stadium erfolgt im Laufe der großen Regenzeit. Die selbständig, d. h. nicht als Trophobionten von Ameisen lebenden Rhizoecus coffeae, scheinen demnach im allgemeinen nur eine Generation pro Jahr zu durchlaufen, mit dem Eistadium in der großen Trockenzeit und der Legereife in der großen Regenzeit.

Lebt Rhizoecus coffeae dagegen als T r o p h o b i o n t im Erdnest von Rhizomyrma paramaribensis, so gestaltet sich der Entwicklungsverlauf wesentlich anders. Unter der Obhut dieser Ameise sind die Schildläuse dem äußeren Wechsel der Jahreszeiten weniger unterworfen, weil die Grabarbeit der Ameisen auch tiefer liegende, vor dem Vertrocknen geschützte Wurzeln zugänglich macht, und bei übermäßiger Bodennässe ein Wegtransport der Schildläuse nach besser drainierten, erhöhten Stellen stattfindet. Da die Feuchtigkeitsverhältnisse im Ameisenstaat ausgeglichener sind als außerhalb, fehlen den von den Ameisen in Pflege genommenen Schildläusen Wachsausscheidungen auch in der Trockenzeit, zum Unterschied von den ameisenfrei lebenden Rhizoecus-Individuen. Im Ameisennest wird die Entwicklung von Rhizoecus coffeae weniger von den klimatischen Verhältnissen als von den Ameisen selber reguliert. Generation folgt auf Generation, so daß wir hier zu jeder Jahreszeit die verschiedensten Schildlausstadien nebeneinander vorfinden, wie am Schlusse dieses Kapitels an Hand umfangreicher Auszählungen gezeigt werden kann.

Für Rhizoecus coffeae im Erdnest von Rhizomyrma paramaribensis, an den Wurzeln der Liberiakaffeepflanze, konnte ich die folgenden Entwicklungsstadien unterscheiden:

a) E i , oval, 0,04 mm lang und 0,02 mm breit; kurz vor dem Ausschlüpfen der Larve etwas größer. Die Schildlauseier werden von den Ameisenarbeiterinnen in Brutkammern aufgestapelt, oft zusammen mit Ameisenlarven oder Ameisenpuppen.

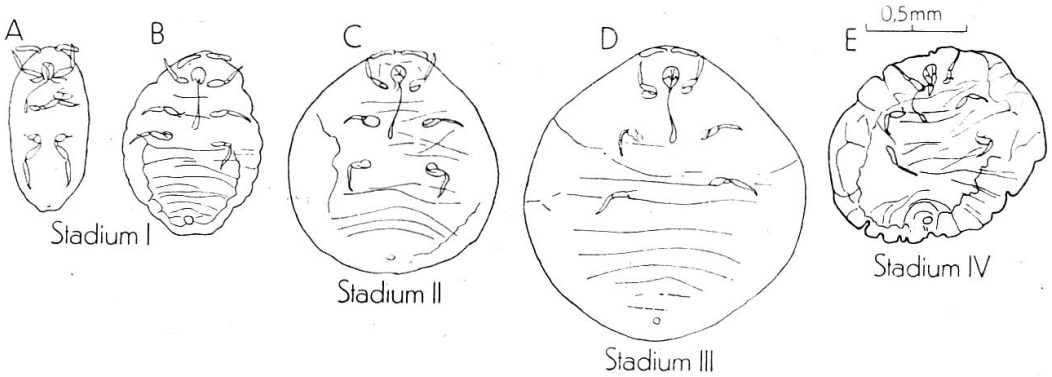


Abb. 35. Rhizoecus coffeae.
♀ Stadien I—IV aus einem Neste von Rhizomyrma paramaribensis.

Die Eier, aus denen Weibchen entstehen, kann ich von den männlich bestimmten Eiern nicht unterscheiden.

b) Als W e i b c h e n I bezeichne ich die anfangs mehr als doppelt so lang wie breiten weiblichen Schildläuse bis 0,8 mm Länge und 0,6 mm Breite. An den Wurzeln saugen schon Individuen von 0,3 mm Länge und 0,18 mm Breite; dabei bleibt offen,

ob diese aus Eiern hervorgingen oder erst nach der Embryonalzeit geboren wurden, denn ich konnte für Rhizoecus coffeae auch Viviparität feststellen.

Dieser Nachweis gelang mir in Laboratoriumsbeobachtungen im April 1932. Weibchen im Stadium III, von denen ich während 12 Stunden die Ameisen ferngehalten hatte, ließen in mühsamem Geburtsakte Larven von 0,32 mm Länge und 0,11 mm Breite teilweise aus der Hinterleibsspitze austreten. Die mikroskopische Untersuchung solcher viviparer Weibchen ergab das Vorhandensein von maximal acht Jungen pro Muttertier. Das vollständige Ausstoßen der Jungen konnte ich in der Beobachtungszeit nicht direkt verfolgen; der ganze Vorgang erweckte aber die Vorstellung, daß im Ameisenneste die Geburt durch Zugreifen der Ameisenarbeiterinnen, die es ja auch verstehen, Schildläuse unbeschädigt von den Pflanzenwurzeln abzulösen, wesentlich abgekürzt worden wäre. Diese Viviparität macht es auch verständlich, daß wir bei unsern Auszählungen (siehe später) stets mehr Stadien I als Eier konstatierten.

Die Begattung durch die ungefähr gleich großen Männchen findet schon während des Stadiums I statt; ich werde auf diesen Umstand zurückkommen. Die Frage nach der Zahl der Häutungen muß ich offen lassen.

c) Als Weibchen II fasse ich weibliche Schildläuse von 0,9—1,4 mm Länge und 0,7—1,1 mm Breite zusammen; Rhizoecus coffeae nimmt jetzt zum Unterschied von Rh. caladii und Rh. moruliferus und andern Rhizoecus-Arten (Laing 1925) eine rundliche Gestalt an. Es ist das Stadium stärkster Honigtauausscheidung.

d) Als Weibchen III bezeichne ich das Rhizoecus-Weibchen kurz vor und während der Ablage von Eiern oder jungen Larven. Das Stadium III beginnt bei den Körperdimensionen von 1,4 : 1,1 mm, wobei die Länge bis 2,2, die Breite bis 1,6 mm ansteigen kann. Die Honigtauauscheidung nimmt nun ab und hört mit der Eiablage ganz auf. Die Ameisen lösen dann die legereifen Schildlausweibchen von den Wurzeln ab und transportieren sie in blind endigende Kammern. Die abgelegten Eier werden durch die Ameisenarbeiterinnen sofort in besondere Brutkammern transportiert, so daß man nur selten Eier oder Junglarven bei den legenden Schildlausweibchen antrifft. Das Durchschnittsgewicht beträgt für Eier 0,4, Stad. I = 2,6; II = 8,3; III = 17,7 Milligramm.

e) Weibchen IV umfaßt die nach der Ablage von Eiern oder Junglarven stark geschrumpften, runden Individuen, deren Körpergröße z. B. auf 0,60 : 0,62 mm zurückgeht, und die meist bald von den Ameisenarbeiterinnen in die Abfallräume wegtransportiert werden. Die Müllhaufen sind turmartig, 2—5 mm hoch und befinden sich in größern, grottenartigen Höhlungen, in welche

regelmäßig auch wieder frische Würzelchen hineinwachsen, die sich oft in spiraligen Windungen an den Abfallhaufen anschmiegen und einen ergiebigen Futterplatz für Schildläuse bilden.

f) Männchen. Das männliche Nymphenstadium und das ausgewachsene Männchen sind von allen Weibchenstadien leicht zu unterscheiden. Alle männlichen Tiere gehen aus Eiern hervor; ihre Mütter sind schon im Stadium I an der schärfern Körpersegmentierung und an den nach unten umgeschlagenen Seitenrändern, und im Stadium III dann an der geringern Körpergröße von den viviparen Weibchen zu unterscheiden. Männchen entstehen nie vivipar, wie es nach meinen Beobachtungen für Weibchen (ob für alle?) von Rhizoecus coffeae und Pseudococcus radicis festgestellt ist. Ich kenne bei den Rhizoecus coffeae-Männchen nur die Entwicklungsstadien Ei — Nymphe — Imago; eine aktive Nahrungsaufnahme wurde nie beobachtet. Damit stimmt meine weitere Feststellung überein, daß die geflügelten Männchen von Pseudococcus radicis direkt den in Wachsfäden eingehüllten Eierpaketen entschlüpfen, ohne daß vorher ein freies Nymphenstadium zu beobachten wäre. Solche Eierpakete lieferten aber ausschließlich Männchen.

Green (1933) beschreibt das bisher unbekannte Männchen von Rhizoecus coffeae nach dem von mir gesammelten Alkohol-Material. Es ist 0,60—0,85 mm lang und 0,20—0,26 mm breit

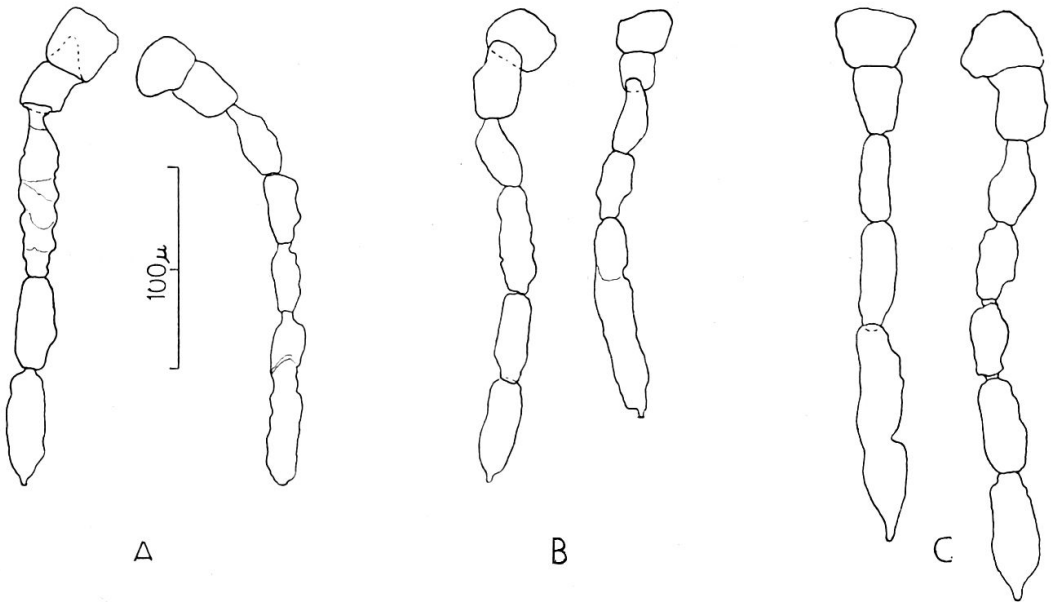


Abb. 36. Asymmetrische Antennenpaare von Rhizoecus coffeae ♂.
Die Verschmelzung von Fühlergliedern ist nicht an einen bestimmten Antennenabschnitt gebunden.
A: 5- und 6gliedrige Fühler
B: 6- und 5gliedrige Fühler
C: 5- und 7gliedrige Fühler.

(also von ähnlicher Größe wie Weibchen I), fällt aber durch seine etwas gelbliche Farbe auf. Es besitzt nach Green (l. c. S. 52) „4 unpigmented ocelli". Dazu möchte ich jedoch bemerken, daß an lebenden Männchen schon bei Lupenbetrachtung eine deutliche Rotpigmentierung zu erkennen ist. Die in der Regel durch Gliederverschmelzung stark asymmetrischen Antennen zeigen fünf bis sieben Glieder. Während die Männchen des Genus Pseudorhizoecus völlig flügellos sind, weisen diejenigen von Rhizoecus coffeae noch winzige Flügelstummeln auf; Green (1933, S. 52) beschreibt sie als „rudimentary wings consisting of two short stout truncate members articulated to the thorax: the upper (larger) member with the curved seta at its distal extremity: the lower (smaler) member presumably represents the base of the halter". Auch bei der Untersuchung eines größeren Sammelmateriales fand ich stets nur die eben beschriebenen rudimentären Flügel. Die Reduktion der Flügel zeigt, daß die Männchen am Orte ihres Entstehens bleiben müssen. Die flügellosen Rh. paramaribensis-Weibchen befassen sich hauptsächlich mit diesen Männchen und tragen sie häufig umher. Man findet die jungen Männchen oft gruppenweise unbeweglich in Nestkammern und die männlichen Nymphen von Rhizoecus mit Schildlauseiern zusammen. Die kopulationsfähigen Männchen fand ich dagegen inmitten junger Weibchen des Stadiums I.

Die Flugunfähigkeit der Männchen von Rhizoecus coffeae wird in gewisser Hinsicht kompensiert durch den weiter unten zu besprechenden passiven Lufttransport der Schildlausweibchen durch die geflügelten Ameisenweibchen beim Hochzeitsfluge. Die Kopulation der Männchen mit den Weibchen von Rhizoecus coffeae konnte ich oftmals beobachten; das Schildlausweibchen, das sich inmitten oder nahe dem Abschlusse des Stadiums I befindet, wird von dem lebhaften Männchen von vorn, von der Seite oder von hinten erklettert. Die Vereinigung dauert 5—20 Sekunden; darauf wird ein anderes in der Nähe befindliches Weibchen begattet. Während der Kopulation bleiben einzelne, kleinere Weibchen bewegungslos, andere, größere wandern langsam weiter und tragen das Männchen eine kurze Strecke fort. Die erschöpften Männchen werden von den Rhizomyrma-Weibchen auf die Abfallhaufen transportiert.

Die Honigtauausscheidung wird durch Anstoßen mit den Ameisenfühlern angeregt. Bei Schildläusen vom Stadium I sind die ausgeschiedenen Tröpfchen noch sehr klein. Im Stadium II bilden sich innerhalb einer Stunde Flüssigkeitstropfen von 0,02 mm Durchmesser, welche aber während einer weitern Stunde nicht merklich an Größe zunehmen; wird das Tröpfchen mit einer Nadel entfernt, so entsteht wieder ein neues. In den Erdnestern wird der Honigtau von den Ameisen aufgeleckt, bevor sich ein eigentliches

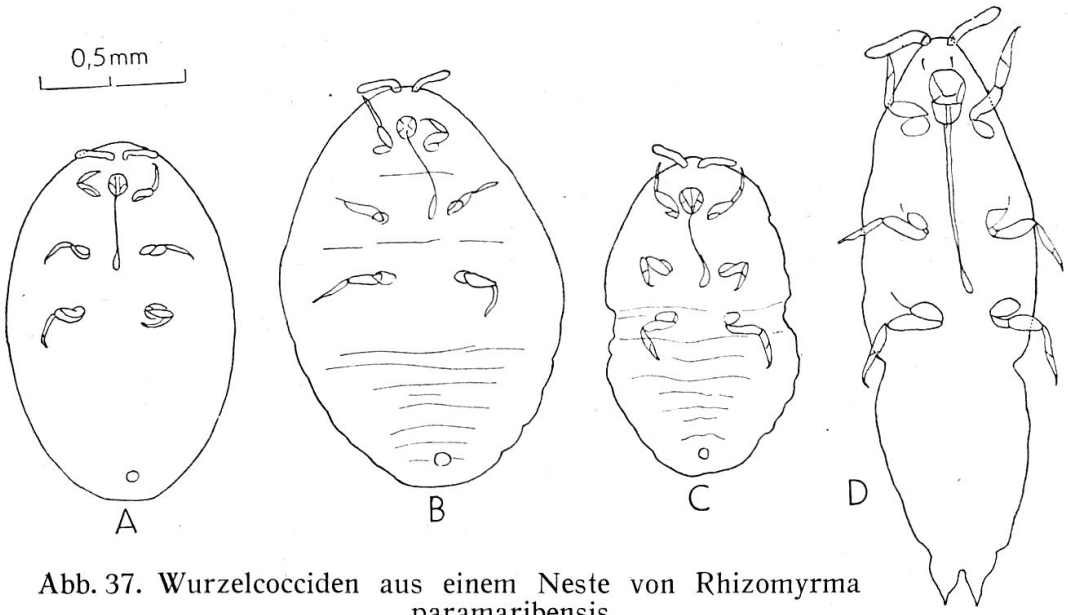


Abb. 37. Wurzelcocciden aus einem Neste von Rhizomyrma paramaribensis.
A und B: Formen des Stadiums II von Rhizoecus coffeae ♀, stark Honigtau absondernd.
C: Deformation (Einschnürung) durch die Rhizomyrma-Mandibeln an Rhizoecus coffeae ♀.
D: Desgleichen an Geococcus coffeae ♀.

Tröpfchen bilden kann. In kleinen Zeitintervallen wird hier das Betrillern mit den Fühlern wiederholt, um den Honigtaufluß nicht versiegen zu lassen. Stark honigtauausscheidende Weibchen sind an ihrem prall angeschwollenen, glänzend durchscheinenden Körper zu erkennen. Werden diese durch die Ameisen von einer Wurzel zu einer anderen disloziert, was zur großen Regenzeit bei plötzlich einsetzendem Sturzregen und bei ansteigendem Grundwasserspiegel häufig eintritt, so zeichnet sich die pinzierende Wirkung der tragenden Ameisenmandibeln am Körper der Coccide deutlich ab. Gewöhnlich verschwinden solche Druckstellen wieder, gelegentlich bleiben aber dauernde Einkerbungen zurück (Abb.). Der Umstand, daß solche abgelöste Rhizoecus-Weibchen oft dicht vor das Kopfende von Ameisenlarven hingelegt werden, läßt vermuten, daß auch eine direkte Honigtauaufnahme durch Ameisenlarven möglich sei. Jedenfalls fand ich auffallend reich gefütterte Ameisenlarven wiederholt dicht bei Schildläusen aus dem Stadium II, die von den Wurzeln zu den Ameisenlarven hintransportiert worden waren. Auffallend ist weiter die Feststellung (vergl. auch die Auszählungstabellen am Schlusse dieses Kapitels), daß die Weibchen II viel weniger zahlreich vorhanden sind als das Stadium I. Ich erhielt den Eindruck, daß die Ameise nur die besonders honigtauergiebigen Weibchen von Rhizoecus coffeae an den Kaffeewurzeln im Nest behält, die andern aber laufen läßt. Infolgedessen findet

man selbständig lebende Weibchen des II. Stadiums stets dicht außerhalb der Rhizomyrma-paramaribensis-Nester, wo sie an einzelnen peripheren Kaffeewurzeln oder an Wurzeln von Unkräutern saugen, aber nicht tiefer als 20 mm in den Boden eindringen. So wird jedes Rhizomyrma-Nest auch wieder zum Ausstrahlungszentrum von Schildläusen. Viele weiblichen Rhizoecus coffeae gehen aber im Uebergang vom Stadium I zu II aus mir unbekannten Gründen ein und werden von den Ameisen auf die Abfallhaufen geschafft; dadurch erfährt die Zahl der Weibchen II gleichfalls eine wesentliche Verminderung.

Entwicklungsgang von Geococcus coffeae.

Bei dieser Schildlausart sind die aktiven Wanderungen noch ausgeprägter als bei Rhizoecus coffeae. Geococcus findet sich nicht selten in größern Kolonien (mit oder ohne Ameisen) an Caladiumwurzeln und an jungen Kaffeepflanzen. In niederschlagsreichen Perioden trifft man bei aufmerksamer Untersuchung der Bodenoberfläche unter den abgefallenen Blättern in den Kaffeebeeten nicht selten wandernde Geococcus-Weibchen.

Besonders häufig fand ich diese bis 3,5 mm langen, schlanken Weibchen im April 1931 in einem unkrautfreien Kaffeebeete der Plantage Jagdlust; eines der Tiere sah ich eine Wegstrecke von 12 m zurücklegen, wobei in der Minute Distanzen von 3—10 cm überwunden wurden. An einer Stelle, wo die Wassergräben zwischen den Beeten „trocken" lagen, konnte ich zu mehreren Malen auch den Uebertritt von einem Beet zum benachbarten konstatieren. Diese ameisenfreien Geococcus-Weibchen warten mit der Ablage ihrer 80—120 gelblichen Eier bis zum Beginn der Trockenzeit; vorher scheidet das Tier reichlich Wachsfäden aus, so daß das Eipaket in einen Sack von 3—5 mm Länge zu liegen kommt. Das Gelege wird in beliebige Höhlungen in der obersten Bodenschicht untergebracht. Falls die Eiablage durch Regenfälle unterbrochen wird, marschiert das Weibchen auf dem Boden weiter und hinterläßt nur eine feine weiße Wachsspur. Tritt neuerdings Trockenheit ein, so wird die Wachsausscheidung wieder intensiver, und es kann ein weiteres Eipaket abgelegt werden. In frisch behackten Kaffeefeldern findet man deshalb zu Beginn der Trockenzeit den Boden zuweilen von zahlreichen, feinen Wachsspuren der durch die Bodenbearbeitung aufgestörten wandernden Geococcus-Weibchen überzogen.

Mit Eintritt der kleinen Regenzeit schlüpfen die Jungen aus den Eipaketen aus und dringen dann in den Boden ein, um an frischen Wurzeln zu saugen. Hier bleiben sie meist auch während der kleinen Trockenzeit, indem sie nun durch stärkere Wachsaus-

scheidungen auf die für die Nahrungsaufnahme ungünstigeren Verhältnisse reagieren. Die Eiablage findet bei den außerhalb der Ameisennester lebenden Geococcus-Weibchen demnach in der Hauptsache in der großen Trockenzeit statt; der Entwicklungsgang innerhalb der Rhizomyrma paramaribensis-Nester wurde nicht eingehender studiert, da Geococcus coffeae wie auch Rhizoecus caladii und Rh. moruliferus in den genannten Ameisennestern der Zahl nach hinter Rhizoecus coffeae sehr stark zurücksteht. Die drei erstgenannten Schildlausarten unterscheiden sich aber auffallend von Rhizoecus coffeae durch die stets langgestreckte Körperform, die im trophobiontischen Zustande zu einer walzenförmigen (nicht kugeligen) Hypertrophie führt.

Besonderes Interesse kommt auch den beiden Arten des von Green (1933, S. 55) nach meinem surinamischen Sammelmaterial beschriebenen neuen Genus *Pseudorhizoecus* zu. Diese Gattung unterscheidet sich von Rhizoecus durch das Fehlen der Setae am Analring; während bei Rhizoecus coffeae nur die Weibchen augenlos sind, fehlen bei Pseudorhizoecus Sehorgane auch den Männchen; letztere besitzen übrigens auch keine Flügel oder Flügelrudimente. Die runden weißen Pseudorhizoecus-Eier werden von den Ameisen nicht nur einzeln transportiert, wie ich dies für die Eier von Rhizoecus, Geococcus und Pseudococcus feststellte, sondern paketweise. Die ausgewachsenen Weibchen von Pseudorhizoecus proximus sind 0,9 —1,2 mm lang und 0,85—1,0 mm breit; diejenigen von Pseudorhizoecus migrans 1,0—1,4 mm lang und 0,7—0,9 mm breit; die Männchen der erstgenannten Art sind 0,55—0,70, die der zweiten 0,7—0,8 mm lang. Die Larven von migrans sind nicht rundlich wie jene von proximus, sondern tubusartig ausgezogen; das Hinterende wird ähnlich wie bei Membracidenlarven emporgerichtet. Die älteren Stadien erscheinen dagegen gedrungen walzenförmig. Die Honigtauausscheidung ist bei migrans reichlicher als bei proximus. Pseudorhizoecus proximus kann in Nestern von Rhizomyrma paramaribensis auch gemeinsam mit Rhizoecus coffeae angetroffen werden. Findet man in einem Rhizomyrma paramaribensis-Nest neben Rhizoecus coffeae auch Pseudorhizoecus proximus, so kann man vermuten, daß noch andere Schildlausarten im gleichen Neste vorhanden sind. An älteren Bäumen stellt sich auch Ortheziopa reynei ein, eine Coccide, die in dem oberflächlichen Wurzelfilz und längs der Erdrisse bis 10 cm tief in den Boden eindringt und an den jüngsten Kaffeewürzelchen sich festsaugt. Ortheziopa fand ich nie in den bewohnten Gängen und Kammern des Nestes von Rhizomyrma. Pseudorhizoecus proximus und Ps. migrans sind, wie auch Geopemphigus, gegen hohe Bodenfeuchtigkeit weniger empfindlich als Rhizoecus und Geococcus und halten sich deshalb mehr am Grunde eines Ameisennestes auf, wenn ein Artengemisch von Schildläusen vorliegt.

Sehr scharf tritt diese vertikale Sonderung in Erscheinung, wenn mit Eintritt der Regenzeit die unteren Nestpartien feuchter werden. Wiederholt konnte ich dann feststellen, daß in den Beeträndern, wo das ansteigende Grabenwasser auch seitlich in den Boden eindringt, Pseudorhizoecus proximus am längsten zurückbleibt. Auch in Nestprofilen der Beetmitte konnte ich häufig eine gesonderte Schichtung von Rhizoecus coffeae (0—20 cm tief) und Pseudorhizoecus (20—40 cm tief) feststellen. Die Ameisen sind gegen Nässe empfindlicher als ihre Cocciden; sie halten sich vorwiegend in der oberen Zone auf und steigen nur vorübergehend zur Honigtauaufnahme zu den Pseudorhizoecus hinunter.

Zählungen trophobiontischer Schildläuse.

Um möglichst zuverlässige Vergleichszahlen über das Auftreten von Schildläusen an Kaffeewurzeln bei verschiedener Befallsintensität, mit und ohne Ameisen, in verschiedenen Ameisennestern und zu ungleichen Jahreszeiten zu gewinnen, um ferner den Abtransport der Schildläuse durch die Ameisen aus übermäßig nassen oder trockenen Nestpartien quantitativ zu erfassen und Einblick in das Auftreten der verschiedenen Entwicklungsstadien im Laufe des Jahres zu erhalten, führte ich umfangreiche Auszählungen durch. Die dazu notwendigen Bodenproben verschaffte ich mir mit den Stahlzylindern von 10 cm Höhe und 100 cm^2 Querschnittfläche, die ich zur Auszählung der Ameisen verwendete (Oekologisch-biologischer Teil, 2. Abschnitt, Seite 519). Auch die Zählungen und Umrechnungen erfolgten nach der dort angegebenen Methode. Es handelte sich beinahe ausschließlich um die in den surinamischen Kaffeefeldern weitaus am zahlreichsten vertretene Schildlaus Rhizoecus coffeae im Ameisennest von Rhizomyrma paramaribensis. In der nächsten Zusammenstellung wird der Schildlausbefall an je zwei fünf- und zwanzigjährigen Liberiakaffeebäumen mit und ohne Ameisen verglichen; die Zahlen beziehen sich auf je 1 dm^3 Bodenvolumen (Durchschnitt aus je vier Einzelproben) und der Umrechnungsfaktor für das ganze Wurzelwerk der fünfjährigen Bäume beträgt 400, der zwanzigjährigen 3600.

Tabelle 5 veranschaulicht eindrucksvoll, wie eine Uebervermehrung der Wurzelläuse an Kaffee erst im Zusammenleben mit den Ameisen eintritt, deren Nestbezirk sowohl an Baum *b* als auch Baum *d* sich über das ganze Wurzelwerk hin erstreckte; an 20jährigen Bäumen ist nicht nur die horizontale Ausdehnung, sondern auch die Intensität der Verseuchung viel größer.

Tabelle 5.

Zahl der Schildläuse (Rhizoecus coffeae) pro 1 dm³ Bodenvolumen.

	Bodentiefe in cm	Eier	Weibchen I	Weibchen II	Weibchen III	Weibchen IV	Männchen
a) 5-jähriger Kaffebaum **ohne** Ameisen. Nr. 177 der Plantage Jagdlust; 8. Okt. 1931.	0-10	0	15	1	0	0	0
	10-20	0	2	0	1	0	0
	20-30	0	0	0	0	0	0
	30-40	0	0	0	0	0	0
b) 5-jähriger Kaffeebaum **mit** Ameisen (pro dm³ v. 20-40 cm Bodentiefe 31 Eier, 31 Larven, 93 Nymphen, 247 Arbeiterinnen und 3 ungeflügelte Weibchen von Rh. paramaribensis). Nr. 246 der Plantage Peperpot; 10. Oktober 1931.	0-10	0	0	0	0	0	0
	10-20	0	0	0	0	15	0
	20-30	144	272	82	0	0	0
	30-40	171	18	39	0	0	0
c) 20-jähriger Kaffeebaum **ohne** Ameisen. Nr. E 45 der Plantage Jagdlust; 6. Januar 1932.	0-10	0	40	0	0	0	0
	10-20	0	8	0	6	0	0
	20-30	0	6	0	0	0	0
	30-40	0	0	0	0	0	0
d) 20-jähriger Kaffeebaum, **mit** Ameisen (pro dm³ v. 0-40 cm Bodentiefe 171 Eier, 208 Larven, 209 Nymphen, 775 Arbeiterinnen, 4 ungeflügelte und 44 geflügelte Weibchen und 4 Männchen von Rhizomyrma paramaribensis. Nr. E 556 der Plantage Jagdlust; 10. Januar 1932.	0-10	95	2534	1239	963	0	12
	10-20	135	1430	299	396	10	10
	20-30	0	1000	253	448	0	0
	30-40	750	271	0	0	0	0

In der Abbildung 33 A stellte ich vier nicht nebeneinander liegende, ungleich stark befallene Kaffeebeete von 100 m Länge und 7—9 m Breite der Plantage Peperpot dar, um die Ausdehnung sowohl der Ameisennester als auch des Wurzelbefalles durch Schildläuse zu veranschaulichen. Es läßt sich daraus ersehen, daß die Wurzelläuse auch außerhalb der Ameisennester gefunden werden, dagegen Rhizomyrma paramaribensis nicht ohne sie auskommt.

In der folgenden Kurvendarstellung wird die Abhängigkeit der Ameisen von den Schildläusen noch deutlicher veranschaulicht. In 25 Kaffeebeeten mit größerem oder geringerem Befall durch Rhizomyrma paramaribensis wurden je 224 Stichproben mit dem Spaten entommen und auf das Vorhandensein oder Fehlen der Ameisen und Wurzelläuse kontrolliert. So ergaben sich für jedes Beet (700—900 m²) durchschnittliche Prozentzahlen für das Vorkommen von Ameisen und Cocciden, die als Punkte in das Koordinatensystem eingetragen wurden. (Arealprozentische Berechnung.) Die Kurve zeigt, wie die beiden Partner in ihrer Ausbreitung einander begünstigen.

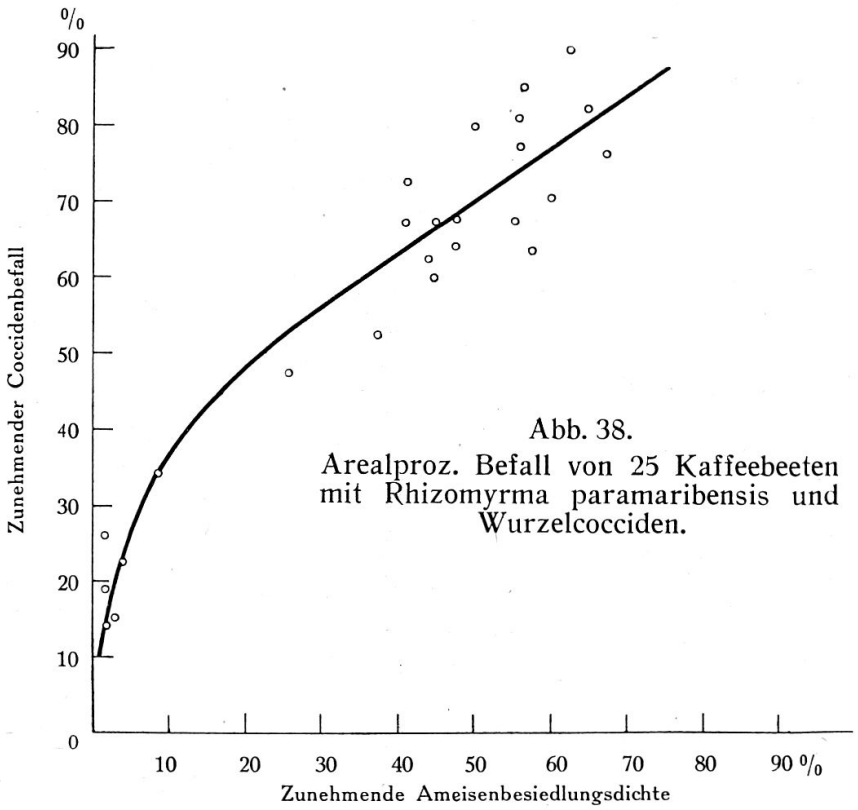


Abb. 38.
Arealproz. Befall von 25 Kaffeebeeten mit Rhizomyrma paramaribensis und Wurzelcocciden.

In der nächsten Tabelle folgen die Auszählungen an 16 in einer Beetreihe nebeneinander stehenden, 20jährigen Kaffeebäumen (Plantage Peperpot, Feld X B, Beet 22), die ich vom 16. bis 22. Februar 1932 durchführte. Jede Zahl ist der Durchschnitt aus mehreren Aufnahmen am gleichen Baum und bezieht sich auf 3 dm³ Bodenvolumen in einer Bodentiefe von 0—30 mm. Die Wurzelwerke der verschiedenen Bäume sind sehr ungleich stark befallen, was nur teilweise mit Niveauunterschieden zu erklären ist; die Individuenzahlen der Ameisen und der Schildläuse verändern sich aber von Baum zu Baum gleichsinnig.

Tabelle 6.

Zahl der Wurzelläuse und der Ameisen
in je 3 dm³ Bodenvolumen
aus der Wurzelzone von 16 nebeneinanderstehenden Kaffeebäumen.

Baum-Nr.	**Wurzelläuse** (Rhizoecus coffeae)						**Ameisen** (Rhizomyrma paramaribensis)						
	Eier	Weibchen				Männchen	Eier	Larven	Nymphen	Arbeiterin.	Weibchen		Männchen
		I	II	III	IV						ungefl.	gefl.	
1	2559	234	56	0	0	10	184	361	139	1581	21	65	21
2	1171	66	47	0	0	47	0	0	0	128	14	33	0
3	1018	253	0	0	0	35	95	139	66	1077	20	0	33
4	1482	134	174	0	0	0	82	298	469	1266	10	0	0
5	0	0	0	15	0	15	0	0	0	0	0	0	0
6	0	228	16	0	0	16	16	122	0	106	4	0	0
7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
8	185	157	0	0	0	0	0	0	74	6	2	0	6
9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
10	468	4434	800	177	0	299	469	269	950	3425	39	0	40
11	440	4287	807	198	0	59	1264	436	482	4015	107	0	0
12	615	1271	0	0	0	0	175	0	53	308	16	0	0
13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
14	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
15	0	292	0	0	0	0	0	0	0	169	123	0	0
16	68	3774	0	0	0	0	0	0	0	1712	0	21	0

Entsprechend den Veränderungen, die ein und dasselbe Ameisennest Nr. 216 (Tabelle 1) im Wurzelbezirk eines Kaffeebaumes bezüglich des Auftretens der verschiedenen Stadien von Rhizomyrma paramaribensis in der Zeit vom September 1931 bis zum Juni 1932 durchlief, mögen hier auch die zugehörigen Zahlen für die Wurzelläuse mitgeteilt sein.

Tabelle 7.

Auszählung der Entwicklungsstadien von Rhizoecus coffeae pro 1 dm³ Nestmaterial (Plantage Peperpot, Nr. 216).

Bodentiefe in cm	Eier			Weibchen I			Weibchen II		
	0-10	10-20	20-30	0-10	10-20	20-30	0-10	10-20	20-30
Datum:									
21. Sept.	0	107	—	564	878	—	244	199	—
19. Nov.	0	243	0	2066	600	276	270	176	17
14. Jan.	380	0	0	4038	1207	0	656	103	18
29. Febr.	0	67	155	1401	1631	937	51	255	38
14. April	33	200	0	6260	10930	217	602	227	237
19. Mai	0	648	0	1313	2875	2213	895	1210	1071
2. Juni	579	50	1413	3205	508	2536	193	50	778

Bodentiefe in cm	Weibchen III			Weibchen IV			Männchen		
	0-10	10-20	20-30	0-10	10-20	20-30	0-10	10-20	20-30
Datum:									
21. Sept.	75	179	—	7	77	—	0	0	—
19. Nov.	49	185	0	8	19	0	0	8	8
14. Jan.	289	23	18	0	12	9	79	12	0
29. Febr.	17	67	0	0	0	0	0	56	0
14. April	194	99	98	0	0	0	0	407	0
19. Mai	450	228	87	0	0	22	20	18	0
2. Juni	193	69	577	0	0	87	108	0	0

Das Ameisennest Nr. 216 durchsetzte das gesamte Wurzelwerk des betreffenden Liberiakaffeebaumes; um die Gesamtmenge der Rhizoecus coffeae-Individuen an diesem Baume für einen bestimmten Zeitpunkt abzuschätzen, müßte man die Zahlen der verschiedenen Stadien des gleichen Datums addieren und die Summe mit dem Faktor 3600 multiplizieren.

Zur Ergänzung von Tabelle 2 führe ich auch die Zahlen der im Oktober 1931 in 14 verschiedenen Ameisennestern gefundenen Wurzellausstadien in der folgenden Zusammenstellung an.

Tabelle 8.

Zahl der Wurzelcocciden

in je 3 dm³ Nestmaterial aus 0—30 cm Bodentiefe in 14 Nestern von Rhizomyrma paramaribensis unter 20jährigen Kaffeebäumen im Oktober 1931.

Datum	Nest-nummer	Eier	Weibchen				Männchen	
			I	II	III	IV	Nymphen	Imagines
3. Oktober	H 555	230	4964	1790	2207	10	12	10
	G 1415	35	348	420	940	0	9	0
	J 39	1289	1745	284	250	0	0	0
10. Oktober	E 68	72	1854	514	774	0	0	100
	E 69	0	3890	548	860	0	0	54
	E 70	0	1202	404	158	70	0	18
15. Oktober	P 167	109	2851	459	1090	7	50	46
	P 1613	663	3887	623	798	0	36	85
	P 1618	0	2402	71	419	0	7	8
	P 1619	0	4409	185	372	0	0	152
22. Oktober	P 164	298	2154	669	661	0	44	8
	P 1614	2217	1381	234	612	15	15	34
	P 1616	0	5241	393	1030	0	0	136
	P 1624	538	175	192	1632	0	0	0

Die vom August 1931 bis Juni 1932 untersuchten 59 verschiedenen Ameisennester (Tabelle 3) ergaben folgende Zahlen für Wurzelläuse.

Tabelle 9.

Zahl der Wurzelcocciden

(vorwiegend Rhizoecus coffeae)
in je 2—3 dm³ Nestmaterial aus 59 verschiedenen Nestern
von Rhizomyrma paramaribensis.

Datum	Boden-tiefe	Nest-anzahl	Eier	Weibchen				Männchen	
				I	II	III	IV	Nymphen	Imagines
1931 Aug.	0—20	28	128	482	421	406	11	10	6
Sept.	0—20	10	32	1229	207	141	10	15	10
Okt.	0—30	18	229	1562	241	450	5	9	38
Nov.	0—30	4	94	2036	281	108	79	36	10
Dez.	0—30	12	222	2000	403	232	15	50	42
1932 Jan.	0—30	11	471	2318	470	436	31	42	29
Febr.	0—30	11	424	2863	556	581	12	35	8
März	0—30	4	586	4370	599	288	2	23	10
April	0—30	8	283	5097	648	508	11	7	61
Mai	0—30	13	189	6169	868	463	9	8	67
Juni	0—30	6	852	3496	1243	603	47	10	93

Um die in der Tabelle 9 stehenden Durchschnittszahlen zu bekommen, mußte ich einzig in dieser Beobachtungsreihe nicht weniger als 7267 Eier, 70 780 Weibchen I, 13 783 II, 11 506 III, 384 IV, 485 männliche Nymphen und 748 männliche Imagines einzeln auszählen.

Greifen wir aus dieser Untersuchungsserie die Zahlen für die an den Wurzeln saugenden weiblichen Schildlausstadien I—III (obige Tabelle) und jene für die Ameisenarbeiterinnen und ungeflügelten Ameisenweibchen (Tabelle 3) heraus, so ergeben sich für die Zeit vom August 1931 bis Juni 1932 die folgenden zwei Kurven (Abb.), die eine weitgehende Parallelität in der Individuenzahl der Ameisen und ihrer Trophobionten erkennen lassen.

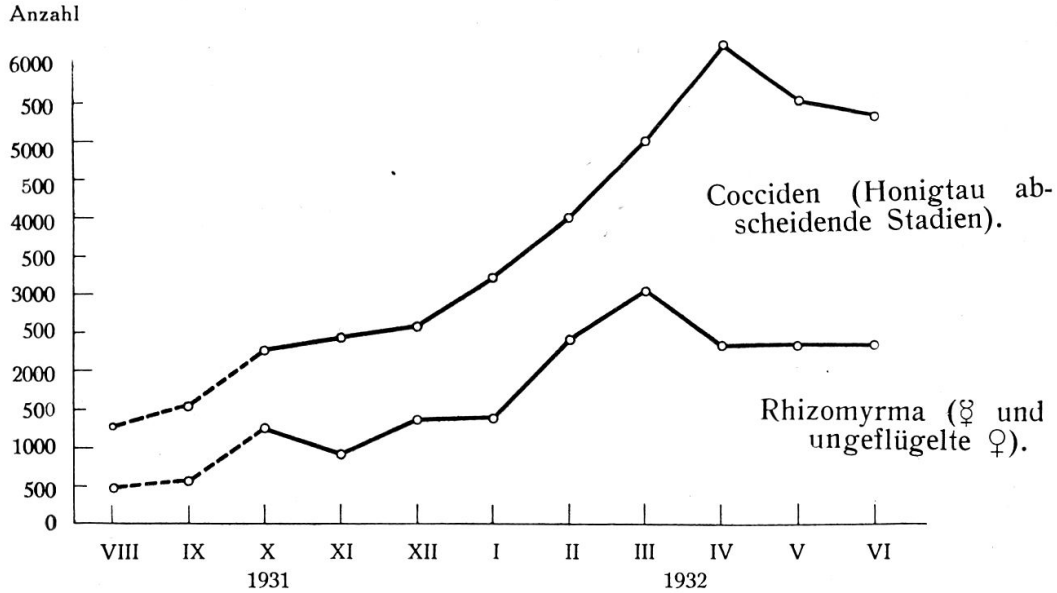


Abb. 39. Anzahl der Rhizomyrma paramaribensis- und Cocciden-Individuen in vergleichbaren Nestsektoren während 11 Monaten.

Der Umzug der Ameisen im Riesennest Nr. 453 (Tabelle 4) aus den tiefer gelegenen Nestbezirken bei Baum A nach den 30 cm höher liegenden Bodenpartien bei Baum B infolge der Hebung des Grundwasserspiegels während der Regenzeit hatte auch einen auffallenden Abtransport der Wurzelläuse zur Folge, wie die folgende Tabelle erkennen läßt.

Tabelle 10.

Zahl der Wurzelcocciden

in je 1 dm³ Nestmaterial eines großen Ameisennestes, das sich über den Wurzelbereich von zwei Kaffeebäumen (A und B) erstreckt. Bei B liegt die Bodenoberfläche 30 cm höher als bei A.

Boden-tiefe in cm	Weibchen										Männchen			
	Ei		I		II		III		IV		Nymph.		Imagines	
	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B
1. Aufnahme 10. Dezember 1931: **Boden trocken,** Grundwasser tief														
0—10	30	0	954	35	149	25	218	11	0	0	0	0	0	0
10—20	16	0	1135	711	89	88	219	9	0	9	8	18	41	0
20—30	0	0	430	75	146	27	34	7	0	0	0	7	0	0
30—40	0	0	54	7	10	2	5	0	0	0	0	0	0	0
2. Aufnahme 11. April 1932: **Boden nass,** Grundwasser hoch														
0—10	0	0	0	3539	0	1180	0	644	0	0	0	0	0	12
10—20	0	954	0	16979	0	856	6	451	0	26	0	0	0	30
20—30	0	0	6	603	0	583	0	528	0	40	0	0	0	0

Die Verschiebungen stimmen weitgehend mit denjenigen der Tabelle 4 überein.

Die vorstehenden Zählungen beziehen sich, wie schon erwähnt, auf Nester von Rhizomyrma paramaribensis, die in den Kaffeefeldern an Zahl und Ausdehnung dominieren. Demgegenüber sind die Nester von Rhizomyrma rutgersi seltener, viel kleiner und erstrecken sich nie über den ganzen Wurzelbereich eines alten Kaffeebaumes. Wie aus der Zusammenstellung Seite 529 zu ersehen ist, lebt die in den Kaffeefeldern weitaus vorherrschende Wurzellaus Rhizoecus coffeae nicht mit Rhizomyrma rutgersi zusammen; einzig Pseudorhizoecus proximus ist gleichzeitig in Nestern von Rhizomyrma paramaribensis und Rh. rutgersi anwesend. In den Nestern der letzgenannten Ameisenart findet sich an Kaffeewurzeln vorzugsweise Pseudorhizoecus migrans als Trophobiont. Beide Pseudorhizoecus-Arten trifft man nur in Rhizomyrma-Nestern, während Rhizoecus coffeae, wie schon früher gezeigt wurde, auch ohne Ameisen gedeihen kann.

Tabelle 11.

Zahl der Wurzelcocciden und Ameisen

in je 2 dm³ Nestmaterial (0—20 cm Bodentiefe) aus verschiedenen Kolonien von Rhizomyrma rutgersi.

Pseudorhizoecus proximus								*Rhizomyrma rutgersi*						
Datum	Nährpflanze	Eier	Weibchen I	Weibchen II	Weibchen III	Weibchen IV	Männchen	Eier	Larven	Nymph.	Arbeit.	Weibchen ungef.	Weibchen gefl.	Männchen
3. Sept. 1931	Liberiakaffee . .	269	175	30	15	5	3	184	44	32	201	5	5	1
29. April 1932	Liberiakaffee . .	259	292	64	41	0	2	37	175	21	125	4	0	0
10. Dez. 1931	Paspalum virgat.	0	60	15	0	0	0	0	4	5	107	2	0	0
Pseudorhizoecus migrans								*Rhizomyrma rutgersi*						
3. Sept. 1931	Liberiakaffee . .	207	263	341	26	4	4	38	291	30	111	7	2	29
10. Dez. 1931	Paspalum virgat.	150	251	150	41	25	0	76	183	25	334	0	0	8

4. Das Schwärmen von Rhizomyrma paramaribensis.

Obwohl ich bereits zu Beginn des Jahres 1931 in den Nestern von Rh. paramaribensis Borgm. geflügelte Geschlechtstiere feststellen konnte, gelang es mir doch erst am 16. April 1931 in dem sehr ungleichaltrigen Bestande des Kaffeefeldes A der Plantage Jagdlust, geflügelte Weibchen auf der Bodenoberfläche anzutreffen. Nach einer Reihe sehr regenreicher Tage, während welcher ich Bodenuntersuchungen in zahlreichen Beeten durchführte, entdeckte ich morgens um 9 Uhr bei starkem Regen unter den von den Plan-

tagenarbeitern auf die Beetmitte angehäuften, vermodernden Abfällen von Unkräutern und Erythrina-Zweigen, auf einer Fläche von etwa einem Quadratmeter, drei geflügelte Rhizomyrma-Weibchen. Zu meiner Ueberraschung trug jedes derselben zwischen den Mandibeln eine kleine Schildlaus. Bezeichnenderweise traf auch Smith (Forel 1893, S. 349) das einzige Weibchen von Rhizomyrma smithi, welches bis jetzt gefunden wurde, auf der Antilleninsel St. Vincent „under the bark of a rotten log" an. Die von mir auf dem Boden entdeckten paramaribensis-Weibchen mußten soeben vom Hochzeitsfluge zurückgekehrt sein und waren am Suchen eines geeigneten Unterschlupfes, mit der Absicht, neue Kolonien zu gründen. Sobald ich die Rauchentwicklung gegen die lästige Moskitoplage eingestellt hatte, gelang es mir, auch vier sich aus der Luft herabsenkende weitere Weibchen festzustellen, und zwei davon mit der Hand einzufangen. Auch diese paramaribensis-Weibchen trugen je einen Rhizoecus coffeae Laing zwischen den Mandibeln. Im Laufe der Regenzeit 1931 gelang es mir dagegen nicht mehr, weder in der Luft noch auf der Bodenoberfläche, weitere Weibchen zu finden; erst die systematischen Nestuntersuchungen, mit welchen ich im Juli, gegen Ende der großen Regenzeit, begann, führten mich zur Beobachtung großer Schwärme.

Inzwischen konnte im Laboratorium beim Auszählen von Proben aus Erdnestern von Rh. paramaribensis, das an einem offenen Fensterplatze in der Versuchsstation zu Paramaribo vorgenommen wurde, beobachtet werden, wie aus dem zerteilten Nestmaterial geflügelte Weibchen mit je einer Schildlaus zwischen den Mandibeln wegflogen. Dieser Abflug war stets gegen das Fenster gerichtet, sowohl bei klarem als auch bei bedecktem Himmel. Auch die im Boden aufgestörten Arbeiterinnen ergreifen immer zuerst Schildläuse der verschiedensten Stadien. Die geflügelten Weibchen führen stets nur das weibliche Schildlausstadium I mit sich, während die flügellosen Weibchen vorzugsweise Männchen transportieren. Auf meinem Laboratoriumstische ergriffen die Arbeiterinnen dann, wenn sie nach einigem Herumtasten in der nächsten Umgebung keine Schildläuse oder Ameisenbrut fanden, kleine Erdklümpchen und schleppten sie mit sich fort; sie trennten sich höchst ungern von ihrem vertrauten Erdmaterial.

Die zahlenmäßige Zusammensetzung der verschiedenen Ameisenstadien im Nest Nr. 216 der Kaffeeplantage Peperpot vom 14. Januar 1932 konnte schon auf ein bevorstehendes Ausschwärmen hindeuten. Die Rhizomyrma paramaribensis-Kolonie, welche das gesamte Wurzelwerk des betreffenden 20jährigen Kaffeebaumes besetzt hielt, mochte gestützt auf meine Teilzählungen an jenem Tage (siehe Tab. 1, 14. Jan.) an Ameisenstadien enthalten: Eier 378 000, Larven 1 018 800, Nymphen 720 000, Arbeiterinnen 7 243 200, Männchen 979 200, geflügelte Weib-

chen 244 800, ungeflügelte Weibchen 97 200. Gleichzeitig befanden sich in diesem Erdneste von Rhizoecus coffeae-Individuen annäherungsweise: Eier 1 368 000, Weibchen Stadium I 18 882 000, Stadium II 2 804 000, Stadium III 1 188 000, Stadium IV 75 600. Männchen 327 600. Der auffallende Unterschied der Zahlen vom 14. Januar 1932 verglichen mit denjenigen vom 19. November (Tabelle 1) in der großen Trockenzeit, veranlaßte mich, schon am 16. Januar 1932 dieses Kaffeefeld XB wieder aufzusuchen. Bei meiner Arbeit gewahrte ich gegen 2 Uhr nachmittags fliegende Geschlechtstiere von Rh. paramaribensis. Schon von 1 Uhr an hatte Regen eingesetzt, der sich vor 2 Uhr zu wolkenbruchartigen Niederschlägen verstärkte, um dann abgeschwächt bis gegen 4 Uhr anzudauern.

Im folgenden berichte ich über die Beobachtungen und Feststellungen, wie ich sie während einer Stunde machen konnte. Mein Beobachtungsareal umfaßte das sehr stark von Rhizomyrma-Nestern durchsetzte Kaffeefeld XB, welches ringsum von Wasserkanälen begrenzt war. Dieses Feld war in der Hauptsache mit 20jährigen Liberiakaffeebäumen bestanden, ein Teil davon war an Phloemnekrose eingegangen und durch junge Kaffeepflanzen ersetzt worden. Die auf drei Seiten anstoßenden Felder wiesen gleichfalls vorwiegend 20jährige Kulturen auf, dagegen war das Feld auf der vierten Seite mit jungem Kaffee frisch bepflanzt.

Der Massenaustritt der geflügelten Ameisen aus dem Boden von Feld XB erfolgte um 2 Uhr nachmittags. Zweifellos ist er durch die Regenfälle, die im Dezember und bis zum 14. Januar eine Niederschlagshöhe von 364 mm ausmachten, wozu am 15. Januar noch weitere 36 mm hinzukamen, vorbereitet, und durch den Wolkenbruch vom 16. Januar (33 mm) ausgelöst worden. Zufolge der hohen Bodenfeuchtigkeit hatte in den Ameisennestern eine Verschiebung der Bevölkerungsdichte nach den obersten Bodenschichten stattgefunden. Zur Schaffung neuer Gänge und Kammern für die im Neste zusammengedrängten Insassen und auch infolge der Erweiterung der Nestdrainage wurde Erde an die Bodenoberfläche geschafft. Viele dieser nach außen führenden Transportgänge blieben zum Unterschied vom Normalzustand nur lose verschlossen; auch kraterartige Aufschüttungen, bis $1^1/_2$ cm Höhe, waren zahlreich vorhanden. Untersucht man ein solches Nest, so trifft man bald auf größere Grotten, die als Sammelplätze der Geschlechtstiere dienen, und die zufolge ihrer Geräumigkeit ermöglichen, daß die geflügelten Tiere hier längere Zeit hindurch den günstigen Moment zum Ausfliegen abwarten können.

Erst kurz vor dem Ausfluge ergreift jedes Weibchen eine Schildlaus als Grundstock der neu zu gründenden Kolonie; so befrachtet, sind sie aber nicht mehr imstande, selber mit den Mandibeln den Weg nach oben freizulegen. Dies besorgen vielmehr die

in Ueberzahl vorhandenen Männchen, die zuerst in dichten Kolonnen die schon von den Arbeiterinnen angelegten Schlote aufreißen und auf die Erdoberfläche hinausstürzen. Die Männchen nehmen bei diesem Auszuge keine Wurzelläuse mit. Darauf erfolgt erst der allgemeine Aufbruch der geflügelten Weibchen. In stark verseuchten Kaffeebeeten kann dieses Herausströmen der Geschlechtstiere beinahe über die ganze Beetbreite hin gleichzeitig erfolgen. Die geflügelten Ameisen bewegen sich zuerst eilig auf dem Boden umher und ersteigen mit Vorliebe benachbarte Erhöhungen, Grashalme, Erdkegel und Pflanzenreste. Die Weibchen marschieren schwerfälliger als die sehr lebhaften Männchen. Nach einigen mehr oder weniger gut geglückten Probeflügen, zu denen die Weibchen öfter ansetzen müssen als die Männchen, und bei denen stets sich das Bestreben geltend macht, aus dem Bereich der Baumkrone wegzukommen, erheben sich zuerst die Männchen in die Luft und vereinigen sich in 1—2 m Höhe zu kleinen, schwebenden Gruppen. Die nach und nach aufsteigenden Weibchen werden in die Schwarmbildung einbezogen; jeder neue Zuzug von Weibchen veranlaßt ein stufenweises Höhersteigen dieser Primärschwärme, von denen sich zahlreiche in 2—4 m Höhe zu einem dichten Einzelschwarm vereinigen. Dieser schwebt auf und ab und bewegt sich zwischen den Bestandeslücken hin und her; dabei erfolgt fortgesetzt neuer Zuzug aus benachbarten Nestern, bis sich schließlich in einer windgeschützten, größern Lichtung zahlreiche Einzelschwärme zu einem mächtigen Sammelschwarm vereinigen. Er gleicht einer auf- und niederschwebenden Wolke, in der nun die Paarung vollzogen wird. Der aus vielen Millionen von Individuen bestehende Sammelschwarm bewegte sich bis etwa 7 m hoch, erhob sich aber nicht über die Krone der Schattenbäume und löste sich nach 10 Minuten wieder auf, nachdem fortgesetzt neue kleine Schwärme, die im ganzen von 300—400 Kaffeebäumen herflogen, aufgenommen worden waren. Von der Dichte absteigender Schwärme gibt die Feststellung einen guten Begriff, wonach ich mit einem einzigen Handgriff 75 Männchen und 45 Weibchen zu fassen bekam. Nach der Paarung fallen Männchen und Weibchen getrennt zu Boden, so daß der Schwarm, wenn kein weiterer Zuzug erfolgt, sich bald auflöst.

Ein zweiter großer Schwarm in einer anderen Partie des Feldes schwebte über den Kronen der Kaffeebäume, aber unter dem Laubdach der Schattenbäume längs der Beete dahin und überquerte in einer Lichtung den Wassergraben. Nach 15 Minuten, und dann nochmals in größeren Intervallen, kam es an der gleichen Stelle wieder zur Schwarmbildung. Daneben beobachtete ich auch in vielen Bestandeslücken fortgesetzt kleinere Schwarmgruppen, die dort ihr selbständiges Spiel trieben.

Während die schwebenden Geschlechtstiere selbst gegen wolkenbruchartigen Regen nicht empfindlich sind, genügt schon ein schwacher Luftzug, um einen Schwarm abzutreiben; hat ein solcher eine genügende Höhe erreicht, so gleitet er über das geschlossene Kronendach der Kaffeebäume hinweg, bis er in eine Bestandeslücke hineinfällt. Ein weiterer, von mir beobachteter Schwarm geriet über den Rand des Feldes hinaus, senkte sich, erhob sich wieder, überquerte dann den nicht bepflanzten Damm und löste sich erst in dem angrenzenden Felde IX B auf.

Um 3 Uhr hörte das Schwärmen, welches ich über 20 Beete hin gut verfolgen konnte, auf. Nach dieser Flugstunde war der Boden des Kaffeefeldes mit Geschlechtstieren übersät. Die Auszählung zweier, je 30 cm breiten und 8 m langen, Querstreifen in einem Beet (Nr. XII) ergab folgende Zahlen: *a)* Unter Baumkronen: Männchen 56, Weibchen 12. *b)* In einer kleinen Lichtung: Männchen 250, Weibchen 85.

Wie auch aus diesen Zahlen hervorgeht, findet eine Bevorzugung der Bestandeslücken statt; von hier aus erfolgt die Rückwanderung nach den Bäumen. Auffallend stark mit Geschlechtstieren übersät war die Bodenoberfläche unter einem beinahe kahl stehenden älteren Baume, inmitten des geschlossenen Bestandes; hier hatte sich anscheinend ein Schwarm aufgelöst. Wegen der Raschheit, mit der alle Vorgänge aufeinander folgen, konnte ich nicht genügend der Frage nachgehen, wie weit die eben auf den Boden zurückgekehrten Weibchen noch wandern. In einem Falle sind 2 m, ein zweites Mal 4,5 m festgestellt worden. Im allgemeinen hängt die Länge der Strecke davon ab, wie bald eine passende Bodenöffnung oder ein sonstiger Unterschlupf aufgefunden wird. Die auf der Beetoberfläche schreitenden Weibchen hatten die Flügel noch nicht abgeworfen; dies muß aber gleich nach dem Eindringen in den Boden erfolgen.

Unter den von den Rhizomyrma paramaribensis-Weibchen auf den Hochzeitsflug mitgenommenen Schildläusen konnte ich durch spätere mikroskopische Untersuchung die Arten Rhizoecus coffeae Laing, Rhizoecus caladii Green und Pseudorhizoecus proximus Green feststellen. Von 45 am 16. Januar 1932 gefangenen Weibchen führten 40 Rhizoecus coffeae, 2 Pseudorhizoecus proximus und 3 Rhizoecus caladii mit sich. Jedenfalls können auch Geococcus coffeae Green und Rhizoecus moruliferus Green mitgenommen werden; für letztere Art ist dies um so wahrscheinlicher, als ich sie überhaupt nie außerhalb von paramaribensis-Nestern fand. Die auf den Hochzeitsflug mitgenommenen Cocciden stehen alle im weiblichen Stadium I; es sind Tiere von 0,3—0,8 mm Länge, die sich schon an jungen Kaffeewurzeln ernährten und zu Beginn der Honigtauauscheidung stehen. Männliche Schildläuse werden nie auf den Hochzeitsflug mitgenommen. Wie im Abschnitt 3 dar-

gelegt wurde, werden schon die Weibchen I begattet; es ist also anzunehmen, daß jede der mitgenommenen Schildläuse Stammmutter einer neuen Schildlauskolonie werden kann.

Nach dem 16. Januar 1932 konnte ich noch dreimal im gleichen Kaffeefelde ausfliegende Rh. paramaribensis beobachten. Es handelte sich dabei aber nur um kleine Nachflüge zu dem explosionsartigen Hauptfluge. Daß es sich am 16. Januar tatsächlich um den ersten und größten Flug handelte, ging auch aus dem starken Erdauswurf hervor, der bei meiner Feldbesichtigung am 14. Januar noch völlig fehlte. Ich habe nicht den Eindruck, daß das Ausfliegen auch in der Nacht stattfindet. Ein Vergleich des Hauptschwarmes mit den folgenden Nachschwärmen, die im Kaffeefeld XB entstanden, zeigt folgendes:

Datum 1932	Tageszeit	Mengenverhältnis	Flughöhe bis	Ort der Paarung	Mitgetragene Cocciden	
					Länge in mm	Art
16. I. nachm.	2—3 h	1000 ‰	7 m und höher	4/5 in Feld XB 1/5 fliegt in andere Felder	0,3—0,5	Rh. coffeae Rh. caladii Pseudorh. proximus
26. I. morgens	8 h	0,01 ‰	4 m	Innerhalb von Feld B	0,3—0,5	Rh. coffeae
4. II. morgens	10 h	0,0002 ‰	3 m	„ „ B	0,3—0,8	Rh. coffeae
8. II. morgens	9 h	0,003 ‰	4 m	„ „ B	0,3—0,8	Rh. coffeae

Der Hauptflug vom 16. Januar geriet, wie gesagt, teilweise aus dem Feld XB hinaus und fiel in Neuland. Die kleinen Nachflüge bewegten sich nur innerhalb des Beobachtungsfeldes. Da aber das betreffende Kaffeefeld sehr stark mit paramaribensis-Ameisennestern besetzt war, landete der weitaus größte Teil der begatteten Ameisenweibchen in Nestbezirken der gleichen Art und fand in geringer Entfernung vom Ausgangsnest Aufnahme in eine paramaribensis-Kolonie. Es fand dadurch unter den Nestern des betreffenden Feldes ein intensiver Austausch von Ameisen- und Schildlausweibchen statt, während Neugründungen von Kolonien in dem dichtbesetzten Feld XB kaum möglich waren. Das geringe Flugvermögen der paramaribensis-Weibchen begünstigt daher das außerordentlich zahlreiche Vorkommen begatteter Weibchen im gleichen Nestverband, eine Pleometrose, wie sie in diesem Ausmaße in der Fachliteratur bisher nicht beschrieben war.

Dies ergibt sich auch aus den Auszählungen am Nest Nr. 216 (Tab. 1) vom 29. Februar 1932, wo seit der letzten Zählung am 14. Januar, also kurz vor dem Schwärmen, alle Männchen (etwa 979 200) und mehr als 80 Prozent der geflügelten Weibchen (etwa

198 000) verschwunden waren, während der Bestand an flügellosen Weibchen inzwischen von etwa 79 200 auf etwa 230 000 angestiegen war. Daraus kann geschlossen werden, daß nach dem Schwärmen über 150 000 vom Hochzeitsflug zurückkehrende Weibchen mit ebensovielen Schildläusen in diesem Neste aufgenommen wurden. Ein weiteres, von mir nicht beobachtetes Ausschwärmen nehme ich für die Zeit anfangs April an, denn am 14. April fand ich im Nest Nr. 216 überhaupt keine geflügelten Weibchen mehr, während die ungeflügelten nochmals stark zugenommen hatten.

Nestgründung außerhalb der bisherigen Nestbezirke.

Tritt demnach in den von Ameisen schon besiedelten Kaffeebeeten in weitaus der Mehrzahl der Fälle nach dem Schwärmen keine Vermehrung der Zahl der Ameisenkolonien, sondern nur eine Verstärkung der schon vorhandenen ein, so gestalten sich die Verhältnisse anders, wenn die Schwärme über Neuland abgetrieben werden.

Auch über das Schicksal der paramaribensis-Weibchen, die nach der Paarung außerhalb des von dieser Art besiedelten Bezirkes landen, konnte ich einige Beobachtungen vornehmen.

Wie bei der Schilderung des Schwärmens im Feld XB (16. Januar) angegeben ist, wurde ein Teil der Geflügelten in das angrenzende Feld IXB (Abb. 50) abgetrieben und fiel dort nach der Paarung zu Boden. Dieses letztere Feld hatte in der Hauptsache einen Bestand von zwei- bis dreijährigen Kaffeepflanzen. An den auf das Schwärmen folgenden Tagen untersuchte ich hier zwei Beete mit zusammen 540 m² Flächeninhalt, indem ich vorsichtig bis in 15 cm Tiefe, im Wurzelbereich des jungen Kaffees und der vorhandenen Unkräuter, nachgrub. In dieser Weise konnte ich 22 junge Weibchen von Rhizomyrma paramaribensis, die die Flügel schon abgeworfen hatten, auffinden, und zwar sowohl an Wurzeln von Kaffee als auch an „Tayerstöcken" (Caladium). Die Tiere hatten sich zu zwei bis fünf in kleinen Höhlungen dicht an saftigen Wurzeln vergesellschaftet, während ich sie gleich nach dem Schwärmen noch einzeln dicht am Wurzelhalse von Caladium oder in Bodenritzen bei jungen Kaffeepflanzen gesehen hatte. Jetzt waren die Weibchen damit beschäftigt, den Wohnraum zu erweitern und den Zugang nach außen zu verstopfen. Die mitgebrachten Schildläuse hatten sich schon an Würzelchen in der Erdkammer selbst, oder dicht daneben, festgesogen, so daß die Weibchen ihre Oberkiefer jetzt für die Grabarbeiten gebrauchen konnten.

a) In einer solchen Kammer mit fünf paramaribensis-Weibchen fand ich z. B. am 22. Januar folgende Situation vor: zwei Schildläuse I saßen an einer Wurzel in der Kammer, wurden aber, infolge

der Störung durch unsere Grabarbeit, von zwei Ameisenweibchen mit den Mandibeln gepackt, durch sorgsames Ziehen, durch Betrillern mit den Fühlern und Anstoßen mit den Vorderbeinen der Ameisen im Verlaufe einiger Sekunden abgelöst und weggetragen; eine dritte Schildlaus I saß dicht außerhalb der Kammer, gleichfalls an einer Wurzel. Das Ablösen der Schildlausstadien I—III von den Wurzeln und das Wegtragen durch die Arbeiterinnen bei drohender Störung kann man übrigens in jedem Rhizomyrma-Nest bei Nachgrabungen beobachten; die Zeitdauer, die das Ablösen der Schildläuse beansprucht, schwankt von 3—30 Sekunden.

Die Verhältnisse, die soeben unter *a* geschildert wurden, erinnern weitgehend an eine Beobachtung von Karawajew (1933, S. 311), der im Aru-Archipel Acropyga moluccana Mayr antraf „fünf flügellose Weibchen in einer Erdscholle zwischen den Wurzeln eines großen Baumes ohne Arbeiterinnen — offenbar Gründerinnen einer neuen Kolonie".

Gleich wie bei der südamerikanischen Rhizomyrma, erfolgt demnach auch bei verwandten Ameisen der östlichen Erdhälfte Koloniegründung durch Zusammenleben mehrerer begatteter Weibchen.

b) An einem Caladiumstocke in Feld IXB arbeiteten die jungen Weibchen im Momente des Nachgrabens gerade am Ausbau ihrer Erdkammer; hier konnten die mitgebrachten Schildläuse nicht so rasch abtransportiert werden, weil sie an einer Wurzel dicht außerhalb der Kammer saßen.

c) Nur bei einer der neuen Kammern (mit zwei jungen, ungeflügelten Weibchen) fand ich keine Schildläuse; wahrscheinlich waren sie von räuberischen Insekten erbeutet worden.

Fünf weitere Fundstellen des gleichen Feldes untersuchte ich vorerst nicht genauer, um Störungen der Koloniegründung möglichst zu vermeiden. Aber schon am 25. Januar erwiesen sich zwei dieser Kammern als ausgeplündert durch die räuberische Ameise Pheidole fallax; eine Fundstelle war durch einen Plantagenarbeiter unabsichtlich zertreten worden, so daß ich die Hoffnung aufgeben mußte, den weitern Verlauf der Koloniegründung verfolgen zu können und mich mit der sofortigen Untersuchung der beiden übrig gebliebenen Funde begnügen mußte.

d) An einer Caladiumpflanze hatte ich gleich nach dem Schwärmen drei Weibchen gesehen; jetzt, am 25. Januar, fand ich in der neuangelegten Erdkammer nur noch zwei Ameisenweibchen, dafür aber noch alle drei mitgebrachten Schildläuse, die an einer, die Kammerwand durchziehenden Wurzel saßen. Daneben hatten die Ameisenweibchen schon sieben Eier gelegt, so daß die Koloniegründung sich in vollem Flusse befand.

An andern Stellen (Feld XB) hatte ich übrigens schon am 20. Januar die ersten von jungen Weibchen abgelegten Eier gefun-

den; man kann die jungen Weibchen nach dem Schwärmen trotz des Abwerfens der Flügel von den schon länger im Neste befindlichen älteren Weibchen an der noch helleren Körperfarbe unterscheiden. In großen Nestern an Kaffeewurzeln siedeln sich die eben zugewanderten jungen Weibchen mit Vorliebe in den tiefern und feuchteren Nestpartien an, wo auch besonders reich „honigende" Schildlausstadien angesiedelt sind.

e) An einer weitern Caladiumpflanze hatte ich kurz nach dem Schwärmen vier junge Weibchen gefunden; jetzt, am 25. Januar, waren es deren fünf, von denen anscheinend zwei bereits 20 Eier gelegt hatten. Die junge Kolonie befand sich in einem nach außen verschlossenen Erdriß, der von Caladiumwurzeln durchwachsen war, an denen Schildläuse vom Stadium I und II saßen, und zwar in größerer Zahl als den angeflogenen Weibchen entsprach. Vielleicht siedelten sich die Ameisenweibchen im vorliegenden Falle bei einer schon vorhandenen Schildlauskolonie an, vielleicht wurden die Cocciden aber erst nachträglich in den benachbarten Bodenritzen von Wurzeln abgelöst und hier vereinigt. Daß verschiedene trophobiontische Schildlausarten auch unabhängig von Ameisen leben können, wurde in einem früheren Abschnitte dargelegt.

Im Februar wurde das Feld IX B behackt, wodurch man wohl die meisten jungen Ameisenweibchen vernichtete, während viele Schildläuse die Bodenbearbeitung überleben und sich dann selbständig weiterentwickeln können.

Das Schwärmen von Rhizomyrma ist somit auch für die Ausbreitung der Wurzelcocciden in den Kaffeefeldern von ausschlaggebender Bedeutung. Die in Frage kommenden Schildläuse vermögen für sich allein die großen Wasserkanäle nicht zu überschreiten, sie werden aber von den Ameisenweibchen im Hochzeitsfluge in andere Felder verschleppt. Nur ein Teil der Rhizomyrma-Weibchen gelangt durch den Hochzeitsflug zum Anschluß an einen schon bestehenden Ameisenstaat oder zur Gründung einer neuen Ameisenkolonie; sehr viele gehen vorher zugrunde.

Als ich am 16. Januar gegen 3 Uhr nachmittags einen Holzsteg im Feld XB betrat, der über einen 8 m breiten Kanal führte, sah ich die Wasseroberfläche auf einer 50 m langen Strecke in auffallender Bewegung. Bei näherem Zusehen fand ich den Wasserspiegel dicht übersät mit geflügelten Rhizomyrma und zahlreiche Fische schnappten fortwährend nach ihnen. Da alle Kaffeeplantagen in Surinam von Kanälen durchsetzt sind und teilweise an breite Ströme grenzen, ist damit zu rechnen, daß, besonders durch den Wind, zahlreiche geflügelte Ameisen auf das Wasser abgetrieben werden.

Für Rhizomyrma rutgersi hatte ich nicht Gelegenheit, das Schwärmen direkt zu beobachten; da aber diese Ameisenart sich im Nestinnern in gleicher Weise mit den Schildläusen befaßt und

nicht ohne letztere auskommt, ist ohne weiteres anzunehmen, daß auch die rutgersi-Weibchen Schildläuse auf den Hochzeitsflug mitnehmen; nur wird darunter Rhizoecus coffeae nicht vertreten sein, weil diese Coccidenart im rutgersi-Nest fehlt.

Das Mitnehmen trophobiontischer Schildläuse auf den Ameisenhochzeitsflug ist eine Methode der Koloniegründung im Ameisenstaat, die an überraschender Eigenart nicht hinter der Mitführung eines Nährpilzklümpchens in der Infrabuccaltasche der ausschwär-

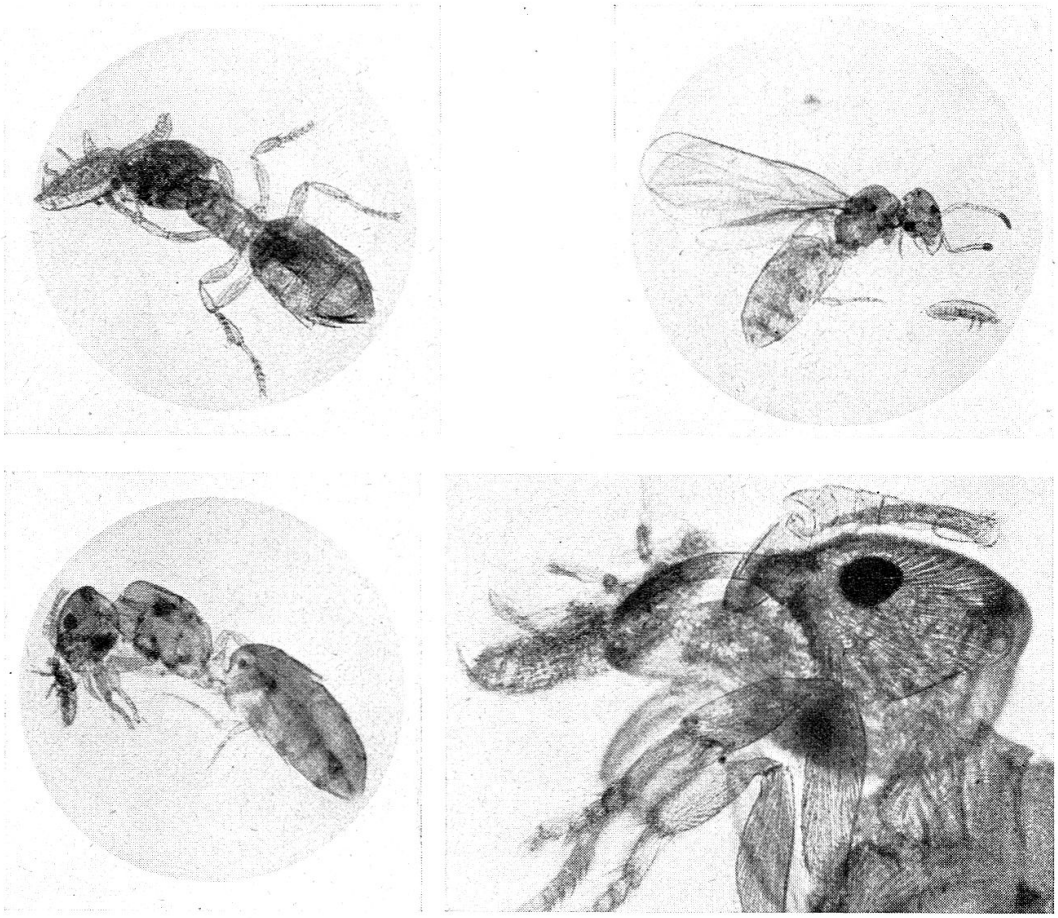


Abb. 40—43. Rhizomyrma paramaribensis Borgm. mit Rhizoecus coffeae Laing.

40: ☿ von Rhizomyrma mit den Mandibeln ein ♀ von Rhizoecus tragend. Vergr. 15,8 ×.

41: Geflügeltes ♀ von Rhizomyrma vor dem Hochzeitsfluge mit Rhizoecus ♀. Im Kanadabalsampräparat löste sich die Coccide aus der Umfassung der Mandibeln. Vergr. 9 ×.

42: Ungeflügeltes ♀ von Rhizomyrma mit einem ♂ von Rhizoecus zwischen den Mandibeln. Vergr. 15,2 ×.

43: Detail zu Abb. 42. Vergr. 62 ×.

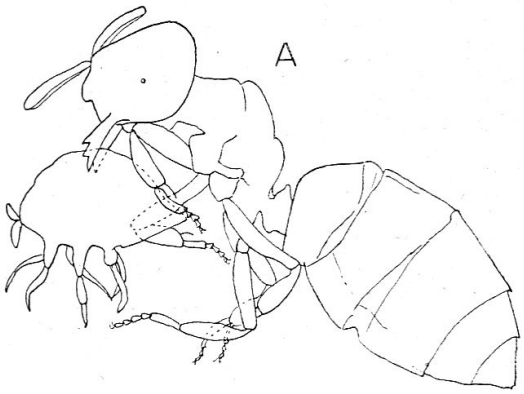
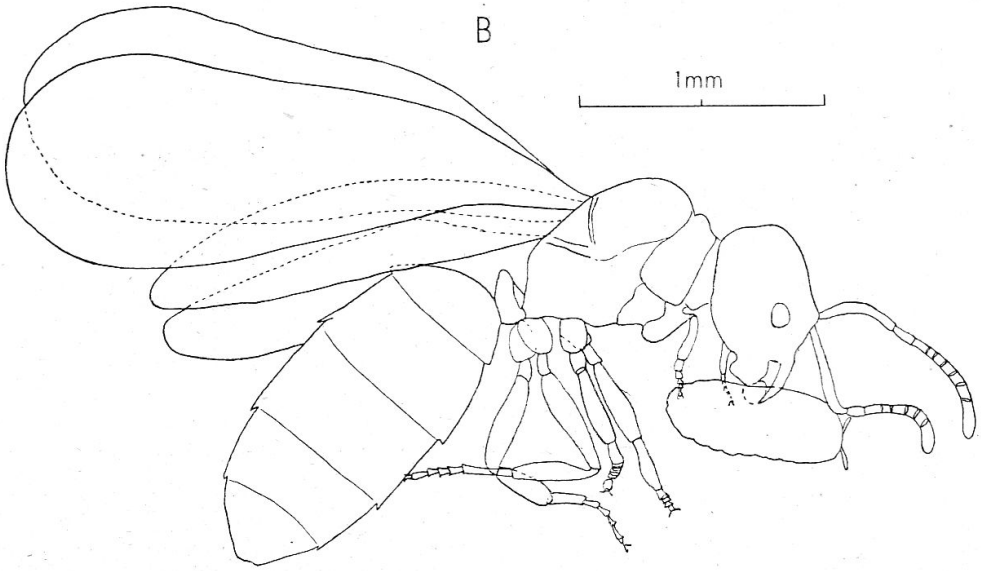


Abb. 44.
Rhizomyrma paramaribensis.
A: ♂ mit ♀ von Pseudorhizoecus proximus Green.
B: Ausschwärmendes ♀ mit ♀ v. Rhizoecus coffae Laing.



menden Atta-Königin (Huber 1905, S. 611) oder hinter dem Mitschleppen von kleinen Arbeiterinnen an den Tarsen der ausfliegenden Carebara vidua-Weibchen (Wheeler 1926, S. 345) zurücksteht.

Als ich den Schildlaustransport beim Hochzeitsflug von Rhizomyrma feststellte, waren mir keine ähnlichen Beobachtungen bekannt; seitdem zeigte es sich, daß kurz vorher auch durch Pickel (1928) in Brasilien und Roepke (1930) auf Sumatra ähnliche Schildlaustransporte beobachtet worden waren.

In der von Pickel veröffentlichten Mitteilung handelt es sich um die brasilianische Ameisenart Rhizomyrma pickeli Borgm. und die Schildlaus Rhizoecus coffeae Laing (= Rh. lendea Pick.). Die von Roepke publizierte Beobachtung aus Sumatra bezieht sich auf den Schildlaustransport durch schwärmende Weibchen von Cladomyrma sp., deren Nester noch nicht bekannt sind, während die transportierte Schildlaus zu den Dactylopiinae gehört, aber nicht näher bestimmt werden konnte. Rhizomyrma paramaribensis Borgm. ist nicht identisch mit Rhizomyrma pickeli, wie man vor der Be-

schreibung durch Borgmeier (1933) annehmen konnte; deshalb beziehen sich meine früheren Ausführungen in dem Vortrage vor der Pflanzervereinigung von Surinam (Bünzli 1932), wie auch meine briefliche Mitteilung an Prof. W. M. Wheeler, die er in seinem neuesten Ameisenbuche erwähnt (Wheeler 1933, S. 14) ausschließlich auf Rhizomyrma paramaribensis Borgm. und die Schildlausart Rhizoecus coffeae Laing. Uebrigens findet man in der Spezialliteratur auch bei einzelnen Neubeschreibungen von Acropyga-Arten zuweilen den kurzen Vermerk, daß die betreffende Ameisenart mit Schildläusen zusammen angetroffen wurde. Ich möchte vermuten, daß nicht nur Rhizomyrma, sondern auch alle Acropyga-Arten im Hochzeitsfluge ihre trophobiontischen Wurzelläuse mitführen.

V. Praktischer Teil.

1. Der Rhizomyrma-Schaden.

Es bleibt uns noch übrig, die praktische Bedeutung der Rhizomyrma-Kolonien für die surinamischen Kaffeekulturen zu erörtern. Insbesondere besetzen die Nester von Rhizomyrma paramaribensis in Kaffeebeeten oft ein großes, zuweilen fast das ganze Areal. Dabei ist nicht zu übersehen, daß in den steifen, tonigen Polderböden die ersten Nestanfänge das Wurzelwachstum der jungen Kaffeepflanze entschieden begünstigen, weil die Minierarbeit der Ameisen die oberflächlichen Bodenschichten lockert und durchlüftet. Mit den Jahren überwiegen jedoch die Nachteile immer mehr, indem der starke Wurzelbefall die Kaffeebäume schädigt; sie verlieren ihr frisches Grün, die Blattentwicklung und das Triebwachstum werden dürftiger und der Ernteertrag geht zurück. Dazu kann sich dann noch die gefürchtete Phloemnekrose (Stahel 1917 bis 1933) einstellen, der in epidemischen Jahren in manchen Feldern 20—40 Prozent der in voller Produktion stehenden Kaffeebäume zum Opfer fallen. Der Frage, ob und wie weit den an den Wurzeln saugenden Cocciden eine Bedeutung für das Auftreten und die Ausbreitung der Phloemnekrose zukomme, traten in Verbindung mit Stahel schon Reijne und nach ihm van Dijck durch entomologische Untersuchungen an der Versuchsanstalt Paramaribo näher und erstatteten in nicht veröffentlichten Anstalts-Rapporten darüber Bericht (1925). Herr Dr. Reyne (Celebes) machte mich später (1930) auch brieflich darauf aufmerksam, daß er den Wurzelläusen und der „gelben Ameise“ eine große Bedeutung für das Auftreten der Phloemnekrose beimesse. Tatsächlich gelang es mir auch, in einer Reihe von Vorversuchen mit geeignetem Ameisen- und Wurzellausmaterial im ganzen sieben vorher gesunde Kaffeebäume zum Absterben unter den Erscheinungen der Phloem-

Abb. 45.

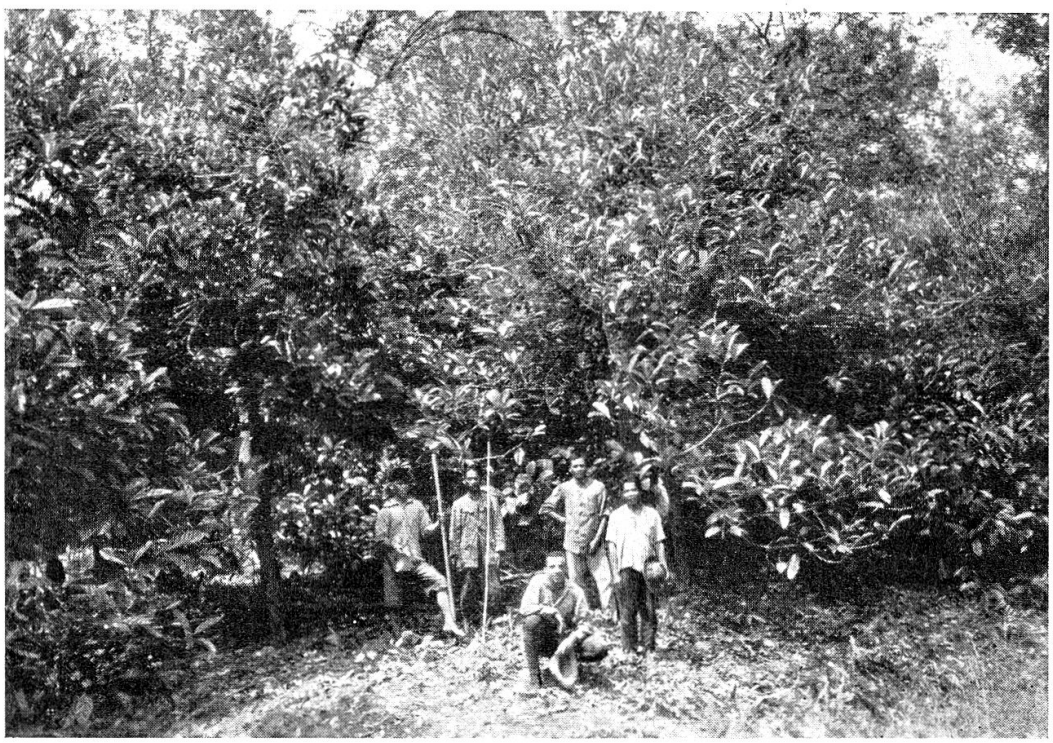


Abb. 46.

nekrose zu bringen. Eine eingehende Darstellung und Diskussion dieser Uebertragungsversuche würde aber den vorgesehenen Rahmen der vorliegenden Veröffentlichung überschreiten, weshalb ich mich hier auf den Hinweis beschränke, daß ich die größte Dichte phloemnekrosekranker Kaffeebäume immer in Arealen mit maximalem Vorkommen von Rhizomyrma-Nestern konstatierte, und daß ich Rhizomyrma paramaribensis und ihre trophobiontischen Wurzelläuse auch abgesehen von den Ergebnissen der experimentellen Untersuchungen als die entscheidenden Faktoren für die Ausbreitung der Phloemnekrose ansehe.

Während ich in der ganzen Beobachtungszeit nie eine Rhizomyrma-Arbeiterin frei an der Bodenoberfläche sich fortbewegen sah, bietet dagegen das Ausschwärmen der Weibchen sowohl der Ameise als auch der von ihr getragenen Schildlaus Gelegenheit, entferntere Bäume aufzusuchen und die Kaffeekrankheit dorthin zu verschleppen. Wie im einzelnen die Uebertragung der Phloemnekrose durch diese Insekten vor sich geht, ist noch nicht abgeklärt; am naheliegendsten erscheint mir die Hypothese, daß die Ansteckung durch den Saugakt, wie bei virusübertragenden Pflanzenläusen überhaupt, erfolge. Weniger wahrscheinlich ist die Verschleppung des Infektionsstoffes direkt durch die Ameise. Immerhin untersuchte ich im Jahre 1934 an meinem Alkoholmaterial speziell auch die Infrabuccaltasche von Rhizomyrma paramaribensis und Rh. rutgersi und ihren Inhalt genauer; die mikroskopische Prüfung von etwa 100 solcher Klümpchen („pellets" Wheeler 1913, S. 32) ergab überwiegend eine feine graue Tonmasse mit schwarzen, organischen Einlagerungen; dazwischen Quarzkörner, Hefezellen, Pilzsporen, Hyphenteile, Actinomyces-Fäden, Algen und andere Mikroorganismen. Ferner fanden sich im Infrabuccaltascheninhalt beider Ameisenarten häufig Nematodeneier und überraschenderweise auch 5 μ lange Nematoden (vgl. Lubbock 1877, S. 132). Die gleichen Nematoden fand ich übrigens gelegentlich auch im Honigtautröpfchen von Rhizoecus coffeae. Es ließ sich also feststellen, daß auch in der Infrabuccaltasche von Rhizomyrma recht verschiedene Organismen transportiert werden können, wodurch

---

Abb. 45 und 46. Stark von Rhizomyrma und Wurzelcocciden besetztes Kaffeefeld in Surinam (Pltg. Peperpot, Feld XB).

45: Durch Phloemnekrose lückig gewordene, 20jährige Anpflanzung. In der Lichtung, die sich quer über zwei Beete erstreckt und welche mit jungen Bäumchen neu bepflanzt wurde, konnte am 16. Januar 1932 die Schwarmbildung von Rhizomyrma paramaribensis in allen ihren Phasen beobachtet werden.

46: Randpartie des gleichen Feldes. Der Kaffeebaum hinter der Arbeitergruppe wurde durch langjährigen Rhizomyrma-Rhizoecus-Befall blattarm und wenig ertragreich.

folgende Auffassung von Wheeler und Bailey (1920, S. 226) bestätigt wird: „The possibility of their behaving as a very activ and noxious agent in the spread of many fungus diseases of tropical plants is apparent". Auch Bugnion (1924, S. 455) stellte bei Camponotus vagus als Infrabuccaltascheninhalt „débris de moissisures" fest.

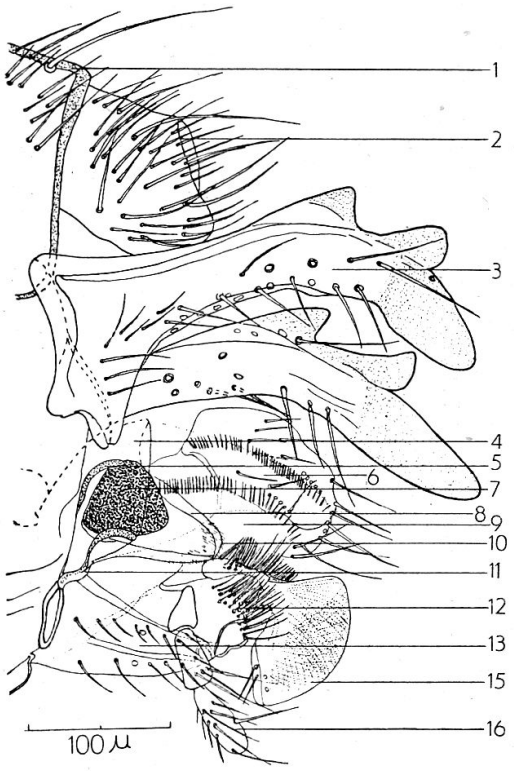


Abb. 47

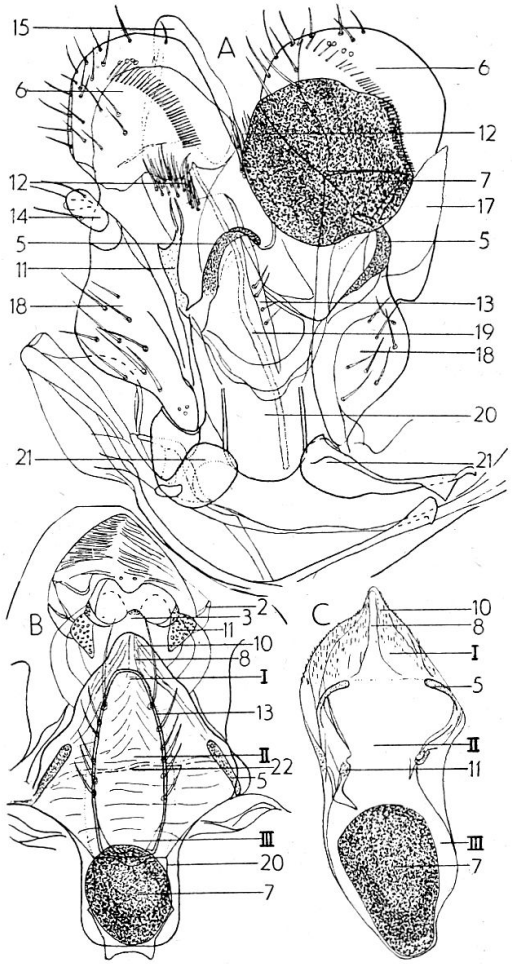


Abb. 48

Abb. 47. Rhizomyrma paramaribensis ♀.
Ausstoßen eines kleinen Abraumkörperchens aus der Infrabuccaltasche, unmittelbar vor dem Passieren des Taschenschlitzes.
Seitenansicht.

Abb. 48. Rhizomyrma paramaribensis ♀.
A: Expulsion einer großen Abraumkugel aus der Infrabuccaltasche, unmittelbar nach dem Austritt aus der Tasche. Die Huxley'schen Sklerite sind ausgedreht. Die Kugel wird seitlich ausgestoßen und nicht über die Paraglossen und die Zunge. Dorsalansicht (durchscheinend).
B: Kleine Abraumkugel im hinteren Raume der Infrabuccaltasche. Ventralansicht des Labiums (durchscheinend). Die Labialpalpen sind nicht eingezeichnet. (Fortsetzung siehe S. 563.)

Schon das erste Absterben der feinsten Würzelchen bei Phloemnekroseerkrankung führt zur raschen Verminderung der Insassen des betreffenden Ameisennestes, so daß zur Zeit, wo die Erkrankung des Baumes auch oberirdisch bemerkbar wird, in der Regel keine Ameisenarbeiterinnen und Schildläuse mehr im Wurzelbereich zu finden sind. Bei den Infektionsversuchen mit positivem Ergebnisse konnte ich das Abwandern wegen der Phloemnekrose genauer verfolgen. Befinden sich unter benachbarten, noch gesunden Kaffeebäumen gleichfalls Rhizomyrma-Nester, mit denen Verbindung durch Galerien längs größerer Wurzeln oder durch Termitengänge besteht, so findet ein Umzug vom erkrankten Baume in diese anderen Erdnester statt. Die unterirdische Auswanderung wird aber verunmöglicht, wenn das Wurzelnest der erkrankten Bäume nicht die Wurzeln benachbarter Kaffeebäume erreicht, oder wenn die nächsten Bäume schon mit Rhizomyrma übervölkert sind oder schließlich, wenn der erkrankte Baum mit einem tiefen Graben isoliert wurde. Die Zahl der Arbeiterinnen geht dann immer mehr zurück, es dominieren nun die Geschlechtstiere, besonders die Männchen. In einem solchen Neste, aus dem die Geschlechtstiere schon teilweise ausgeschwärmt waren, wie aus der reichen Kraterbildung geschlossen werden konnte, fand ich am 20. Dezember 1931 in je 2 dm³ Nestvolumen nur noch 350 Männchen; Arbeiterinnen und Weibchen fehlten ganz; zwei Tage später waren auch die Männchen völlig verschwunden. An gefällten Kaffeebäumen konnte ich einen ähnlichen Auszug der Nestinsassen nachweisen.

2. Spezielle Kulturmaßnahmen.

a) Bodenbearbeitung. Es wurde schon darauf hingewiesen, daß das intensive Behacken in jungen Kaffeekulturen der Ansiedlung von Rhizomyrma entgegenwirkt. An nicht behackten jungen Kaffeepflanzen tritt auch die Phloemnekrose früher

---

C: Herauspräparierte Infrabuccaltasche mit Inhalt. Dorsalansicht.
1 Vorderer Clypeusrand, 2 labrum, 3 Mandibel, 4 pharyngeale Unterlippe, 5 Huxley'sche Sklerite, 6 galea, 7 Infrabuccaltascheninhalt, 8 Kehlrinne (gouttière labiale), 9 galea, 10 hypopharyngealer Lappen mit „lames pectinées", 11 epistipes, 12 paraglossa, 13 mentum, 14 palpus maxillaris, 15 glossa, 16 palpus labialis, 17 lacinia, 18 stipes, 19 labialer Drüsenkanal, 20 submentum, 21 cardo, 22 Infrabuccaltaschenschlitz.

Hypopharyngeale Region	I vorder Abschnitt: Lappen II mittlerer Abschnitt III hinterer Abschnitt	Infrabuccaltasche.

auf. Um das Aufkommen der Unkräuter, von denen viele auch Nährpflanzen trophobiontischer Wurzelläuse sind, zu verhindern, empfiehlt es sich, nach dem Behacken Gründüngungspflanzen auszusäen; als solche kommen Crotalaria striata, C. anagyroides, C. juncea, Tephrosia candida, Centrosema pubescens, Canavalia, Vigna und Galopogonium mucunoides in Frage. Die vorbeugende Wirkung des Behackens junger Kaffeebäume bleibt aber nachhaltiger in Arealen mit ausschließlichem Jungwuchs als in ungleichaltrigem Bestande. Stellen, wo ältere Bäume an Phloemnekrose eingingen, sollen deshalb vor der Neubepflanzung möglichst tief umgegraben werden, wobei auch die hineingewachsenen Wurzelpartien der Nachbarbäume zu entfernen sind. Alle Maßnahmen, die das Entstehen eines oberflächlichen Wurzelfilzes begünstigen, wie das Anhäufeln junger Pflanzen, nachträgliche Erdaufschüttungen bei der Kanalreinigung und Anhäufung von Pflanzenabfall in der Beetmitte, begünstigen das Entstehen neuer Kolonien durch anfliegende Ameisenweibchen und damit auch die Einschleppung der Phloemnekrose aus entfernteren Krankheitsherden.

In einem von Rhizomyrma vollständig besetzten Kaffeebeete mit 20jährigen Bäumen wurde unter möglichster Schonung der dickeren, flach streichenden Wurzeln die eine Beethälfte (A) oberflächlich behackt (10.—12. Juli 1931), während die andere Beetseite (B) unberührt blieb. Durch die Bodenbearbeitung wurden viele Ameisen und Cocciden freigelegt; die Ameisenarbeiterinnen zogen sich, mit Eiern, Larven und Nymphen sowie mit Cocciden aller Stadien beladen, in den Boden zurück.

Die Besiedlungsdichte vor und nach dem Behacken ist aus folgender Zusammenstellung zu ersehen. Die Durchschnittszahlen beziehen sich auf je 2 dm^3 Bodenvolumen.

Vor dem Behacken: 1507 Ameisen, 1909 Wurzelläuse.

Datum der Kontrolle	Beethälfte A Vom 10.-12. Juli 1931 und nochmals am 17. Jan. 1932 behackt		Beethälfte B Ohne Behackung	
	Ameisen	Wurzelläuse	Ameisen	Wurzelläuse
10. August 1931 .	373	542	2844	3414
16. Januar 1932 . .	913	600	2410	6782
14. April 1932 . .	600	734	6290	8422

Da ein Ausweichen in tiefere Schichten nicht möglich war, erfolgte von A aus ein seitliches Abwandern in die unbehackte Beethälfte B, deren Besiedlungsdichte durch Aufnahme der unter-

irdisch zugewanderten Tiere aus A nun stark zunahm. Das flache Behacken hatte also nicht eine Vernichtung, sondern nur ein Auswandern der Ameisen zur Folge.

b) Schutz vor dem Anfluge. Die größten Rhizomyrma-Schwärme bilden sich in gemischtaltrigen Kaffeebeständen, also in Feldern, wo ein Teil der ältern Bäume an Phloemnekrose einging, worauf in die entstandenen Lücken junge Bäume eingepflanzt wurden. Solche Schwarmherde bilden eine ständige Infek-

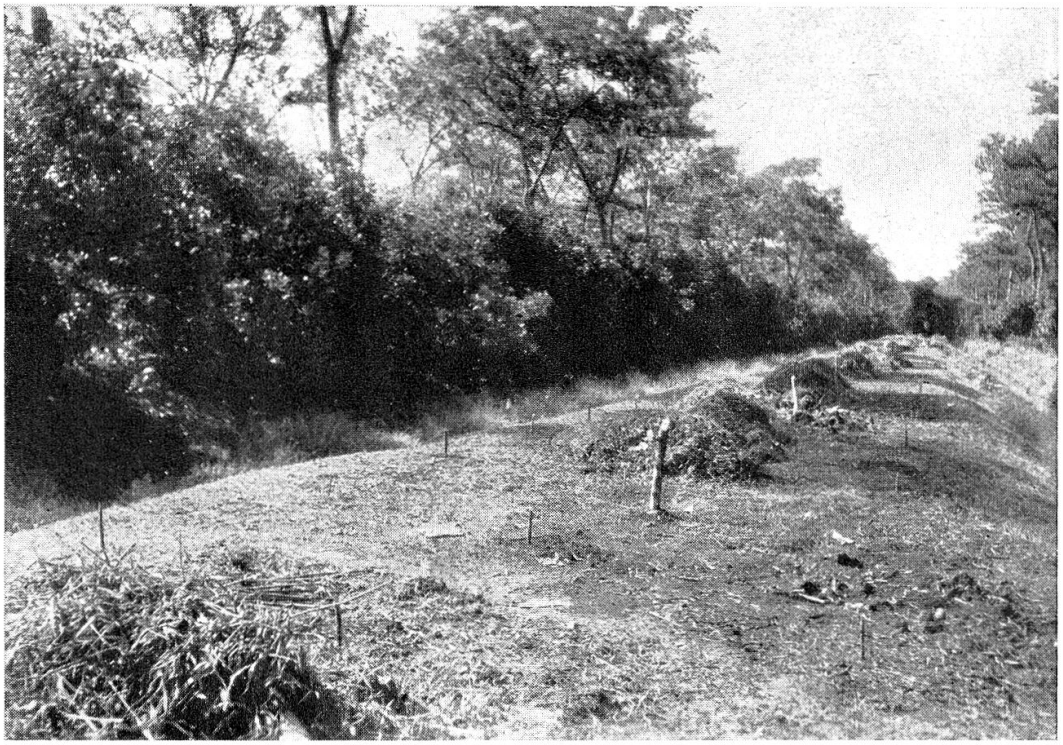


Abb. 49. Blick auf eine Randpartie des 20jährigen Liberia-Kaffeebestandes: Feld XB, Pltg. Peperpot, stark von Rhizomyrma und Wurzelcocciden befallen. Vorn der breite, von Bambus gerodete Damm, rechts hinten ein Stück von Feld IXB, in welches das Abschwärmen von Rhizomyrma paramaribensis aus dem Krankheitsherde links erfolgte (siehe Seite 554).

tionsgefahr für die benachbarten Felder, die von der Krankheit noch verschont blieben; um den Anflug geflügelter Ameisen möglichst zu verhindern, schlage ich folgende Methode vor: Während die Schattenbäume in den Beeten meist stark aufgeastet werden, — wobei allerdings zu berücksichtigen ist, daß ein hohes Aufasten auch die Ausbreitung der Ameisenschwärme innerhalb der Felder begünstigt, — sollten die an den Feldrändern stehenden Schattenbäume überhaupt nicht aufgeastet werden, um einen möglichst wirksamen Schutz gegen das Eindringen der Schwärme zu bieten. Da wo die vorhandenen Erythrina-Schattenbäume zu weit auseinanderstehen, um eine geschlossene Schutzwand zu bilden, kann man

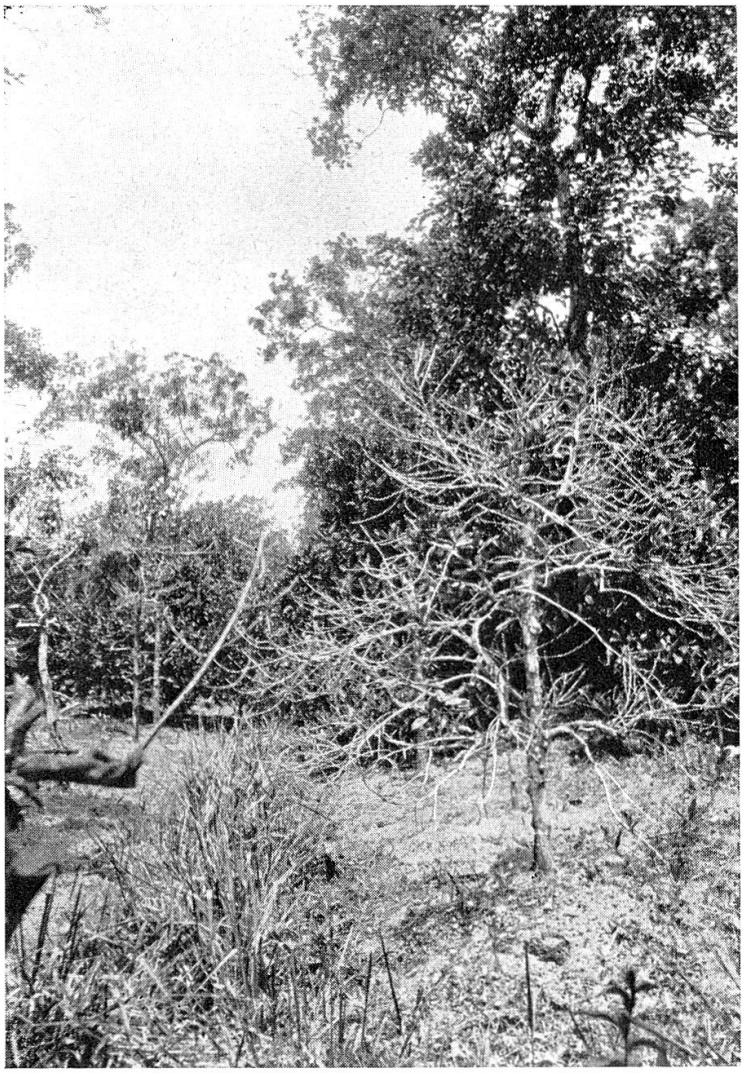


Abb. 50. Stark von Rhizomyrma und Wurzelcocciden befallene, 20jährige Kaffeeanpflanzung mit Phloemnekrose-Herd. Die Aufnahme zeigt vier abgestorbene Bäume. Pltg. Jagdlust.

sich mit Bambus-Zwischenpflanzungen behelfen. Ich konnte wiederholt die lokale Schutzwirkung solcher Bambushecken beobachten, zudem erfolgte der oben geschilderte Ueberflug eines paramaribensis-Schwarmes vom Feld XB auf Feld IXB gerade über einen Damm, der durch das kurz vorher vorgenommene Ausroden des an dieser Stelle befindlichen Bambusbestandes vollständig kahl war. Eine wirksame Isolation üben außer Flußläufen auch Reisfelder oder größere Anpflanzungen von Kakao, Zuckerrohr, Bananen und Orangen aus.

Nach mündlicher Mitteilung von Herrn Toenelt werden im nördlichen Kaffeeanbaugebiete Brasiliens, wo die gleiche Krankheit auftritt, breite Streifen von Kaffeebäumen herausgehauen, um die Ameisenflüge ins Leere fallen zu lassen.

c) Submersion. Am wirksamsten erscheint mir unter den Verhältnissen, wie sie in den Kaffeefeldern von Surinam vorliegen, eine Regulierung des Wasserstandes, verbunden mit zeitweiser Unterwassersetzung in der Regenzeit, soweit dies bei Niveauunterschieden zwischen den verschiedenen Feldern möglich ist. In den tiefer gelegenen Plantagen, wo während der Regenzeit die Polder nur schwer entwässert werden können, treten Rhizomyrma und Phloemnekrose nur ganz schwach auf. Durch extremes Austrocknen wird die Liberiakaffeepflanze stärker in Mitleidenschaft gezogen als durch temporäres Unterwassersetzen. Rhizomyrma ist gegen ein Uebermaß von Wasser besonders empfindlich.

Versuch 1. Um das Verhalten der Ameisen gegenüber ansteigendem Grundwasser genau zu verfolgen, brachte ich mit Stahlzylindern von 10 cm Höhe und einer Querschnittfläche von 100 cm^2 Proben aus Rhizomyrma-Nestern in ungestörter Lagerung ins Laboratorium. Die oben und unten offenen Zylinder wurden mit dem Inhalt in einen Blechkasten gestellt, in welchen Wasser so langsam zugesetzt wurde, daß nach 48 Stunden gerade der obere Zylinderrand erreicht war. Zur Kontrolle dienten entsprechende, jedoch nicht von Ameisen und Cocciden besiedelte Bodenproben. Durch Wägungen wurde festgestellt, wie der Wassergehalt im Zylinder zunahm. Die ameisenfreien Proben erreichten nach drei Tagen das Maximum; ergänzende Untersuchungen ergaben, daß im Mittel 2,2 Volumenprozent Luft nicht durch das Wasser verdrängt werden konnte. Bei dem Nestmaterial hingegen war selbst nach dem achten Tage, als die Versuche abgeschlossen werden mußten, noch keine Gewichtskonstanz erreicht; es blieben im Mittel hier noch 7 Volumenprozent Luft übrig. Am dritten Tage hatte sich an der Oberfläche der von Ameisen bewohnten Bodenproben ein erster Erdauswurf gezeigt, der in den folgenden Tagen ständig zunahm, ohne daß sich aber eine Ameise an der Oberfläche gezeigt hätte. Auch das künstliche Verdunkeln änderte nichts am Verhalten der Tiere. Bei der Oeffnung einiger Nestproben nach acht Tagen zeigte es sich, daß nur die untere Schicht von 5 cm mit Wasser gesättigt war und daß sich die Ameisen mit den Wurzelläusen in der oberen Lage, in welcher neue Höhlungen und Gänge erstellt worden waren, befanden. Tote fand ich nicht.

Bei zwei nicht geöffneten Proben wurde dagegen am neunten Tage der Wasserspiegel im Kasten weiter langsam erhöht, so daß auch die $1^1/_2$ cm hohen Auswurfkegel an der Oberfläche allseitig von Wasser umgeben waren. Es fand vorerst eine weitere Erhöhung dieser Erdkegel statt, die am nächsten Tage kraterartig eröffnet erschienen; einige Ameisen liefen aufgeregt an den Kraterrändern umher. Eine aufgebrochene Nestprobe ließ erkennen, daß Ameisen und Wurzelläuse im obersten Drittel zusammengedrängt saßen, in abgedichteten Kammern, deren Ventilation einzig durch

Verbindung mit den höchsten Kratern noch gesichert blieb. Bei den drei letzten verbleibenden Proben ließ ich den Wasserspiegel langsam weiter steigen bis zu einer geringen Ueberhöhung des Kraterrandes um 2 mm. Die an der Oberfläche befindlichen Arbeiterinnen wurden an den Kraterwänden zusammengedrängt, einzelne verloren den Boden unter den Füßen oder konnten sich mit den Vorderbeinen und Oberkiefern noch festklammern. Dabei kam es zu Kettenbildungen, indem sich mehrere Ameisen aneinander festhielten; solche Ketten schwammen auch auf der Wasseroberfläche, wo die Tiere bis zum nächsten Tage am Leben blieben. Im Innern der Nestkammern lebten die Insassen noch etwas länger; doch fand ich sie nach zwei weitern Tagen, während welchen diese Nestproben völlig untergetaucht liegen geblieben waren, in den allseitig abgedichteten Kammern erstickt vor.

Versuch 2. In einer andern Versuchsserie wurden 11 paramaribensis-Nestproben, die alle stark mit Rhizomyrma besetzt waren, ohne weiteres unter Wasser gesetzt und mit einer 3 cm hohen Wasserschicht überlagert. Die Auszählungen ergaben folgende Prozentzahlen der durch Ersticken getöteten Ameisen.

Nach	1	Tag	11	Prozent	von 3	Proben
„	2	Tagen	82	„	„ 3	„
„	3	„	97	„	„ 2	„
„	4	„	99	„	„ 2	„
„	5	„	100	„	„ 1	Probe.

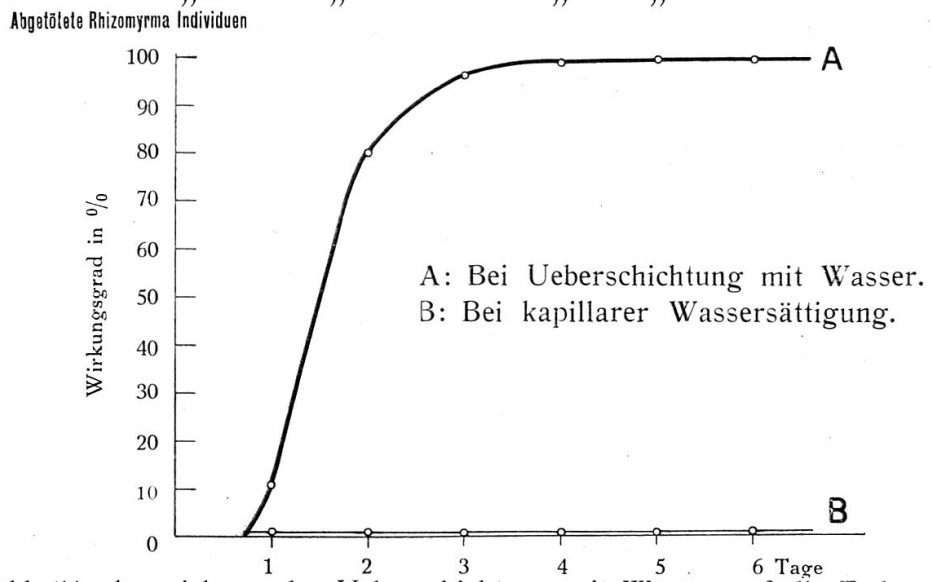


Abb. 51. Auswirkung der Ueberschichtung mit Wasser auf die Erdnester von Rhizomyrma paramaribensis Borgm.

Die Schildläuse der Stadien II und III waren am vierten Tage tot; von den Stadien I und IV hingegen fand ich am sechsten Tage noch 60 Prozent am Leben.

Aus diesen Versuchen geht hervor, daß die Nestkammern

gegen das Eindringen von Wasser gut geschützt sind, so daß Rhizomyrma andrängendem Wasser gegenüber länger standhalten kann als andere Ameisenarten (z. B. Neoponera villosa Fabr.), die, wie andere von mir durchgeführten Versuche zeigten, ihre Kammern verlassen. Rhizomyrma wird durch Wassernot nicht zur oberirdischen Auswanderung veranlaßt, sondern bleibt auch unter solchen extremen Bedingungen ihrer Anpassung an unterirdische Lebensweise treu.

Versuch 3. Außer den erwähnten Laboratoriumsversuchen konnte ich auch durch Wasserstauung in einzelnen Gräben von Feld XB einige zahlenmäßige Feststellungen im Freiland machen. In der extrem niederschlagsreichen „kleinen Regenzeit" vom Januar 1932 wurde dort der Wasserspiegel künstlich um 50 cm gehoben, wodurch zumindest die Beeträndер, stellenweise auch die Beetmitte, unter Wasser gesetzt waren. Da die Beetoberfläche in der Mitte meist 1 bis 3 dm höher liegt als am Rand, ragten größere und kleinere Inseln aus dem Wasser heraus. In andern Feldern hätte sich das Unterwassersetzen gleichmäßiger durchführen lassen. In den untergetauchten Beetpartien, die an solche Inseln angrenzten, war nach

Zahl der Tiere pro 1 dm³ Nestmaterial vor und während des Unterwassersetzens eines Nestes, das die Abwanderung ermöglichte.

Rhizomyrma paramaribensis							
	Eier	Larven	Nymphen	Arbeiterinnen	Männchen	Weibchen gefl.	Weibchen ungefl.
Vor der Submersion							
17. Januar 1932 . .	305	131	228	2125	145	0	51
Während d. Submersion							
19. Januar 1932 . .	77	48	87	968	58	0	9
21. „ 1932 . .	0	0	61	426	0	0	3
23. „ 1932 . .	0	0	48	58	0	0	0

Rhizoecus coffeae							
	Weibchen					Männchen	
	Eier	Stad. I	Stad. II	Stad. III	Stad. IV	Nymphen	Imagines
17. Januar	2268	2853	236	174	0	0	12
19. „	628	1239	149	116	0	0	0
21. „	104	507	52	35	0	0	0
23. „	0	86	26	8	0	0	0

den frühern Erfahrungen eine unterirdische Abwanderung der Ameisen nach den erhöhten Stellen zu erwarten; in jenen Beetpartien aber, wo große, zusammenhängende Flächen unter Wasser lagen, war eine solche Abwanderung nicht möglich.

Der Vergleich der Zahlen vom 17.—23. Januar gibt ein deutliches Bild von der Räumung des überschwemmten Ameisennestes, wobei von den Ameisen auch die trophobiontischen Wurzelläuse abtransportiert wurden. Tote Tiere konnten nicht gefunden werden.

Versuch 4.

Zahl der toten Ameisen
während des Unterwassersetzens eines Rhizomyrma-Nestes,
aus dem eine Abwanderung nicht möglich war.

	Nymphen	Arbeiterinnen
Submersion während 2 Tagen . .	30 % tot	13,5 % tot
„ „ 4 „ . .	87 % „	66,7 % „
„ „ 6 „ . .	100 % „	97,6 % „

Von den zahlreichen Schildläusen, die nach sechstägiger Submersion ausgezählt wurden, waren, wie im Laboratoriumsversuch 2, die Stadien II und III tot, während die Stadien I und IV nicht stark gelitten hatten.

Um die Abtötung aller Schildläuse zu erzielen und zugleich auch die Schädigungsgrenze der Kaffeebäume kennen zu lernen, wurde das aufgestaute Wasser in zwei Beeten weiter stehen gelassen. Vom siebenten Tage an verfärbten sich die jüngern Kaffeeblätter leicht, zwei Tage später waren Anzeichen eines beginnenden Blattfalles vorhanden. Daraufhin wurden die Versuche abgebrochen und es zeigte sich, daß auch nach neuntägiger Submersion nicht alle Schildläuse tot waren.

Die Submersionsversuche berechtigen uns zu der Schlußfolgerung, daß die Rhizomyrma-Bekämpfung durch Unterwassersetzen der Kaffeebeete aussichtsvoll erscheint, daß man aber, um die Kaffeebäume zu schonen, anstatt der zulässigen sechs Tage, nur während drei bis vier Tagen die Beete unter Wasser setzen sollte; doch wäre das Verfahren in der gleichen Regenzeit zwei- bis dreimal zu wiederholen.

Es sei hier auch der Hinweis beigefügt, daß in ganz Guyana Zuckerrohrfelder, deren Ertrag nicht mehr befriedigt, durch einige Jahre hindurch unter Wasser gesetzt bleiben und erst nachher wieder in Kultur genommen werden.

3. **Chemische Bekämpfung.***

Die direkte chemische Bekämpfung von Rhizomyrma kann der hohen Kosten wegen nur in speziellen Fällen empfohlen werden,

* Ein Kapitel über biologische Bekämpfungsmöglichkeiten mußte wegen Platzmangels weggelassen werden.

z. B. zur Abtötung der Ameisen unter einzelnen, besonders wertvollen Kaffeebäumen (Samenträger). Sie eignet sich auch zur Desinfektion der erhöhten Beetpartien, die nicht unter Wasser gesetzt werden können, wo sich aber während der Regenzeit die Ameisen in besonders großer Menge aufhalten.

Es wurden sowohl Laboratoriums- als auch Feldversuche mit Karbolineumemulsion, Formalinlösungen und Schwefelkohlenstoff durchgeführt; bei erstern fanden, wie beim Submersionsverfahren, Nestausstiche von 1 dm Höhe und 1 dm^3 Volumen Verwendung.

Um eine Annäherung an die Bodenverhältnisse während der Regenzeit zu erzielen, wurden die Nestproben vor Versuchsbeginn möglichst mit Wasser gesättigt. 1 dm^3 des zu diesen Laboratoriumsversuchen verwendeten Nestmateriales enthielt im Durchschnitt 1352 Ameisenarbeiterinnen und 1200 Schildläuse I, um nur die am zahlreichsten vertretenen Entwicklungsstadien zu nennen. In den Laboratoriumsversuchen mit 4 Prozent und 8 Prozent Karbolineumemulsion zeigte es sich, daß nur die direkt benetzten Ameisen sofort eingehen, die Mehrzahl kann in den abgedichteten Kammern nur durch die gasförmigen Bestandteile des Mittels erreicht werden.

Bei Versuchen im Freiland, bei denen 18 Liter einer achtprozentigen Karbolineumemulsion auf je einen 20jährigen Kaffeebaum Verwendung fanden, blieb die Wirkung sehr unregelmäßig und im ganzen unbefriedigend. Die Desinfektionsflüssigkeit sickert rasch durch die Wasserableitungskanäle des Ameisennestes, ohne die Nestkammern genügend zu treffen.

Günstiger erwies sich in einer sechs- bis neunjährigen Kaffeekultur das Begießen mit 10 Litern einer zweiprozentigen Formaldehydlösung pro Baum, in der großen Trockenzeit nach vorherigem intensivem Behacken des Bodens. Da hier die aufgebrochenen Erdschollen in der Sonne lagen, war der Abtötungserfolg gegen die Ameisen ein vollständiger; nur noch wenige Wurzelläuse waren bei den spätern Kontrollen zu finden. Dagegen blieb die gleiche Flüssigkeitsmenge in 20jährigen Kulturen, die des oberflächlichen Wurzelwachstums wegen nicht mehr behackt werden durften, und wo der Boden beschattet war, noch weniger wirksam als die Karbolineumemulsion in der oben angeführten Verwendungsart.

Schwefelkohlenstoff verwendete ich als Bodendesinfektionsmittel nur in der Regenzeit. Die Wirkung ist in hohem Maße von der Bodenstruktur abhängig. Befriedigend war eine Verwendung von 10 cm^3 Schwefelkohlenstoff in jeden der 15 Einstiche pro Wurzelareal 20jähriger Kaffeebäume. Bei stärkern Gaben stellten sich bald die ersten Vergiftungserscheinungen an den behandelten Bäumen ein.

VI. Verzeichnis der von mir in den Kaffeefeldern von Surinam gesammelten Insektenarten.

(Determiniert unter Mitwirkung der in der Einleitung genannten Spezialisten.)

Heteroptera.

Cydnidae.

Cyrtomenus sp. nahe ciliatus, P. B.

Pentatomidae.

Edessa cornuta, Burm.
Edessa rufomarginata, De Geer
Edessa loxdali, Westw.
Edessa meditabunda, F.
Edessa species nahe caldaria, Dist.
Mecistorhinus tripterus, F.
Antiteuchus variolosus, Westw.
Mormidea inermis, Dall.
Mormidea poecila, Dall.
Mormidea ypsilon, L.
Mormidea prominula, Dall.
Berecynthus delirator, F.
Euschistus crenator, F.
Agroecus griseus, Dall.
Podisus nigrispinus, Dall.
Camirus conicus, Germ.

Coreidae.

Golema histrio, Burm.
Acanthocerus sublaevis, Walk.
Petalops inermibus, Dist.
Spartocera granulata, Stal.
Chariesterus moestus, Burm.
Zicca toeniola, Dall.
Hypselonotus lineatus, Stal var.
Cydamus trispinosus, De Geer
Hyalymenus tarsatus, F.
Leptocorisa tipuloides, De Geer
Jadera aeola, Dall.
Anasa species
Phthia obscura, Dall.
Zoreva dentipes, F.
Acanthocephala angustipes, Westw.
Anasa bellator, F.

Aradidae. (sens lat.)

Hesus cordatus, F.
Dysodius lunatus, F.

Lygaeidae.

Oncopeltus sandarachatus, Say.
Gonatus sp. nahe divergens, Sist.

Pyrrhocoridae.

Euryophthalmus crassipes, Stal.
Acinocoris bilineatus, Walk.

Phymatidae.

Phymata erosa, L.

Ilatidae.

Poeciloptera phalaenoides L. var. completa Jac.

Reduviidae.

Pnohirmus sp.
Rasahus sulcicollis, Serv.
Pothea sp.
Pothea lugens, F.
Mindarus notatus, Stal.
Mindarus sp.
Mindarus sp.
Micrauchenus lineola, F.
Apiomerus sp.
Calliclopius nigripes, L.
Calliclopius nigripes var. albipennis, Stal.
Ricolla quadrispinosa, L.
Rocconota sp.
Gardena sp. nov.

Veliidae.

Velia sp.

Gelastocoridae.

Mononyx nepaeformis, F.
Mononyx bipunctatus, Melin

Nepidae.

Ranatra macrophthalma H. S.

Die mit * versehenen Arten sind auf Grund des von mir in Surinam gesammelten Materiales als neu beschrieben worden von Th. Borgmeier (Instituto de Biologia Vegetal, Rio de Janeiro), Hille Ris Lambers (Wageningen) und E. E. Green (Depart. of Entomology: British Museum, London), welche auch die Typen der betreffenden Spezies besitzen. Das von mir verarbeitete Untersuchungsmaterial ist an die Sammlung des Entomologischen Institutes der Eidg. Techn. Hochschule, Zürich, übergegangen.

Homoptera.

Cercopidae.

Tomaspis rubra, L.
Tomaspis stellata, Walk.
Tomaspis pubescens, F.

Membracidae.

Notocera tripodia, Fairm.
Ceresa vitulus, Amyot
Cyphonia clavata, F.
Stegapsis galeata, Walk.
Horiola picta, Coq.
Tynelia longulus, Burm.
Aethalion sp.
Enchenopa concolor Jairm.
Membracis tectigera Oliv.

Jassidae.

Rhaphidorhinus phosphoreus, L.
Tettigoniella sp.
Tettigoniella sp.

Derbidae.

Persis sp.

Cicadidae.

Fidicina divisa Walk.

Delphacidae.

Kelisia occidentalis Muir.

Psyllidae.

Psylla sp.

Aleurodidae.

11 Proben noch nicht bestimmt.

Pemphigidae.

*Geopemphigus surinamensis Hille Ris Lambers

Aphidae.

Toxoptera aurantii; Boyer
12 Proben noch nicht bestimmt.

Coccidae.

Pseudococcidae:
*Phenacoccus surinamensis Green
Pseudococcus maritimus Ehrb.
*Pseudococcus radicis Green
*Pseudococcus podagrosus Green
Pseudococcus citri Risso
Pseudococcus brevipes Ckll. (bromeliae Bouché)
Pseudococcus rotundus Morr.
Pseudococcus sacchari Ckll.
Pseudococcus adonidum L.
Pseudococcus sp.
Rhizoecus coffeae Laing (= Rh. lendea Pickel)
*Rhizoecus moruliferus Green
*Rhizoecus caladii Green
*Pseudorhizoecus migrans Green
*Pseudorhizoecus proximus Green
Antonina bambusae Mask.
Ortheziidae:
Orthezia insignis Dougl.
Ortheziopa reynei Laing.
Lecaniinae:
Lecanium (Coccus) viride Green
Saessetia coffeae Walk.
Aus anderen Unterfamilien:
Ischnaspis longirostris Sign.
*Geococcus coffeae Green
Jerrisia virgata Ckll.
Selenaspidus articulatus Morg.
Chrysomphalus dictyospermi Morg.
Trionymus sacchari Ckll.
*Cryptostigma bünzlii Green.

Hymenoptera.

Formicidae.

Dorylinae.

Eciton (Eciton) burchelli Westw.
Eciton (Eciton) vagans Ol.
Eciton (Eciton) hamatum Fabr.
Eciton (Acamatus) pilosum Fred. Smith
*Eciton (Acamatus) postangulatum Borgm.

Ponerinae.

Neoponera (Neoponera) unidentata Mayr = Pachycondyla unidentata Emery
Neoponera (Neoponera) striatinodis Emery
Neoponera (Neoponera) villosa Fabr.
Paraponera clavata Forel
Paraponera schmalzi Emery
Pachycondyla harpax Fabr.
*Pachycondyla harpax n. var. Borgm.
Pachycondyla crassinoda Latr.
*Ponera agilis Borgm.
Ectatomma (Ectatomma) quadridens Fabr.
Ectatomma (Ectatomma) ruidum Roger
Ectatomma (Ectatomma) tuberculatum Ol.
Ectatomma (Gnamptogenys) concinum Fred. Smith
Ectatomma (Gnamptogenys) annulatum Mayr

Ectatomma (Gnamptogenys) nodosum Latr.
Ectatomma (Gnamptogenys) suleatum Fred. Smith var. lineatum Mayr
Odontomachus hastatus Fabr.
Anochetus (Anochetus) targionii Emery
Anochetus (Stenomyrmex) emarginatus Fabr.

Myrmicinae.

Atta fervens Say
Atta cephalotes L.
*Myrmicocrypta bünzlii Borgm.
*Apterostigma fallax Borgm.
Apterostigma mayri Forel
Cyphomyrmex (Cyphomyrmex) rimosus Spinola
*Cyphomyrmex (Trachymyrmex) relictus Borgm.
Solenopsis (Diplorhoptrum) hermione Wheeler
Solenopsis (Diplorhoptrum) n. sp. nahe azteca Forel
Solenopsis geminata Forel
Solenopsis geminata subsp. saevissima Fred. Smith
Solenopsis picea Emery
Solenopsis corticalis Forel
Solenopsis corticalis subsp. amazonensis Forel
Solenopsis minutissima Emery
Pheidole subarmata Mayr
Pheidole fallax subsp. jelskii Mayr
Pheidole biconstricta Mayr subsp. hybrida Emery
Pheidole opaca Mayr
*Pheidole coffeicola Borgm.
*Pheidole cocciphaga Borgm.
*Pheidole transversostriata Mayr subsp. gibbata Borgm.
Crematogaster limata Fred. Smith
Crematogaster (Orthocrema) brevispinosa Mayr.
*Crematogaster (Orthocrema) brasiliensis Mayr var. cocciphila Borgm.
Crematogaster spec.
Wasmannia rochai Forel
Wasmannia auropunctata Forel
Tranopelta gilva Mayr
*Strumygenys (s. str.) carinithorax Borgm.
Cephalotes (Cryptocerus) atratus L.
Daceton armigerum Latr.

Dolichoderinae.

Dolichoderus (Dolichoderus) attelaboides Fabr.
Dolichoderus (Hypoclinea) abruptus Fred. Smith
Dolichoderus (Hypoclinea) bidens L.
Dolichoderus (Monacis) bispinosus Ol.
Dolichoderus (Hypoclinea) spec.
Azteca alfari subsp. cecropiae Forel
Azteca chartifex Forel subsp. laticeps Forel
Azteca delphini Emery var.
Azteca foreli Emery subsp. championi Forel
Azteca instabilis Fred. Smith
Azteca longiceps Emery.

Formicinae.

*Acropyga (Rhizomyrma) paramaribensis Borgm.
*Acropyga (Rhizomyrma) rutgersi n. sp.
Camponotus renggeri Emery
Camponotus (Myrmothrix) abdominalis Forel
Camponotus abdominalis Fabr. subsp. mediopallidus Forel
Camponotus (Myrmothrix) femoratus Forel
Camponotus (Myrmothrix) rufipes Forel
Camponotus (Myrmothrix) blandus var. pellitus Mayr
Camponotus (Myrmobrachys) spec.
Camponotus (Neomyrmamblys) novogranadensis Mayr
Paratrechina (Paratrechina) longicornis Latr.
Paratrechina (Nylanderia) steinheili Forel

Vespidae.

Polybia rejecta Fabr.
Polybia fuscicornis Leg.
Metapolybia pediculata Sauss.
Eumenes caniculatus Ol.
Apoica pallida Oliv.
Synoeca surinama L.
Montezumia infundibuliformis F.

Trigonalidae.

Trigona spec.

Pompilidae.

Pompilogastra philadelphicus Lep.

Sphegidae.

Sphex ichneumoneus L.

Mutillidae.

Mutilla phalerata Klug.
Ephuta indica L.

Euglossidae.

Euglossa cordata L.

Diapriidae.

Xyalopria sp.

Diptera.

Sapromyzidae.

Sapromyza sp.

Micropezidae.

Taeniaptera angulata Lw.
Scipopus erythrocephalus F.

Coleoptera.

Carabidae.

Clivina sp.

Erotylidae.

Aegithus clavicornis, L.
Aegithus meridionalis, Crotch.
Erotylus variegatus, F.

Coccinellidae.

Hyperaspis triacantha, Muls.
Chnoodes terminalis, Muls.

Elateridae.

Chalcolepidus limbatus, Eschs.

Passalidae.

Passalus interruptus, L.

Copridae.

Canthon triangularis, Drury.
Phanaeus clardanus, Macl.

Geotrupidae.

Athyreus excavatus, Lap.

Rutelidae.

Rutela lineola, L.

Dynastidae.

Dyscinetus geminatus, F.
Ligyrus ebenus, De Geer.

Tenebrionidae.

Phymatestes denticollis, Frm.
Platydema tibiale, Chev.

Curculionidae.

Compsus argyreus, L.
Erodiscus attenuatus, F.
Heilipus lateralis, Oliv.
Cholus gladiator, Oliv.
Genus?
Piazurus compactus, Gyll.
Peridinetus irroratus, F.
Leptochoenus sp.
Metamasius sp.
Metamasius hemipterus, L.
Rhodobaenus crassipes, Champ.

Brenthidae.

Brenthus cylindrus, Lund.
Arrhenodes dispar, L.

Crioceridae.

Lema sp.

Eumolpidae.

Eumolpus surinamensis, F.
Typophorus nigritus, F.
Colaspis aeruginosa, Germ.
Colaspis geminata, Boh.
Otilea crenata, F.
Typophorus versutus, Lc.
Myochrons armatus Baly.

Chrysomelidae.

Deuterocampta flavosignata, Stal.

Galerucidae.

Diabrotica fulvosignata, Baly.
Diabrotica tripunctata, F.
Diabrotica diversicornis, Baly.
Dircema nigripenne, F.

Hispidae.

Chalepus sanguinicollis, L.
Chalepus ancora, Chap.
Uroplata anguleta, Ol.
Cephaloleia sp.

Cassididae.

Tauroma aeruginosa, Boh.
Agenysa caedemadens, Licht.
Oxynodera variegata, L.
Neomphalia lateralis, L.
Selenis spinifex, L.
Echoma flava, L.
Chelymorpha marginata, L.

Chelymorpha variolosa, Ol.
Himatidium lineola, F.
Chirida cruciata, L.
Metriona judaica, F.
Metriona sexpunctata, F.
Metriona trisignata, Bch.
Ctenochira quadrata, Boh.

Isoptera.

Termes (Eutermes) morio Latr. = Nasutitermes costalis Holmgren
Leucotermes (Heterotermes) tenuis Hagen
Rhinotermes marginalis (L.) Hagen = Termes nasutus Burm.
Eutermes (Nasutitermes) surinamensis Holmgren
Eutermes (Nasutitermes) rippertii Rambur
Orthognathotermes macrocephalus Holmgren
Leucotermes (Termes) lucifugus Rossi.

Orthoptera.

Mantidae.

Liturgusa cayennensis Sauss.

Gryllidae.

Neocurtilla hexadactyla Perty.

VII. Zusammenfassung

Systematik

1. In der vorliegenden Arbeit wird eine erweiterte Artdiagnose von Acropyga (Rhizomyrma) paramaribensis aus Surinam gegeben.

2. Untersuchungen an einer zweiten, selteneren Rhizomyrma aus holländisch Guyana berechtigen zur Aufstellung einer neuen Spezies, die ich Rh. rutgersi benenne.

3. Für Rhizomyrma paramaribensis Borgm. und Rh. rutgersi n. sp. ist die Eingliedrigkeit des Maxillarpalpus nachgewiesen und damit ein neues Unterscheidungsmerkmal der Subgenera Acropyga s. str. und Rhizomyrma aufgestellt.

4. Die geographische Verbreitung der nahe verwandten Subgenera Acropyga s. str. und Rhizomyrma ist hauptsächlich tropisch-subtropisch und beschränkt sich auf Inseln und küstennahe Kontinentgebiete der indo-malaiisch-australischen und neotropischen Regionen. Die Lokalisierung des Auftretens steht insbesondere in Zusammenhang mit dem Anspruche dieser Ameisen an relativ hohe und ausgeglichene Feuchtigkeitsverhältnisse.

Spezielle Morphologie

5. Die Variationsbreite einzelner Körpermerkmale von Rhizomyrma paramaribensis und Rh. rutgersi ist groß; es wird dies an der Kopfkontur, Zahl der Ommatidien der Facettenaugen, Zahl der Fühlerglieder, Größe der Flügel und deren Aderung nachgewiesen. Daraus geht hervor, daß insbesondere Kopfkontur, Fühlergliederzahl und Radio-Cubitus-Verbindung zu systematischen Zwecken nicht für sich allein berücksichtigt werden dürfen. Neubeschreibungen innerhalb des Subgenus Rhizomyrma, die sich nur auf einzelne Individuen beziehen, sind als unsicher und unvollständig aufzufassen.

6. Die Zahl der Fühlerglieder und der Ommatidien der Facettenaugen, sowie der Modus der Radio-Cubitus-Verbindung und die spezielle Ausbildung des rudimentären Maxillarpalpus sind häufig am gleichen Individuum auf der linken und rechten Körperseite verschieden. Diese Asymmetrien weisen darauf hin, daß Rhizomyrma paramaribensis und Rh. rutgersi — und damit wohl auch die übrigen Vertreter des Subgenus Rhizomyrma — wenig stabilisierte Spezies sind.

7. Daß die Entwicklung im Sinne einer morphologischen Regression (Reduktion, Rudimentation oder Degeneration im Sinne von Reichensperger) in vollem Flusse sich befindet, dafür spricht z. B. das Auftreten ungleichstarker Verschmelzungen einzelner proximaler Geißelglieder.

8. Das ständige Leben in der Dunkelheit, sowie eine extreme Spezialisierung des Nahrungserwerbes, stehen mit der geringen Zahl der Facettenelemente und dem kurzen, eingliedrigen Maxillarpalpus in gesetzmäßiger Relation.

9. Die auffallend gestauchte Ausbildung der Tibia und des Tarsus der Vorder- und Mittelbeine der Arbeiterinnen und Weibchen von Rhizomyrma paramaribensis weist auf dauernden Aufenthalt in engen, niedrigen Gängen hin; desgleichen ist die nachgewiesene Verkürzung der Antennen auf einen eingeschränkten Aktionsradius der Fühler und auf eine stationäre Lebensweise dieser Ameisen zurückzuführen. Tatsächlich verlassen die Arbeiterinnen von Rhizomyrma das Bodeninnere nie und graben nur innerhalb des Wurzelbereiches bestimmter Pflanzen.

Biologie

10. Rhizomyrma paramaribensis und Rh. rutgersi sind obligat coccidophile, hypogäische Ameisen von Surinam.

11. Als Trophobionten wurden an den Wurzeln des Liberiakaffees folgende Cocciden angetroffen:

Rhizomyrma paramaribensis Borgm. 1933	Rhizoecus coffeae Laing 1925 Rhizoecus caladii Green 1933 Rhizoecus moruliferus Green 1933 Geococcus coffeae Green 1933 Pseudorhizoecus proximus Green 1933
Rhizomyrma rutgersi n. sp. 1935	Pseudorhizoecus proximus Green 1933 Pseudorhizoecus migrans Green 1933 Pseudococcus radicis Green 1933.

12. Mit Ausnahme von Rhizoecus moruliferus konnten für alle genannten Cocciden die ursprünglichen, einheimischen Wirtspflanzen festgestellt werden.

13. Während Rhizoecus moruliferus, Pseudorhizoecus migrans und proximus stets nur vergesellschaftet mit Rhizomyrma vorkommen, trifft man die übrigen Bodencocciden, die übrigens alle gleichzeitig in einem einzelnen Ameisenneste angetroffen werden können, auch selbständig lebend.

14. Der Uebergang der genannten, zumeist polyphagen Wurzel-Schildläuse an die Kaffeepflanze wird durch das Auftreten von Rhizomyrma außerordentlich begünstigt, zum Teil sogar erst ermöglicht.

15. Das vom Menschen dem Meere abgewonnene Neuland hat in den Kaffeemonokulturen von Surinam in erster Linie das massenhafte Auftreten des Trophobium: Rhizomyrma paramaribensis Borgm. und Rhizoecus coffeae Laing ermöglicht.

16. Vorkommen und Verbreitung von Rhizomyrma paramaribensis sind in großem Maßstabe areal- und zahlenmäßig festgestellt worden. Periodische Auszählungen von Stichproben aus einzelnen Erdnestern eröffneten Einblicke in die Entwicklung und Lebensweise beider Partner der Trophobiose.

17. Rhizomyrma bietet den Cocciden Wohnung, Pflege und Schutz und gelangt dadurch in den Besitz der Honigtauabsonderungen dieser Insekten.

18. Die Vermehrung der Cocciden wird durch das Zusammenleben sehr stark gefördert; in den Ameisennestern sind alle Entwicklungsstadien nebeneinander anzutreffen.

19. Neben oviparen Rhizoecus coffeae-Individuen treten in den Ameisennestern bei andauernd großer Bodenfeuchtigkeit sehr viele vivipare Weibchen auf.

20. Die Männchen von Rhizoecus coffeae, welche ausschließlich in Rhizomyrma paramaribensis-Nestern gefunden werden, haben nur winzige Flügelstummeln und verlassen den Ort ihrer Entstehung nicht. Die Männchen des neuen obligat myrmecophilen Genus Pseudorhizoecus sind völlig blind und flügellos.

21. Die Fühler des neuentdeckten Männchens von Rhizoecus coffeae zeigen Gliederverschmelzungen, die in der Regel zu Asymmetrie Anlaß geben; wie bei Rhizomyrma besteht auch hier die Tendenz der Fühlerverkürzung.

22. Die benützte Methode zur qualitativen und quantitativen Ermittlung der Insassen der Rhizomyrma-Nester gestattete, die Flugperioden der Ameisen zu ermitteln und das Schwärmen der Geschlechtstiere direkt zu beobachten.

23. Das Schwärmen wird nach einer vorangegangenen Regenperiode durch heftige Regenschauer ausgelöst; die Geschlechtstiere von Rhizomyrma paramaribensis sind schlechte Flieger; es kommt daher der Verbreitung durch den Wind große Bedeutung zu.

24. Die Weibchen, nicht aber die Männchen von Rhizomyrma paramaribensis nehmen auf den Hochzeitsflug je ein junges, bereits begattetes Coccidenweibchen mit. Diese bis vor kurzem noch unbekannte Koloniegründung mit obligatem Schildlaustransport steht in auffallender Parallele zu derjenigen der pilzzüchtenden Atta-Arten, welche in der Infrabuccaltasche einen Vorrat ihres Nährpilzes auf den Paarungsflug mit sich führen.

25. Gemeinsame Koloniegründung mehrerer Weibchen ist bei Rhizomyrma paramaribensis die Regel. In stark mit Rhizomyrma besetzten Kaffeefeldern, wo für die Neugründung von Kolonien kein Raum mehr vorhanden ist, beschränkt sich die Auswirkung des Schwärmens auf einen bloßen Austausch von Ameisen- und Coccidenweibchen zwischen den vorhandenen Ameisennestern. Die Pleometrose (Mehrmüttrigkeit) ist in diesem Falle außerordentlich groß; es können hunderttausend und mehr flügellose Weibchen gleichzeitig in einem Neste auftreten.

26. Außer der Kolonieneugründung nach dem Hochzeitsfluge findet häufig auch „Zweignest"-Gründung statt, wenn die Verhältnisse für den Ansatz der Cocciden günstig sind. In 20jährigen Kaffeeanpflanzungen, wo die Wurzelwerke der einzelnen Bäume ineinandergreifen, entstehen Riesenstaaten.

Auswirkungen des Auftretens von Rhizomyrma und ihrer Trophobionten.

27. Die Anwesenheit von Rhizomyrma paramaribensis in den steifen, alluvial-marinen, sauren Tonböden der surinamischen Polder wirkt anfänglich durch Verbesserung der physikalischen Bodenverhältnisse (Durchlüftung und Drainage) fördernd auf das Wachstum der Kaffeebäume.

28. Nach mehrjährigem, intensivem Befall durch Rhizomyrma tritt zufolge der Saugtätigkeit der Trophobionten ein um so beschleunigterer Rückgang des Ernteertrages ein.

29. Die Gefährlichkeit des Auftretens von Rhizomyrma für die Kaffeekulturen beruht aber vor allem auf dem Umstande, daß durch die von dieser Ameise in Pflege genommenen Wurzelcocciden die infektiöse Phloemnekrose verbreitet wird. Es gelang mir, sowohl die subterrane und aerische Verschleppung von Schildläusen durch die Ameisen direkt zu beobachten als auch in einigen ersten Versuchen mit Ameisen und infizierten Schildläusen vorher gesunde Kaffeebäume unter den typischen Symptomen der Phloemnekrose zum Absterben zu bringen. Die Infektionsversuche werden in vorliegender Arbeit nicht näher beschrieben.

30. In den Abraumkörperchen der Infrabuccaltasche sind zahlreiche Organismen festgestellt worden, welche als phytopathogene

Keime in Frage kommen. Für das Auftreten der Phloemnekrose hat aber dieser Infrabuccaltascheninhalt kaum eine Bedeutung.

Bekämpfung

31. Zur Bekämpfung von Rhizomyrma paramaribensis und ihrer Wurzelcocciden können folgende vorbeugende und direkte Maßnahmen empfohlen werden:

a) Behacken als Mittel, um die Erstbesiedlung der Ameisen zu verunmöglichen: Störung der Bodenstabilität.

b) Zurückdrängen der wildwachsenden Schildlausnährpflanzen (Unkräuter) in den Kaffeefeldern, durch bodenbedeckende Gründüngungspflanzen.

c) Reinhalten der Kaffeebeete von Grabenauswurf und Pflanzenabfällen, welche die oberflächliche Wurzelentwicklung der Kaffeebäume begünstigen und dadurch Kolonieneugründungen von Rhizomyrma außerordentlich erleichtern.

d) Errichtung von Windschirmen (Windbrecher) mittels Erythrina und Bambus, um das Einfallen von Rhizomyrma-Schwärmen zu verhindern. Isolierend wirkt auch das Einschalten von Gürteln anderer Kulturpflanzen in die Kaffeemonokulturen.

e) Temporäre Submersion stark verseuchter Kaffeefelder: Direkte Abtötung von Rhizomyrma durch Luftabschluß.

f) Vernichtung der Rhizomyrma-Kolonien durch chemische Mittel: Formalin, Karbolineum und Schwefelkohlenstoff. (Anwendung beschränkt.)

Die günstige Wirkungsweise dieser Maßnahmen ist zum Teil durch Versuche, zum Teil indirekt gestützt auf umfangreiche, vergleichende und kontinuierliche Felduntersuchungen in zwanzig verschiedenen Plantagen von Surinam im Zusammenhange mit dem Studium des örtlichen und zeitlichen Auftretens der Phloemnekrose nachgewiesen.

32. Am Schlusse vorliegender Arbeit befindet sich die Liste der von mir in den Kaffeefeldern von Surinam gesammelten Insekten; es sind darunter zahlreiche neue Arten.

VIII. Literaturverzeichnis.

Adlerz, G. 1886 Myrmecologiska Studier II Svenska Myror och deras lefnads förhallanden. Bihang Tile K. Svenska Vet. Akad. Handlingar, Stockholm, 11 (1885): No 18.

André, E. 1892 Voyage de M. Chaper à Borneo. Catalogue des fourmis et description des espèces nouvelles. Mém. Soc. Zool. France, 5: 46—55.

Andrews, B. A. 1919 Insect Control. Rep. Proc. 3th Ent. Meeting Pusa, 1: 23—29.

Andrews, E. A. 1926 Sequential Distribution of Formica exectoides Forel. Psyche, 33 (No 6): 127—150.

— 1929 Populations of Ants Mounds. Quart. Rev. Biology, 4: 248—267.

Arnoldi, K. W. 1926 Studien über Variabilität der Ameisen. Zeitschr. Morph. u. Oek. d. Tiere, 7: 254—278.

— 1928 Studien über die Systematik der Ameisen. Zool. Anz., 75: 123—137, 199—215, 299—310.

Bailey, J. W. 1922 The Anatomy of certain plants from the Belgian Congo, with special reference to Myrmecophytism. Bull. Am. Mus. Nat. Hist., 45: 285—621.

Balachowsky, A. 1932 Etude biologique des Coccides du Bassin Occidental de la Méditerranée. Encycl. Ent., Paris, 15: 214, LXXI.

Banks, N. 1920 A revision of the Nearctic Termites with Notes on Biology and Geographic Distribution by T. E. Snyder. Smith. Inst. U. S. Nat. Mus., Washington, Bull. 108: 1—228.

Barber, M. A. 1914 Cockroaches and ants as the Carriers of the vibrios of Asiatic Cholera. Phillip. Journ. Sc., 9: 1—4.

Bates, H. W. 1884 The naturalist on the river Amazonas. London, 5th ed.: 406 S.

Behrndt, G. 1934 Einige Beobachtungen über die Bedeutung von Formica rufa und Formica fusca bei Forleulenkalamitäten. Forstarch., Hannover, 10 (No 18): 289—294.

Belt, F. 1874 The Naturalist in Nicaragua. London.

Benjamins, H. D. und F. Snelleman. 1914—1917 Encyclopaedie van Nederlandsch West-Indie, 2 Bde.

Bennet, H. H. and R. V. Allison (C. F. Marbut). 1928 The soils of Cuba. Trop. Plant. Res. Found., Washington.

Bequart, J. 1922 Ants in their relations to Plant world. Bull. Am. Mus. Nat. Hist., 45: 333—583.

Blochmann, F. 1885 Ueber die Gründung neuer Nester bei Camponotus ligniperdus Latr. und anderen einheimischen Ameisen. Zeitschr. wiss. Zool., 41: 719—727.

Bodenheimer, F. S. 1925 Ueber die Ausnützung des durch Pflanzenneueinführungen neuentstandenen Nahrungsraumes durch einheimische Insekten. Biol. Centrbl., 45: 671—675.

— 1926 Ueber die Voraussage der Generationszahl von Insekten III. Die Bedeutung des Klimas für die landw. Entomologie. Zeitschr. angew. Entom., 12: 90—122.

— 1927 Ueber die für das Verbreitungsgebiet einer Art bestimmenden Faktoren. Biol. Centrbl., 47: 25—44.

— 1930 Ueber die Grundlagen einer allg. Epidemiologie der Insektenkalamitäten. Zeitschr. angew. Entom., 433—450.

Bodkin, G. E. 1913 The Scale insects of British Guyana. Journ. Board Agr. Brit. Guyana, (Demerara) 7 (No 3): 103.

Bondroit, J. 1918 Les fourmis de France et de Belgique. Ann. Soc. Ent. France, (1919) 87: 1—174.

Böning, K. 1929 Insekten als Ueberträger von Pflanzenkrankheiten. Zeitschrift angew. Entom., 15: 181—206.
Borgmeier, Th. 1927 Um caso de trophobiose entre uma formiga e um parasita de caféeiro. Bol. Mus. Nacional, (Rio de Janeiro), 3. (No 4): 285—289.
— 1929 Zur Kenntnis der brasilianischen Ameisen. „Eos" Rev. Esp. Entom., Madrid, 5 (No 2): 195—214.
— 1931 Acropyga pickeli Borgm. (Hym. Formicidae). Rev. Entom., Sao Paulo, 1: 105—106.
— 1932 A proposito de Acropyga pickeli Borgm. 1927 (Hym. Formicidae). Rev. Entom., Sao Paulo, 2: 238.
— 1932 Ecitophile Leptanillopillinen nebst Bemerkungen über Fühlerbildung. Ve Congr. int. d'Entom., Paris, II Traveaux (L. Berland): 370—376.
— 1933 Nota previa sobre Acropyga paramaribensis, n. sp. (Hym. Formic.) Rev. Entom., Rio de Janeiro, 3: 263.
Bouvier, E. L. et R. Roidor. 1921 Sur l'apparition des mâles et des femelles dans le nid de la fourmi des prés (Formica pratensis De Geer) et de la fourmi fauve (F. rufa L.) du Haut. Jura. C. R. Acad. Sc. Paris, 10 oct.: 558—563.
Brants, A. 1841 Bydrage tot de kennis der Monddeelen van eenige Vliesvleugelige Gekorvenen (Insecta Hymenoptera). Van der Hoeven en de Vries's Tydschr. v. Nat. Gesch. en Physiologie, 8: 71—126.
Breithaupt, P. F. 1886 Ueber die Anatomie und Funktionen der Bienenzunge. Arch. Naturgesch., 52 (1), H1: 47—112.
Bruch, C. 1919 Nidos y Costumbres de Hormigas. Soc. Argent. Sc. Nat., 4: 579—581.
Brues, C. T. 1913 The structure and significance of vestigial wings among Insects. Biol. Bull. (Woods Hole) 4.
Brun, R. 1910 Zur Biologie und Psychologie von Formica rufa. Biol. Centrbl., 30: 524—529.
— 1912 Weitere Beiträge zur Frage der Koloniegründung bei den Ameisen, mit besonderer Berücksichtigung der Phylogenese des sozialen Parasitismus und der Dulosis bei Formica. Biol. Centrbl., 32: 154—180.
— 1913 Ueber die Ursachen der künstlichen Allianzen bei den Ameisen. Journ. f. Psych. u. Neurol., Leipzig, 2 (Ergh.): 171—181.
— 1920 Das Instinktproblem im Lichte der modernen Biologie. Schweiz. Arch. Neurol. u. Psychiatrie, Zürich, 20 (H1): 80—124.
Buckingham, E. N. 1911 Division of Labor among Ants. Proc. Am. Acad. Arts. Sc., 46 (No 18): 423—507.
Bueker, E. D. 1930 Two new Mealy-bugs (Coccidae) in Nests of Ants (Lasius). Am. Mus. Nov., New York, No 453: 3 S.
Bugnion, E. et N. Popoff. 1911 Les pièces buccales des Hémiptères. Arch. de Zool. exp., Sér. 5, 7: 643—674.
Bugnion, E. 1920 Les parties buccales de la Blatte et les muscles qui servent à les mouvoir. Ann. Sc. nat. Zool., Sér. 10, 3: 41—104.
— 1923 Les organes buccaux de la Scolie, 1ère partie, (Scolia bifasciata Rossi). Mitt. Schweiz. Ent. Ges., 13 (H6): 285—313.
— 1924 Idem. 2e partie. Etudes complémentaires 13. (H7): 368—396.
— 1924 L'Oecophylle de Ceylan (Oecophylla smaragdina F., Sous-Fam. Camponotinae For.). Etude anatomique et biologique. Bull. Soc. Zool. France, 49 (No 6—7): 422—456.
— 1924 Le Sac infrabuccal et le Pharynx des Fourmis. C. R. Soc. Biol., Paris, 91 (2): 998—1000.
— 1925 Notes relatives à la terminologie des organes buccaux des Insectes. Bull. Soc. Zool. France, 50: 352—358.
— 1925 La structure de la langue chez le Frelon (Vespa Crabro). « Riviera Scient.», Bull. Ass. Nat. Nice et Alp. Marit., Nice, 12 (No 2): 17—41.

Bugnion, E. 1925 La voie bucco-pharyngée chez la Scolie, l'Abeille maçonne et la Xylocope violette. Bull. Soc. Zool. France, 50 (N° 4): 352—358.
— 1927 Les pièces buccales, le sac infrabuccal et le pharynx des fourmis. Folia Myrm. et Termit., Bernau (Berlin), 1 (N° 6): 74—88.
— 1929 Les organes bucco-pharyngés de deux Sphégiens: Sceliphron (Chalybion) bengalense Dahl et Sceliphron (Pelopoeus) spirifex L. Mitt. Schweiz. Ent. Ges., 14 (1—4): 139—172.
— 1929 Les organes bucco-pharyngés de la Fourmi Coupe-feuilles du Brésil « Atta sexdens L.» Zool. Anz. (Wasmann-Festbd.): 55—78.
— 1930 Les pièces buccales, le sac infrabuccal et le pharynx des fourmis. Bull. Soc. Roy. Ent. d'Egypte, Le Caire, N. Sér., 14 (fasc. 2—3): 85—210.
Bünzli, H. G. (Zeefvatenziekte) 1929—1930 Jaarverslag, Dept. Landbproefst. Suriname: 50—57.
Büsgen, M. 1891 Der Honigtau: Studien über Pflanzen und Pflanzenläuse. Jen. Zeitschr. Naturw., 25 (n. F. 18): 339—428.
Buysson, R. du 1903 Monographie des Guêpes. Ann. Soc. Ent. France, 72: 265—288.
Caesar, L. 1922 Insects as dissiminators of plant diseases. Control Problems. Phytopatology 12: 231—233.
Castrel, D. B. and E. F. Phillips. 1903 Comparative variability of Drones and Workers of the Honey Bee. Biolog. Bull., 6: 18—37.
Cockerell, T. D. A. 1893 The use of ants to Coccidae and Aphidae. Nature, 47: 608.
— 1897 The Food plants of Scale-Insects. Proc. U. S. Nat. Mus., Washington, 19: 725—785.
— and G. B. King. 1897 New Coccidae found associated with ants. Canad. Entom., 29: 90—93.
Craing, C. F. 1898 The transmission of disease of certain ticks, bed bugs, ants etc. New York Med. Journ., 67: 593—599.
Crawley, C. F. and H. St. J. K. Donisthorpe. 1910 The founding of colonies by Queen Ants. Trans. sec. int. Congr. Ent., Oxford: 11—77.
Crawley, W. C. 1921 VI.. — New and little-known Species of Ants from various Localities. Ann. Mag. Nat. Hist., London, (9th Ser.) 7: 87—93.
Dammerman, K. W. 1929 The Agricultural Zoology of the Malay Archipelago. J. H. De Bussy, Amsterdam, 473 S.
Darwin, Ch. 1867 Variation of animals and plants under domestication. 2 Bde.
Deegener, P. 1918 Die Formen der Vergesellschaftung im Tierreiche. Ein systematisch-soziologischer Versuch. Veit, Leipzig, 420 S.
Demoll, R. 1908 Die Mundteile der solitären Apiden. Zeitschr. wiss. Zool., 91: 1—51.
— 1909 Die Mundteile der Wespen, Tenthrediniden und Uroceriden, sowie über einen Stiboreceptor der Uroceriden. Zeitschr. wiss. Zool., 92: 187—209.
Dewitz, H. 1919 Ueber die Entstehung rudimentärer Organe. 4. Zusammenfassung meiner bisherigen Mitteilungen. Zool. Jahrb. Abt. allg. Zool. u. Phys., 36: 231—244.
— 1920 Die Beeinflussung der Flügelbildung bei Insekten durch Kälte und Blausäuregas.. Zool. Jahrb. Abt. allg. Zool. u .Phys., 37: 305—311.
Dickerson, E. L. 1913 Root lice kept by Lasius latipes on the roots of Thalesia uniflora. Journ. New York Entom. Soc., 21: 314.
Donisthorpe, H. St. J. K. 1927 British Ants, their Life-History and classification. Sec. Edit., London, Rontledge and Sons.
Douglas, J. W. 1886 Ants and Coccidae. Ent. Monthly Mag., 23: 6.

Ehrhardt (Dorpat). 1930 Ueber Arbeitsteilung bei Myrmica- und Messor-Arten. Zeitschr. Morph. u. Oekol. d. Tiere, 20: 755—812.

Eidmann, H. 1927 Die forstliche Bedeutung der roten Waldameise. Zeitschrift angew. Ent., 12: 298—331.

— 1927 Ameisen und Blattläuse. Biol. Centrbl., 47: 537—556.

— 1928 Weitere Beobachtungen über die Koloniegründung einheimischer Ameisen. Zeitschr. vergl. Physiol., 7: 39—55.

— 1929 Die Koloniegründung von Formica fusca L. nebst Untersuchungen über den Brutpflegeinstinkt von Formica rufa L. Zool. Anz. (Wasmann Festbd.), : 99—114.

— 1931 Die Koloniegründung von Lasius flavus F. nebst weiteren Untersuchungen über die Koloniegründung der Ameisen. Biol. Centrbl., 51: 657—677.

Elze, D. L. 1927 De verspreiding van virusziekten van den aardappel Solanum tuberosum L. door insecten. Diss., Med. v. d. Landbouwhoogeschool, Wageningen, 31. Verh. 2. 90 S.

— 1931 The relation between insect and Virus as shown in potato leafroll and a classification of Viruses based on this relation. Phytopathology, 21 (No 6): 675—686.

Emerson, A. E. 1925 The Termites of Kartabo, Bartica District, British Guiana. Zoologica, New York, 6 (No 4): 291—459.

Emery, C. 1888. Ueber den sogenannten Kaumagen einiger Ameisen. Zeitschrift wiss. Zool., 46: 378—412.

— 1891 Zur Biologie der Ameisen. Biol. Centrbl., 11: 165—180.

— 1892 Diagnose de cinq nouveaux genres de Formicides. Ann. Soc. Ent. France, 61: CCXXV—CCXXVII.

— 1894 Beiträge zur Kenntnis der nordamerikanischen Ameisenfauna. Zool. Jahrb. Abt. System., 7: 633—682.

— 1894 Die Entstehung u. Ausbildung des Arbeiterstandes bei den Ameisen. Biol. Centrbl., 14: 53—59.

— 1901 Studii sul polimorfismo e la metamorfosi nel genere Dorylus. Mem. Accad., Bologna, (5) 9: 415—423.

— 1905 Sur l'origine des fourmilières. C. R. VIe Congr. int. Zool., Genève: 457—458.

— 1905 Studi sulle formiche della fauna neotropica. XXVI. Formiche raccolte dal prof. F. Silvestri nell'Argentina e nelle regioni limitrofe dell'Uruguay, del Brasile, del Paraguay e del Chile. Boll. Soc. Ent. Ital., 37: 107—194.

— 1906 Zur Kenntnis des Polymorphismus der Ameisen. Biol. Centrbl., 26: 624—630.

— 1909 Beiträge z. Monographie der Formiciden des paläarktischen Faunengebietes (Hym.). Teil VI. Deutsch. Ent. Zeitschr., Jahrg. 1909: 19-37.

— 1910 Formicarum species novae vel minus cognitae Nova Guinea, collegit L. Biro. Publicato secunda. Term. Füz., Budapest, 23: 310—338.

— 1910—1925 In M. P. Wytsman: Genera Insectorum, Bruxelles.
Dorylinae fasc. 102, 1910: 34 S.
Ponerinae fasc. 118, 1911: 125 S.
Dolichoderinae fasc. 137, 1912: 50 S.
Myrmicinae fasc. 174 A, 1921: 1—94.
Myrmicinae fasc. 174 BC, 1922: 95—396.
Formicidae fasc. 183, 1925: 302 S.

— 1911 La fondazione di formicai da femine fecondate di Pheidole pallidula e di Tetramorium caespitum. Boll. Lab. Zool. Gen. Agrar. Portici, 5: 134—139.

— 1913 La nervulation de l'aile antérieure des Formicides. Rev. Suisse Zool., 21 (No 15): 577—587.

Emery, C. 1915 Fauna entomologica italiana. I. Hymenoptera-Formicidae. Boll. Soc. ent. Ital., Firenze, 47: 79—275.

— 1922 Quelques fourmis nouvelles minuscules. Ann. Mus. Nat. Hung., 19: 107.

Escherich, K. 1917 Die Ameise. Schilderung ihrer Lebensweise. 2. Auflage. Vieweg & Sohn, Braunschweig, 348 S.

Felt, E. P. 1928 Dispersion of insects by air-currents. N. York, St. Mus., Bull. 274: 95—129.

Ferrière, Ch. 1927 Notes sur un Diapriide (Hymenoptère), hôte de Solenopsis fugax Latr. Konowia, 6 (H4): 282—286.

— 1929 Nouveaux Diapriides du Brésil, hôtes des Eciton. Zool. Anz., Wasmann Festbd.: 156—171.

— 1931 Un curieux Chalcidien myrmecophile de Cuba (Hym.). Bull. Soc. Ent. France, 36: 215—219.

Fiebrig, K. (Paraguay). 1909 Cecropia peltata L. und ihr Verhältnis zu Azteca alfari Emery var. mixta For., zu Atta sexdens und anderen Insekten. Biol. Centrbl., 29: 33—55; 65—77.

Fielde, A. A. 1904 Observations on ants in relation to temperature and to submergence. Biol. Bull., Boston 7.

Finkenbrink, W. 1932 Experimentelle Untersuchungen zur Dewitz'schen Hypothese des Apterismus bei Insekten. Zeitschr. Morph. u. Oekolog., 26: 385—424.

Forbes, S. A. 1906 The corn-root Aphis and its attendant Ant. U. S. Dept. Agric. Div. Ent. Bull., 60: 29—39.

Forel, A. 1875 Etudes Myrmécologiques en 1875, avec remarques sur un point de l'anatomie des Coccides. Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat., 14: 33—62.

— 1878 Der Giftapparat und die Analdrüsen der Ameisen. Zeitschr. wiss. Zool., 30 (Suppl.): 28—68.

— 1878 Etudes myrmécologiques en 1878, part I, avec l'anatomie du gésier des fourmis, et classification des sous-genres et des genres. Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat., 15 (No 80): 337—392.

— 1886 Espèces nouvelles de Fourmis Américaines. C. R. Soc. Ent. Belgique, 6 Febr. (69): 1—12.

— 1886 Einige Ameisen aus Itajahy (Brasilien). Mitt. Schweiz. Ent. Ges., 7: 210—217.

— 1892 Le mâle des Cardiocondyla et la reproduction consanguine perpétuée. Ann. Soc. Ent. Belgique, 36: 458—461.

— 1892 Die Nester der Ameisen. Neujahrsbl. Nat. Ges., Zürich, 1—36.

— 1893 Formicides de l'Antille St. Vincent, Récoltées par Monsieur H. H. Smith. Transactions Ent. Soc. London, (part. IV): 333—418.

— 1895 A Fauna das Formigas do Brazil. Bol. Mus. Paraense, 1. (fasc. 2): 89—143.

— 1896 Zur Fauna und Lebensweise der Ameisen im kolumbischen Urwald. Mitt. Schweiz. Ent. Ges., 9: 401—410.

— 1902 Fourmis nouvelles d'Australie. Rev. Suisse Zool., 10: 405—548.

— 1904 Ueber Polymorphismus und Variation bei den Ameisen. Zool. Jahrb. Suppl. 7, (Festschr. Weismann): 571—586.

— 1904 In und mit Pflanzen lebende Ameisen aus dem Amazonasgebiet und aus Peru, gesammelt von Uhle. Zool. Jahrb. Abt. Syst., 20: 679—707.

— 1905 Miscellanea Myrmecologique II. Ann. Soc. Ent. Belg., 49: 155—185.

— 1909 Ameisen aus Guatemala usw., Paraguay und Argentinien. Ent. Zeitschr. Jahrg. 1909: 239—269.

Forel, A. 1910 Formicides australiens recues de M. M. Frogatt et Rowland Turner. Rev. Suisse Zool., 18: 1—94.
— 1911 Formiciden von Celebes. Zool. Jahrb. Abt. Syst., 14: 365—380.
— 1911 Ameisen aus Ceylon, gesammelt von Prof. K. Escherich (einige von Prof. E. Bugnion). In K. Escherich: Termitenleben auf Ceylon, Jena, 1911: 215—228.
— 1912 H. Sauter's Formosa-Ausbeute. Formicidae. Entom. Mitt., Berlin, 1: 45—83.
— 1912 Formicides néotropiques. Part VI. Mém. Soc. Ent. Belg., 20: 59—92.
— 1912 Descriptions provisoires de genres, sous-genres et espèces de Formicides des Indes orientales. Rev. Suisse Zool., 20: 761—774.
— 1913 Fourmis d'Argentine, du Brésil, du Guatémala et de Cuba recues de M. M. Bruch, Prof. v. Ihering, Mlle Baez, M. Peter et M. Rovezeto. Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat., 49 (5 Sér. N° 181): 1—48.
— 1913 Fourmis de Tasmanie et d'Australie, récoltées par M. M. Lea, Frogatt etc. Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat., 49: 173—196.
— 1913 Ameisen aus Sumatra, Java, Malacca und Ceylon. In: Buttel-Reepen H. v.: Wissenschaftliche Ergebnisse einer Forschungsreise nach Ostindien. Zool. Jahrb. Abt. Syst., 36: 1—148.
— 1913 Quelques fourmis de Colombie. In: O. Fuhrmann et Dr. E. Mayor, Voyage d'exploration scientifique en Colombie. Mém. Soc. Sc. Nat., Neuchâtel, 5: 9—14.
— 1914 Formicides d'Afrique et d'Amérique nouveaux ou peu connus. Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat., 50: 211—288.
— 1917 Cadre synoptique actuel de la faune universelle des fourmis. Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat., 51: 229—253.
— 1920 Les fourmis de la Suisse. II Ed., La Chaux-de-Fonds, 333 S.
— 1921/1923 Le monde social des fourmis du globe, comparé à celui de l'homme. Genève, Kundig, 5 Bde.
Franz, H. 1931 Ueber die Bedeutung des Mikroklimas für die Faunenzusammensetzung auf kleinem Raum. Zeitschr. Morph. Oekol., 22: 587—628.
Gardner, M. W. 1922 Insects as disseminators of plant diseases. Urgent problems of the future. Phytopathology 12: 233—240.
Giard, A. 1893 Coccids living with ants. Ann. Soc. Ent. France, 62: CXCIX—CC.
— 1894 Note sur une cochenille souterraine des vignes du Chili. C. R. Soc. Biol., Paris, 10: 126—128.
— 1897 Cochenilles souterraines. C. R. Sc. Soc. Biol., 13: 583.
Goeldi, E. A. 1887 Relatorio sobre a molestia do cafeeiro na Provincia do Rio de Janeiro. Arch. Mus. Nat. Rio de Janeiro, 8: 1—121.
— 1905 Beobachtungen über die erste Anlage einer Kolonie von Atta cephalotes. C. R. VIe Congr. intern. Zool., Bern, (1904) Genève: 457—458.
— 1911 Der Ameisenstaat. Leipzig und Berlin, 48 S.
Goetsch, W. 1932 Beiträge zur Biologie südamerikan. Ameisen. I. Teil Wüstenameisen. Zeitschr. Morph. u. Oekol., 25: 1—30.
Goot, P. van der. 1915 Over de biologie der gramangmier Plagiolepis longipes Jerd. Meded. Proefst. Midden-Java, Salatiga N° 19.
Gößwald. 1933 Die künstliche Verbreitung der roten Waldameise Formica rufa L. unter besonderer Berücksichtigung ihrer Bionomie und Oekologie. Forstwiss. Zentrbl., 55: 333—340.
Gounelle, E. 1896 Transport de terres affectuées par des Fourmis au Brésil. Bull. Soc. Ent. France, année 1896: 332—33.
Goureau, O. 1867 Aphids living on roots with Lasius flavus. Ann. Soc. Ent. France, 4. (VII Bull.): LXXXVIII—LXX.

Green, E. E. 1896—1922 The Coccidae of Ceylon. Dulau and Co, London, 5 Bde.

— 1933 Notes on some Coccidae from Suriname, Dutch Guiana, with description of new species. Stylops. London, 2: 49—58.

Großmann, E. 1914 Das Grundwasser. Journ. Landw., 62: 121—128.

Groot, J. J. M. De. 1899 Vruchtboomenkunstmatig onder bescherming van mieren buiten onzen Archipel. Teysmannia, 9: 535—36.

Guyot, L. 1930 De l'influence du parasitisme animal ou végétal sur la génèse et l'évolution des groupements végétaux naturels. Bull. Soc. Linn. Nord. France, No 420, Chauny.

Hardmann, S. 1928 O vermelho. Relat. 1927 Secret. Agr. Com. Ind., Vias. Obr. Publ., Recife.

Harms, J. W. 1927 Koloniegründung bei Macrotermes gilvus Hag. Zool. Anz., 73. 1927: 221—236.

Hauser, G. 1880 Physiologische und histologische Untersuchungen über das Geruchsorgan der Insekten. Zeitschr. wiss. Zool., 34: 367—403.

Heikertinger, F. 1927 Ueber Fühleranpassungen bei myrmecophilen Käfern. Zeitschr. wiss. Insektenbiol., 22: 124—147.

— 1927 Die Ameisenmimese. Biol. Centrbl., 47: 462—501.

Hesse, R. 1924 Tiergeographie auf ökolog. Grundlage. G. Fischer, Jena.

Heymons, Rich. 1905 Die Segmentierung des Insektenkörpers. Diskussion zu Vortrag E. Goeldi (Para). C. R. 6me Congr. intern. Zool. (1904), Genève: 457—458.

Hille Ris Lambers, D. 1933 A new genus and some new species of Aphids. Stylops, London, 2: 197—202.

Hilzheimer, M. 1904 Studien über den Hypopharynx der Hymenopteren. Jen. Zeitschr. Naturw., 39: 119—150.

Holmgren, N. 1896 Studien über südamerikanische Termiten. Zool. Jahrb. Abt. Syst., 23 (H5): 521—676.

Hopkins, A. D. 1918 Periodical events and natural law as guides to agricultural research and practice. Monthly Weath. Rev. Suppl., No 9, U. S. Dept. Agr., Weath. Bur., No 643.

Huber, J. 1905 Ueber die Koloniegründung bei Atta sexdens. Biol. Centralblatt, 25: 606—619, 625—635.

Huber, P. 1810 Recherches sur les Mœurs des Fourmis indigènes. Paris-Genève (Paschoud): 328 S.

Humboldt, A. von. 1859 Reisen in die aequatorialen Gegenden des neuen Kontinentes. Deutsch. Ausg. v. H. Hauff (I—IV).

James, H. C. 1930 Repellent Banding to control the Ants attending the common coffee Mealy-bug. Nairobi Dept. Agric., Kenya, Sept.: 14 S.

Janet, C. 1893 Sur les Nématodes des glandes pharyngiennes des Fourmis (Pelodera janeti). C. R. Acad. Sc., Paris, 117: 700—702.

— 1894 Etudes sur les Fourmis, les Guêpes et les Abeilles. Note 4. Pelodera des glandes pharyngiennes de Fourmica rufa. Mém. Soc. Zool. France, 7: 45—62.

— 1894 Id. Note 5. Sur la morphologie du squelette des segments postthoracique chez les Myrmicides (Myrmica rubra L. femelle). Mém. Soc. Acad. Oise, 15: 591—611.

— 1894 Id. Note 8. Sur l'organe de nettoyage tibio-tarsien de Myrmica rubra L., race levinodis Nyl. Ann. Soc. Ent. France, 63: 691—704.

— 1895 Id. Note 9. Sur Vespa Crabro L. Mém. Soc. Zool. France, 8: 1—140.

— 1896 Les Fourmis. Bull. Soc. Zool. France, 21: 60—93.

— 1897 Rapport des animaux myrmécophiles avec les fourmis. Limoges, 100 S.

Janet, C. 1898 Etudes sur les Fourmis etc. Note 17. Système glandulaire tégumentaire de la Myrmica rubra. Observations diverses sur les fourmis. Paris, (Carré et Naud) 30 S.

— 1898 Id. Note 19. Anatomie du corselet de la Myrmica rubra, reine. Mém. Soc. Zool. France, 11: 393—449.

— 1899 Sur les corpuscules de nettoyage des fourmis. Bull. Soc. Zool. France, 24: 177—178.

— 1899 Etudes sur les Fourmis etc. Note 20. Sur les nerfs céphaliques, les corpora allata et le tentorium de la Fourmi. (Myrmica rubra L.) Mém. Soc. Zool. France, 12: 295—337.

— 1900 Recherches sur l'anatomie de la Fourmi et Essai sur la constitution morphologique de la tête de l'insecte. Paris, 205 S.

— 1904 Observations sur les fourmis. Fondation de colonies nouvelles. Limoges, (Ducourtieux et Gont) 66 S.

— 1905 Anatomie de la tête du Lasius niger. Limoges, 40 S.

— 1921 Considérations sur l'être vivant. II L'individu, la Sexualité, la Parthenogénèse et la Mort, au point de vue orthobiontique. Beauvais, A. Dumoutier, 187 S.

Janisch, E. 1931 Experimentelle Untersuchungen über die Wirkungen der Umweltfaktoren. II Ueber die Mortalität und Variationsbreite tropischer Insekten in Ceylon mit allg. Bemerkungen über die Umwelt. Zeitschr. Morph. u. Oekol., 22: 287—348.

Ihering, H. von. 1894 Die Ameisen von Rio Grande do Sul. Berl. Ent. Zeitschr., 39 (H3) 321—446.

— 1898 Die Anlage neuer Colonien und Pilzgärten bei Atta sexdens. Zool. Anz., 21: 238—245.

— 1907 Die Cecropien und ihre Schutzameisen. Engler's Bot. Jahrb., 39: 666—714.

Illingworth, J. F. 1926 A study of ants in their relation to the growing of pineapples in Hawaii. Expt. Sta. Ass. Haw. pineapple cann., Honolulu, Bull. 7: 165.

Kadic, O. 1901 Studien über das Labium der Coleopteren. Jen. Zeitschr. Naturw., 36 (NF 29): 207—228.

Karawajew, W. 1933 Ameisen aus dem Indo-Australischen Gebiet VII. Konowia, Wien, 7: 305—320.

Kirmayer, R. 1909 Bau und Entwicklung der Mundteile bei Vespa vulgaris. Gegenbauers Morph. Jahrb., 39: 1—30.

Kleine, R. 1910 Variationserscheinungen im Flügelgeäder von Leptis vitripennis. Berl. Ent. Zeitschr., 55: 193—203.

Koninklyk Nederlandsch Meteorologisch Institut 1919—31. Overzicht der Meteorologische Waarnemingen verricht op de Meteorologische Stations in West-Indie in de Jaren 1919—1928; 1929; 1930; 1931. 's Gravenhage Algemeene Landsdrukkery.

Kneissel, L. 1909 Beiträge zur Trophobiose bei den Ameisen. Zeitschr. wiss. Insektenbiol., 5: 76—82.

Krausse, A. H. 1907 Die antennalen Sinnesorgane der Ameisen. Jena, G. Fischer, 39 S.

— 1916 Die mechanische Einwirkung von Formica fusca cinerea Mayr (F.) auf Sandboden. Naturw. Wochenschr. N. F. 15: 371—373.

Künckel d'Herculais, J. 1878 Histoire de la Cochenille vivant sur les racines des palmiers de la section des Scaforthia. Exposé des caractères du genre Rhizoecus. Ann. Soc. Ent. France, 8: 161—164.

Kutter, H. 1917 Myrmekologische Beobachtungen. Biol. Centrbl., 37: 429—437.

— 1918 Beiträge zur Ameisenbiologie. Biol. Centrbl., 38: 110—116.

Laing, F. 1925 Description of two Species of Coccidae feeding on roots of Coffee. Bull. Ent. Res., London, 15: 383—384.

Lataste, F. 1896 Quelques observations sur l'éthiologie du Brachymyrmex giardi Emery. Act. Soc. Sc. Chili, 6: 84—88.

Leidy, J. 1877 The yellow ant with its flocks of Aphis and Coccus. Proc. Acad. Nat. Sc. Philad., 34: 148—149.

Lengerken, H. von. 1933 Ueber bilaterale und Pseudo-Fühlerheteromorphosen unter natürlichen Bedingungen. Biol. Centrbl., 53: 1—10.

Leonardi, G. 1920 Monografia delle Cocciniglie Italiane. Edizione F. Silvestri, Portici, 555 S.

Lichtenstein, M. J. 1880 Relations amicales des Fourmis avec les pucerons. Ann. Soc. Ent. France, 10: CIII—CIV.

Lima A. Da Costa. 1930 Sobre o Pseudococcus cryptus Hempel, praga do cafeeiro e da laranjeira. Mem. Inst. Osw. Cruz., 23: 35—38.

— 1931 A proposito da Acropyga pickeli Borgm. 1927. Bol. Biol. Rio de Janeiro, fasc. 17: 2—8.

Lubbock, Sir John. 1877 On some points in the Anatomy of Ants. Month. Micr. Journ., 18: 121—142.

— 1881 On the Anatomy of Ants. Trans. Linn. Soc., London, Zool. 2. Sér., 2: 141—154.

— 1885 Ants Bees and Wasps, a record of observation on the habits of the social Hymenoptera. 7e ed., London.

Mann, W. M. 1919 The ants of the British Salomon islands. Bull. Mus. Comp. Zool., Harvard, Vol. 63: 365.

— 1922 Ants from Honduras and Guatemala. Proc. U. S. Nat. Mus., 61: 52.

Maxwell-Lefroy, H. 1901/1903 The Scale-Insects of lesser Antilles, p. I u. II. Imp. Dept. Agric., West Indies, No 7 und 22.

— 1909 Indian Insect Life (tropical India). A Manual of the Insects of Plains. Calcutta, Simla and London, Thacker, Spink & Co., 761 S.

Mayr, G. 1870 Formicidae novogranadenses. Sitz.-Ber. kk. Akad. Wiss., Wien, 61: 1—48.

— & O. Radoszkowsky. 1883 Fourmis de Cayenne. Hoz. Soc. Ent. Boss., 18: 1—10.

Mayr, G. 1887 Südamerikanische Formiciden. Verh. Zool.-bot. Ges. Wien, 38: 521—522.

Meyer, E. 1927 Die Ernährung der Mutterameise und ihrer Brut während der solitären Koloniegründung. Biol. Centrbl., 47: 264—307.

Miche, H. 1911 Ueber die javanische Myrmecodia und die Beziehung zu ihren Ameisen. Biol. Centrbl., 31: 733—738.

Möller, A. 1893 Die Pilzgärten einiger südamerikanischen Ameisen. Schimper's Bot. Mitt. Tropen, Fischer, Jena, H6: 127 S.

Mordwilko, A. 1907 Die Ameisen und Blattläuse in ihren gegenseitigen Beziehungen und das Zusammenleben von Lebewesen überhaupt. Biol. Centrbl., 27: 212—252.

Morrison, H. 1929 Some neotropical scale insects associated with ants. Ann. Ent. Soc. Am., 22: 33—60.

Mrázek, A. 1906 Gründung neuer Kolonien bei Lasius niger. Zeitschr. wiss. Insektenbiol. 2: 109—111.

Murphy, P. A. and R. Mc. Kay. 1929 The insect vectors of the leafroll disease of the potato. Sci. Proc. Roy. Dublin Soc., 19 (No 5): 341—353.

Newstead, R. 1901—1903 A monograph of the British Coccidae. Rey Soc., London, 2 Bd.

Ohaus, F. 1909 Bericht über eine entomolog. Studienreise in Südamerika. Stett. Ent. Zeitg., 70: 3—139.

Oekland, F. 1930 Studien über die Arbeitsteilung und die Teilung des Arbeitsgebietes bei der roten Waldameise Formica rufa L. Zeitschr. Morph. u. Oekol., 20: 63—131.

Palenintschko, Z. G. 1927 Zur vergleichenden Variabilität der Arten und Kasten bei den Ameisen. Zeitschr. Morph. Oekol., 9: 410—438.

Pelley, R. H. le. 1932 On the pest-status of certain coffee feeding insects, with records of some insects newly recorded from coffee in Kenya. J. E. Afr. Uganda Nat. Hist. Soc., Nairobi, 40—41: 67—77.

Pickel, D. Bento. 1928 Alguns parasitos radicicolas de cafeeiro em Pernambuco. Chacaras e Quintaes, S. Paulo, 37 (N° 4): 369—370.

— 1927—1928 Jahresbericht. Uebersetzung G. Stahel.

— 1927 Os parasitos do cafeeiro no Estado da Parahyba. Um novo parasito do cafeeiro, o piolho branco, Rhizoecus lendea. Chacaras e Quintaes, S. Paulo, 36 (N° 6): 587—593.

Plateau, F. 1885 Expériences sur le rôle des palpes chez les arthropodes maxillés. I Palpes des Insectes broyeurs. Bull. Soc. Zool. France, 10: 67—90.

Quanjer, M. H. 1931 The Methods of classification of plant Viruses and on attempt to classify and name Potato-Viroses. Phytopathology, 21 (N° 6): 577—613.

Reh, L. 1897 Biol. Beobachtungen an brasilianischen Ameisen. Illustrierte Wochenschr. Entom., 2: 600—603; 612—616.

Reichensperger, A. 1911 Beobachtungen an Ameisen. Biol. Centrbl., 31: 596—605.

— 1915 Myrmecophilen und Termitophilen aus Natal und Zululand, gesammelt von J. Trägardh. Medd. Göteb. Mus. Zool. aft. N° 5.

— 1922 Neue afrikanische Paussiden und Termitophilen. Ent. Mitt. Berlin, 11: 22—35; 76—83.

— 1927 Neue Myrmecophilen nebst einigen Bemerkungen zu Bekannten. Tijdschr. Entom., Deel 70: 303—311.

— 1932 Ecitophilen und Termitophilen aus Costa Rica nebst Bemerkungen über Fühlerbildung bei Mimeciton. Rev. Ent. S. Paulo, 2: 6—14.

Rensch, B. 1934 Kurze Anweisung für zoologisch-systematische Studien. Leipzig, 118 S.

Rettich, E. 1904 Ameisenpflanzen-Pflanzenameisen. Beihft. bot. Centrbl., 17: 33 S.

Reyne, A. 1929 Over de groene luis (Lecanium viride Green) van Liberia-Koffie in Suriname. Overdr. De ind. Mercuur, Amsterdam, 27 Nov.: 17—38.

Roepke, W. 1915 Ons standpunt in zake het gramang en luizenvraagstuk voor koffiecultuur tevens een verweerschrift en een Kritick op de beschouwingen van den Heer. Keuchenius over het zelfde onderwerp. Teysmannia 26: 636—671.

— 1930 Ueber einen merkwürdigen Fall von „Myrmekophilie" bei einer Ameise (Cladomyrma sp.?) auf Sumatra beobachtet. Misc. Zool. sumatrana, 45: 1—3.

Roger, I. 1862 Einige neue exotische Ameisengattungen und Arten. Berl. Ent. Zeitschr., 6: 232—254.

Rogers, L. 1928 The yearly variations in plague in India in relation to climate: forecasting epidemics. Proc. Roy. Soc. London, 103 (721): 42—72.

Romanes, G. J. 1893 The use of ants to aphids and Coccidae. Nature, 48: 54.

Ruland, 7. 1888 Beiträge zur Kenntnis der antennalen Sinnesorgane der Insekten. Zeitschr. wiss. Zool., 46: 602—628.

Santschi, F. 1906 A propos de mœurs parasitiques temporaires des Fourmis du genre Bothriomyrmex. Ann. Soc. Ent. France, 75: 363—392.
— 1907 Fourmis de Tunisie. Rev. Suisse Zool., 15: 305—334.
— 1915 Nouvelles fourmis d'Afrique. Ann. Soc. Ent. France, 84: 244—282.
— 1933 Sur l'origine de la Nervure cubitale chez les Formicides. Mittg. Schweiz. Ent. Ges., 15 (H13): 557—566.
Schaum, H. 1861 Die Bedeutung der Paraglossen. Berl. Ent. Zeitschr., 5: 80—91.
Schauteden, H. 1902 Les Aphides radicicoles de Belgique et les Fourmis. Ann. Soc. Ent. Belgique, 46: 136—142.
Schenk, O. 1902 Die antennalen Hautsinnesorgane einiger Lepidopteren und Hymenopteren. Zool. Jahrb., 17 (H3): 573—618.
Schimper, A. F. W. 1888 Die Wechselbeziehungen zwischen Pflanzen und Ameisen. Bot. Mitt. Tropen, Jena, H1: 95 S.
Schiodte, M. (Copenhague). 1856 Observations sur des Staphylines vivipares qui habitent chez les termites. Ann. Sc. nat. (IVe sér.) 5: 169—183.
Snyder, T. E. 1926 Termites collected on the Mulford Biological Exploration to the Amazon Basin 1921—1922. Proc. U. S. Nat. Mus., 68 (14): 1—76.
Stahel, G. 1917 De zeefvatenziekte (Phloëmnecrose) van de Liberiakoffie in Suriname. Dep. Landbow Suriname, Meded. 12.
— 1920 De zeefvatenziekte (Phloëmnecrose) van de Liberiakoffie in Suriname. Dept. Landb. Suriname, Bull. 40.
— 1928/1930 De zeefvatenziekte. Versl. 1928—1930. Dept. Landbproefst. Suriname: 30.
— und G. H. Bünzli. 1930 Nieuwe onderzoekingen over de zeefvatenziekte (Phloëmnecrose) van de Koffie in Suriname. Ind. Mercuur, Amsterdam: 919.
Stahel, G. 1931 Zur Kenntnis der Siebröhrenkrankheit (Phloëmnecrose) des Kaffeebaumes in Surinam. I Mikroskopische Untersuchungen und Infektionsversuche. Phytopathalog. Zeitschr., 4 (H1): 65—82.
— 1931 Zur Kenntnis der Siebröhrenkrankheit (Phloëmnecrose) des Kaffeebaumes in Surinam. II. Phytopatholog. Zeitschr., 4: 539—544.
— 1933 Zur Kenntnis der Siebröhrenkrankheit (Phloëmnecrose) des Kaffeebaumes in Suriname III. Phytopatholog. Zeitschr., 6: 335—357.
Stäger, R. 1924 Die Bedeutung der Ameisen in der Pflanzengeographie. Mitt. Nat. Ges., Bern, H5: 25 S. (Sep.)
— 1929 Weitere Beiträge zur Biologie mediterraner Ameisen. Zeitschr. Morph. Oekol., 15: 422—446.
Stumper, R. 1918 Formicoxenus nitidulus Nyl. Biol. Centrbl., 38: 160—182.
— 1922 Quantitative Ameisenbiologie. Biol. Centrbl., 42: 435—440.
Szymanski, J. S. 1918 Das Verhalten der Landinsekten dem Wasser gegenüber. Biol. Centrbl., 38: 340—343.
Tellyard, R. J. 1916 Further researches upon the problems of the radial and zygopterid sectors in the wings of Odonata, and upon the formation of bridges. Proc. Linn. Soc. (NSW) 41: 871—887.
Thomson, E. Y., J. Bell and K. Pearson. 1909 A second cooperative study of Vespa vulgaris. Comparison of queens of a single nest and queens of general population. Biometrica, Cambridge, 7: 48—63.
Towler, J. B. 1893 Coccids in ants'nests. Ent. Month. Mag., 29: 17.
Ule, E. 1905 Blumengärten der Ameisen am Amazonenstrome. Vegetationsbilder G. Karsten, H. Schenk, Jena (Fischer), 4. Reihe, H1.
— 1906 Ameisenpflanzen des Amazonengebietes. ibid.
Ulrich, W. 1924 Die Mundwerkzeuge der Spheciden. (Hym. Foss.) Zeitschr. Morph. Oekol., 1: 539—636.

Uvarov, B. P. 1931 Insects and Climate. Trans. Ent. Soc., London, 79: 1—249.

Versl. allg. Proefstat. Salatiga. 1908 Dolichoderus bituberculatus Mayr. The cacao-ant of Jawa and its relation to Dactylopius crotonis Green. 1909: 109—201.

Viehmeyer, H. 1908 Zur Koloniegründung der parasitären Ameisen. Biol. Centrbl., 28: 18—32.

— 1911 Hochzeitsflug und Hybridisation bei den Ameisen. Deutsch. ent. Nat.-Bibl., 2: 28—30.

Vos, H. C. C. A. A. 1930 De invloed van Pseudococcus citri (Risso) Fern. of de plant. Diss. Phytopatholog. Inst., Baarn (Holland).

Voûte. 1931 Versl. vergad. afd. Nederl. Oost-Indie, Nederl. Ent. Ver. No 1 (D1): II—III; No 2: LIII—LIV.

Walker, A. O. 1893 The use of ants to aphids and Coccidae. Nature: 48: 54.

Wasmann, E. 1889 Zur Bedeutung der Palpen bei den Insekten. Biol. Centrbl., 9: 303—308.

— 1895 Die Ameisen und Termitengäste von Brasilien. I. Teil. Verh. Zool.-bot. Ges., Wien, H4: 137—179.

— 1896 Die Myrmecophilen und Termitophilen. C. R. Sc. IIIe Congr. int. Zool., Leyde: 410—440.

— 1901 Neue Dorylinengäste aus dem neotropischen und dem äthiopischen Faunengebiet. 114. Beitrag zur Kenntnis der Myrmekophilen und Termitophilen. Zool. Jahrb. Abt. Syst., 14: 215—287.

— 1902 Species novae Insectorum Termitophilorum ex America Meridionali. Tijdschr. Entom., 65: 95—107.

— 1904 Zur Kenntnis der Gäste der Treiberameisen und ihrer Wirte am oberen Congo. Zool. Jahrb. Suppl. 7 (Festschr. Weismann): 611—682.

— 1906 Beispiele rezenter Artenbildung bei Ameisengästen und Termitengästen. Biol. Centrbl., 36: 565—580.

— 1906 Die moderne Biologie und die Entwicklungstheorie. III. Aufl., Freiburg i. Br., 529 S.

— 1910 Beiträge zum sozialen Parasitismus und der Sklaverei bei den Ameisen. Biol. Centrbl., 30: 453—464; 475—496; 515—524.

— 1914 Ameisenplagen im Gefolge der Kultur. Stimmen aus Maria-Laach, 87: 589—598.

— 1915 Das Gesellschaftsleben der Ameisen. Gesammelte Beiträge zur sozialen Symbiose bei den Ameisen. II. Aufl., Münster i. W., 431 S.

— 1915 Ueber Ameisenkolonien mit Mendel'scher Mischung. Biol. Centrbl., 35: 113—127.

— 1915 Nachtrag zum Mendelismus bei den Ameisen. ibid. 35: 561—564.

— 1920 Die Gastpflege der Ameisen, ihre biologischen und philosophischen Probleme. Abh. theoret. Biol., J. Schaxel, Berlin (Bornträger): 176 S.

— 1925 Die Ameisenmimikry. Ein exakter Beitrag zum Mimikryproblem und zur Theorie der Anpassung. Abh. theoret. Biol., J. Schaxel, H. 19 Berlin (Bornträger) 164 S.

— 1928 Zur Kenntnis von Mimeciton und der Anpassungen der Myrmecophilen. Zool. Anz., 76: 165—184.

Weber, H. 1928 Zur vergleichenden Physiologie der Saugorgane der Hemipteren mit besonderer Berücksichtigung der Pflanzenläuse. Zeitschrift. vergl. Physiol., 8: 145—186.

Wheeler, W. M. 1901 The parasitic origine of macroërgates among ants. Amer. Natural., 35: 877—886.

— 1903 Extraordinary females in the species of Formica, with remarks on mutation in the Formicidae. Bull. Am. Mus. Nat. Hist., New York, 19: 639—651.

Wheeler, W. M. 1903 Erebomyrma, a New Genus of Hypogaeic Ants from Texas. Biol. Bull., 4: 137—148.
— and J. F. Mc. Clendon. 1903 Dimorphic queens in an american Ant. (Lasius latipes Walsh.) ibid., 4: 149—163.
Wheeler, W. M. 1906 An ethological study of certain maladjustments in the relation of Ants to Plants. Am. Mus. Nat. Hist., 22 (Art. 24): 403—418.
— 1906 On the founding of Colonies by Queen Ants with special reference to the Parasitic and Slave-Making Species. Bull. Am. Mus. Nat. Hist., New York, 22: 33—105.
— 1907 The Polymorphism of ants, with an account of some singular abnormalities due to parasitism. Bull. Am. Mus. Nat. Hist., 22: 1—93.
— 1909 Ants collected by Prof. F. Silvestri in Mexico. Boll. Labor Zool. Scuola Agric., Portici, 3: 228—238.
— 1913 Ants, their structure, development and behavior. New York, Columbia University Press, 663 S.
— and W. M. Mann. 1914 The ants of Haitii. Bull. Am. Mus. Nat. Hist., 33: 1—61.
Wheeler, W. M. 1916 Ants collected in British Guiana by the expedition of the American Mus. of Nat. Hist. 1911. Bull. Am. Mus. Nat. Hist., 35: 1—14.
— 1920 The subfamilies of Formicidae and Taxonomic Notes. Psyche: 46—55.
— and I. W. Bailey. 1920 The feeding habits of Pseudomyrmine and other ants. Trans. Am. Phil. Soc., 24 April 1920 (Contrib. Ent. Lab. Bussey Inst. Harvard University N° 170) Separat.
Wheeler, W. M. 1926 Les Sociétés d'insectes, leur origine, leur évolution. Encycl. Sc. (G. Doin), Paris: 468 S.
— 1933 Colony-Founding among Ants with an account of some primitive Australian Species. Cambridge, Mass., Harvard Univ. Press, 179 S.
Whrigt, A., A. Lee and K. Pearson. 1907 A cooperative study of queens, drones and workers in Vespa vulgaris. Variability of wings of Vespa vulgaris, Biometrica, Cambridge, 5: 407—422.
Wilhelmi, H. 1920 Experimentelle Untersuchungen zur Theorie der organ. Symmetrie. Arch. Entw. Mechan., 46: 210—258.
Ziegler, H. E. 1934 Tierstaaten und Tiergesellschaften. Handb. d. Naturw., 9: 1100—1114.