

Zeitschrift:	Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Entomologique Suisse = Journal of the Swiss Entomological Society
Herausgeber:	Schweizerische Entomologische Gesellschaft
Band:	20 (1946-1947)
Heft:	7
Artikel:	Studien über die Ameisengrille (Myrmecophila acervorum Panzer) im mittleren Maingebiet
Autor:	Hölldobler, Karl
DOI:	https://doi.org/10.5169/seals-401019

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: 23.01.2026

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

MITTEILUNGEN DER SCHWEIZERISCHEN ENTOMOLOGISCHEN GESELLSCHAFT

Bulletin de la Société entomologique suisse

Bd. XX, Heft 7

Rédigé par

Jacques de Beaumont

Paul Bovey et Fritz Schneider

29. Dezember 1947

Inhalt: K. Hölldobler: Studien über die Ameisengrille (*Myrmecophila acervorum* Panzer) im mittleren Maingebiet. — D. Hille Ris Lambers: Neue Blattläuse aus der Schweiz II. — Jacques de Beaumont: Contribution à l'étude du genre *Tachysphex*. — J.-H. Meyer: Eine Methode zur Überwinterung der südlichen Sphingide *Deilephila lineata* F. var. *livornica* Esp. — F. Schmid: *Leuctra niveola* n. sp. et quelques Plécoptères printaniers des Alpes suisses. — G. Bouvier: Répartition des ecto-parasites des Bovidés dans le canton de Vaud. — Paul Meyer: Über Schweizer Arten aus der Verwandtschaft des hochalpinen *Bembidion (Testediolum) glaciale* Heer. — Bücherbesprechungen.

Studien über die Ameisengrille (*Myrmecophila acervorum* Panzer) im mittleren Maingebiet

von

KARL HÖLLODBLER
Ochsenfurt

Inhaltsübersicht

A. Einführung.

1. EINLEITUNG.
2. DIE BISHERIGEN ARBEITEN ÜBER *Myrmecophila*.
3. DIE BISHERIGEN GRILLENFUNDE IN SÜddeutschland.

B. Freilandbeobachtungen.

1. DIE FUNDORTE BEI OCHSENFURT UND DIE AMEISENFAUNA DES HAUPTFUNDGEBIETES.
2. DIE BEIDEN FORMEN DER AMEISENGRILLE UND IHRE WIRTE.
3. DIE LARVEN UND DIE LARVENWIRTE. DIE FRAGE DES NESTWECHSELS.
4. GRILLENFUNDE BEI VERSCHIEDENEN WIRTEN.
5. GRILLENFUNDE AUSSERHALB VON AMEISENNESTERN.
6. BESPRECHUNG DER TABELLEN. DIE LEBENSDAUER DER GRILLEN.

C Formicarbeobachtungen.

1. BEMERKUNGEN ÜBER DIE ZU VERSUCHEN VERWENDETEN ARDEN.
 - a) *Normale Wirtsameisen*.
 - b) *Fremde Ameisen*.
2. DIE GRÜNDE FÜR DAS GASTVERHÄLTNIS DER *Myrmecophila*.
 - a) *Die Ansichten WASMANN'S, WHEELERS und SCHIMMERS*.
 - b) *Eigene Ergebnisse*.

- b 1) *Die Aufnahme der Grillen im Formicar.*
 - b 2) *Das Benehmen der eingewöhnten Grillen und das labile Gleichgewicht ihrer Duldung.*
 - b 3) *Wie verhalten sich Grillen der Forma major bei Wirten der Forma minor und umgekehrt.*
3. BEMERKUNGEN ÜBER DIE FORTPFLANZUNG.
 4. BEMERKUNGEN ÜBER DIE ÜBERWINTERUNG.
 5. BEMERKUNGEN ÜBER DEN INSTINKT DER GRILLEN.
 6. STELLUNGNAHME ZUR POLEMIK WASMANN-HEIKERTINGER ÜBER DAS MIMIKRY-PROBLEM.

D. Zusammenfassung der Ergebnisse.

E. Literaturverzeichnis.

A. Einführung

1. EINLEITUNG

Die vorliegende Arbeit befasst sich mit dem Ameisengast *Myrmecophila acervorum* PANZ., der Ameisengrille, die ich in den letzten Jahren in der Umgebung von Ochsenfurt viel beobachten und studieren konnte.

Die Ameisengrillen gehören zur grossen Gastgruppe der Synoeken¹. Vielgestaltig wie die Tiere dieser Gastgruppe sind auch die Gründe für ihre Duldung in den Nestern der Ameisen. Man kennt Synoeken, die durch die Form ihres Körpers und die Härte der Körperbedeckung vor den Angriffen der Ameisen geschützt sind (Trutztypus). Andere sind so flink und gewandt, und oft so klein, dass sie leicht den

¹ In der Myrmecologie sind für die Beziehungen anderer in Ameisennestern lebender Tiere zu den Ameisen verschiedene Termini technici üblich. Man spricht von «Trophobiose» wenn Tiere, wie verschiedene Aphiden, von den Ameisen als Nutzvieh gehalten werden und wegen ihrer zuckerhaltigen Exkremepte gepflegt werden.

Die Ameisengäste oder «Myrmecophilen» sind keine Nutztiere der Ameisen. Ihr Zusammenleben mit den Ameisen hat andere Gründe. Bei den Myrmecophilen unterscheidet man mehrere Gruppen. Man spricht von einer Synechthrie oder einem Feindschaftsverhältnis, wenn sich der Gast und die Wirtsfeindlich gegenüberstehen. Die Synechturen sind Ameisenjäger, die durch verschiedene hochentwickelte Anpassungen an ihre Wirts von der Verfolgung der Ameisen einen gewissen Schutz geniessen. Als Typ der Synechturen nenne ich *Myrmedonia funesta* (Coleopt. Staphyl.) bei *Lasius fuliginosus*.

Der Synechthrie gegenüber steht das echte Gastverhältnis oder die «Symphilie». Symphilen sind Tiere, die wegen eines von den Wirtsbesonders begehrten Exsudates gastlich gepflegt werden. Das Exsudat der Symphilen ist als Genussmittel oder Reizstoff aufzufassen, nicht als Nahrungsmittel, wie die Ausscheidungen der Trophobionten. Als Typ nenne ich: *Lomechusa strumosa* (Coleopt. Staphyl.) bei *Formica sanguinea*.

Zwischen den Gastgruppen der Synechturen und Symphilen stehen die Synoeken oder geduldeten Mitbewohner. Die Synoeken haben keinen den Ameisen begehrten Reizstoff. Sie sind Raumparasiten des Ameisenstaates und auch sonst noch mannigfaltige Nutzniesser des Soziallebens ihrer Wirts. Die Übergänge zur Synechthrie sind zahlreich. Ebenso gibt es Übergänge zum Parasitismus im engeren Sinne. Vereinzelt finden sich auch Übergänge zur Symphilie.

zupackenden Ameisenkiefern entgehen können (Fluchtypus). Wieder andere Synoeken sind durch ihre Ameisenähnlichkeit geschützt (Mimikrytypus). Schliesslich werden viele Synoeken von den Ameisen so unbeachtet gelassen, dass wir annehmen können, dass sie gar nicht wahrgenommen und nicht von den leblosen Nestbestandteilen unterschieden werden (Typus der Umgebungsangleichung). Für viele Synoeken sind uns die Gründe für ihre Duldung durch die Ameisen noch nicht bekannt. Unter den Ameisengästen Deutschlands nimmt die Ameisengrille insofern eine besondere Stellung ein, als sie zu ihren Wirten besonders enge, für einen Synoeken, der den Ameisen keinen Reizstoff bieten kann, merkwürdige Beziehungen zeigt. Die Untersuchung und Klärung der Gründe für dieses Verhalten ist der Zweck dieser Arbeit.

2. DIE BISHERIGEN ARBEITEN ÜBER MYRMECOPHILA

Myrmecophila acervorum ist der am längsten bekannte Ameisen-gast. Eine Anzahl wertvoller Arbeiten haben sich mit dieser Grille beschäftigt. Die älteste Schilderung der Lebensweise der *Myrmecophila acervorum* PANZ. stammt von PAOLO SAVIS (1819). WASMANN bringt 1901 eine Übersetzung der trefflichen Schilderungen SAVIS und ergänzt sie durch eigene Beobachtungen. Aus den Mitteilungen SAVIS und WASMANNS geht schon das intime Verhältnis zwischen Grillen und Ameisen hervor.

WHEELER hat die Biologie der amerikanischen *Myrmecophila nebrascensis* studiert und die Ansichten über das Gastverhältnis der Gattung *Myrmecophila* wesentlich beeinflusst. 1909 hat SCHIMMER der Grillo-deen-Gattung *Myrmecophila* eine Monographie gewidmet, in der er vor allem die Biologie der deutschen *Myrmecophila acervorum* eingehend bearbeitet und auch die Ergebnisse anderer Forscher wie z. B. VIEHMEYERS verwertet hat. Die Arbeit SCHIMMERS wurde mir erst zugänglich, als ich schon lange Beobachtungen über unsere Ameisengrille gesammelt hatte. In sehr vielen Punkten war ich zu den gleichen Ergebnissen gekommen wie SCHIMMER. In anderen Punkten ergaben sich aber doch wesentlich neue Gesichtspunkte und neue Ergebnisse, die geeignet sind, unsere Kenntnisse über das Gastverhältnis der *Myrmecophila* zu vertiefen und die Anlass sind, manche frühere Ansicht darüber abzuändern.

3. DIE BISHERIGEN GRILLENFUNDE IN SÜDDEUTSCHLAND

Die geographische Verbreitung der Gattung *Myrmecophila* ist bei SCHIMMER genau bearbeitet. Bemerkenswert ist, dass seinerzeit *Myrmecophila acervorum* PANZ. als für Süddeutschland noch unbekannt galt. In der Zwischenzeit wurde die Grille aber auch in Süddeutschland einigemale gefunden. 1900 schon berichtet L. KNEISL

über den Fund einiger Weibchen von *Myrmecophila acervorum* in einem Nest von *Formica fusca* im Garten des Klerikalseminars auf dem Domberg in Freising. Die kurze Notiz über den Fund war SCHIMMER entgangen. Im Juli 1932 erbeutete STADLER beim Lichtfang in der Nähe von Lohr am Main ein Weibchen ausserhalb eines Ameisennestes. Damit war die Grille auch für das Maingebiet bestätigt. Im Jahre 1940 habe ich dann Ameisengrillen wiederholt in einem Steinbruch bei Ochsenfurt in Ameisennestern gefunden. Es waren damals insgesamt 20 Grillen verschiedener Entwicklungsstadien. Ich habe darüber 1941 berichtet. Es ist jedoch eine Berichtigung meiner damaligen Veröffentlichung geboten. Ich berichtete vom Fund eines *Myrmecophila acervorum* Männchens. Es ist aber anzunehmen, dass ich mich geirrt habe. Mir war damals nur die Arbeit WASMANNS über *Myrmecophila* bekannt und der Fund von Männchen ist nach diesem Autor zwar selten, aber keine Rarität. Herr Prof. Dr. GERHARD, Halle, hatte die Liebenswürdigkeit mir brieflich mitzuteilen, dass bisher *kein* Männchen bestätigt sei und dass auch die Männchen der WASMANNSCHEN Sammlung nach SCHIMMERS Überprüfung sich als Weibchen im mittleren Stadium herausstellten. Mittlerweile konnte ich die diesbezüglichen Mitteilungen SCHIMMERS selbst lesen. Leider habe ich das für ein Männchen gehaltene Tier nicht präpariert, sondern für Formicarbeobachtungen verwendet. Das Tier war in der Farbe mehr grau als die bräunlichen *Myrmecophila*-Stadien gleicher Grösse (2 mm). Es liess keinen Legestachel erkennen und seine Form war mehr zu einem Rechteck hinneigend. Da aber das Belegstück fehlt und nicht genau genug untersucht worden ist, kann ich meine Behauptung, ein Männchen von *Myrmecophila acervorum* gefunden zu haben, nicht aufrecht erhalten. Ich habe seither etwa fünfhundert *Myrmecophila* verschiedener Stadien gefunden, aber es war kein Männchen unter den Tieren.

B. Freilandbeobachtungen

1. DIE FUNDORTE BEI OCHSENFURT UND DIE AMEISENFAUNA DES HAUPTFUNDGEBIETES

Ich habe bei Ochsenfurt bisher drei Fundplätze für Ameisengrillen ermittelt. Der ergiebigste Fundplatz ist ein aufgelassener Steinbruch gegenüber der Kirche St. Wolfgang, den ich 1941 schon als «locus classicus» für *Myrmecophila acervorum* bezeichnet habe. Vereinzelte Grillen fand ich ausserdem in den Steinbrüchen am Lindhardsweg, am Dümersberg bei Ochsenfurt und auf der rechten Mainseite an der Zeubelrieder Steige. An anderen Stellen habe ich bisher noch keine Ameisengrillen finden können. In meiner

Untersuchung ist vor allem der Steinbruch bei St. Wolfgang behandelt, da das regelmässige häufige Vorkommen von Ameisengrillen besonders günstige Arbeitsverhältnisse ergab. Die aufgelassenen Steinbrüche sind ja oft wahre Ameisendorados. Je nach Lage, Besonnung und Besiedlungszeit durch die Ameisen zeigt die Ameisenfaune dieser Orte eine grosse Vielgestaltigkeit. Bald finden sich mehr die den Schatten und die Feuchtigkeit liebenden Arten, bald mehr die xerophilen Arten, die sonnige Ödungen bevorzugen. Der Steinbruch bei St. Wolfgang liegt im Hauptmuschelkalk und hat Anschluss an einen Mittelwald mit Eichen, Linden und Haselnuss und ist selbst mit lichten Horsten von Robinien und Birken durchsetzt. Dadurch wird die Besonnung der meisten Stellen stark gemildert und der Boden trocknet nicht zu stark aus. Auch die Bodenflora ist üppiger als dies sonst in Steinbrüchen zu sein pflegt, und beeinflusst das bodennahe Klima.

Die untersuchten Ameisennester lagen alle unter Steinen ausser den Nestern der haufenbauenden *Formica pratensis*. Ihre Nester erstreckten sich aber auch unter Steine, die den Haufen nahe lagen.

Ich habe folgende Ameisenarten im Steinbruch gefunden :

1. <i>Camponotus ligniperdus</i>	5 Nester
2. <i>Formica sanguinea</i>	1 gr. Nest
3. <i>Formica pratensis</i>	5 Nester, 1946 war nur noch 1 lebensfrisches Nest vorhanden
4. <i>Formica gagates</i>	sehr häufig
5. <i>Formica fusca</i>	» »
6. <i>Formica rufibarbis</i>	» » ¹⁾
7. <i>Lasius niger</i>	» » einmal mit Weibchen von <i>Lasius umbratus</i>
8. <i>Lasius alienus</i>	wenige Nester
9. <i>Lasius flavus</i>	häufig
10. <i>Lasius emarginatus</i>	2 Nester
11. <i>Myrmica laevinodis</i>	häufig
12. <i>Myrmica scabrinodis</i>	2 Nester
13. <i>Tetramorium caespitum</i>	sehr häufig
14. mit <i>Anergates atratulus</i>	1 Nest
15. mit <i>Strongylognathus testaceus</i>	4 Nester
16. <i>Solenopsis fugax</i>	vereinzelt
17. <i>Leptothorax nigriceps</i>	vereinzelt

¹ Bei *Formica rufibarbis* ist auch *Formica fusca rufibarbis* inbegriffen. Ich habe beide Formen nicht getrennt, da dies für die Arbeit belanglos ist und die Übergänge zwischen beiden Rassen zu fließend sind. Über standortbedingte Färbungsschwankungen bei Ameisen werde ich eigens noch berichten. Ich fand bei *rufibarbis* ein Nest, in dem ganz helle *rufibarbis*-Weibchen neben dunklen *fusco-rufibarbis*-Weibchen lebten, sodass beide Rassen gerade im Grillensteinbruch nicht streng zu trennen sind.

18. <i>Myrmecina graminicola</i>	vereinzelt
19. <i>Ponera contracta</i>	vereinzelt
20. <i>Tapinoma erraticum</i>	mässig häufig

Das Gebiet ist nach seiner Ameisenfauna relativ jung besiedelt. Es herrschen die Arten mit selbständiger Koloniengründung vor. Besonders charakteristisch ist die grosse Nestzahl der *Serviformica*-Arten. Die Zusammensetzung der Ameisenfauna lässt eine Vorherrschaft der mehr Schatten und feuchtere Orte liebenden Arten erkennen, wie *Formica gagates* und *Myrmica laevinodis*. Daneben finden sich an den sonnigeren Stellen die mehr trockenheitsliebenden Arten wie *Formica rufibarbis*, *Tetramorium caespitum*, *Solenopsis fugax*, *Tapinoma erraticum*. Die xerophilen Arten fehlen, so die *Plagiolepis pygmaea*, die ich an anderer Stelle bei Ochsenfurt in zahlreichen Nestern fand.

Für *Myrmecophila acervorum* ist der Platz ausnehmend günstig. Er bietet dichte Besiedlung mit geeigneten Wirtsameisen und das entsprechende Mikroklima. Das sehr zarte Tierchen ist zwar wärmebedürftig, aber sehr leicht durch zu starke Besonnung zu schädigen. Auch die bei grösserer Wärme auftretende Überreizung der Ameisen bietet eine Gefahr für die Grillen, sodass auch aus diesem Grunde prall besonntes Gelände für die Grillen ungeeignet ist. Sie brauchen warme, aber nicht zu stark bestrahlte Orte als Wohngebiete.

Auf einen Umstand möchte ich noch hinweisen, der möglicherweise das häufige Auftreten der Grillen im Steinbruch begünstigt: Die Nester sind sehr arm an anderen Gästen. Besonders fehlt die hier sonst so häufige, ja massenhaft auftretende *Atelura formicaria* im Grillensteinbruch fast ganz. Ich werde die gefundenen Gäste bei Besprechung der einzelnen Wirtsarten anführen. *Cyphodeiros albinus* fand sich bei allen Arten mehr oder minder oft und zahlreich.

2. DIE BEIDEN FORMEN DER AMEISENGRILLE UND IHRE WIRTE

Myrmecophila acervorum ist ein vielwirtiger Ameisengast. Das heisst, sie ist nicht an eine bestimmte Ameisenart gebunden, sondern kommt bei verschiedenen Arten vor. Über die bevorzugten Wirtsameisen gehen allerdings die Mitteilungen der Autoren auseinander. Die Wirtsameisen der von SAVIS beobachteten Grillen waren nach WASMANN *Lasius niger*.

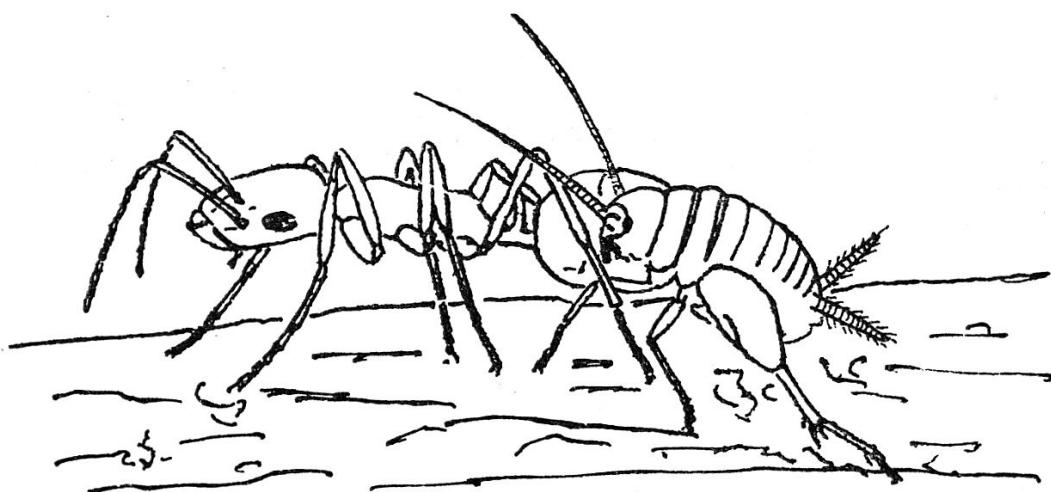
WASMANN gibt als Wirte an: Vorzugsweise *Formica sanguinea* und *fusca*, manchmal *Lasius niger* und *alienus*, *Myrmica laevinodis* und *Tetramorium caespitum*. Larve ausschliesslich bei *Tetramorium*.

SCHIMMER fand 182 Grillen. In seinen Fundgebieten war unzweifelhaft *Lasius niger* bevorzugt, daneben *Lasius flavus* und *Myrmica laevinodis*, während die grösseren Ameisen, also *Formica*-Arten,

als Wirte ganz zurücktraten. Auch VIEHMEYER gibt eine Bevorzugung von *Lasius niger* an. KNEISSL fand sie bei *Formica fusca*.

Es zeigt sich also, dass je nach der Gegend entweder kleinere Arten, wie *Lasius*-Arten oder grössere, wie *Formica*-Arten, als Wirtsameisen bevorzugt werden, ohne dass aber von einer strengen Spezialisierung gesprochen werden könnte.

Das überraschendste Ergebnis meiner Ochsenfurter Grillenstudien war nun, dass hier zwei streng getrennte Formen der *Myrmecophila acervorum* vorkommen, die ich als *Forma major* und *Forma minor* bezeichne. Die *major*-Form ist Gast grösserer Arten, die *minor*-Form Gast kleinerer Ameisenarten. Der äussere Unterschied beider Formen



Mittlere Larve von *Myrmecophila acervorum* PANZ. *forma major* aus einem *Lasius niger*-Nest nähert sich in typischer Weise einer Arbeiterin von *Formica fusca* (Zeichnung nach dem Formicar.)

liegt in ihrer verschiedenen Grösse. Bei Betrachtung der lebenden Tiere ist der Unterschied noch viel augenfälliger, als es die Masse der Präparate ergeben. Ich gebe die Masse einiger in Balsam eingebetteter Grillen beider Formen und zwar Länge und Breite des Körpers ohne Körperanhänge. Die Länge ist dabei variabler als die Breite, da die Segmente je nach Trächtigkeit und Futterzustand sehr verschieden stark gedehnt sind.

	Länge	Breite
<i>major</i> -Form	3,2	1,9 mm
	3,5	"
	3,6	"

minor-Form	2,9	1,4	»
	2,8	1,5	»
	2,8	1,5	»
	2,0	1,4	»

Das nur 2 mm lange *Minor* Weibchen ist stark geschrumpft, da es verhungert ist.

Für die *Forma major* der *Myrmecophila acervorum* wurden folgende Wirtsameisen gefunden :

Camponotus ligniperdus
Formica sanguinea
Formica gagates
Formica fusca
Formica rufibarbis
Myrmica laevinodis

Wahrscheinlich ist auch *Formica pratensis* Wirtsameise der *major*, doch fand ich bei dieser Art nur einmal eine Larve der Ameisengrille. Es handelte sich um ein Stück, das ich zu *Forma major* stelle (siehe später).

Als Wirte der *Forma minor* wurden gefunden :

Lasius niger
Lasius alienus
Lasius flavus
Tetramorium caespitum

Im Steinbruch fand ich nur eine einzige Ausnahme : Einmal wurde ein *major*-Weibchen bei *Lasius niger* gefangen, allerdings in einem Nest mit recht grossen Arbeiterinnen. Am Fundplatz Dümmersberg fand ich einige *major*-Weibchen bei grossen *Lasius niger*. An diesem Platz sind nur ganz wenige *Serviformica*-Nester.

Hinsichtlich der genauen Verteilung der Funde in den Nestern von St. Wolfgang verweise ich auf die beiden Tabellen.

Diese Aufspaltung der *Myrmecophila acervorum* in zwei bei verschiedenen Wirtsgrössen auftretende Formen ist nicht nur faunistisch bemerkenswert, sondern verdient auch von tiergeographischen und phylogenetischen Gesichtspunkten aus Beachtung.

SCHIMMER vertrat in seiner *Myrmecophila*-Monographie zunächst die Ansicht, dass die Art *M. acervorum* im Aussterben begriffen sei, und dass dieser Prozess in jenen Gegenden (z. B. Süddeutschland), in denen die Grille fehlt oder zu fehlen schien, bereits abgeschlossen sei.

Später schloss sich SCHIMMER der Hypothese WASMANNS an, dass *Myrmecophila acervorum* PANZ. keine aussterbende Art sei, sondern dass sie von Südosten bzw. Süden her vorgedrungen und ihre

Anpassung an die mitteleuropäische Ameisenfauna erst im Werden sei. Die allgemeine Anpassung an das Ameisenleben ist bei *Myrmecophila acervorum* wohl sehr hoch, die Anpassung an bestimmte Wirtsameisen trägt aber noch den Stempel des Unfertigen, noch Schwankenden.

Für diese Betrachtung geben die Ochsenfurter Grillenfunde einen wichtigen Beitrag. Hier ist durch die Aufspaltung der *Myrmecophila acervorum* PANZ. in die *Forma major* und *Forma minor*, beide mit verschiedenen Wirten, schon eine Weiterentwicklung im Sinne einer Spezialisierung auf bestimmte Wirtsameisen feststellbar.

Wir haben hier also einen Parallelfall zu den Beobachtungen WASMANNS, über die in verschiedenen Gegenden verschieden weit fortgeschrittene Aufspaltung der *Dinarda-dentata* Gruppe (Koleopteren, Staphyliniden).

3. DIE LARVEN UND DIE LARVENWIRTE. DIE FRAGE DES NESTWECHSELS

Nach SCHIMMER unterscheidet man bei *Myrmecophila acervorum* 6 Entwicklungsstadien. Nach der 2. Häutung beginnt der Legestachel vorzusprossen, nach der 5. Häutung ist die Imago fertig. Nun ist die Unterscheidung nicht leicht, welches Larvenstadium man vor sich hat, zumal wir es ja mit zwei Formen der Grille zu tun haben, deren Imagines verschieden gross sind. Ich habe daher in meinen Aufzeichnungen folgende Einteilung gewählt. Als Larve I bezeichne ich Grillen vor der ersten Häutung. Sie sind leicht kenntlich, da sie die hellen 2 Querbänder noch nicht oder nur ganz schwach und undeutlich erkennen lassen. Als Larven II bezeichne ich junge Stadien, an denen sich keine Legescheide erkennen lässt. Der Zusatz *a* oder *b* ist nur ein Grössen Hinweis. Als Larven III (*a*, *b*, *c*) bezeichne ich solche, die schon eine Legescheide verschiedener Grösse erkennen lassen. In diesem Stadium kann man meist die *Forma major* schon von der *Forma minor* trennen. Das Stadium IIIc gleicht schon fast der reifen Grille. Die Farbe ist aber weniger dunkel und man erkennt am Rücken eine ganz feine Längslinie, welche anzeigt, dass das Tier bis zur Reife noch eine Häutung durchzumachen hat. Ich möchte diese Einteilung nur als ungefähre Schätzung bezeichnen, da es mir nicht möglich war, Grillenlarven immer sicher auf ihr genaues Entwicklungsalter anzusprechen.

SCHIMMER lehnt für *Myrmecophila acervorum* das Wandern und den gesetzmässigen Wirtswechsel ab. Er fand als Larvenwirte *Lasius niger*, *Myrmica rubra*, *Tetramorium caespitum*, *Lasius flavus*. Da diese Arten auch die bevorzugten Wirte der *Imagines* waren, bestand keine Notwendigkeit zur Annahme eines Wirtwechsels zwischen Larvenwirten und Endwirten. WASMANN fand als bevorzugte Endwirte *Formica*-Arten und als Larvenwirte *Tetramorium caespitum*. Somit ist für seine Funde zwischen Larvenwirt und Endwirt zu

unterscheiden. Ich habe als Larvenwirte *Lasius niger*, *alienus*, *flavus*, *umbratus* und *Tetramorium caespitum* ermittelt. Die Larvenfunde bei anderen, grösseren Ameisen stellen Ausnahmen dar und betreffen meist Grillen, die entweder noch nicht zu den Larvenwirten gewandert sind, oder bereits wieder zum Endwirt zurückgewechselt waren.

Wir müssen bei Ameisengästen verschiedene Formen des Wirtswechsels auseinanderhalten. Man kann von einem fakultativen und einem obligatorischen Wirtswechsel sprechen. *Lomechusa strumosa* (Koleopteren, Staphyliniden) ist einwirtig¹ und lebt als Symphile bei *Formica sanguinea*. Trotzdem verlassen viele Käfer alljährlich das Wirtsnest, um andere Nester aufzusuchen. Der vielwirtige Synoekie *Atelura formicaria* lebt unangetastet oft in grosser Zahl in Nestern verschiedener Ameisen. Auch bei dieser Art fangen immer wieder Tiere zu wandern an, um neue Nester aufzusuchen, so der Verbreitung der Art dienend. Diesem fakultativen Wirtswechsel steht der obligatorische Wirtswechsel gegenüber. Der Prototyp ist hiefür die Gattung *Atemeles* (Koleopteren, Staphyliniden), die als Larven und Sommerwirte *Formica*-Arten haben und als Winterwirte *Myrmica rubra* aufsuchen.

Myrmecophila acerorum scheint mir eine Mittelstellung bezüglich des Wirtswechsels einzunehmen.

Für Tiere, die *Lasius* oder *Tetramorium* zum Endwirt haben, in unserem Gebiet also die *Forma minor*, besteht kein biologischer Zwang zum obligatorischen Wirtswechsel, wenn auch Nestwanderungen bestimmt vorkommen. Für Tiere, die *Formica*-Arten als Endwirte haben, bei uns die *Forma major*, ist der Nest- und Wirtswechsel obligatorisch. In der Larvenzeit findet die *Forma major* das Grössenoptimum der Wirtsameisen bei *Lasius* und *Tetramorium*, als Imago hingegen bei *Formica* und *Myrmica*. Die junge Larve wandert also vom *Formica*-Nest in Nester kleinerer Arten und später als grössere Larven vor der Reife wieder zurück zu den Nestern der Endwirte.

SCHIMMER hat schon darauf hingewiesen, dass man das ganze Jahr über alle Entwicklungsstadien der Grille finden kann, und dass auch alle Stadien überwintern können. Über die Lebensdauer verweise ich auf meine Formicarversuche. Die Legezeit der Grillen erstreckt sich über die ganze Vegetationsperiode des Jahres. Im April fand ich schon Weibchen mit reifen Eiern und im September habe ich ebenfalls noch solche gefangen. Die beiden Tabellen geben Aufschluss über die Funde der verschiedenen Entwicklungsstadien in den verschiedenen Monaten.

¹ Die Angabe GöSSWALDS (1941), dass die *Lomechusa strumosa* aus einem *Formica-rufa-pratensis minor* Nest im August 1940 schon zu *Myrmica* als ihren Winterwirten umwanderten, dürfte auf einer Verwechslung mit *Atemeles pubicollis* beruhen.

4. GRILLENFUNDE BEI VERSCHIEDENEN WIRTEN

1. *Camponotus ligniperdus*.

SCHIMMER rechnet *Camponotus ligniperdus* zu den Arten, bei denen die Grille nicht vorkommt. Einen Fund VIEHMEYERS bezeichnet er als Ausnahme. Ich habe etwa 20 Grillen, teils erwachsene Weibchen, teils Larven im reiferen Stadium bei *ligniperdus* gefunden. Alle Funde stammen aus dem Jahre 1945 aus zwei Nestern. 1946 fand ich keine Grillen bei *ligniperdus*. Die meisten Grillen wurden im selben Nest gefangen. Es lag unter einer grossen Steinplatte. Am 3.6.1945 fing ich das erste erwachsene Weibchen von *Myrmecophila acervorum* PANZ. *Forma major* im Nest, das zahlreiche Arbeiterinnen und Brut enthielt. Am 10.4 fng ich sechs Larven IIIc, also Tiere, die vor der letzten Häutung standen. Auch sie gehörten zur *Forma major*. Das Nest enthielt damals nur wenige Arbeiterinnen. Ich habe aus diesem Nest noch im Juni, Juli und August Grillen gefangen. Das Nest wurde aber mehr und mehr von den Ameisen verlassen, sodass die letzten Fänge schon aus dem verlassenen Nest stammten. Nähere Mitteilungen über *Camponotus* als Grillenwirt bringe ich bei den Formica-Versuchen. Immerhin zeigen diese Funde schon, dass *Camponotus ligniperdus* als Wirt der *Forma major* vorkommt. Andere Gäste habe ich im Steinbruch bei *Camponotus ligniperdus* nicht gefunden.

2. *Formica sanguinea*.

Wie bereits angegeben fand ich im Grillen-Steinbruch nur 1 Kolonie von *Formica sanguinea* mit *fusca* Sklaven. Die Grillenfunde waren nicht zahlreich, 1945 fand ich am 1. Juli 2 Weibchen der *Forma major*. Ich hatte das Nest vom April an in Abständen kontrolliert. Die sehr erregbaren Ameisen waren immer ohne Grillen. Bei der Kontrolle am 1. Juli war der Neststein fast verlassen. Die Hauptmasse der Ameisen war unter einen anderen Stein gewandert. Im alten Nest waren nur wenige Arbeiterinnen und eine Anzahl nicht myrmecophiler Asseln. Darunter waren 2 *Myrmecophila*-Weibchen (*major*). Der Fund zeigt, dass man bei Arten, die erregt den Grillen besonders leicht gefährlich werden können, in wenig besuchten Kammern doch Ameisengrillen finden kann. 1946 fand ich ein *major*-Weibchen am 25.4 und am 25.6.1946 2 *major*-Weibchen, diesmal unter den Ameisen. *Sanguinea* ist Wirtsameise der *Forma major* von *Myrmecophila acervorum*. An anderen Gästen wurden im Nest im Frühjahr einige *Dinarda dentata* gefunden, ausserdem *Laelaps myrmecophilus* und vereinzelt *Plathyarthrus Hoffmannseggii*. *Clythra*-Larven waren häufig. Eine kleine Diptere konnte ich noch nicht bestimmen.

3. *Formica pratensis*.

Von den 5 Nestern des Gebietes gingen im Winter 1945-1946 vier ein. Die Gründe waren nicht ersichtlich. Bei einem Nest fand ich unter einem Stein, unter den es sich erstreckte, eine Larve III am 10.6.1945. Sie gehörte höchstwahrscheinlich zur *Forma major*, *Formica pratensis* ist als Wirt der *Forma major* zu betrachten. Dass ich nicht mehr Grillen fand, liegt daran, dass das Suchen nach Grillen ohne Zerstörung der Haufen nicht möglich ist und nur die Randpartien der Nester unter Steinen nach Grillen untersucht wurden.

4. *Formica gagates*.

Formica gagates ist die häufigste *Serviformica*-Art im Steinbruch und bevorzugter Grillenwirt der *Forma major*. Erwachsene Grillen fand ich 1945 bis Mai, 1946 bis Juni. Dann traten sie erst wieder im Spätherbst auf. Nach Formicarversuchen nehme ich an, dass viele Grillen durch die in den heissen Monaten sehr reizbaren Ameisen vertrieben waren, sodass sie nicht unter dem Neststein zu finden waren, sondern sich in ruhigen Nestteilen aufhielten. Ein Teil der Grillen wird um diese Zeit nach Beendigung des Fortpflanzungsgeschäftes eingehen. Ich verweise auf die Formicar-Beobachtungen. An sonstigen Gästen fand ich: Einmal *Hetaereus ferrugineus*, gelegentlich *Plathyarthrus Hoffmannseggii*, *Laelaps myrmecophilus*.

5. *Formica fusca*.

Formica fusca ist weniger häufig vertreten als *gagates*. Sie ist Wirt der *Forma major*. Einige Larvenfunde sind bei dieser Art bemerkenswert (siehe Tabelle). Die Larve I (1945) ist ein Tier, das noch nicht zu den Larvenwirten gewandert ist, also ein frischgeschlüpftes Grillchen. Die grösseren Larven halte ich für Tiere, die schon wieder zu ihrem Endwirt zurückgewandert sind, um dort die letzten Häutungen durchzumachen. An sonstigen Gästen fand ich hin und wieder *Plathyarthrus Hoffmannseggii* und *Laelaps myrmecophilus* und einige *Clythra*-gehäuse.

6. *Formica rufibarbis*.

Die Art ist häufig vertreten. Meist tritt sie nicht in der reinen Form auf, sondern ist gemischt mit *fusco-rufibarbis*. Sie ist Wirt der *Forma major*. Auch die Funde bei *rufibarbis* zeigen, dass die Grillen bereits als ältere Larven wieder zu den Endwirten zurückwandern. Gäste wie bei *Formica fusca*, ausserdem einigemale *Laelaps cuneifer*.

7. *Lasius niger*.

Lasius niger ist in zahlreichen zum Teil sehr starken Kolonien vertreten. Diese Art ist der bevorzugte Endwirt der *Forma minor* und ausserdem auch Larvenwirt. Einmal fand ich bei *Lasius niger* im Steinbruch ein *major*-Weibchen. Am Fundplatz am Dümmersberg fand ich einige *major*-Weibchen bei *Lasius niger*. Dort sind *Serviformica*-Nester nur sehr spärlich. *Lasius niger* ist durch eine Form mit grossen Arbeiterinnen vertreten, die an die Grösse von *Serviformica* fast herankommen. Es zeigt sich also, dass *Lasius niger* zwar hauptsächlich Endwirt der *Forma minor* ist, dass die Ameise aber unter Umständen auch reife Tiere der *Forma major* beherbergen kann. Als Gäste fand ich zweimal eine symphile kleine Hymenoptere, deren Bestimmung noch nicht möglich war, einigemale wurden *Clythra*-larven gefunden. *Pseudacteon formicarum* war oft in dichten Schwärmen über den Nestern.

8. *Lasius alienus*

Die Art ist im Steinbruch selten. Sie ist die Ameise der Ödungen. Sie wurde als Wirt der *Forma minor* gefunden und als Larvenwirt. Am Fundplatz Zeubelrieder Steige fand ich mehrere Larven II bei *L. alienus*.

9. *Lasius flavus*

Diese Art ist stark vertreten im Steinbruch. Vorherrschend ist die leuchtend gelbe, durch geringen Polymorphismus der Arbeiterinnen ausgezeichnete Form, die man bevorzugt in Nestern unter Steinen findet. An schattigen Stellen finden sich auch einige Kolonien mit winzigen blassen Arbeiterinnen, die an *myops* erinnern, aber grössere Facettenaugen haben. Bei diesen Zwergen fand ich keine Grillen. Sonst ist *Lasius flavus* im Steinbruch Wirt der *Forma minor* und bevorzugter Larvenwirt. Die meisten Jugendstadien der Grillen fand ich in *Lasius flavus*-Nestern. An sonstigen Gästen fand ich *Claviger testaceus* und *Antennophorus pubescens*. Über den Nestern stellten sich viele *Pseudacteon formicarum* ein. Einmal fand ich *Ateleura formicaria*.

10. *Myrmica lævinodis*

Im Jahre 1945 fand ich bei dieser auch im Steinbruch recht häufige Art eine Anzahl *major* Weibchen, 1946 nur einige Larven, deren grössere aber erkennen liessen, dass sie zur *Forma major* gehörten. Für *Myrmica lævinodis* ist es insofern etwas überraschend, sie als Wirt der *Forma major* zu finden, als SCHIMMER sie als Wirt der

Grillen in einer Gegend bestätigte, in der *Lasius niger* der bevorzugte Wirt war. Man hätte aber erwarten sollen, dass *Myrmica lœvinodis* die Wirtsameise der *Forma minor* sei. Es wurden aber nur Grillen der *major* bei ihr gefangen. Die ganz junge Larve (siehe Tabellen) ist ein Tier, das noch nicht zum Larvenwirt abgewandert war. An sonstigen Gästen fand ich *Lælaps myrmecophilus*.

11. *Tetramorium cæspitum*

Bei dieser recht häufigen Art fand ich nicht sehr viele Grillen. Immerhin wurde sie als Wirt der *Forma minor* und als Larvenwirt bestätigt. Einmal wurde *Tetramopria aurocincta* gefangen.

12. *Lasius umbratus*

Die Art ist im Steinbruch nicht vertreten. Ein bereits adoptiertes *umbratus*-Weibchen fand ich in einem *Lasius niger* Nest 1945. Am Fundplatz Zeubelrieder Steige fing ich 1946 bei *Lasius umbratus* mehrere Larven II. Im selben Nest befanden sich *Plathyarthrus Hofmannseggi*, *Atelura formicaria*, *Cyphodeirus albinos*, *Sphærolælaps holothyroides*.

5. GRILLENFUNDE AUSSERHALB VON AMEISEN-NESTERN

STADLER veröffentlichte den ersten Fund einer *Myrmecophila* ausserhalb eines Ameisennestes. Da es ein erwachsenes Weibchen war, möchte ich annehmen, dass das Tier durch Angriffe seiner Wirte zum Nestwechsel gezwungen war. Ich habe einigemale Grillen in verlassenen Ameisennestern gefunden, so in einem von *Formica gagates* verlassenen Nest. Dies können aber zurückgebliebene Grillen gewesen sein, die an den Nestwänden noch genug Nahrung fanden. Zwei Grillen fand ich am 5.6.1946 unter einem Stein, der kein Ameisennest bedeckte. Es waren fast erwachsene Larven der *Forma major*. Die Antennenverletzung der einen legte die Vermutung nahe, dass die Grillen nach Verfolgung durch ihre Wirte das Nest verlassen hatten und nun auf der Suche nach neuer Unterkunft waren.

6. BESPRECHUNG DER TABELLEN ; DIE LEBENSDAUER DER GRILLEN

In den beiden Tabellen habe ich die Grillenfunde vom Herbst 1944, von 1945 und 1946 geordnet. Bei der Tabelle von 1944/1945 sind keine Zahlen angegeben. Die Tabelle zeigt nur das Auftreten der einzelnen Stadien im Laufe des Jahres. Bei den Larven III konnte ich 1945 die Formen noch nicht trennen. Ich werde diese Tabelle im Text erläutern. Die Tabelle 1946 gibt nur die tatsächlich gefangenen Grillen an, nicht die, die ich gesehen habe. 1946 war das

Tabelle 1 über das Auftreten von *Myrmecophila acervorum* bei den einzelnen Ameisenarten

Art	Oktober 1944	März 1945	April	Mai	Juni	Juli	August	September	Oktober
<i>Camponotus ligniperdus</i>					major ♀ Larv. III	major ♀ Larv. III	major ♀ Larv. III		
<i>Formica sanguinea</i>						major ♀			
<i>Formica pratensis</i>					Larv. III				
<i>Formica gagates</i>	major ♀		major ♀	major ♀					
<i>Formica fusca</i>				major ♀	major ♀ Larv. III Larv. IIb		Larv. I	major ♀ Larv. IIb	
<i>Formica rufibarbis</i>	major ♀	major ♀		major ♀ Larv. IIa	major ♀ Larv. III	major ♀ Larv. III		major ♀	
<i>Lasius niger</i>	minor ♀		minor ♀ Larv. IIa Larv. IIb		Larv. III	Larv. III Larv. II	Larv. III Larv. II	minor ♀ Larv. II	
<i>Lasius alienus</i>			Larv. IIb				Larv. IIa		
<i>Lasius flavus</i>	minor ♀ Larv. I Larv. IIa			minor ♀ Larv. IIa Larv. IIa	Larv. IIa Larv. IIb	Larv. III Larv. IIa	minor ♀ Larv. III Larv. II Larv. I	minor ♀ Larv. IIa	
<i>Myrmica laevinodis</i>			major ♀				major ♀		
<i>Tetramorium caespitum</i>				Larv. II		Larv. II Larv. I	minor ♀ Larv. I		

Tabelle 2 über die 1946 im Steinbruch St. Wolfgang gefangenen Grillen

Wirtsart		März	April	Mai	Juni	Juli	August	September	Oktober	Insgesamt :
<i>Formica sanguinea</i>	Larv. I Larv. II Larv. III ♀	1 major			2 major					3 major ♀♀
<i>Formica gagates</i>	Larv. I Larv. II Larv. III ♀	8 major	2 major	5 major	3 major 4 major			5 major		24 major ♀♀ 3 Larven III (major)
<i>Formica fusca</i>	Larv. I Larv. II Larv. III ♀				2 5 major	3 major	3 major	1 major		2 Larven II 8 Larven III (major) 4 major ♀♀
<i>Formica rufibarbis</i>	Larv. I Larv. II Larv. III ♀	1 major	2 major	4 major	4 major 4 major		1 major			4 Larven III major 12 major ♀♀ 4 Larven I 28 Larven II 8 Larven III (minor)
<i>Lasius niger</i>	Larv. I Larv. II Larv. III ♀	1			11 3 minor	1 2 minor	15 3 minor		1 minor	17 minor ♀♀, 1 major ♀ 1 Larve I
<i>Lasius alienus</i>	Larv. I Larv. II Larv. III ♀		1		1 minor			1 minor		
<i>Lasius flavus</i>	Larv. I Larv. II Larv. III ♀			3	1 16 8 minor	4	3 9	11		2 minor ♀♀ 10 Larven I 39 Larven II 8 Larven III minor 13 minor ♀♀ 1 Larve I
<i>Myrmica lœvinodis</i>	Larv. I Larv. II Larv. III ♀		1			1 major				1 major ♀
<i>Tetramorium cæspitum</i>	Larv. I Larv. II Larv. III ♀			8						8 Larven II

Wetter zeitenweise sehr ungünstig durch lange Trockenheit im Sommer. Durch Krankheit war ich an der regelmässigen Kontrolle verhindert. Immerhin war ich bestrebt, einmal im Monat den Steinbruch genauer durchzusuchen. 1945 gewann ich aber einen besseren Überblick über das jahreszeitliche Auftreten der Grillen. Wenn im Frühjahr die Staaten der Ameisen zu neuem Leben erwachen, dann findet man sehr zeitig auch schon Ameisengrillen unter den Neststeinen. 1945 fand ich die erste Grille am 18. März bei *Formica rufibarbis*, 1946 am 26. III. bei *Formica gagates*. Im April waren die Grillenfunde schon recht zahlreich. Neben den fortpflanzungsfähigen Weibchen fanden sich Larven des Stadiums II in den Grössen a und b. Es waren überwinterte Tiere. Das gleiche Bild boten die Funde im Mai. Im Juni waren die Funde von reifen Grillen schon recht rar. Ein grosser Teil der Imagines, besonders der *major* Form wird um diese Zeit seine Legetätigkeit beendet haben, und nach Formicarbeobachtungen zu schliessen, eines natürlichen Todes gestorben sein, andere sind in tiefen Nestteilen mehr fern der Hauptzahl der Ameisen. Im Juni fand ich meist Larven des Stadiums IIb und III. Im Juli war das Bild ähnlich, es häuften sich die Funde älterer Larven III. Reife Grillen gehörten zu den Seltenheiten im Juli. Im August nehmen die Funde reifer Grillen wieder zu und die Larven des Stadiums III wurden seltener. Häufiger fand ich auch wieder ganz junge Larven. Im September fand ich keine Larven III mehr. Ich fand nur reife Grillen und jüngere Larven. Aus *Formica*-Versuchen geht aber hervor, dass auch einzelne Larven des reiferen Stadiums überwintern. Im Oktober 1945 fand ich keine Grillen mehr. Die Ameisen gingen 1945 sehr bald zur Winterruhe. Auch bei warmen Wetter blieben die Neststeine leer. Im Oktober 1944 waren die Ameisen noch sehr rege. Die *Lasius* hatten noch viele Kokons und *Lasius flavus* schwärzte am 12. Oktober 1944 sehr stark. Im Oktober 1944 fing ich auch noch Grillen und zwar *major* und *minor* Weibchen sowie Larven I und IIa. Im Herbst 1946 gab es Anfang Oktober schon recht starken Frost.

Aus diesen Funden geht hervor, dass die im Laufe des Jahres ausgeschlüpften Larven in dem bis zum Herbst erreichten Entwicklungsstadium überwintern. Im nächsten Jahre werden sie dann im Laufe des Spätsommers fortpflanzungsfähig. Sie überwintern nochmals als Imagines und gehen im Sommer des nächsten Jahres ein. Aus *Formica*-Versuchen kann man schliessen, dass einige Grillen, welche die erste Überwinterung schon als reife Larven durchmachen, bereits im zeitigen Frühjahr fortpflanzungsreif werden. Sie leben dann nur bis in den Herbst und überwintern nicht mehr als Imagines.

C. Formicarbeobachtungen

1. BEMERKUNGEN ÜBER DIE ZU VERSUCHEN VERWENDETEN AMEISEN-ARTEN

SCHIMMER hat in der Grillenmonographie das Verhalten der Grillen zu verschiedenen Wirtsameisen eingehend beschrieben. Seine Versuche erstrecken sich sowohl auf Ameisen, die gelegentlich oder häufig als Grillenwirte vorkommen und auch auf solche, die er als fremde Ameisen bezeichnet, da sie im Freien keine Grillenwirte sind. Ich kann mich daher bei vielen auch von SCHIMMER untersuchten Arten sehr kurz fassen und gehe nur eingehender auf neue Beobachtungen ein. Ich behalte die Einteilung in normale Wirtsameisen und fremde Ameisen bei. Allerdings sind für das hiesige Gebiet ja andere Ameisen noch als normale Wirte zu bezeichnen als im Beobachtungsgebiet SCHIMMERS. Bei der Haltung der Grillen im Beobachtungsnest ist zu beachten, dass man die Nester ja nicht zu stark besonnt. Lange bevor die Ameisen eine Schädigung zeigen, gehen die Grillen schon zu Grunde. Es ist auch zu bedenken, dass in bewussten Nestern die Ameisen sehr erregt werden und dadurch eine Gefährdung der Grillen eintritt schon bevor die Wärme für sie schädlich wird.

A. Normale Wirtsameisen

1. *Camponotus herculeanus* und *ligniperdus*

SCHIMMER rechnet *Camponotus ligniperdus* zu den fremden Ameisen. Ich verweise aber auf den Abschnitt B4 dieser Arbeit. SCHIMMER bezeichnet das Größenverhältnis zwischen Wirt und Gast als ungünstig. Teilnahme an der Fütterung sei ausgeschlossen und finde nicht statt. Immerhin hielt er eine Grille 19 Wochen. Zuletzt besass sie nur noch ein Sprungbein. Gerade diese letzte Notiz zeigt, dass die Grillen immer wieder Angriffen ausgesetzt war, und dass sie in der Kolonie nie recht heimisch wurde. Meine Versuche hatten ganz andere Ergebnisse. Dabei sei nochmals darauf hingewiesen, dass die Grillen, die SCHIMMER verwendete, aus einem Gebiet stammten, in dem *Myrmecophila* kleine Wirtsameisen bevorzugt, während ich die an grosse Ameisen angepasste *major*-Form zur Verfügung hatte, die auch im Freien als Gast von *Camponotus ligniperdus* gefunden wurde. Aus meinen zahlreichen Versuchen seien nur einige angeführt. In eine Kolonie von *Camponotus herculeanus*, die ich aus Nordkarelien mitgebracht hatte (Formicar 9), gelang die Aufnahme eines *major* Weibchens ohne grosse Schwierigkeiten. Anfangs mauerten die Ameisen, die die Anwesenheit eines

Fremdlingen erregt hatte, die Nestausgänge für einige Zeit zu. Dann nahmen sie keine Notiz mehr von der Grille, die aber nur selten inmitten der Ameisen war, sondern sich lieber in einer wenig besuchten Kammer aufhielt. Eine Beobachtung verdient Erwähnung. Es war zu einer Zeit, als die Grille schon länger im Neste lebte und ich schon oft Beleckungen der Wirte durch die Grille gesehen hatte. Als ich das Nest einige Zeit erhellt hatte, sah eine Arbeiterin die Grille in einer Kammerecke sitzen. Sie richtete sich wie beobachtend auf und stützte sich auf die Grille, die aber gewandt auswich und entkam.

Besonders lange hielt ich eine Grille im Formicar 10. Die Kolonie bestand aus einer Königin von *Camponotus herculeanus* aus Nordkarelien, die 1944 gefangen, im Formicar ihre Kolonie gründete. Ich vergrösserte den kleinen Staat dann noch durch Kokons von *ligniperdus* aus der Ochsenfurter Gegend. Am 29.7.1945 gab ich aus einem *Camp.*-Nest des Steinbruchs eine Larve III der *Forma major* ins Vornest. Die Grille war bereits am Abend bei den Ameisen, benahm sich aber noch recht vorsichtig. Nach einigen Tagen wurde die Grille immer vertrauter. Die Kolonie war ab August schon recht inaktiv. Die Grille hatte ihren dauernden Zufluchtsort unter der Königin. Ende September schien die Grille erwachsen zu sein. Man konnte aber bei genauem Zusehen erkennen, dass sie noch eine Häutung vor sich hatte. Die Grille überwinterte mitten unter den Ameisen. Ihr bevorzugter Platz war auch jetzt unter der Königin. Manchmal schob sie sich auch zwischen die Arbeiterinnen ein, die über einem Klümpchen Brut sassen. Die Kolonie wurde erst spät aus dem Winterschlaf wach und lebhaft. Es fiel sehr auf (Notiz v. 2.3.1946), dass die Grille sich hiebei ganz nach den Wirten richtete und zu einer Zeit, wo die Grillen anderer Nester schon mit ihren Wirten munter waren, noch in der gleichen Inaktivität verharrte wie die *Camponotus*-Wirte. Im Frühjahr machte die Grille die letzte Häutung durch. Als es wärmer wurde, hielt sich die Grille oft längere Zeit in einsamen Nestwinkeln auf. Dann war sie wieder mitten unter den Ameisen, beleckte sie eifrig und beteiligte sich auch an der Fütterung. Einigemale im Laufe des Sommes kletterte die Grille auch ins Vornest und suchte dort herum, Sie kehrte dann immer wieder ins Nest zurück. Da die Kolonie stets in sehr gutem Futterzustand war, gedieh auch die Grille sehr gut. Es war ein stattliches Exemplar. Sie lebte wie eine Ameise unter Ameisen. Am 31.7.1946 war sie spurlos verschwunden. Nach dem ganzen Verhalten ist anzunehmen, dass sie eines natürlichen Todes starb und dann gefressen wurde. Eier habe ich nicht gesehen.

Sehr bemerkenswert verlief ein Versuch im Formicar 11. Zu Beginn des Versuches enthielt das kleine, vierkammerige Holznest eine Königin von *Camp. herculeaneus* aus Nordkarelien und drei *ligniperdus*-Arbeiterinnen, die sie aus zugegebenen Kokons erzogen

hatte. Am 22.5.1946 gab ich ein Grillenweibchen der *Forma major* ins Vornest, das ich in einem verlassenen *F. gagates* Nest gefangen hatte. Es lief bald ein. Am 23.5. war die Grille in der meist leeren Kammer. Beim Erhellen wurde sie von einer Arbeiterin gesehen und gejagt. Die Ameisen schlossen dann die Kammer mit der Grille einige Zeit ab. Am 25.5. bot sich folgendes Bild: Die Grille sass in der Kammer mit der Königin, den 3 Arbeiterinnen und Brut. Ein Klümpchen Eier wurde von einer Arbeiterin besonders bewacht. Als sich diese Arbeiterin einmal entfernte, stürzte die Grille hastig hin, nahm ein Ei, lief rasch damit weg und begann das Ei auszusaugen. Es ist das erstemal, dass die *Myrmecophila acervorum* als Bruträuber festgestellt wurde. — Meist hielt sich die Grille in der feucht gehaltenen Kammer auf. Der Zellstoffboden dieser Kammer zeigte lauter feine Stiche, welche die Grille anscheinend mit dem Legestachel gemacht hatte. Die Grille zeigte sich recht hungrig und aufdringlich, da sie zu ihrer Ernährung ja nur wenig Wirtsameisen hatte. Am 26.5. frass eine Arbeiterin an einer *Lasius niger*-Puppe. Die Grille sass dabei und frass fest mit. Sie betupfte die Ameise dabei mit den Fühlern. Sie versuchte auch der Ameise die Beute zu entreißen. Einmal, am 27.5. sah ich, wie eine Ameise sich das Bein leckte. Gleich kam die Grille und beleckte der Ameise die Mundteile. Die Grille war also denkbar frech und vertraut. Wie das Tier in Formicar 10 sass auch diese Grille viel unter der Weisel. Trotzdem kam es zu einem ganz schnellen Stimmungsumschwung gegenüber der Grille. Am 1.6 war sie in die letzte Kammer gedrängt, deren Zugang bewacht wurde. Am 2.6 sah ich, wie die Grille, wohl vom Hunger getrieben auf die Wache losging und sie mit den Fühlern betrillerte. Die Wach-Ameise floh. Die Ameisen mauerten sich in ihrer Kammer ein. Als sie wieder öffneten, bewachten sie die Ausgänge scharf. Die Grille war schon ganz geschrumpft und ausgehungert und hatte eine verletzte Antenne. Ich entfernte sie sterbend. Die Gefahr aufzufallen war in diesem Fall für die Grille besonders gross, da sie immer dieselben wenigen Ameisen vor sich hatte und da sie zu ihrer Ernährung besonders zudringlich werden musste.

Auch bei der heimischen *Camp. ligniperdus* (Formicar 16) hielt ich eine Grille einige Zeit. Auch in diesem Nest fiel auf, dass die Grille, die ganz eingelebt war und keinerlei Schreckreaktionen bei berührenden Ameisen auslöste, verfolgt wurde, wenn das Nest erhellt wurde und die Ameisen die Grille sahen.

Aus diesen Beobachtungen geht also hervor, dass die *major* Form von *Myrmecophila acervorum* sich sehr wohl bei *Camponotus* einleben kann und ähnliche Beziehungen zu den Wirten zeigt, wie sie SCHIMMER für *Myrmica laevinodis* beschreibt. Sowohl *Camponotus herculeanus* wie *ligniperdus* sind schwierige Wirte. Ihr sehr feines Geruchsvermögen, überhaupt ihre Sinnenschärfe sind

schwer zu täuschen. Auch psychisch sind diese Arten nach meiner Ansicht den *Formica*-Arten in mancher Hinsicht überlegen. Es würde über den Rahmen der Arbeit hinausgehen, darauf näher einzugehen, doch werde ich das bei anderer Gelegenheit tun.

2. *Formica gagates*

Mit *gagates* hat SCHIMMER keine Versuche gemacht. Ich habe bei *gagates* verschiedene Weibchen der *major* Form gehalten. Die Grillen suchten in warmen Tagen das Nest öfter zu verlassen. Die Aufnahme der Grillen war nicht immer leicht. Viele wurden gefangen und gefressen. Bis die Grillen richtig eingelebt waren, dauerte es mehrere Tage. Dann lebten sie vertraut unter den Ameisen. 1946 gab ich meiner sehr gut gedeihenden *gagates*-Kolonie, die 1946 auch geflügelte Weibchen erzog, am 26.3 drei Grillenweibchen der *Forma major* aus *gagates* Nestern ins Vornest. Zweien gelang die Aufnahme. Da der Platz recht eng war, suchten die Grillen viel das Vornest auf und ich entfernte eine davon am 12.4.1946. Nach dem 15.4.1946 habe ich die 2. Grille, die sich sehr vertraut mitten im Gewühle der Ameisen bewegt hatte, nicht mehr gesehen.

Im *gagates* Nest hielt ich auch einen *Hetaereus ferragineus*. Ich beobachtete, wie der Käfer durch eine Grille längere Zeit beleckt wurde.

3. *Formica fusca*

Bei *Formica fusca* hielt ich wiederholt *major*-Weibchen. Wie bei *gagates*, verlor ich auch bei *fusca* eine Anzahl Grillen bei der Aufnahme. Das gegenseitige Verhalten war wie bei *gagates*. Es gelang Grillen aus *fusca*-Nestern sowohl von Nestern von *Myrmica laevinodis* wie auch von *Camponotus ligniperdus* einzugewöhnen. Von den im Herbst 1945 im Formicar ausgereiften zwei Grillen starb die eine am 20.3.1946, die andere war Mitte Mai 1946 verschwunden.

4. *Myrmica laevinodis*

Hier sei auf die Schilderungen SCHIMMERS besonders hingewiesen, da er bei *Myrmica laevinodis* sehr hübsche Beobachtungen machte und veröffentlichte. Ich habe Weibchen der Forma *major* lange bei der Art gehalten. Aus einem Nest von *Formica fusca* gab ich am 26.8.1946 ein Weibchen der *major*-Form ins Vornest. Am 2.9 fand ich die Grille unter den Ameisen. Sie lebte vertraut bis Ende Juli 1946. Ich hielt das Tier beim Einsetzen ins Nest schon für ausgereift. Das Tier lebte ausgereift also fast ein Jahr im Formicar. Übrigens hatte sich das Tier bei der Adoption eine Antennenverletzung zugezogen.

5. *Lasius niger*

Bei *Lasius niger* hielt ich Weibchen der *Forma minor* und Larven verschiedener Grösse. Die Aufnahme war nicht immer leicht. Ich habe viele Grillen verloren. Wenn die Grillen eingelebt waren, waren sie recht vertraut bei den Ameisen. Eine Grille gab ich am 29.7.1946 ins Formicar 13. Es war eine Larve III der *minor*-Form. Es war die einzige Grille, die in dieses Nest aufgenommen wurde. Sie war bei ihrer Einbürgerung besonders vorsichtig. Trotzdem hat sie an beiden Antennen einige Glieder eingebüsst. Das Tier lebte im Formicar bis Anfang September 1945. Bezeichnend war, dass die erfolgreiche Jagd auf Grillen, die ich später einwandern liess, nie zu einem Stimmungsumschwung gegen die bereits eingewohnte Grillen führte. SCHIMMER berichtet von auffallend rascher Zusammen gewöhnung von Grillen mit *Lasius niger*. Das richtige Zusammen leben erforderte in meinen Versuchen immer einige Tage. Als Zeit des Einlebens kann man 4 Tage angeben.

6. *Lasius flavus*

Ich habe mehrere Versuche mit *Lasius flavus* als Grillenwirt gemacht. Nach SCHIMMER ist das Verhalten ähnlich wie bei *Lasius niger*.

Wenn *Lasius flavus* auch eine friedliche Ameise ist, so ist doch bei der Aufnahme von Grillen alle Vorsicht geboten, da sie sonst, wie bei anderen Ameisen getötet werden.

Einige Versuche verdienen besondere Erwähnung. Gerade der oft schwer verständliche Stimmungsumschwung der Ameisen gegen oft lange schon geduldete Grillen trat in einem Versuch deutlich hervor. Ich lasse einen Auszug aus dem Beobachtungsprotokoll folgen:

Es handelte sich um eine kleine *Lasius flavus* Kolonie, bestehend aus einer Königin und einer Arbeiterin, die ich aus Nordkarelien mitgebracht hatte, und etwa 100 Arbeiterinnen, die aus zugegebenen Kokons erzogen wurden. Am 6.10.1946 gab ich aus einem *Lasius flavus* Nest 2 Larven I und 2 Larven IIa dazu. Die Tierchen wurden gleich angenommen. 15.10.1944 alle Grillen leben.

4.11.1944 alle Grillen wohllauf. Sie sitzen inmitten der Überwinterungsgruppe.

1.1.1945 unverändert.

8.2.1945 unverändert. Die Grillen sind reaktionsbereiter und lebhafter als ihre Wirte.

2.3.1945. Die Grillen bewegen sich mitten im Gewühl der Ameisen.

4.4.1945. Die Grillen sind wohllauf. Sie bewegen sich wie ihre Wirte ruhig und gemessen. Nur hin und wieder wechseln sie in

rascher Bewegung ihren Standort. Am neuen Platz gliedern sie sich dann wieder den ruhigen und gemessenen Bewegungen ihrer Wirte ein.

12.5.1945. Eine kleine Larve ist ins helle Vornest gelaufen und dort im Honig zu Grunde gegangen. Die anderen Grillen sind frisch.

13.5.1945. In allen Formicarien fällt auf, dass die Grillen an heissen Tagen die Gesellschaft der Ameisen meiden und sich abseits aufhalten. Nach Abkühlung gehen sie wieder unter die Ameisen.

17.5.1945. Ich kann seit zwei Tagen die Grillchen nicht mehr sehen.

19.5.1945. Seit gestern ist die kleine Larve wieder zu sehen. Sie ist immer in einer leeren Kammer, und meidet die Ameisen. Wenn sie eine Arbeiterin berührt, eilt sie hastig weg. Wenn sie von einer Ameise berührt wird, nimmt diese sofort die Verfolgung auf. Ich entferne das Grillchen, dessen linke Antenne bereits zur Hälfte fehlt. Von den grösseren Grillen ist nichts mehr zu sehen ; sie wurden zweifellos erbeutet und gefressen. »

Dieser Stimmungsumschwung der Ameisen ist hier recht merkwürdig, nachdem die Grillchen über 7 Monate ganz vertraut bei den Ameisen gelebt hatten. Im allgemeinen Teil komme ich noch darauf zurück.

Ich habe auch versucht *major*-Weibchen bei *Lasius flavus* zu halten. Es glückte die Einbürgerung einigemale insoweit, als die Tiere nicht verfolgt wurden. Sie gliederten sich aber nicht in das Ameisenvölkchen ein, sondern lebten am Rande. Sie wirkten auch recht gross und unförmig bei den kleinen *flavus*-Arbeiterinnen. Das Verhalten der *major*-Weibchen war ganz anders, wenn sie bei einem ihnen zusagenden Wirt lebten.

7. *Tetramorium cæspitum*

Bei *Tetramorium* hielt SCHIMMER eine erwachsene Grille, die sich meist abseits der Ameisen hielt. Ihr Verhalten erinnert an das Verhalten der Weibchen der *Forma major*, die ich bei *Lasius flavus* hielt. Eine Larve lebte sich gut ein.

Ich habe nur wenige Versuche mit *Tetramorium cæspitum* gemacht. Am 23.5.1946 gab ich zwei am 22.5 bei *Tetramorium cæspitum* gefangene Larven IIb ins Vornest. Die eine Grille lief aus dem Vornest bald ein. Im engen Glasrohr wurde sie von den Ameisen gejagt. Es sah aus, als ob die Ameisen einen unsichtbaren Feind jagen würden. Die Grille wich geschickt aus. Es kam vor, dass sich zwei Ameisen zunächst selbst für kurze Zeit fassten. Sie merkten die Grille erst bei Berührung. Ich setzte die Grille dann direkt ins Nest. Es war nicht übervölkert. So konnte sie sich einleben. Leider ging die Grille bei zu starker Besonnung am 25.5 ein.

Am 29.5 liess ich aus einem *Lasius flavus*-Nest eine Larve I einlaufen. Sie wurde ohne jede Reaktion angenommen. Am 11.6.1946 kletterte sie ins Vornest, kehrte aber wieder ins Haupnest zurück. Am 14.6.46 verschwand das Tierchen spurlos.

B. Fremde Ameisen

1. *Tapinoma erraticum*

Bei *Tapinoma erraticum* wurde *Myrmecophila acervorum* nur ganz selten gefunden. Nach SCHIMMER stammen 2 Funde aus der Gegend von Jena, andere Funde aus Italien. Ich habe keine Grillen bei *Tapinoma erraticum* gefunden. SCHIMMER hielt Grillen im Formicar bei *Tapinoma erraticum*. Eine Imago zeigte selten Beleckungen und keine Fütterung. Jüngere Stadien zeigten deutlich, dass sie die Teilnahme an den Fütterungen der Ameisen selbständigem Fressen vorzogen. Ich hielt Grillenlarven lange Zeit in Formicarien bei *Tapinoma erraticum*. In der kühlen Jahreszeit gelang die Aufnahme leicht. Im Sommer scheiterte die Aufnahme auch bei diesen friedfertigen Tieren an der höheren Reizbarkeit. Die Grillen benahmen sich sehr vertraut. Zur Reife habe ich die Grillenlarven bei *Tapinoma* nicht gebracht. Das vertraute Benehmen der Grillen lässt es verwunderlich erscheinen, dass sie im Freien nicht auch Gäste von *Tapinoma* sind. Ich glaube, dass die meist nur notdürftig ausgebauten Nomaden-Nester der Art der Hinderungsgrund sind.

2. *Solenopsis fugax*

Bei *Solenopsis fugax* wurden noch keine Ameisengrillen gefunden. SCHIMMER berichtet über seine Formicar-Versuche, dass die Diebsameisen auch von kleinen Larven nicht beleckt wurden, dass sich die Grillchen abseits der Ameisen hielten und schliesslich doch von den winzigen Feinden erwischt und getötet wurden.

Über einen Teil meiner Versuche lasse ich den Auszug aus dem Beobachtungsprotokoll von Formicar 7 folgen:

« 9.5.1945. Ins Vornest kommt eine Larve II aus einem *Tetr. cæspitum* Nest.

» 10.5. Die kleine Grille war bald in die Öffnung des Vornestes eingedrungen und ist heute sehr lebhaft im Glasrohr, das zum Hauptnest führt. Wenn Ameisen die Grille berühren, so spreizen sie die Kiefer. Sie können aber die flinke Grille nicht erhaschen.

» 12.5. Die Grille war gestern unbehelligt im Hauptnest. Leider bewässerte ich das Nest etwas stark. Die Grille kam im eingedrungenen Wasser um.

» Ich gebe eine kleine Larve ins Vornest, die ich seit 10.8 isoliert gehalten hatte. Der ursprüngliche Wirt ist nicht notiert.

» 13.5. Am Abend des 12.5 ist die Grille ins Hauptnest eingelaufen. Sie läuft, die Ameisen lebhaft betastend, im Nest umher.

» 17.5. Die Grille ist munter. Sie ist aber nicht vertraut in den Gruppen der Ameisen, sondern läuft kreuz und quer im Nest umher. Die Schreckreaktionen der Ameisen sind schwach, aber doch bei einigen Tieren deutlich zu beobachten. Diese Ameisen tasten lebhafter herum und spreizen die Kiefer. Ähnliche Reaktionen sah ich früher, als ich die *Metopina formicomendicula* im Neste hielt. Wie ich abends 18 Uhr nochmals nachsah, ist die Grille von mehreren Ameisen gefasst und zuckt nur noch etwas mit einem Fühler.»

Zusammenfassend ist zu sagen, dass es zwar gelungen ist, eine kleine Grille mehrere Tage im Diebsameisennest zu halten, dass es aber zu keinen vertraulichen Beziehungen zwischen der Grille und den Ameisen kam. Als die Grille am Ende ihrer Kräfte war, wurde sie von den Ameisen erwischt, getötet und gefressen.

3. *Myrmecina graminicola*

Über Beziehungen der Ameisengrille zu dieser Ameise liegen noch keine Mitteilungen vor. Im Grillen-Steinbruch wurde *Myrmecina graminicola* hin und wieder gefunden. Niemals aber waren Grillen bei ihr.

Am 25.4.1946 richtete ich ein kleines Formicar mit einer *Myrmecina*-Kolonie ein und liess eine aus einem *Lasius alienus*-Nest stammende Larve I einlaufen. Die Grille schloss sich den Ameisen nicht an. Ganz selten sah ich sie unter den Ameisen herumsuchen. Sie wurde nicht verfolgt. Eine Arbeiterin bettelte sie einmal vergeblich um Futter an. Am 1.5.1946 war das Grillchen tot. Auch seine Leiche blieb unbeachtet.

Obwohl also *Myrmecina graminicola* durch ihre Friedfertigkeit keine Gefahr für *Myrmecophila* bedeutet, ist sie doch kein geeigneter Wirt. Die Grille zeigt einerseits kein Anschlussbedürfnis, andererseits erhielt sie auch keine Nahrung bei diesen Ameisen.

4. *Myrmica Schenckii* var. *obscura*

Ich hatte aus Nordkarelien eine lebensfrische Kolonie mitgebracht, bei der ein *major*-Weibchen aus einem *M.-lævinodis*-Nest rasch Aufnahme fand und auf vertrautem Fuss mit den Ameisen lebte. Ich hielt die Grille vom 26.4.1945 bis 13.5.1945. Ich musste sie entfernen, weil sie sich immer wieder aus dem nicht ganz dichten Nest zwängte und deutlich zeigte, dass sie sich nach einem anderen Wirt umsehen wolle.

5. *Plagiolepis pygmæa*

Bisher liegen keine Mitteilungen über Beziehungen zu *Myrmecophila acervorum* vor. Im Grillen-Steinbruch kommt die Ameise nicht vor. Die Versuchskolonie stammt von einer Höhe bei Tückelhausen, wo die Ameise sehr häufig vorkommt. In keinem meiner Versuche gelang die Aufnahme einer Grille. Auch Larven I wurden erlegt.

6. *Formica rufo-pratensis major* und *Formica picea*

Es handelte sich um eine künstlich gemischte Kolonie beider Arten, die ich aus Nordkarelien mitgebracht hatte. Zwei Weibchen der *major*-Form der Grillen lebten sich ein und überwinterten. Die Kolonie zeigte schon erhebliche Entartungen, sodass das Verhalten der Ameisen nicht als typisch gelten kann. Aus dem Versuch ging aber hervor, dass die beiden *major*-Weibchen beide Ameisenarten als genehme Wirte betrachteten.

2. DIE GRÜNDE FÜR DAS GASTVERHÄLTNIS DER MYRMECOPHILA ACERVORUM

A. Die Ansichten WASMANNS, WHEELERS und SCHIMMERS

Durch die Veröffentlichungen SAVIS waren die engen Beziehungen der *Myrmecophila acervorum* zu ihren Wirten schon bekannt geworden. Die Gründe für die gastliche Duldung wurden von den verschiedenen Autoren ganz verschieden angegeben und gedeutet. WHEELER (1900) glaubte für das Gastverhältnis der *Myrmecophila nebrascensis* einen mechanischen Grund annehmen zu können. Die Bewegungen von Grillen und Ameisen weisen nach seiner Mitteilung Verschiedenheiten auf, welche die Möglichkeit dieses Zusammenlebens geben: « Das scheint der Schlüssel zu der Symbiose der beiden Insekten zu sein: Die Ameise und die Grille bringen es dadurch fertig, auf dem beschränkten Raum eines Ameisennestes nebeneinander fortzukommen zu können, dass sie völlig verschiedene und gleichsam entgegengesetzte Bewegungsweisen haben ». Die Erklärung des Gastverhältnisses durch WHEELER hat trotz der neueren Arbeiten WASMANNS und vor allem SCHIMMERS Eingang in die neueren zusammenfassenden Werke von MAIDL und GOETSCH gefunden. WASMANN lehnt 1901 schon die WHEELERSCHE Erklärung des Gastverhältnisses für die deutschen *Myrmecophila* ab. Den biologischen Grund, dass die Grillen von den Wirten geduldet wird, sieht WASMANN darin, dass die Grillen auf die Ameisen einen angenehmen Eindruck macht (Fühlerstreicheln, Reinigungsdiene). Der Nestgeruch hat nach

seiner Ansicht nur secundäre Bedeutung. Primär beruht die Aufnahme auf einem erblichen Instinkt jener Ameisen, bei denen die *Myrmecophila* gewöhnlich zu leben pflegen. Die friedliche Duldung beruht nicht auf der Unerwischbarkeit der Grillen, da diese trotz ihrer Bewegungskünste unter Umständen rasch erlegt werden können.

SCHIMMER lehnt die Theorie WASMANNS vom Duldunginstinkt der Wirtsameisen mit guter Begründung ab. Die psychischen Grundlagen des Gastverhältnisses sind nach SCHIMMER in den verschiedenen Instinktmechanismen des Gastes, nicht des Wirtes zu suchen. Der WHEELERSCHEN Theorie der konträren Bewegungen misst er Bedeutung zu, wenn er sie auch nicht allein als Ursache des Gastverhältnisses gelten lässt. Die zu Geltung kommenden Bewegungsmechanismen sind nach ihm einerseits mimetischer Natur, andererseits sind sie den entsprechenden Bewegungsmechanismen der Ameisen konträr. Da beide Künste unter ungünstigen Umständen versagen können, spricht Schimmer von einer Scheinduldung.

«Der Zustand der indifferenten Duldung kann am besten mit einer Art labilem Gleichgewicht verglichen werden, das eintritt, wenn die Grille den Nestgeruch ihrer neuen Wirte angenommen hat und diese die Erfahrung gemacht haben, dass der Eindringling schwer zu fangen ist, und sie deshalb ihre Nachstellungen allmählich einstellen.»

B. Eigene Ergebnisse

Ich stimme SCHIMMER insofern zu, als ich mich seiner Ablehnung der von WASMANN vertretenen Duldunginstinkte der Ameisen gegenüber einem synoeken Gast anschliesse. Alle Beobachtungen sprechen dagegen, dass auf Seiten der Ameisen ein psychisches Korrelat in form von Duldunginstinkten gegenüber den Gastanpassungen der Grille besteht. Im Übrigen bin ich zu anderen Ergebnissen über die Gründe der Duldung der Ameisengrillen gekommen.

Bei SCHIMMER finden wir gewissermassen einen Widerstreit der Gefühle bei den Ameisen. Die mimetischen Künste machen einen angenehmen Eindruck auf sie. Die Ausweichkünste der Grillen lehren sie, dass es eine meist vergebliche Mühe ist, die Fremdlinge zu haschen. Es kommt zu einer Gewöhnung einer «Scheinduldung» eines immer als *etwas Fremdes empfundenen* Wesens im Ameisen-Nest.

Im Gegensatz dazu bin ich zu der Überzeugung gekommen, dass die Grille nur deshalb sich so vertraut im Ameisen-Nest bewegen kann, weil sie von den Ameisen nicht als fremdes Wesen empfunden wird, sondern für eine Nestgenossin, eine Ameise gehalten wird. Sie ist auch nur so lange vor dem Zugriff der

Ameisen geschützt, als ihr diese Täuschung ihrer Wirte gelingt. Sie ist also nicht dem Fluchtypus zuzugesellen, sondern ist eine Vertreterin des Mimikrytypus. Da die Ameisen die Grillen für ihresgleichen halten, erübrigt sich die Annahme eines Duldungsinstinktes, für dessen Entstehung auch jeder Impuls fehlen würde.

B 1. *Die Aufnahme der Grillen im Formicar*

Die Einbürgerung von Ameisengrillen in Formicarien gelingt durchaus nicht so leicht, wie man es nach den Schilderungen erfolgreicher Versuche leicht glauben könnte. Auch bei Beobachtung aller erdenklichen Vorsichtsmassregeln, auf die ich noch eingehen werde, misslang die Einbürgerung nur zu oft, und wenn ich bei 50 % der zu Versuchen bereitgehaltenen Grillen die Aufnahme erreichen konnte, konnte ich mit dem Versuchsergebnis sehr zufrieden sein. Im Freien sind natürlich die Verhältnisse für die Grillen ungleich günstiger. Wenn die Aufnahme nicht gelingt, bleibt doch fast immer die Flucht möglich. Immerhin fing ich mehrere Grillen mit verletzten Antennen, die auf Auseinandersetzungen mit den Wirten hinweisen. Wenn man in der wärmeren Jahreszeit eine frisch gefangene Grille von ihren alten Wirten weg gleich in ein gut besetztes Formicar versetzt, dann ist das der sichere Tod der Grille. Oft dauert es trotz der Gewandtheit der Grille und trotz ihrer Sprünge nur wenige Augenblicke, bis das Tierchen gefangen ist. Bei seiner Zartheit ist es dann auch fast augenblicklich getötet. Hier wirkt sich in erster Linie der fremde Nestgeruch aus, der, auch wenn die Grille einem Ameisennest entstammt, das mit der Formicarkolonie artgleich ist, immer als feindlich empfunden wird. Bei der Nestwanderung in freier Natur ist ja auch eine längere Pause eingeschaltet, während der der Nestgeruch verflüchtigen kann. Das beweisen u. a. auch die Funde von Grillen ausserhalb der Ameisennester (STADLER, HÖLDOBBLER). Ich isolierte daher Grillen auf mindestens mehrere Stunden in Petrischalen, damit sie den feindlichen Nestgeruch verlieren konnten und geruchlich neutral wurden. Dann gab ich ihnen die Möglichkeit von Vornestern aus einzuwandern. Je mehr die Grillen nach der Nestöffnung suchen müssen, umso besser ist es. Dieses Isolieren der Grillen hat neben der Bedeutung, dass sie den Nestgeruch verlieren, auch einen psychologischen Grund. Gibt man Grillen bald nach dem Fang Gelegenheit zu Wirten einzulaufen, so laufen sie oft geradezu tollpatschig in die Gefahr. Hat man sie aber einige Zeit isoliert, so sind sie schon auf das Suchen eingestellt. Sie gehen dann beim Eindringen viel vorsichtiger zu Werke.

Die Zeit, die den Grillen zur Verfügung steht, bis sie wieder Anschluss an einen Wirtsstaat gefunden haben müssen, beträgt

etwa 6 Tage. Finden sie in dieser Zeit keinen Anschluss an Wirtsameisen, so verhungern sie.

Kühles Wetter ist als Aufnahmetag vorzuziehen, da bei warmem Wetter die Ameisen viel leichter erregbar sind.

Entscheidend ist also zunächst einmal, dass die Grille den feindlichen Nestgeruch verloren hat und geruchlich neutral geworden ist. Dann kommt noch eine wesentliche Eigenschaft dazu: rasches Annehmen des neuen Nestgeruchs. Ist das Formmicar geräumig, so kann eine Grille nach einer Quarantäne sich schon bald im Nest freier bewegen. Sie wird zuerst wohl noch als Fremdling erkannt, aber sie wirkt wenig aufreizend und kann nur schwer gestellt werden. Nun sind es die Bewegungskünste der Grillen, die sie vor Verfolgungen schützen. Die Grillen sind in der ersten Zeit bestrebt, das Gewimmel der Ameisen zu meiden. Sie bleiben am Rande und tasten allmählich vor. Zeigen Ameisen, welche die Grille berühren, Schreckreaktionen, so sind die Grillen im selben Augenblick schon gewandt entschlüpft. Die Grille braucht aber für ihr Leben im Ameisenbau einen vertrauten Umgang mit den Ameisen, da für sie die Beleckungen und die Fütterung durch die Ameisen wichtig sind, und es für sie nicht zuträglich ist, wenn sie in dauerndem Fliehen und Ausweichen den Wohnraum mit den Ameisen teilt. Wenn die Grillen daher den Nestgeruch der Wirte angenommen haben, gliedern sie sich mehr und mehr den Ameisen ein. Nach etwa vier Tagen erst ist die Aufnahme wirklich erreicht. Die Versuche bei einigen «fremden Ameisen» zeigen besonders deutlich, dass den Grillen nicht gedient ist, wenn sie nach Art eines Gastes des Fluchtypus ihr Leben unter den Ameisen sichern, sondern dass sie darauf angewiesen sind, als vertraute Nestgenossen unter den Ameisen zu leben. Bei *Myrmecina graminicola* hatte die Grille nicht die geringste Verfolgung zu erleiden. Die Grille ging zu Grunde, weil sie sich dem ihr fremden, ihren Instinkten nicht liegenden Staatsgefüge der *Myrmecina* nicht eingliedern konnte.

Ein anderes Beispiel bieten die Versuche mit *Solenopsis fugax*. Hier wird die Grillenlarve wohl verfolgt. Die Gewandtheit der Grille und ihre an sich geringe Ausdauer reichen aber vollkommen aus, um den langsamen Ameisen dauernd ausweichen zu können. Sie könnte im Nest also gut als Synoekе des Fluchtypus leben. Das Verhalten der Ameisen ihr gegenüber erinnert an das Verhalten der Ameisen gegenüber der Fliege *Metopina formicomendicula*, deren Lebensweise ich 1928 beschrieben habe. Die gewandte Fliege ist ein Synoekе des Fluchtypus¹, dem es spielend leicht gelingt, den Ameisen immer zu entwischen. Die *Metopina formicomendicula*

¹ MAIDL rechnet die *Metopina formicomendicula* SCHMITZ zu den Synechthren. Dies ist nicht richtig. Die Fliege ist ein Synoekе des Fluchtypus. Ich verweise auf das in der Fussnote 1 über die Synechthrie gesagte.

hat eine eigene Art sich Nahrung zu erwerben. Sie springt einer Diebsameise auf den Rücken. Der erschreckten Ameise streichelt sie von oben her die Kopfseiten und löst dadurch den Würgreflex aus. Die Ameise würgt ein Futtertröpfchen auf, das die Fliege aufsaugt. Dann verschwindet sie rasch wieder. Die Fliege lässt sich also nicht nach Ameisenart füttern, sondern sie löst gewaltsam den Würgreflex aus und erzwingt dadurch die Futtergabe. Ganz anders muss sich die Grille verhalten. Sie ist auf ameisenähnliches Benehmen eingestellt. Wenn sie eine Ameise beleckt und sich dadurch Nahrung verschafft, so benimmt sie sich wie eine Ameise. Wenn sie bei der Fütterung mitnascht oder selbst sich Futterbettelt, immer ist ihr Benehmen so, dass sie von den Ameisen als Nestgenossin behandelt wird. Bei den Diebsameisen gelang es meinen Versuchstieren nicht, von den Ameisen wie eine Ameise behandelt zu werden. Vier Tage lang konnte das eine Grillchen unschwer den Angriffen entgehen, aber es konnte sich nicht als Nestgenossin einbürgern. So musste es schliesslich entkräftet erliegen.

Bei Adoptionsversuchen der Grillen bei gewandteren Ameisen, als es die Diebsameisen sind, sehen wir, dass die Grillen sehr rasch erlegt werden können, wenn sie gejagt werden und dass die Einwendungen WASMANNS gegen WHEELER zu Recht bestehen. Beispiele liessen sich ohne Zahl erzählen. Vor allem kann man finden, dass die Grillen einem kurzen Angriff gewandt ausweichen können, dass sie aber einer konsequenten Verfolgung äusserst rasch erliegen. Sie ermüden schnell und sind obendrein noch sehr leicht verletzlich.

B 2. *Das Benehmen der eingewöhnten Grillen und das «labile Gleichgewicht» ihrer Duldung*

Wie schon bei der Aufnahme von Grillen zu erkennen ist, ist also der Duldungsgrund für die Grillen nicht in einer konträren Bewegungsart zu suchen. Ebensowenig tritt eine Gewöhnung an die Schwererwischbarkeit der Grillen ein, da sie von ihren typischen Wirtsarten leicht erjagt werden können, wenn sie erkannt werden. Betrachten wir gut eingelebte Grillen bei ihren Wirten, so fällt dem Beobachter nicht etwa eine konträre Bewegung auf, sondern im Gegenteil fällt eine hohe Kongruenz in den Bewegungen von Grillen und Ameisen in die Augen. Im dichtesten Getümmel der Ameisen schieben sich die Grillen mit herum, und der jeweilige Erregungszustand der Kolonie teilt sich auch den Grillen mit. Besonders gross wird die Ameisenähnlichkeit des Benehmens bei der Nahrungsaufnahme der Grillen. Ein Teil der Nahrung besteht aus den Ausschwitzungen der Ameisen, und die Haupttätigkeit der Grille im Ameisennest besteht darin ihre Wirte zu belecken oder zu beschaben, die Ameisen lassen sich das mit sichtlichem Wohlbehagen gefallen. Vorsichtigerweise naht die Grille der Ameise dabei meist von hinten, sich also

der genauen Fühleruntersuchung durch die Ameise entziehend. In kühler Jahreszeit steigen die Grillen den Ameisen aber auch ruhig über die Köpfe weg. Neben diesem Belecken naschen die Grillen bei der Fütterung zweier Ameisen mit, und verstehen es auch sich selbst von Ameisen nach Ameisenart füttern zu lassen. Auch wenn die Ameisen « Wildbret » haben, fressen sie mit ihnen. Bei all diesem Tun ist ihr Geben in erstaunlichem Masse ameisenähnlich. Das Entscheidende ist: die Ameisen reagieren auf die Tätigkeit der Grillen ebenso, wie auf die einer Ameise.

Besonders erstaunlich am ameisenähnlichen Verhalten unserer Grille ist es, dass sie sich verschiedenen Ameisenarten anzupassen vermag. Man kann z. B. *Myrmecophila acervorum forma major* von einem ihrer eigentümlichen Wirts auf einen anderen umgewöhnen, Dabei sind es Ameisen recht verschiedenen Temperamentes, die in Frage kommen. Ich nenne nur *Formica rufibarbis* und *Myrmica lœvinodis*. Ich habe auch im Formicar Grillen aus *Serviformica* Nestern bei *Myrmica lœvinodis* zum Eingewöhnen gebracht. Die Änderungen im Bewegungsrythmus der Grillen, die dabei auftreten, sind augenfällig. Ich habe auch schon erwähnt, dass dies völlige Einleben der Grillen in ein neues Nest mehrere Tage erfordert. Wie weit die Anpassung an das Temperament der Wirts geht, zeigt der geschilderte Fall bei *Camponotus herculeanus*. Die Grille hielt die abnorm lange Winterruhe der karelischen Kolonie wie ihre Wirts ein, während ihre « Schwestern » bei *Serviformica* mit ihren Wirts schon äusserst lebhaft waren. Das für die *Forma major* gesagte, gilt ebenso für die *Forma minor* innerhalb ihrer Wirtsgruppe. Auch bei Larven kann man diese Temperamentsangleichung an neue geeignete Wirts beobachten. Das ganze Verhalten der Grillen zeigt also eine sehr grosse Ameisenähnlichkeit, und das Verhalten der Ameisen zeigt, dass diese die Grille für ihresgleichen halten. Nun kennen wir wohl eine ganze Zahl von Ameisengästen, die wir nach WASMANN wegen ihrer Form zum Mimikrytypus rechnen. Leider ist uns die Biologie dieser meist tropischen Tiere noch recht unbekannt. Die Formgebilde sind aber so überraschend ameisenähnlich, dass man leicht die Mimikry ersehen kann. Anders liegen die Dinge bei *Myrmecophila acervorum*. Für das menschliche Auge besteht bestimmt keine Ameisenähnlichkeit in der Form. Der Eindruck auf das menschliche Auge ist aber nebenschälich. Entscheidend ist der Eindruck, den die Grillen auf die Sinneswerkzeuge der Ameisen machen. Der Gesichtssinn kann im dunklen Nest als nebenschälich ausgeschaltet werden. Dagegen spielt die Geruchs- und Tastempfindung, also der chemotaktische Fühlersinn (FOREL) die Hauptrolle. Die Geruchs- und Tastempfindung muss den Ameisen die Grille als von den Nestgenossinnen nicht verschieden vermitteln und die Grille darf im Benehmen nicht aus dem Rahmen der Nestgenossinnen herausfallen.

Das der Nestgeruch der Grille sich sehr schnell anpasst, habe ich schon erwähnt. Es ist also noch der Tasteindruck, den die Ameisen von der Grille gewinnen, zu betrachten. Der Tastmimikry der *Myrmecophila* kann man entgegenhalten, dass die dem Ameisenkörper so unähnlichen Konturen der Grille doch unmöglich dem feinen Fühlersinn der Ameisen als Ameisen erscheinen können. Es ist aber zu bedenken, dass der Tastsinn nicht wie der Gesichtssinn auf einmal das ganze Objekt umfasst, sondern dass beim Tasten aus vielen zeitlich einander folgenden Einzeleindrücken erst ein Gesamteinindruck konstruiert wird. Beim Zusammensein von Grillen und Ameisen ist die Konstruktion eines solchen gesamten, zusammengesetzten Tastbildes aber gar nicht möglich, da es sich immer nur um kurze Berührungen der Grillen durch die Ameisen handelt. In den kritischen warmen Tagen setzt sich die Grille der Gefahr einer genaueren Untersuchung gar nicht aus. Die Berührungszeiten der Ameisenfühler sind Bruchteile von Sekunden. Dann ist die Grille schon wieder weg. Es genügt also, wenn die einzelnen Abschritte des Grillenkörpers den Eindruck der Ameisenform machen, auch wenn sie zusammengesetzt keine Ameisenform ergeben würden. In der Zeit, in der die Grillen im Geschiebe der Ameisen leben, vor allem im Herbst, im Winter und im Vorfrühling, kommt es zu keiner kritischen Tastuntersuchung durch die Ameisen, bei der die einzelnen Tasteindrücke kombiniert werden könnten. Es fällt den Ameisen nichts auf und so ist der Prüfsinn gar nicht angeregt. Für die ameisenähnliche Form der *Myrmecophila* genügt es, dass die von den Ameisen flüchtig berührten Körperteile nicht als fremd auffallen. Für Fühler, Kopf, Beine, Cerci dürfte dies gegeben sein. Der Grillenkörper selbst hat jene eigentümlich gewölbte Form, die auf den tastenden Ameisenfühler neutral wirkt. Ich verweise hier auf meine früheren Arbeiten über die Tasttarnung von Ameisengästen.

Wenn also der Nestgeruch angepasst ist und die Grille sich bewegungsmässig den Ameisen eingliedert und nicht auffällt, dann besteht auch in ihrer Form kein Hindernis für die Annahme, dass sie den Ameisen als ihresgleichen erscheint.

Sehr bemerkenswert ist hiebei die bei *Camponotus* angeführte Beobachtung, dass diese gut sehenden Ameisen eingewohnte Grillen, die sie mit dem chemotaktischen Fühlersinn nicht mehr als Fremdlinge erkannten, beim Erhellen des Nestes sahen und sie als Fremdlinge erkannten und verfolgten.

Beweisend für eine vor allem auf dem Benehmen der Grillen beruhende Mimikry ist folgendes:

Jede Grille muss sich selbst dem Wirtsvolk einpassen. Neuhinzukommende Grillen haben es durch die Anwesenheit schon eingelebter Grillen weder leichter noch schwerer bei der Aufnahme. Für die bereits eingelebten Grillen ändert sich das Benehmen der Ameisen nicht, wenn neuhinzukommende Grillen von den Ameisen gejagt

und erlegt werden. Würden eingewöhnnte Grillen überhaupt als Nicht-Ameisen gemerkt, so würde ein Jagderfolg auf neuhinzugekommene Grillen sofort einen Stimmungsumschwung hervorrufen. (cf. WASMANNS *Dinarda*-Versuche) Erbeutete Grillen werden ja sehr gerne von den Ameisen gefressen. Das Erbeuten neu eingelassener Grillen ändert das Verhalten der Ameisen zu alten Nestgrillen aber in keiner Weise.

SCHIMMER vergleicht die Duldung der Grillen mit einer Art labilen Gleichgewichts. Ich finde die Bezeichnung sehr gut. Sie wird aber nur verständlich, wenn wir erkannt haben, dass die Grille von den Ameisen für ihresgleichen gehalten wird und in diesem Täuschungszustand durch alle möglichen Umstände eine Änderung eintreten kann. Ich verweise auf meine Mitteilungen bei *Lasius flavus* und *Camponotus herculeanus*.

Die Ameisen dulden die Grille nicht, weil ihnen ihr Benehmen angenehm ist (WASMANN) oder weil sie sich an den schwer zu jagenden Fremdling gewöhnt haben (WHEELER, SCHIMMER), sondern weil sie die Grille für eine Nestgenossin halten. Sobald sie auf diesen Irrtum aufmerksam werden, wird auch eine monatelang friedlich geduldete Grille feindlich verfolgt.

Ich habe schon wiederholt erwähnt, dass bei kühlerer Witterung das Verhältnis der Grillen zu den Ameisen besonders vertraut ist. Die Ameisen sind da weniger kritisch eingestellt und die Grillen benehmen sich oft geradezu frech. Vor allem die Larven zeichnen sich dadurch aus. In der wärmeren Jahreszeit fällt es dann auf, dass mittendrin eine Ameise bei Berührung der Grille stockt, erschreckt, die Kiefer spreizt und aufgeregt herumtastet. Sie hat etwas Verdächtiges bemerkt. Die Reaktionen der Grillen sind aber so rasch, dass sie mit einer kurzen Wendung aus dem Tastbereich der Ameisen sind. Je öfter es vorkommt, dass Ameisen die Grillen als Fremdlinge erkennen umso vorsichtiger werden die Grillen. Sie leben auf dem dauernden «Qui vive» und ihre Parole ist nun: ja nicht auffallen. Sie suchen Ruheplätze, die in ruhigen Stellen des Nestes liegen. Sie suchen das Gewühle der Ameisen nur auf, wenn es zur Nahrungsaufnahme nötig ist. Ihre Reaktionsbereitschaft ist dabei erstaunlich. Eine verdächtige Berührung der Cerci und die Grille ist verschwunden. So einen raschen Start haben die Ameisen nicht. Der Beobachter glaubt oft das Reagieren der Grillen schon zu sehen, bevor die Berührung stattfand. Ich hatte Beobachtungs nester, in denen die Grillen trotz aller Vorsicht nach langer Zeit erkannt und erlegt wurden. In anderen flohen sie aus den Nestern. In einzelnen wiederum kam es während der ganzen Lebenszeit der Grillen zu keinem Erkennen durch die Ameisen. Wie lange das labile Gleichgewicht der Duldung bestehen bleibt, hängt ab vom Erregungszustand der Ameisen und vom mimetischen Geschick der Grillen. Individuelle Schwankungen sind hier gut möglich.

Wie schon erwähnt berichtet auch SCHIMMER vom mimetischen Benehmen der *Myrmecophila acervorum*. Zwischen seiner Anschauung über die Bedeutung dieses Verhaltens und den Ergebnissen meiner Versuche besteht aber ein wesentlicher Unterschied. Die Mimikry wie Schimmer sie erwähnt, ist nur ein Unterstützungsmitel für das freundschaftliche Benehmen der Ameisen und ist nicht der eigentliche Grund für die Duldung der Grillen bei den Ameisen. Sie vermittelt gewisse Vorteile, wie Fütterung, berührt aber nicht das eigentliche «Schutzmittelproblem» (HEIKERTINGER). Ameisenähnliche Handlungen zeigen uns viele Ameisengäste, welche durch dieses Benehmen Vorteile im Ameisennest gewinnen, ohne ihm ihre Duldung zu verdanken. Bei *Myrmecophila acervorum* ist es aber nach meinen Beobachtungen so, dass die Ameisen durch die Grille völlig getäuscht werden und die Grille überhaupt nicht als fremdes Wesen wahrnehmen. Die Mimikry ist hier das Schutzmittel, das den Grillen den Aufenthalt unter den Ameisen ermöglicht. Die Bewegungskünste der Grillen, das Springvermögen und die den Ameisen nicht möglichen raschen Bewegungen zur Seite dienen dazu, den Ameisen die genaue Untersuchung der Einmieter unmöglich zu machen und rasch eine neue Position zu schaffen, von der aus aufs Neue die ameisenähnlichen Eigenschaften wirksam werden können. Dieser häufige Positionswechsel ist notwendig, da die Grille verhindern muss, dass die Ameise ein zusammenhängendes Tastbild gewinnt. Es ist aber noch ein Grund anzuführen: Es fehlt der Grille eine wichtige Ameiseneigenschaft und das ist der Pflegereiz, den jede Nestgenossin auf die andere ausübt, und Beleckungen etc. veranlasst. Auf die Bedeutung des Pflegereizes für den Ameisenstaat komme ich in einer anderen Arbeit ausführlich zurück. Die Grille überbrückt diesen Mangel durch ihre Bewegungskünste. So ist ihr möglich, trotz gewisser Mängel die Täuschung der Ameisen so vollkommen zu machen und eine Mimikry zu zeigen, die zum arthaltenden Schutzmittel für die Grillen als Ameisengäste geworden ist.

Von einer Zuneigung der Ameisen zu den Grillen ist nichts zu beobachten. Die Angaben von SAVIS darüber sind nicht stichhaltig. Sie werden entkräftet durch die Tatsache, das Grillen, die von den Ameisen als fremde Wesen erkannt werden, sofort gejagt, getötet und gefressen werden und kein «angenehmer Eindruck» (WASMANN) sie retten kann.

Zur Erläuterung des Verhältnisses zwischen Grillen und Ameisen möchte ich einen menschlichen Vergleich heranziehen: Nehmen wir an, wir würden in dunklen lichtlosen Räumen leben und uns vor allem durch den Tastsinn der Hände orientieren. Unter vielen Hunderten von uns würde nun ein Wesen leben, das zwar ganz anders gestaltet ist als wir, aber das Hände wie Menschenhände hat und es verstehen würde sich nach unserer Art zu benehmen und Berührungen

so geschickt einzurichten, dass wir immer nur seine menschenartigen Hände zu fühlen bekämen. Das Wesen müsste uns als Mensch erscheinen bis es einen Fehler in der Nachahmung beginge oder sonstige Zufälle uns darauf führen würden, dass ein fremdes Wesen unter uns sei.

b 3 Wie verhalten sich Grillen der Forma major bei Wirten der Forma minor und umgekehrt.

Ich habe schon besprochen, dass sich Grillen an Wirte ganz verschiedenen Temperamentes anpassen können. Es war dabei aber nur die Rede von der Anpassung an verschiedene Wirte, die auch im Freien als Wirte der entsprechenden Form (*major* oder *minor*) in Frage kommen. Es ist daher noch die Frage zu prüfen, ob es im Experiment gelingt bei Wirten der einen Form Grillen der anderen Form einzugewöhnen.

Lasius niger scheidet für die Versuche aus. Diese Ameise ist zwar normaler Wirt der *Forma minor*, beherbergt aber doch hin und wieder einmal Weibchen der *Forma major*. Ein bei *Lasius niger* gefangenes *major*-Weibchen konnte ich unschwer bei *Formica gagates* eingewöhnen.

Bei *Lasius flavus* habe ich einigemale *major*-Weibchen gehalten. Ich erwähnte aber schon, dass es zu keiner Eingliederung dieser grossen Grillen kam, die sich bei den kleinen Wirten offenbar nicht wohl fühlten.

Schwieriger waren die Versuche mit *minor*-Weibchen bei grossen Wirten. Die ohnedies immer eintretenden Verluste bei Adoptionsversuchen trüben das Bild. Jedenfalls ist mir bisher die dauernde Aufnahme von *minor*-Weibchen bei *major*-Wirten nicht gelungen. Hierbei entstand der Eindruck, dass nicht die Ameisen gegen diese etwas kleinen Grillen ablehnender sind, sondern vielmehr der, dass die *minor*-Form sich den ihr nicht genehmen Wirten einfach nicht anschliesst. Ihr Anschlussinstinkt scheint auf ihre Wirtsgruppe beschränkt zu sein. Eine Versuchsreihe sei hier angeführt.

Für Versuche eignet sich der Witterung wegen der spätere Herbst. Auch hat man im Spätherbst die Garantie, dass die gefangenen erwachsenen Grillen noch eine längere natürliche Lebenszeit vor sich haben. Als Kolonien sind jüngere Kolonien geeignet, deren Abwehrbereitschaft noch geringer ist.

Die zum Versuch verwendete Kolonie war eine Gründungskolonie von *Formica gagates*. (Formicar 33) Hochzeitsflug 1.8.1946, erste 24.9.1946 Kolonie vergrössert durch Zugabe von Kokons. Zu Versuchsbeginn waren es etwa 50 junge Arbeiterinnen.

Am 27.9.1946 gab ich ein Grillenweibchen der *Forma minor* (gefangen bei *Lasius flavus*) ins Futtergläschen, das als Vornest diente. Die Grille lief bald ins Nest ein. Sie rief keine Erregung bei

den Ameisen hervor, hielt sich aber ziemlich apathisch abseits. Am 28.9.1946 bot sich den ganzen Tag das gleiche Bild. In der Nacht zum 29.9 lief sie wieder ins Vornest, wo sie im Futterhonig kleben blieb und umkam.

Am 30.9.1946 gab ich ins Röhrchen das als Vornest diente ein *major*-Weibchen von einem *Formica gagates*-Nest und ein *minor*-Weibchen von einem *Lasius flavus*-Nest. Das *major*-Weibchen lief bald ein und begann sich bei den Ameisen anzubiedern. Das *minor*-Weibchen lief nicht ein. Ich gab es später in eine stille Nestecke. Es zeigte kein Bestreben zu den Ameisen zu gehen.

Am 1.10 war das *minor*-Weibchen verschwunden, das *major*-Weibchen war schon gut eingelebt.

Am 19.10.1946 setzte ich nochmals ein ♀ der *Forma minor* aus einem *Lasius niger*-Nest ins Futtermöhrchen. Auch diese Grille suchte die Ameisen nicht auf, sondern ging im Futtermöhrchen des Formicars zu Grunde.

Bei Versuchen mit Ameisen, bei denen keine Grillen gefunden wurden, und die als «fremde Ameisen» bezeichnet wurden, zeigte sich, dass *Formica rufopratensis* und *Formica picea* als *major*-Wirte in Frage kommen. Typ und Biologie dieser Ameisen lässt sie ohne weiteres als geeignete *major*-Wirte vermuten. *Myrmica schenki v. obscura* hat soviele Ähnlichkeiten mit *Myrmica laevinodis*, dass die Umstellung der Grillen nicht besonders schwer erscheint, wenn auch die Art im Freien nicht als Grillenwirt in Frage kommt. Auch ist zu registrieren, dass die eingewöhnnte Grille das deutliche Bestreben zeigte abzuwandern.

Der Wirtewechsel der Larven verdient in diesem Zusammenhang noch eine Betrachtung. Bei *minor* sind Larven- und Endwirte gleich. Die *major*-Grillen kommen im *major*-Wirts-Nest auf die Welt. Als winzige Larven werden sie von den grossen Wirten wenig beachtet, wie z. B. die Milbe *Laelaps myrmicophilus* oder *cuneifer*. Sie wandern dann zu kleineren Ameisen, also zu den Wirten der *Forma minor*. Vor ihrer Reife kehren die Grillen der *Forma major* wieder zu einem *major* Wirt zurück. (Im Formicar hat sich eine bei *Formica fusca* gefangene Larve I gut bei *Tapinoma erraticum* eingelebt.) Dies zeigt, dass es nicht die Größenunterschiede allein sein können, die die *Forma minor* am kleinere Endwirte bindet. Eher scheint mir das Größenoptimum für die *major*-Wirte von Bedeutung. Einige kleinere Ameisen, wie *Solenopsis fugax*, *Myrmecina graminicola*, *Plagiolepis pygmaea* sind auch als Wirte kleiner Larven nicht geeignet.

Über die in diesem Abschnitt angeschnittenen Fragen sind noch weitere Versuche nötig.

Die bisherigen Ergebnisse gehen aber dahin, dass sowohl die erwachsenen Tiere der *Forma major*, wie die der *Forma minor* auf ihre typischen Wirte angewiesen sind, dass sie sich innerhalb ihrer Wirtsgruppe aber verschiedenen Wirten anpassen können. Diese

Abhängigkeit von bestimmten Wirten hat ihre Ursache nur zum geringen Teil in der verschiedenen Grösse der Grillen (Grössenoptimum SCHIMMER). Sie ist bei beiden Formen im Wesentlichen instinktgebunden.

3. BEMERKUNGEN ÜBER DIE FORTPFLANZUNG

An der parthenogenetischen Entwicklung der *Myrmecophila acervorum* PANZ. ist nach SCHIMMERS Mitteilungen nicht zu zweifeln, auch meine Funde bestätigen sie.

Die Eier der Grille beschreibt schon SAVIS. Sie sind nach ihm $\frac{1}{2}$ mm lang, weiss glatt und oval-nierenförmig. Sie werden nach SAVIS nicht in die Erde gelegt, sondern an Gegenstände festgeklebt.

SCHIMMER erhielt in seinen Formicarien 16 Eier. Eines kam zur Entwicklung. Alle Eier wurden nackt abgelegt.

Ich habe in meinen Formicarien nur einmal ein nacktes Ei gesehen. Es war bei *Formica fusca*. Ich hielt im Nest auch *Dinarda dentata*. Bis ich ein Instrument holte, um das Ei in Sicherheit zu bringen, war es zerbissen. Ich vermute, dass ein *Dinarda* der Missetäter war.

Obwohl SAVIS und SCHIMMER schildern, dass die Eier nur angeklebt werden und nackt sind, glaube ich dies nicht als Normalzustand ansehen zu können. Ich glaube nicht, dass der Legestachel dann noch so ausgebildet wäre, nach dem die *Myrmecophila* am übrigen Körper durch die myrmecophile Lebensweise so weitgehende Spezialisierungen erfahren hat. (Siehe SCHIMMER.)

Ich glaube, dass die nackt abgelegten Eier Notgelege sind, welche die Grillen nicht anders unterbringen konnten.

In Nestern von *Myrmica laevinodis* und bei *Lasius flavus*, in denen ich Grillen hielt, fand ich je einmal kleine eiförmige Tönnchen aus feinem Material, die wie eingehüllte Eier aussahen. Das bei *M. laevinodis* gefundene Tönnchen zerdrückte ich nach einiger Zeit als es vertrocknet zu sein schien. Es war hohl. Das Tönnchen bei *Lasius flavus* verlor ich aus den Augen. Ich dachte daran, dass die Grillen unter Umständen ihre Eier über der Legeröhre mit feinen Erdteilen einbauen. Die beweglichen Borsten der Sprungbeine würden ja geschickte Händchen darstellen.

Bei *Formica gagates* und *Camponotus herculeanus* konnte ich beobachten, dass die Grillen ihre Legeröhre als Sonde benützen. Die Nester hatten in den Kammern noch glatten Zellstoff liegen. Die Grillen legten ganz feine Bohrkanäle an, sodass der Zellstoff ganz punktiert aussah. Anscheinend sondierten sie den Untergrund. Es ist doch wahrscheinlich, dass bei geeignetem Untergrund die Grillen ihre Eier in die Erde versenken. So erklärt es sich auch, dass ich in meinen vielen Versuchen nur 1 nacktes Ei fand.

Dass die Legezeit der Grillen über die ganze Vegetationsperiode des Jahres sich erstrecken kann, wurde schon klargelegt. SCHIMMER

nimmt an, dass die Weibchen nicht mehr als 2 Eier innerhalb 24 Stunden legen können. Er nimmt an, dass mehrere Legeperioden stattfinden. Präparate von *major* Weibchen haben mir gezeigt, dass 4 Eier bei dieser Form gleichzeitig heranreifen können. Bei den *minor* Weibchen glaube ich, wird diese Zahl nicht erreicht¹.

4. BEMERKUNGEN ÜBER DIE ÜBERWINTERUNG

Im bisherigen Text wurde schon erwähnt, dass die Grillen in der Mehrzahl einmal als Larven überwintern und dann unter Umständen nochmals als Imago. Diese zweite Überwinterung entfällt bei den Grillen, die bei der ersten Überwinterung schon kurz vor der Reife stehen und also im zeitigen Frühjahr des nächsten Jahres geschlechtsreif werden. Sie gehen noch vor dem zweiten Winter ein.

Bei der Überwinterung sind die Grillen dicht bei den Ameisen. In meinen Nestern waren die Larven oft mitten in der Überwinterungsbraube von *Lasius niger*. Einmal fand ich eine Larve lange nicht, bis sie während der Beobachtung mit einem kräftigen Sprung aus einer dichten Gruppe von *Lasius niger* heraußhüpfte. Die *major*-Weibchen meiner Nester gliederten sich auch den Winter-Gruppen ziemlich dicht an, während die *minor*-Weibchen sich nur am Rande aufhielten. Allen Grillen war gemeinsam, dass sie bei niedrigen Temperaturen viel reaktionsbereiter waren als die Ameisen. Kälteversuche habe ich nicht gemacht.

5. BEMERKUNGEN ÜBER DEN INSTINKT DER GRILLEN

Wir haben in der *Myrmecophila acervorum* PANZ. erstmalig einen Synoeken des Mimikrytypus der deutschen Fauna kennen gelernt, der seine Duldung im Ameisennest dem Umstand dankt, dass ihn die Ameisen für ihresgleichen halten. Da die Grille soziale Instinkte der Ameisen ausnützt, erhebt sich die Frage, ob nicht auch den Grillen soziale Instinkte wie den Ameisen zuzuschreiben sind. Die Frage ist zu verneinen. Wie jedes Gastverhältnis zu den Ameisen, hat auch das der *Myrmecophila acervorum* seine Wurzel im Parasitismus. Entstanden ist das Gastverhältnis aus einem Raumparasitismus, aus dem sich durch Anpassung der Grillen an das Ameisenleben eine Mimikry vor allem des Benehmens entwickelt hat, die dem Gastverhältnis Züge eines Mutualismus aufdrückt. Die parasitische Wurzel dieses Mutualismus geht aber klar aus der Einseitig-

¹ Im Jahre 1947 gelang es mir in einem Terrarium bei *Formica sanguinea* + *gagates* leicht, zahlreiche junge Grillen zu züchten. Ich fand die jungen Grillchen unter Steinen nahe dem Nest unter *Chyphodeirus albinus* und jungen Asseln. Sie waren völlig unbeachtet von den grossen Ameisen. Die jungen erschienen in Abständen von etwa 2 Wochen, so dass ich annehme, dass ein Weibchen alle 14 Tage 4 Eier legt. Ich rechne, dass ein ♀ 5 Monate lang legereif bleibt, sodass etwa 40 Eier auf ein ♀ treffen würden.

keit der Anpassungen hervor, die nur der Gast zeigt. Die Instinkte der Grille sind rein auf die parasitischen Bedürfnisse eingestellt, nur zum Erwerb von Nahrung und Wohnung. Am Sozialleben der Ameisen sind die Grillen nicht beteiligt. Auch gegenseitig beachten sich die Grillen nicht.

Besonders merkwürdig am Instinktleben der Grillen ist der Umstand, dass sie sich verschiedenen Wirten anpassen können und dabei allmählich, wie durch Beobachtung, deren Benehmen erlernen. Diese Angleichung an das Benehmen der WIRTE geschieht wie gesagt nicht schlagartig, etwa so, dass beim Betreten des WIRTSNESTES ein bestimmter Instinkt ausgelöst würde, sondern die Grillen lernen in tagelangem vorsichtigem Tasten sich dem Benehmen der WIRTE anzupassen. Wir können von einem Anpassungstrieb (Anpassungsinstinkt) der *Myrmecophila acervorum* PANZ. sprechen.

6. STELLUNGNAHME ZUR POLEMIK WASMANN — HEIKERTINGER ÜBER DAS MIMIKRY-PROBLEM

Die Diskussion über die Mimikry von Ameisengästen hat vor nicht allzulanger Zeit einen breiten Raum in der myrmekologischen Literatur eingenommen. Vor allem hat die Polemik WASMANN — HEIKERTINGER diese Frage von allen Seiten beleuchtet.

HEIKERTINGER lehnt die Mimikry ab. Eine Ameisenanpassung anzunehmen ist nach ihm überflüssig. Die Myrmecophilen gehören zu den «Cavernicolen», zu den Höhlentieren. Die gleichen Umweltfaktoren, die die Ameisen betrafen, also Dunkelheit, Feuchtigkeit, gleichmässige Temperatur, haben nach ihm den Typ geschaffen, der uns als Mimikrytyp der Ameisengäste erscheint. Nach HEIKERTINGER gibt es nur eine Ameisenähnlichkeit (Myrmecoidie), deren Ursachen aber nicht im Schutzmittelproblem liegen.

WASMANN bringt dagegen eine grosse Zahl von Gründen für die Mimikry. Es ist an der Diskussion bemerkenswert, dass sich die Ansichten beider Forscher wesentlich auf die Untersuchungen an konserviertem Material stützen. Da die Hauptvertreter des sogenannten Mimikrytypes der Myrmecophilen zur tropischen Fauna gehören, fehlen Beobachtungen an lebenden Tieren fast ganz.

Hier sind meine Studien an *Myrmecophila acervorum* geeignet eine Lücke auszufüllen.

Ich habe gezeigt, dass die *Myrmecophila acervorum* tatsächlich mimetische Anpassungen an die WIRTSAMEISE zeigt. Durch ihr ameisenähnliches Benehmen zeigt sie sich als geschickte Nachahmerin der WIRTE, die ihr Benehmen verschiedenen WIRten anpassen kann. Die Form der Grille wirkt nur in bestimmten Grenzen für den Tastsinn der Ameisen ameisenähnlich. In Verbindung mit dem Benehmen der Grillen wird die Mimikry der Form aber sehr wirksam. Die Färbung der Grillen spielt keine Rolle für die Mimikry dieses

Gastes. Das Verhalten gutsehender Wirtsameisen (*Camponotus*) lässt aber erkennen, dass für manche Gäste gutsehender Ameisen sehr wohl auch der optische Eindruck, den der Gast auf den Wirt macht, Bedeutung haben kann.

Im Gegensatz zu HEIKERTINGERS Ansicht ergibt die Beobachtung der Grillen, dass es tatsächlich eine Ameisenanpassung bei den Myrmecophilen gibt und dass man mit Recht mit WASMANN von einem Mimikrytyp bei den Ameisengästen sprechen kann. Es gibt tatsächlich eine Ameisenmimikry und nicht nur eine Myrmecoidie, und die Ursachen für diese Mimikry liegen im Schutzmittelproblem.

D. Zusammenfassung der Ergebnisse

1. Aus dem Gebiet von Ochsenfurt werden 4 Fundplätze der *Myrmecophila acervorum* PANZ. mitgeteilt.

2. Es wurden zwei Formen der *Myrmecophila acervorum* PANZ. gefunden und als *Forma major* und *Forma minor* bezeichnet. Unter etwa 500 beobachteten Grillen wurde kein Männchen gefunden.

3. Äußerlich unterscheiden sich die beiden Formen in ihrer Grösse. Sie sind an verschiedene Wirtsameisen gebunden. Die *Forma major* hat als Wirte: *Camponotus ligniperdus*, *Formica sanguinea*, *Formica pratensis*, *Formica gagates*, *fusca rufibarbis* und *Myrmica laevinodis*. Gelegentlich wurde sie bei *Lasius niger* gefunden.

Die *Forma minor* lebt bei *Lasius niger*, *Lasius alienus*, *Lasius flavus* und *Tetramorium cæspitum*.

Der Entdeckung der Aufspaltung der *Myrmecophila acervorum* in zwei Formen kommt tiergeographische und phylogenetische Bedeutung zu.

4. Die Larven der *Myrmecophila acervorum* leben bei *Lasius niger*, *alienus*, *umbratus*, *flavus* und *Tetramorium cæspitum*. Die Larven der *Forma major* müssen als Junglarven zu diesen Wirten wandern, um später vor ihrer Reife wieder zu den Endwirten zurückzukehren. Zum mindesten für die *Forma major* ist daher ein obligatorischer Nestwechsel anzunehmen. Ein fakultativer Nestwechsel ist in allen Entwicklungsstadien möglich.

5. Im Formicarium wird ein Weibchen der *Forma major* bei *Camponotus herculeanus* beim Rauben und Fressen eines Ameiseneneies beobachtet. *Myrmecophila acervorum* war bisher nicht als Brutdieb beobachtet worden.

6. Die bisherigen Theorien (WHEELER, WASMANN, SCHIMMER) für die Dulldung der *Myrmecophila* bei den Ameisen befriedigen nicht. *Myrmecophila acervorum* PANZ. ist als Synoekie des Mimikrytypus aufzufassen. Sie wird von den Ameisen, wenn sie wahrgenommen wird, für ihresgleichen gehalten und nur solange geduldet, als der Grille diese Täuschung gelingt.

7. Bei der Aufnahme in ein neues Wirtsnest muss sich zuerst der Nestgeruch den Wirten angleichen. Dann folgt die allmähliche Anpassung an den Bewegungstyp der Wirte. Dies dauert mehrere (4) Tage.

8. Neben der Geruchs- und Bewegungsmimikry zeigen die Grillen auch eine auf den chemotaktischen Fühlersinn der Wirte abgestimmte Form-Mimikry. Einzelne Punkte des Grillenkörpers wirken ameisenähnlich, obwohl sie zusammengesetzt keine Ameisenform ergeben.

9. Wenn eingelebte Grillen durch irgendwelche Umstände als Fremdlinge erkannt werden, werden sie verfolgt. In der warmen Jahreszeit sind die Gefahren für die Grille grösser.

10. Bei gutsehenden Arten (*Camponotus*) werden Grillen unter Umständen durch den Gesichtssinn als Fremdlinge erkannt, während sie durch den chemotaktischen Fühlersinn nicht mehr von Nestgenossinnen unterschieden werden.

11. Grillen der *Forma major* und der *Forma minor* können sich innerhalb ihrer Wirtsgruppe auf verschiedene Wirte umstellen. Im Versuch gelang es nicht, Grillen der *Forma major* bei Wirten der *Forma minor* einzubürgern. Ebensowenig waren Grillen der *Forma minor* bei *major*-Wirten einzubürgern. Nur *Lasius niger* kann beide Formen als Gäste haben. Diese Abhängigkeit der Grillenformen von bestimmten Wirten hat ihre Ursache nur zum geringen Teil in der verschiedenen Grösse der Grillen, sondern ist bei beiden Formen im Wesentlichen instinktgebunden.

12. *Solenopsis fugax*, *Myrmecina graminicola* und *Plagiolepis pygmaea* erwiesen sich im Experiment als Larvenwirte ungeeignet. Bei *Tapinoma erraticum* lebten sich Grillenlarven gut ein.

13. Beobachtungen sprechen dafür, dass die bisher beobachteten nackten, nur angeklebten Eier als Notgelege aufzufassen sind und dass die Grillen normalerweise ihre Eier mit dem Legestachel versenken.

Die Legeperiode erstreckt sich über die ganze Vegetationsperiode eines Jahres. Ein *major*-Weibchen kann auf einmal 4 Eier zur Reife bringen. Für *minor*-Weibchen ist dies fraglich.

14. Die Grillen können in allen Reifestadien überwintern. Einmal überwintern sie als Larven. Sie werden im nächsten Jahre fortpflanzungsfähig. Tritt die Fortpflanzungsfähigkeit im Sommer oder Herbst ein, dann überwintern die Grillen nochmals als Imago. Sie überwintern gemeinsam mit den Ameisen. Sie sind während der Winterruhe reaktionsbereiter als ihre Wirte. Grillenlarven und ♀♂ der *Forma major* gliederten sich bei der Überwinterung enger den Ameisen an als *minor* ♀♂.

15. Soziale Instinkte fehlen der Grille. Ihre Anpassungen sind parasitischer Natur. *Myrmecophila acervorum* PANZ. hat einen sehr ausgeprägten Anpassungsinstinkt.

16. Die Beobachtungen an *Myrmecophila acervorum* widerlegen die Ansicht HEIKERTINGERS, dass es keine Ameisenanpassung gäbe. Sie bestätigen die Ansichten WASMANNS. Man kann mit Recht von einem Mimikrytyp der Myrmecophilen sprechen. Es handelt sich im speziellen Fall der *Myrmecophila* um eine Mimikry, die ein ausgesprochenes Schutzmittel für den Gast darstellt.

E. Literaturverzeichnis

- GÖSSWALD, K., 1932. *Ökologische Studien über die Ameisenfauna des mittleren Maingebietes*. Z. f. wiss. Z. Abt. A. 142 Bd. 1/2 H.
- 1941. *Rassenstudien an der roten Waldameise Formica rufa L. auf systematischer, ökologischer, physiologischer und biologischer Grundlage*. Z. f. angew. Ent.
- GOETSCH, W., 1940. *Vergleichende Biologie der Insektenstaaten*.
- HEIKERTINGER, FRANZ, 1926. *Die Ameisenmimikry III*. Biol. Zentralblatt. Bd. 46.
- 1927. *Welchen Quellen entspringen die biologischen Trachthypothesen*. Zool. Anz. 4. 9/10.
- 1928. *Die Ameisenmimikry IV*. Biol. Zentralblatt. Bd. 47.
- HÖLDOBLER, K., 1928. *Zur Biologie der diebischen Zwergameise (Solenopsis fugax) und ihrer Gäste*. Biol. Zentralblatt. 48/3.
- 1937. *Über die wirtsch. Bedeutung der roten Knotenameise, Myrmica rubra lavinodis Nyl.* Z. f. ang. Ent. XXIV/2.
- 1941. *Über das Gastverhältnis von Atemeles (Col. Staph.) zu Myrmica. (Hym. Form.)* Mitt. d. Münchner Ent. Ges. e. V. XXXI/III.
- 1941. *Die Ameisengrille (Myrmecophila acervorum Panzer) in Mainfranken*. Mittl. d. Sammelst. f-Schmar. Entom. Z. 54/35.
- KNEISSL, L., 1900. *Die Lautäußerungen der Heuschrecken Bayerns*. Natur und Offenbarung. Bd. 46.
- MAIDL, F., 1934. *Die Lebensgewohnheiten und Instinkte der staatenbildenden Insekten*. Wien, Fritz Wagner Verlag.
- SAVIS, P., 1819. *Osservazioni sopra Blatta acervorum di Panzer, Gryllus myrmecophilus nobis, del dottore Paolo Savis, assistente al professore d. botanica nell'Imp. e. R. Università di Pisa*. (Bibliotheca Italiana. T. XV, agosto 1819. Nr. XLIV, p. 3217—228 mit Tafel) citiert aus WASMANN.
- SCHMITZ, H., 1906. *Das Leben der Ameisen und ihrer Gäste*. Regensburg, Manz Verlag.
- SCHIMMER, F., 1909. *Beitrag zu einer Monographica der Gryllodeen-Gattung Myrmecophila Latr.* Z. w. Z. 93. Bd.
- 1910. *Über die Wasmannsche Hypothese des «Duldungsinstinktes» der Ameisen gegenüber Synoeken Myrmecophilen*. Zool. Anz. XXXVI/4/5.
- STADLER, H., 1935. *Die Ameisengrille (Myrmecophila acervorum Panzer) in Franken*. Entom. Rundschau. 50/17.
- WASMANN, E., 1901. *Zur Lebensweise der Ameisengrille (Myrmecophila)*. Natur und Offenbarung. 47. Bd.
- 1901. *Gibt es tatsächlich Arten, die heute noch in der Stammesentwicklung begriffen sind*. (118. Beitr.). Biol. Zentralbl. XXI. Nr. 22.
- 1920. *Gastpflege der Ameisen, ihre biologischen und philosophischen Probleme*. Abh. zur theor. Biologie. H. 4.
- 1925. *Die Ameisenmimikry*. Abh. zur theor. Biologie. Bornträger Verlag, Berlin.
- 1926. *Zur Streitfrage der Ameisenmimikry*. Zool. Anz. Bd. 68. H. 11/12.
- WHEELER, M., 1900. *The habits of Myrmecophila nebrascensis Brun.* Contributions from the Zoological Laboratory of the university of Texas. Nr. 7 (Psyche, Oct. 1900, p. 111—115).