

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

**Herausgeber:** Schweizerische Entomologische Gesellschaft

**Band:** 26 (1953)

**Heft:** 2

**Artikel:** Historische Untersuchungen an der arbeiterlosen Ameise Teleutomyrmex schneideri Kutter (Hym. Formicidae)

**Autor:** Gösswald, Karl

**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-401178>

### **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:** 31.01.2026

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

# Histologische Untersuchungen an der arbeiterlosen Ameise *Teleutomyrmex schneideri* Kutter (Hym. Formicidae)

von

KARL GÖSSWALD

Aus dem Institut für Angewandte Zoologie der Universität Würzburg

(Herausgegeben mit einem Publikationsbeitrag des Schweizerischen Nationalfonds  
zur Förderung der Wissenschaftlichen Forschung.)

## INHALTSÜBERSICHT

EINLEITUNG . . . . .	82
1. Bekanntes über die Bionomie und Morphologie von <i>Teleutomyrmex</i> .	82
2. Material und Methode . . . . .	84
HISTOLOGISCHE UNTERSUCHUNGEN AN TELEUTOMYRMEX . . . . .	84
<i>Übersicht</i> . . . . .	85
1. Caput . . . . .	85
2. Thorax . . . . .	87
3. Gaster . . . . .	88
<i>Besonderheiten</i> . . . . .	90
1. Relative Ausbildung der Mundwerkzeuge und der Kopfmuskulatur	90
2. Drüsen . . . . .	91
a) Mandibulardrüsen . . . . .	91
b) (Maxillardrüsen). . . . .	92
c) Pharyngealdrüsen . . . . .	92
d) Labialdrüse . . . . .	93
e) (Metathorakaldrüsen). . . . .	95
f) Drüsenhaare . . . . .	96
g) Chitinporen (ohne Drüsen). . . . .	96
h) Tibiendrüse . . . . .	98
i) Corpora allata . . . . .	98

3. Lichtsinnesorgane . . . . .	99
4. Integument . . . . .	99
5. Stridulationsapparat . . . . .	100
6. Stachelapparat . . . . .	101
7. Zentralnervensystem . . . . .	103
8. Geschlechtsorgane . . . . .	105
9. Physogastrie . . . . .	107
a) Morphologische Besonderheiten des Gasters . . . . .	109
Dehnbarkeit des Gasters . . . . .	109
Muskulatur . . . . .	111
Tracheen . . . . .	111
Zentralnervensystem . . . . .	111
b) Fernwirkung der Physogastrie auf Organe ausserhalb des Gasters. . . . .	112
Thorax-Muskulatur . . . . .	112
c) Veränderungen am Gaster . . . . .	114
Integument . . . . .	114
Fettkörper . . . . .	116
Gonaden . . . . .	116
Über parasitische Nematoden im thorakalen Muskelgewebe . . . . .	117
Besprechung der Ergebnisse . . . . .	118
SCHLUSS. ZUSAMMENFASSUNG . . . . .	123
LITERATUR . . . . .	125

## EINLEITUNG

### 1. Bekanntes über die Bionomie und Morphologie von *Teleutomymex*

Unsere Kenntnisse über sozialparasitische Ameisen haben in den letzten Jahren durch die Entdeckung neuer Arten eine bedeutsame Bereicherung erfahren: Herr Kollege Dr. KUTTER hat seit 1945 in der Schweiz vier neue Ameisen festgestellt (vgl. KUTTER 1945; 1950 a, b, c; 1951). Einen Höhepunkt, und soweit sich zur Zeit übersehen lässt, geradezu das Ende der parasitären Richtung unter den Ameisen, nimmt die in den Walliser Alpen bei Saas Fee verbreitete *Teleutomymex schneideri* KUTTER ein. Über die Biologie dieser in vieler Hinsicht merkwürdigen Ameise hat im Anschluss an Beobachtungen KUTTERS (1950 a) Herr Kollege STUMPER (1951) berichtet. Die vorliegenden histologischen Untersuchungen sollen Einblick in den inneren Bau von *Teleutomymex* geben.

Da zur Darstellung der inneren Organisation des öfteren auf bionomische und morphologische Besonderheiten Bezug genommen wird, soll das Wichtigste hierzu aus den sehr gründlichen Feststellungen von KUTTER und STUMPER vorausgeschickt werden.

Die arbeiterlose *Teleutomymex schneideri* schmarotzt bei der Rasen-ameise *Tetramorium caespitum* L. In der gemischten Kolonie können vorhanden sein: Einige alte physogastre Tel.-♀♀, die *Tetramorium-*

Königin sowie zahlreiche ♀♀ dieser Wirtsameisenart. Zur Reife gelangen im Juni/Juli viele (wohl einige hundert) *Tel.*-♀♀, weniger ♂♂ dieser Art, welche zudem etwas früher schlüpfen, ferner sehr viele *Tetram.*-♀♀ und eine relativ geringe Anzahl *Tetram.*- ♂♂ und ♀♀.

Im Zusammenhang mit den histologischen Studien ist noch folgendes aus der Lebensweise von *Tel.* bemerkenswert: Die *Tel.*-♀♀ werfen nach der Begattung durch ihre Brüder im Mutternest nicht gleich die Flügel ab, sie können sich steil in die Luft erheben. Die Tatsache, dass die *Tel.*-♀♀ häufig auf den Wirtsameisen, auch auf flugbereiten *Tetramorium*-♀♀ sitzen, legt die Vermutung nahe, dass die Parasiten von den viel grösseren geflügelten *Tetram.*-Geschlechtstieren gelegentlich beim Abflug mitgenommen werden. KUTTER weist ferner auf die breiten Tarsenglieder und die kräftigen Krallen hin, die zusammen mit dem auffallenden Arolium den *Tel.* beim Festhalten auf der Wirtsameise sehr zustatten kommen. Zudem ist auch der Hinterleib besonders gebaut für das Anklammern an der Wirtsameise; er ist dorsoventral sehr stark abgeplattet, unten konkav, also einem umgestülpten Teller ähnlich. Unten ist das Gaster besonders lateral dicht mit schräg nach hinten gerichteten langen Haaren besetzt. Dorsal ist der Hinterleib glatt und unbehaart. Das *Tel.*-♀ legt diesen tellerförmigen Hinterleib dicht an die sie tragende Wirtsameise an.

Die Parasiten werden eifrig von den Wirtsameisen beleckt, sie selbst dürften infolge der Rückbildung ihres tibiotarsalen Putzapparates zum Reinigen ihres Körpers nicht imstande sein. KUTTER vermutet, dass die auffallenden Pinselborsten auf dem Rücken im Dienste der wechselseitigen Beziehungen der Parasiten und ihrer Wirtsameisen stehen, zumal auch bei anderen degenerierten Sozialparasiten der Putzapparat der ♀♀ fehlt oder zurückgebildet ist, wenn die Pinselhaare auf dem Rücken gut ausgebildet sind.

Die Mundteile sind zufolge der parasitischen Lebensweise stark reduziert; Kiefern- und Lippentaster sind nur zwei- respektiv eingliedrig.

Die histologische Eigenart der parasitären Ameisen kommt durch Vergleich mit anderen Parasiten und nächstverwandten selbständigen Arten zum Ausdruck. KUTTER nimmt an, dass *Tel.* der Wirtsameisengattung *Tetramorium* und der parasitischen Gattung *Strongylognathus* näher steht, als der gleichfalls arbeiterlosen parasitischen *Anergates*. *Tel. schneideri* gehört zum Tribus der *Tetramorini* und stellt selbst einen neuen Subtribus und eine neue Gattung dar. Vielleicht vermögen vergleichend histologische Untersuchungen später auch einen Einblick in verwandtschaftliche Beziehungen zu gewähren. Einstweilen kann zu einem Vergleich die von meinem Schüler Dr. G. MEYER histologisch bearbeitete *Anergates atratulus* Schenck herangezogen werden, welche ebenfalls bei *Tetram. caespitum* schmarotzt. Andere Arten, wie z. B. *Strongylognathus testaceus*, *Epimyrma stumperi* und *Epimyrma gösswaldi* sind in Bearbeitung.



## 2. Material und Methode

Das Ameisenmaterial verdanke ich meinem Freund KUTTER, welcher mir bereitwilligst die untersuchte Art und weitere von ihm entdeckte Ameisen zur histologischen Bearbeitung überliess und zugleich Gelegenheit gab, diese seltene *Teleutomyrmex* am Fundort selbst zu beobachten. Als es mir daher anfangs August 1950 glückte, zwei *Tel.*-Kolonien zu finden, waren nur noch *Tel.*-♀♀, aber keine *Tel.*-♂♂ mehr im Nest vorhanden, dazu einige *Tetram.*-♂♂ und *Tetram.*-♀♀, viele *Tetram.*-♀♀-Puppen, aber *Tel.*-Puppen waren bereits nicht mehr vorhanden. Aus mitgenommener Brut schlüpften zunächst nur *Tetram.*-♀♀; erst im Dezember 1950 erhielt ich wenige *Tel.*-♀♀ die sich aus seinerzeit ausgegrabenen Junglarven oder Eiern entwickelt hatten. Auch eine *Tel.*-Larve wurde im Dezember fixiert. Da mir noch keine ♂♂ von *Tel.* zur Verfügung stehen, kann ich zunächst nur über die Organisation der ♀♀ berichten.

Zum Fixieren der imaginalen Ameisen wurde das Gemisch nach CARNOY, CARAZZI und CARL, letzteres heiss, gebraucht. Durch Einbettung über Tetrachlorkohlenstoff wurden trotz der Härte des Chitins gute Schnitte erzielt, deren Dicke zumeist 10  $\mu$  betrug.

Gefärbt wurde mit Haematoxylin nach Delafield mit Eosin als Gegenfärbung oder mit Eisenhaematoxylin nach HEIDENHAIN und Lichtgrün als Gegenfärbung.

Meinen Mitarbeitern Dr. W. KLOFT und Dr. K. H. BIER danke ich herzlichst für die treue Hilfe beim Zustandekommen der Arbeit, Fräulein cand. rer. nat. E. SCHERER für die fleissige Ausarbeitung der Zeichnungen.

### HISTOLOGISCHE UNTERSUCHUNGEN AN *TELEUTOMYRMEX*

Die histologischen Untersuchungen an der arbeiterlosen *Tel.* vermitteln einen Einblick in die Beziehungen zwischen der interessanten Lebensweise dieser extrem parasitär degenerierten Ameise und ihrer inneren Organisation. Rückgebildet sind vor allem solche Organe, die nicht mehr, oder nicht mehr in vollem Umfange wie bei selbständigen Ameisen zur Arterhaltung benötigt werden, da ihre Funktionen durch die Wirtsameisen abgenommen werden.

Es liegt also nicht im Sinne der vorliegenden Arbeit, die gesamte Histologie von *Tel.* darzustellen; nur die offensichtlich unter dem Einfluss des Sozialparasitismus stehenden Organe und weitere bisher erkannte Besonderheiten sollen Berücksichtigung finden. Zur Orientierung über die Histologie der Ameisen seien folgende Autoren genannt: ADAM (1912, Receptaculum seminis der Bienen, Wespen und Ameisen), ADLERZ (1887, speziell

Nervensystem vieler Arten, Anzahl und Lage der Malpighigefäße, Metamorphose), BRANDT (1876, 1879, Metamorphose des Nervensystems von *Formica rufa*), BRUN (1923, 25, 26, 32, 52, Gehirnstudien), EMERY (1888, Kaumagen einiger Ameisen), FOREL (1874, Gehirn der Ameisenkasten, 1878, Kaumagen), FLÖGEL (1878, Gehirn von *Formica rufa*), JANET (1894 a, Petiolus von *Myrmicarubra*, 1898, Thorax von *Myrmica rubra*-Königin, 1899 a, b; Ameisengehirn, 1902, Gaster von *Myrmica rubra*, 1905, Kopf der *Lasius niger*-Königin, dazu vgl. weitere Arbeiten von JANET im Literaturverzeichnis); KARAWAJEW 1897, innere Metamorphose bei Ameisen, 1898, nach embryonale Entwicklung von *Lasius flavus*), PANDAZIS (1930, Ausbildung der Gehirnzentren biologisch verschiedener Ameisenarten), PEREZ (1901, Oenozyten), PIETSCHKER (1911, Messung der Corpora pedunculata bei *Lasius*, *Camponotus* und *Formica*), RABL-RÜCKHARD (1875, *Camponotus*-Gehirn), WERRINGLOER (1932, Sehzentren und Facettenaugen), WEYER (1928, Keimdrüsen bei Arbeiterinnen), ZIEGLER (1910, Corpora pedunculata der drei Ameisenkasten). Dazu Arbeiten meiner Schüler: KLOFT (1949, Beeinflussung der Organbildung durch *Mermis*-Parasiten, BIER und MEYER (1952, Peritonealhülle des Formicidenovars), GLÖCKNER (1951, Metamorphose des Darmtrakts bei *Tapinoma erraticum*), MEYER (1951, Neurofibrillen, 1952 a (i. Druck), Histologie der arbeiterlosen *Anergates atratulus* Schenk), WIELAND (1950, Darmtraktus bei *Lasius niger* und *Myrmica rubra ruginodis* Nyl.), KRUG (1951, Entwicklung des Darmtrakts bei *Leptothorax tuborum unifasciatus*).

In diesem Zusammenhange interessieren auch histologische Arbeiten an der Honigbiene: ADAM (1912, vgl. oben), BRESSLAU (1905, Samenblasengang der Bienenkönigin), KOSCHEVNIKOV (1891, Anatomie der männlichen Geschlechtsorgane), PFLUGFELDER (1948, Corpora allata), SNODGRASS (1910, 1925 Anatomie), WEYER (1936, drüsenartige Nervenzellen im Gehirn der Honigbiene). Spezielle ältere Untersuchungen über das Bienenhirn vgl. ferner SWAMMERDAM 1737, CUVIER 1809, TREVIRANUS 1818, DUJARDIN 1850 (erste Beschreibung der Corpora pedunculata), VIALLANES 1893, KENYON 1895, JONESCU 1909, v. ALTEN 1910, BRETTSCHEIDER 1913, ARMBRUSTER 1919; weitere Arbeiten von allgemeiner Bedeutung auf dem Gebiete der Studien des Insektenhirns: BRUN 1923, HANSTRÖM 1926, 1928, SNODGRASS 1926.

## ÜBERSICHT

Vor der Darlegung von Besonderheiten soll ein Überblick in den allgemeinen inneren Aufbau des *Tel.*-♀ einführen.

### 1. Caput

Der in Abbildung 1 dargestellte Sagittalschnitt zeigt eine auffallende Grösse des Unterschlundganglions im Vergleich zum Oberschlundganglion. Pharynx und Oesophagus verlaufen normal, der chitinös

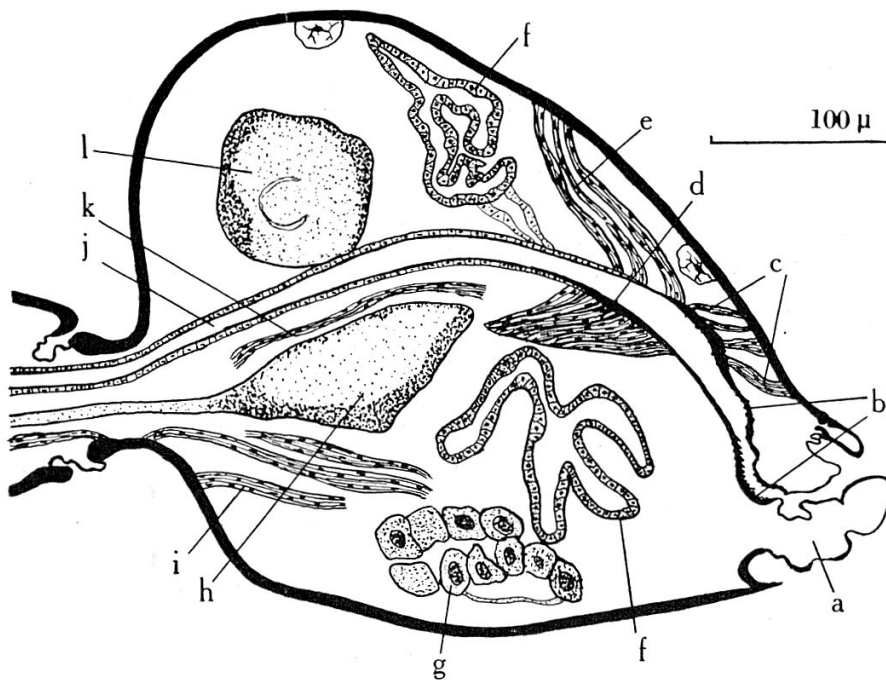


Abb. 1. — Sagittalschnitt durch Kopf vom *Teleutomyrmex*-♀. — a) Labium; b) Chitin-zähnen an der Pharynx-Intima; c) Protractores der Mundhöhle; d) innerer *M. dilatator pharyngis*; e) hinterer, oberer *M. dilatator pharyngis*; f) Pharyngealdrüse; g) Mandibulardrüse; h) Unterschlundganglion; i) *M. labii adductor*; j) Oesophagus; k) Retractor des Oesophagus; l) Oberschlundganglion.

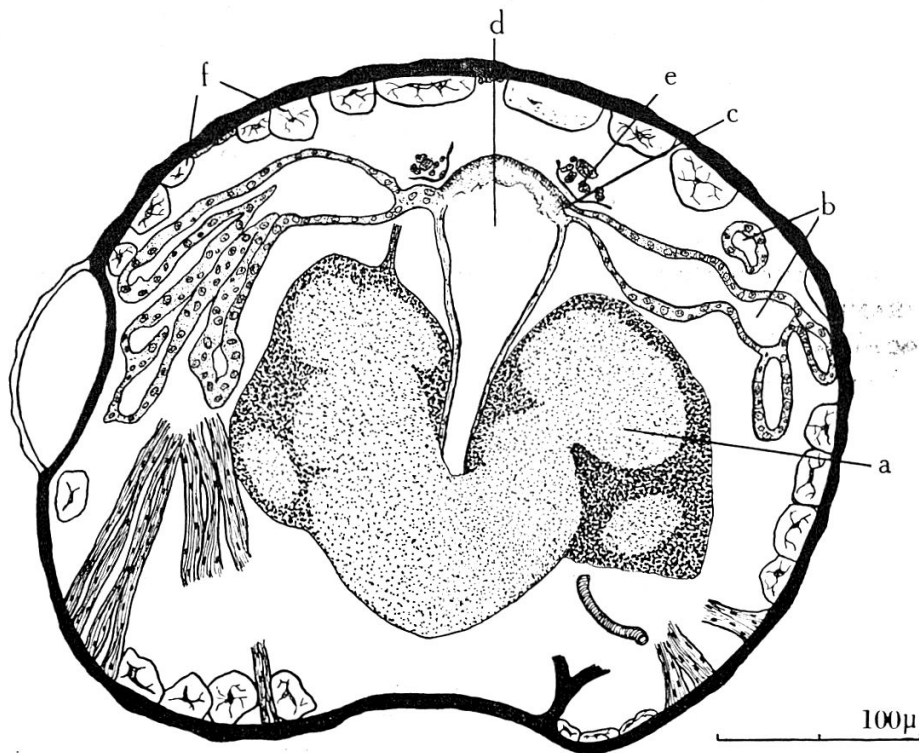


Abb. 2. — Schräg liegender Frontalschnitt durch Kopf vom *Teleutomyrmex*-♀. — a) Oberschlundganglion; b) Pharyngealdrüse; c) Mündung in den Pharynx; e) Muskulatur; d) Pharynx; f) Fettzellen.

ausgekleidete Pharynx ist in der Nähe der Mundhöhle innen mit Chitinzähnen besetzt. Sehr gross ist die Mandibulardrüse mit dem deutlich in Erscheinung tretenden Sekretreservoir, die Pharyngealdrüsen sind zurückgebildet, die nur spärlich entwickelte Kopfeextremitätenmuskulatur ist in der vorliegenden Zeichnung kaum berücksichtigt, dagegen sind die nur in Zweizahl vorhandenen Pharynxdilatoren und Protraktoren der Mundhöhle dargestellt.

Ein weiterer schräg verlaufender Schnitt (Abb. 2) lässt vor allem die Einmündung der Pharyngealdrüsen in den Pharynx gut erkennen. Die Fettkörper sind überwiegend dem Integument innen angelagert.

Die Corpora allata sind wie bei anderen Ameisenarten dorsolateral am Oesophagus in der Nähe des Cerebralganglions gelegen (vgl. Abb. 7), auch der Zellen- und Kernbau der Drüsen weist keine Besonderheiten auf.

## 2. Thorax

Ein Frontalschnitt durch den Thorax des *Tel.*-♀ (Abb. 3) zeigt die sehr gute Entwicklung des Endoskeletts, an welchem der longitudinale Flugmuskel vorn und hinten inseriert und zugleich die übrige ausserordentlich kräftige Flugmuskulatur. Die gute Ausbildung des Thorax-Endoskeletts ist bekanntlich ein Kriterium für den Grad der Flugfähigkeit.

Die erwähnte Anklammerung der *Tel.* an die Wirte legt die Vermutung nahe (vgl. KUTTER und STUMPER), dass unter Umständen die *Tel.* beim Hochzeitsflug der *Tetramorium*, deren junge Geschlechtstiere zur gleichen Zeit ausschwärmen, von den Wirtsameisen mit in die Luft genommen werden. Ich konnte aber selbst ein *Tel.*-♀ vom Nest auffliegen sehen, und zwar war der Abflug sehr leicht und steil im

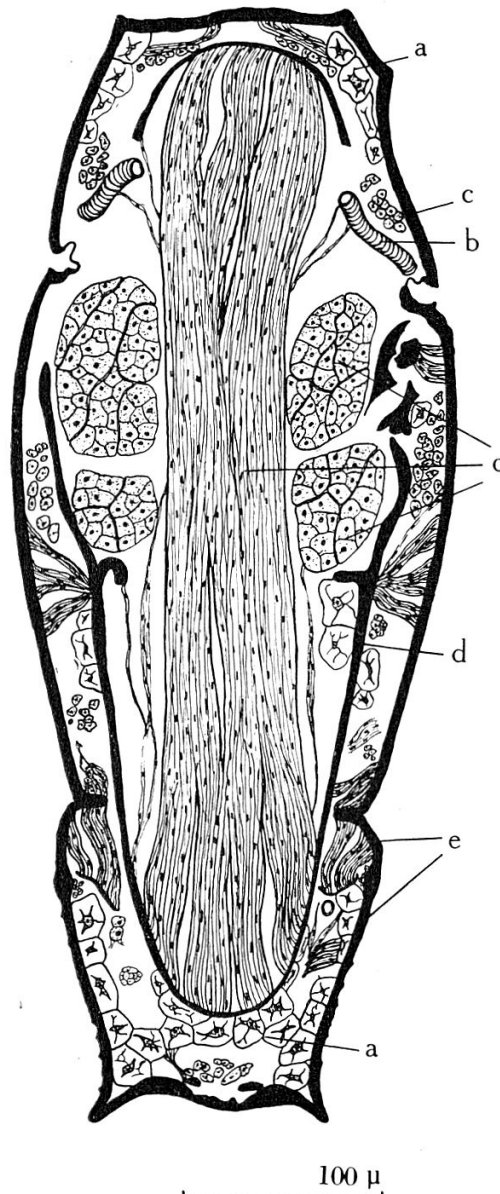


Abb. 3. — Frontalschnitt durch den Thorax vom *Teleutomyrmex*-♀.  
 a) Gruppe von Fettzellen; b) Trachee;  
 c) Muskelbündel in der Mitte längs, an den Seiten quer getroffen;  
 d) Endoskelett;  
 e) Stelle mit Pinselhaaren.

Vergleich zu dem manchmal taumeligen Start anderer Ameisen. Die Funktionstüchtigkeit des gesamten Flugapparates wird also durch die histologischen Befunde bestätigt. Zum Vergleich sei auf *Anergates atratulus* Bezug genommen, welche von MEYER (vgl. S. 121) eingehend histologisch untersucht wurde. Die Flugmuskulatur des flugfähigen *Anergates*-♀ ist normal entwickelt, aber das ♂ von *Anergates* ist flügellos, an die Stelle der Flügel sind kleine stärker chitinisierte Häckchen getreten. Demzufolge wird beim *Anergates*-♂ die Flugmuskulatur auch nicht mehr angelegt. Im Verlaufe der Histogenese werden nur gelegentlich einige atrophische Muskelfasern zwischen den Fettkörpern gebildet, die aber ohne Origo und Insertio sind und somit völlig funktionslos erscheinen. Das ♂ von *Tel.* ist geflügelt.

Fettkörperzellen finden sich innerhalb des Endoskeletts nur in sehr geringer Zahl, die meisten, allerdings auch nicht sehr viele, liegen nach aussen am Rande des Thorax, insbesondere am Vorder- und Hinterende. Die Tracheen sind wohl entwickelt.

An (zeichnerisch nicht ausgeführten) Querschnitten zeigt sich die reiche Entwicklung der Tracheen besonders schön. Der Thorax ist hoch gewölbt, da die Pleurite einen rel. grossen Anteil an der Bildung des thorakalen Exoskeletts nehmen.

Im Anschluss an den Thorax sei kurz erwähnt, dass der Petiolus und Postpetiolus, abgesehen von der Lage der später zu besprechenden Ganglien, keine Besonderheiten aufweist.

### 3. Gaster

Das Gaster ist von aussen betrachtet, die auffallendste Erscheinung am *Tel.*-♀, es ist von oben gesehen tellerförmig, dorsal sehr flach gewölbt, ventral schwach konkav und dorsoventral so stark abgeplattet, dass die Höhe des *Tel.*-♀ nur ein Sechstel vom Gaster einer *Tetram.*-♀ ausmacht; diese Angaben gelten für das stenogastre *Tel.*-♀ während das physogastre umgekehrt die Höhe des Gasters der *Tetram.*-♀ um ein Vielfaches übertrifft. Im Inneren des Gasters liegen die Organe in zweckmässiger Raumaussnutzung weitgehend nach der Breite orientiert. (Abb. 4). Der Kropf ist deutlich breiter als lang, auch der Mitteldarm ist auffallend kurz und dick, die am Beginn des Enddarmes ansitzenden Malpighischen Gefässe füllen die von den übrigen Organen übrig gelassenen seitlichen Lücken. Der bei anderen Arten viel mehr in die Länge gezogene Enddarm ist etwa nur halb so lang als das sehr massiv gebaute Rektum, auf dem drei Rektalpapillen zu erkennen sind. Das Rektum selbst wird von dem breiten Receptaculum seminis und von dem ebenfalls auffallend breiten und kurzen Oviductus communis nach der Seite verdrängt. Die Ovarien breiten sich rechts und links vom Mitteldarm und Enddarm aus. Diese Lage der Organe ist nicht bei allen untersuchten Individuen gleich.



Zur Ergänzung der Organe, die vermutlich nicht unmittelbar unter dem Einfluss der parasitischen Lebensweise stehen und daher in den speziellen Darlegungen keine Berücksichtigung mehr finden, sei auf einen halbschematischen Sagittalschnitt und einen Querschnitt vorgegriffen. Die Abbildung 21 lässt die gute Ausbildung des nach oben sich vorwölbenden und nach den Seiten verbreiterten Kropfes erkennen. In den Mitteldarm, dessen faltig nach innen vorspringende Wände durch ihre Dicke auffallen, ragt die Valvula cardiaca hinein, die Malpighischen Gefäße sind in der Zeichnung nur angedeutet. Auch im Längsschnitt fällt die Kürze des Enddarmes auf, umso länger stellt sich wieder das Rectum dar, das, wie besonders Abbildung 21 erkennen lässt, wohl ausgebildete Rectalpapillen besitzt. Das Herz und die Aorta bieten keine Besonderheiten. Das Tracheensystem ist sehr gut entwickelt. Die Fettzellen sind spärlich. Links in Abbildung 16 b ist die Giftdrüse in zwei Anschnitten dargestellt.

Neben der starken dorsoventralen Abplattung ist an dem Sagittalschnitt und noch besser am Querschnitt eine weitere morphologische Besonderheit des Gasters festzustellen. Jeweils drei Tergite beziehungsweise Sternite reichen übereinander. Die Abdominalsegmente sind also tief teleskopartig ineinandergeschoben und durch entsprechend lange Intersegmentalhäute miteinander verbunden. Auch die Ausdehnung des Gasters nach oben beziehungsweise unten ist durch mehrfach gefaltete Intersegmentalhäute vorbereitet. Dazu sind die Tergite besonders dick. Der Bau des Gasters ermöglicht eine

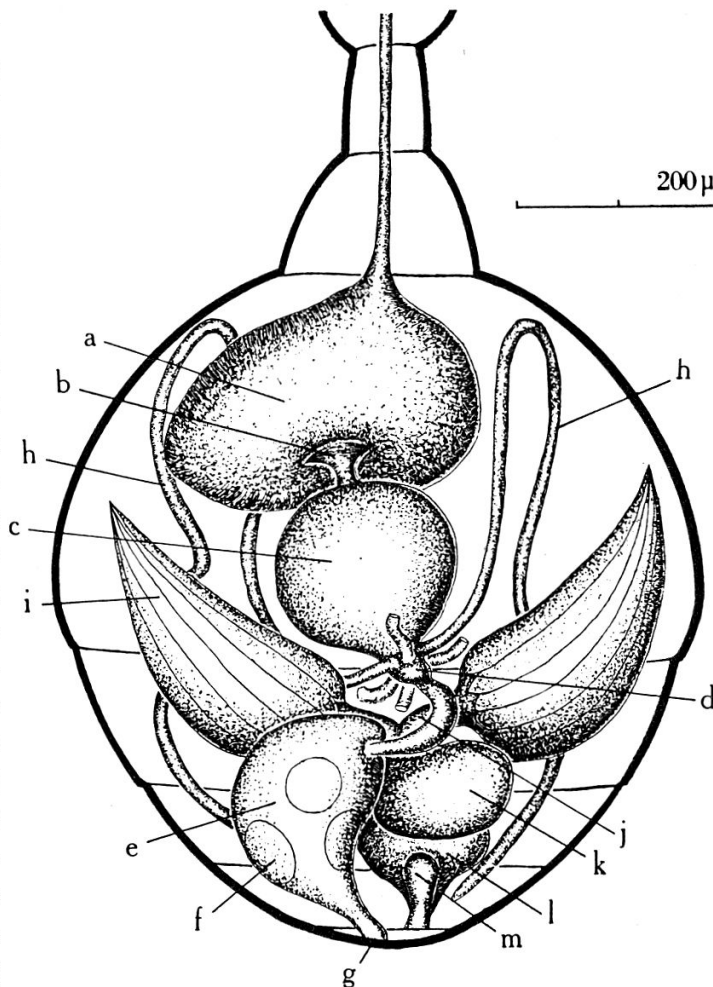


Abb. 4. — Stenogastrer Hinterleib vom *Teleutomyrmex*-♀. Aufsichtsbild. — a) Kropf; b) Valvula cardiaca; c) Mitteldarm; d) Valvula pylorica; e) Rectum; f) Rectalpapille; g) Anus; h) Malpighigefäße; i) Ovar; j) Paariger Eileiter; k) Receptaculum seminis; l) Unpaarer Eileiter; m) Bursa copulatrix.

ausserordentlich starke Ausdehnung. Bei der Besprechung der Physogastrie des *Tel.*-♀ wird auf diese Ausdehnungsfähigkeit eingehend Bezug genommen. Auch der eigenartige Bau des Zentralnervensystems soll uns später beschäftigen.

### BESONDERHEITEN

Die Feststellung von Besonderheiten im Bau parasitischer Ameisenarten ist das Ziel einer Reihe in Angriff genommener Untersuchungen. Da bisher Ergebnisse nur von *Teleutomyrmex schneideri* und *Anergates atratulus*, zwei arbeitlosen extrem parasitischen Arten, vorliegen und somit Vergleiche mangeln, kann noch nicht mit einer vollständigen Erfassung aller spezifisch parasitologischen Organbildungen gerechnet werden.

Viele Organe sind als Folge der parasitischen Lebensweise der untersuchten Arten zurückgebildet, andere sind umgebildet und wieder andere hypertrophiert. Fast immer lassen sich die Abwandlungen bei Gegenüberstellung der besonderen Lebensverhältnisse begründen.

#### 1. Relative Ausbildung der Mundwerkzeuge und der Kopfmuskulatur

Die Mundwerkzeuge von *Tel.* sind nach KUTTER (1950 a) deutlich reduziert: Die Mandibeln sind ungezähnt, nach vorne spitz zulaufend, die Kiefertaster haben nur zwei Glieder, welche nebeneinander auf dem Stipes aufsitzen, die Lippentaster sind eingliedrig. STUMPER (1951) vermutet, dass die *Tel.* auf eine Ernährung seitens der *Tetramorium* angewiesen sind. Auch bei anderen stark degenerierten parasitischen Ameisen, z. B. bei den ebenfalls im Nest von *Tetramorium caespitum* schmarotzenden *Anergates atratulus* Schenck, lassen sich ähnliche Reduktionserscheinungen feststellen.

Eine objektive Feststellung, inwieweit sich die Rückbildung der Mundwerkzeuge auch auf die sie in Bewegung setzenden Muskeln erstreckt, ist sehr schwer. Zunächst wurde versucht, an Hand von Schnittserien den Verlauf der wichtigsten Muskeln zu rekonstruieren. Bei Deutungen ist Vorsicht geboten. Äussere Rückbildung der Kiefer kann unter Umständen mehr auf eine Funktionswandlung als auf Degeneration hinweisen, wenn die zugehörigen Muskeln und Drüsen voll funktionsfähig sind.

Die Muskulatur zur Bewegung der Mandibeln sowie der ersten und zweiten Maxille ist vorhanden. Der Muskelus abductor mandibulae ist zwar reduziert, aber rel. besser entwickelt als der Musculus adductor mandibulae, welcher auch im durchscheinenden Totalpräparat gegenüber der mächtig entwickelten gleichnamigen Muskulatur etwa bei *Tetramorium* und *Myrmica* sehr stark zurücktritt. Ähnliche Erscheinungen sind bei den übrigen Kopfextremitätenmuskeln festzustellen,

nicht nur bei *Tel.*, sondern auch bei *Anergates*. Die Protractoren und Retractoren der Mundhöhle sind mit schwächerer Ausbildung vorhanden, bei *Anergates* sind sie stark reduziert oder fehlen ganz (MEYER 1952). Die Musculi compressores pharyngis sind bei beiden Arten gut ausgebildet, aber bei *Anergates* sind nach MEYER nur noch zwei Pharynxdilatoren vorhanden, bei *Tel.* wurden auch Rückbildungserscheinungen festgestellt.

## 2. Drüsen

Im Anschluss an die Mundwerkzeuge seien an erster Stelle einige normalerweise an der Mundöffnung mündende Drüsen besprochen, deren Ausbildung ebenfalls mit den besonderen Lebensverhältnissen in Zusammenhang gebracht werden kann.

### a) Mandibulardrüsen

Ein Sagittalschnitt durch den Kopf (Abb. 1) zeigt, dass die Mandibulardrüsen besonders gut entwickelt sind. Die Zellgruppen bilden jeweils eine Halb- bis Dreiviertelkugel zusammen mit dem wohl ausgebildeten Sekretreservoir. Die einzelnen Zellen sind relativ gross, die Grösse der Kerne lässt auf eine normale sekretorische Tätigkeit schliessen (Abb. 5). Ob allerdings bei *Tel.* die Mandibulardrüsen wie bei anderen Ameisen (vgl. BERNARD 1951, S. 1006/7) im Dienste der Nahrungszubereitung stehen, ist nicht erwiesen. Wir wissen zudem, dass die gleichen Drüsen bei demselben Individuum verschiedenen Funktionen dienen können. Bei *Dendrolasius fuliginosus* sind die Mandibulardrüsen besonders gut entwickelt; sie liefern hier nach FOREL und MEINERT (1860) wahrscheinlich den Kitt zum Bauen des Kartonnestes. Es sei daran erinnert, dass die Mandibularmuskeln zwar einen noch funktionsfähigen Eindruck erwecken, aber doch deutliche Reduktionserscheinungen aufweisen. Die Kiefer selbst sind bei *Tel.* für den aktiven Nahrungserwerb kaum geeignet, aber die gute Ausbildung der Mandibulardrüsen lässt eine besondere Bedeutung vermuten. Bei *Anergates atratulus* sind sowohl die Mandibularmuskeln, wie die -drüsen nicht schwächer entwickelt als bei der Wirtsameise

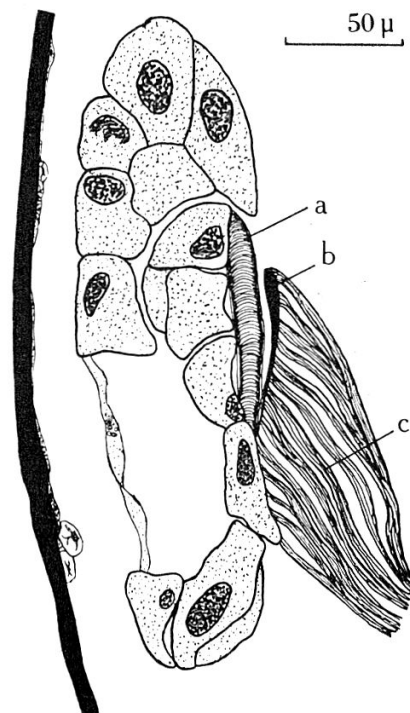


Abb. 5. — Mandibulardrüse vom *Teleutomyrmex*-♀ mit Reservoir. — a) Trachee; b) Endoskelett; c) Muskeln.



*Tetramorium* (MEYER 1952), obwohl bei dieser Art ebenfalls die Kiefer nur noch kleine, spitze Gebilde darstellen. Für *Anergates* ist bekannt, dass die Kiefer des ♀ unter anderem dazu dienen, sich an dem Fühler einer *Tetram.*-♀ festzuklammern. In der Nähe eines *Tetram.*-Nestes angekommen, rollt sich das *Anerg.*-♀ nämlich bei der Begegnung mit einer *Tetram.*-♀ in Rückenlage zu einer Kugel zusammen, die Beine sind dabei fest an den Körper angezogen, die Kiefer aber sind weit geöffnet und sobald die *Tetram.*-♀ mit einem Fühler zwischen die Kiefer des *Anergates*-♀ gerät, schnappen diese zu. Die *Tetram.*-♀ ist plötzlich gelähmt, sie erholt sich aber bald und läuft mit dem weiterhin am Fühler festgebissenen *Anerg.* ♀ in ihr Nest (GÖSSWALD 1934, 1938 a). Bei *Anerg.* lässt sich also die Betätigung der Kiefer als im Dienste des Sozialparasitismus stehend erklären. Bei *Epimyrma gösswaldi* Men. und *Epimyrma stumperi* Kutt. gebraucht das parasitische ♀ seine Kiefer zum Abtöten der Wirtsameisenkönigin (GÖSSWALD 1930, 1933, KUTTER 1950 a, 1951, STUMPER 1951). Die Kiefer von *Epimyrma gösswaldi* sind gezähnt, die von *Epim. stumperi* säbelförmig spitz zulaufend; diese Säbelkiefen sind mit Fettzellen und Drüsenzellen erfüllt mit Ausfuhrkanälchen an der Spitze! Zahlreiche ähnliche Beispiele für die besondere Bedeutung der Kiefer im Sozialparasitismus der Ameisen sind bekannt.

#### b) (Maxillardrüsen)

Die Bedeutung der Maxillardrüsen ist bei den Ameisen unbekannt (BERNARD 1951); diese Drüse fehlt sowohl bei *Tel.* wie bei *Anergates* (♂ und ♀ nach MEYER 1952), während sie bei der Wirtsameise *Tetramorium* in allen drei Kasten vorhanden ist. Vielleicht lassen sich nach Untersuchungen an weiteren Arten, die parasitär leben, Schlüsse ziehen auf die Funktion bei selbständigen Arten. Auch eine Antennendrüse konnte beim *Tel.*-♀ nicht nachgewiesen werden.

#### c) Die Pharyngealdrüsen

Die Pharyngealdrüsen erscheinen bei *Anerg.* im Vergleich zu *Tetram.* normal (MEYER 1952); bei *Tel.* sind sie nach Ausdehnung im Vergleich zu *Tetram.* sehr klein, sie bilden ein nur wenig nach hinten reichendes und aus nur wenigen Schläuchen bestehendes Bündel. Der gemeinsame Ausführgang mündet, wie Abbildung 2 zeigt, in den Pharynx ein. Beim *Tetram.*-♀ reichen die Pharyngealdrüsen weit nach hinten, sie füllen hier einen grossen Teil des Kopfes aus. Allerdings ist die Ausbildung der Pharyngealdrüsen bei den untersuchten Myrmicinen im allgemeinen nicht so mächtig wie etwa bei *Lasius*, wo sie geradezu ein Füllgewebe in den Hohlräumen des Kopfes bilden. Im Gegensatz zur Ausdehnung der Pharyngeal-

drüsen sind ihre Wände, wie der Ausschnitt der Drüsen in Abbildung 6 zeigt, dicker als normal.

#### d) Labialdrüse

Eine besonders bemerkenswerte Rückbildung weisen die Labial- oder Speicheldrüsen auf. Normalerweise sind die Speicheldrüsen sehr voluminös, sie liegen entweder vollständig im Kopf oder auch im Thorax. Bei anderen Angehörigen der Myrmicinen, z. B. der *Myrmica rubra* (JANET 1898), setzt sich die Speicheldrüse zusammen aus zwei im Pro- und Mesothorax dorsal und zu beiden Seiten des Oesophagus gelegenen, mächtig entwickelten Komplexen von Drüsenzellen; ihre zunächst getrennt verlaufenden Ausführgänge vereinigen sich bei *Myrmica rubra* im Prothorax ventral und etwas cranial vor dem ersten Thorakalganglion zu einem unpaaren Drüsenkanal, der zum Labium und Hypopharynx nach aussen mündet. Der sonst so grosse, paarige Drüsenkomplex ist bei *Tel.* zu einem winzigen unpaaren Läppchen zurückgebildet, das dorsal im Prothorax liegt und hier wie ein kleines Anhängsel des Oesophagus unmittelbar in diesen einmündet (Abb. 7 und 8), also nicht mehr mit der Mundöffnung in Verbindung steht. Bei *Anerg. atrat.* besitzt die im Prothorax liegende Labialdrüse nicht einmal einen deutlichen Ausführgang in den Oesophagus, die Drüsenzellen selbst liegen sogar manchmal zerstreut oder können ganz fehlen (MEYER 1952). BERNARD (1951) ist der Ansicht, dass im Larvenleben die Sekrete der Labialdrüse, abgesehen von ihrer Bedeutung zur Fertigung der Seide bei Ameisenarten mit Gespinstpuppen, eine Rolle bei der Trophallaxis, also für den Nahrungsaustausch zur Fütterung der Larven spielen, wobei die Larven nach ihrer Fütterung einen Sekretröpfchen abgeben, der von der Pflegerin aufgenommen wird. Ähnliche Vorgänge werden auch bei der Imago-fütterung vermutet. Ferner soll bei den Imagines das Speicheldrüsensekret zur Förderung der eigenen Verdauung von Bedeutung sein sowie zur Brutpflege, etwa zum Bespeicheln der Eier und Belegen der

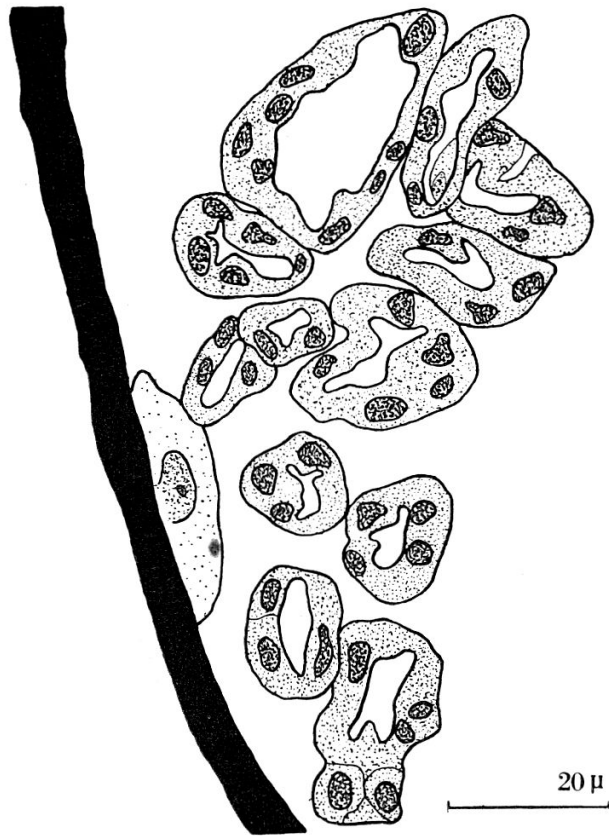


Abb. 6. — Ausschnitt aus Pharyngealdrüse vom *Teleutomyrmex*-♀.

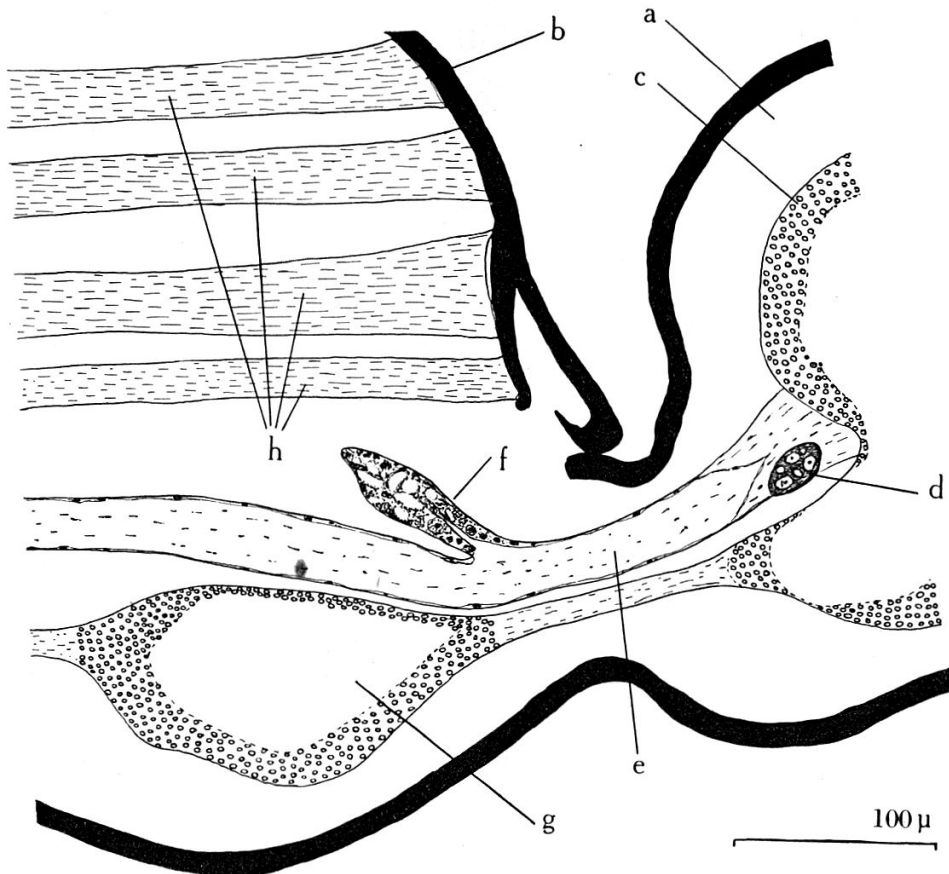


Abb. 7. — Sagittalschnitt durch Hinterkopf und Vorderbrust vom *Teleutomyrmex*-♀. Corpus allatum und Labialdrüse. — a) Kopf; b) Prothorax; c) Gehirn; d) Corpus allatum; e) Oesophagus; f) Labialdrüse; g) Ganglion I; h) Flugmuskulatur.

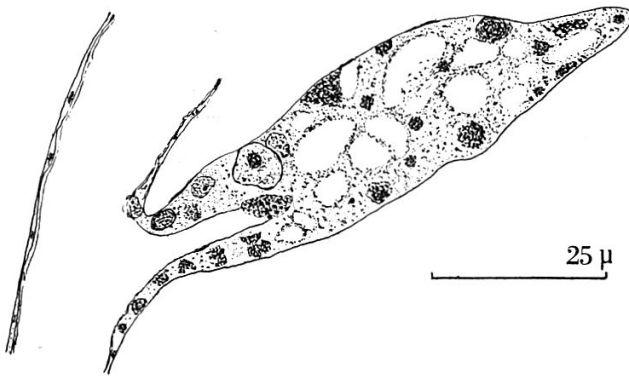


Abb. 8. — Labialdrüse vom *Teleutomyrmex*-♀ mit Mündung in den Oesophagus.

Larven. Vielleicht produzieren die Speicheldrüsen auch spezifische Nahrungsstoffe. Nachdem also die Labialdrüsen wohl überwiegend im Dienste der Brutpflege und Fütterung anderer Ameisen steht, kann es nicht überraschen, dass dieser Drüsenkomplex bei dem *Tel.*-♀ und auch beim *Anerg.*-♀ rudimentär ist.

Nicht nur die starke Rückbildung der Kiefer- und Lippentaster, sondern auch

die geringere Entfaltung mancher die Mundwerkzeuge versorgender Muskeln sowie das Fehlen beziehungsweise Rudimentärwerden gewisser Drüsen legt übereinstimmend mit biologischen Feststellungen die Vermutung nahe, dass die Mundwerkzeuge nicht mehr vollwertig im Dienste des aktiven

Nahrungserwerbes stehen, dass vielmehr die Parasiten auf Fütterung sowie auf die Pflege ihrer Brut seitens der Wirtsameisen angewiesen sind.

e) (Metathorakaldrüsen)

Zu den bisher erwähnten Drüsen seien noch einige weitere aufgeführt, die sonst im dritten Thorakalsegment gelegenen Metathorakaldrüsen (Glandulae metathoracis), welche eine Besonderheit der Ameisen sind; sie setzen sich aus zahlreichen Einzeldrüsen zusammen, deren Ausführkanälchen durch eine Siebmembran in eine geräumige mit Luft gefüllte Höhlung münden. Die Höhlung ist bei *Myrmica rubra* (JANET 1898) durch einen schmalen Spalt nach aussen geöffnet. Das Sekret besitzt bei einigen Arten einen wahrnehmbaren Duft, er soll zur Verteidigung dienen (BERNARD 1951), nach anderer Ansicht den für das gegenseitige Erkennen so wichtigen Nestgeruch auf dem Körper der Ameise fixieren (JANET). Bei *Tel.* ist die Metathorakaldrüse an den vorliegenden Schnitten durch ca. 20 ♀ nicht nachweisbar. Falls die Deutung bezüglich Nestgeruch zutrifft, wäre das Fehlen dieser Drüsen bei *Tel.* verständlich; da diese parasitische Ameise mit der Wirtsameisenkönigin in Allianz lebt, ist ein Schwund des Duftorgans zur besseren Duldung der parasitischen Art zweckdienlich. Es gibt aber auch parasitische Ameisenarten mit dominierendem Duft, die Königin der Wirtsameise wird dann von dem in ihr Nest eingedrungenen parasitischen Weibchen umgebracht z. B. von *Formica rufa rufa* (GÖSSWALD 1951 a, b), bei *Epimyrma gösswaldi* (GÖSSWALD 1930a, 1933), *Epim. stumperi* (KUTTER 1950 b, 1951,

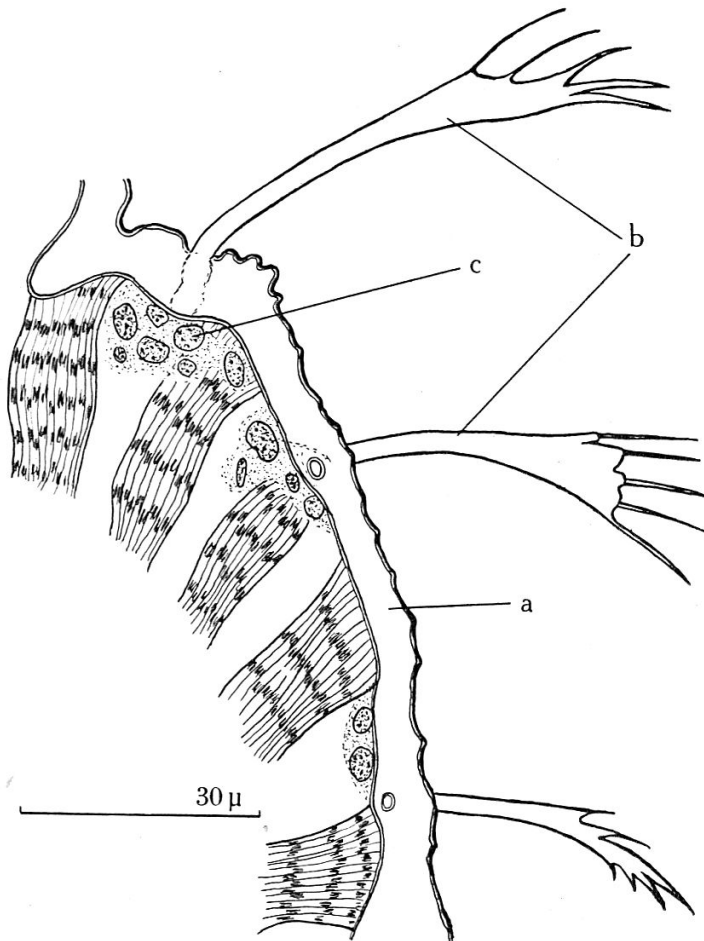


Abb. 9. — Drüsenhaare mit Drüsen, dorsolateral am Thorax vom *Teleutomyrmex*-♀. — a) Cuticula; b) Drüsenhaare; c) Drüsenzellen.

STUMPER 1951) oder von den eigenen Arbeiterinnen nach Adoption des parasitischen Weibchens getötet wie das *Lasius niger*-♀ nach Aufnahme des parasitischen *Lasius umbratus*-♀ (GÖSSWALD 1938 a). Andere Parasiten, die nicht in Allianz mit der Wirtsameisenkönigin leben, sondern durch ihren dominierenden Duft die Wirtsameisenarbeiterinnen einseitig für sich gewinnen, benötigen also das Duftorgan. Bei *Epimyrma stumperi* ist die Metathorakaldrüse sehr gross und ausgedehnt, sie liegt an einer auffälligen Chitineindellung. Die Untersuchungen an weiteren parasitischen Arten sind noch nicht abgeschlossen.

#### f) Drüsenhaare

Im Dienste des Zusammenlebens der Parasiten mit den Wirtsameisen stehen vermutlich pinselförmige Drüsenhaare (vgl. Abb. 9); diese Haare sind hohl, sie stehen mit Drüsen in Verbindung, die im Bereich der Hypodermis gelegen sind. Die Drüsen setzen sich zusammen aus 6-8 Zellen, ihr Sekret ergiesst sich in den Hohlraum der pinselförmigen Drüsenhaare. Die pinselartigen Auswüchse an der Spitze der Drüsenhaare dürften durch die

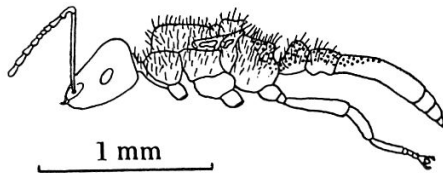


Abb. 10. — *Teleutomyrmex*-♀.  
Die Lage der Drüsenhaare ist mit Strichen, die Lage der Chitinporen mit Punkten angedeutet.

derart bewirkte Oberflächenvergrößerung die Verdunstung der eventuell abgegebenen Sekrete erleichtern. Die Pinselhaare wurden überwiegend ventrolateral, lateral und vor allem auch dorsal am Meso- und Metathorax sowie auf den beiden Petioli gefunden (vgl. Abb. 10). Fast am ganzen Körperstamm und an den Extremitäten finden sich ferner unverzweigte, einfache Haare; diese treten besonders dicht in der Nähe der Mund- und Afteröffnung auf, die Körperunterseite ist hier gegenüber der Oberseite dichter mit diesen spitz nadelförmigen Haaren besetzt.

#### g) Chitinporen

Ferner sind Chitinporen zu erwähnen mit unregelmässiger Verteilung im Chitin. An den Extremitäten sowie an der vorderen Region des Kopfes wurden noch keine Poren gefunden, dagegen sind die beiden Petioli und das erste Gastersegment besonders dicht mit den Poren durchsetzt, vor allem auf der Dorsalseite. Für *Anergates atratulus* erwähnt MEYER (1952) zahlreiche feine Poren, die im Tangentialschnitt sichtbar werden.

Bisher liegen noch zu wenig vergleichbare histologische Ergebnisse vor über derartige Exsudatorgane der Ameisen, aber biologische Beobachtungen sprechen dafür, dass die Pinselhaare sowie die Porenanhäufung gerade an solchen Körperregionen der



Parasiten, die von Wirtsameisen besonders häufig belekt werden, die Schmarotzer den Wirtsameisen «schmackhaft machen».

Die von den Wirtsameisen sicher angenehm empfundenen Ausscheidungen der Parasiten stellen eine bedeutsame Eigenschaft dar zur Überbrückung der anfänglich bei dem Eindringen der Schmarotzer in die Wirtsameisenkolonie fast regelmässig zutage tretenden Feindschaft der Wirtsameisen sowie anschliessend einen Anreiz zur bevorzugten Pflege der Parasiten. Auch bei den Ameisen- und Termitengästen finden wir solche Organe. So bemerkt bereits ASMUTH (1910, S. 26/27): «Bei allen Termitengästen und Termitophilen ist das membranöse Integument überall dort, wo die Blutflüssigkeit unmittelbar an dieses herantritt, dann wenn es von feinen Poren durchzogen ist, als symphiles Exsudatorgan zu betrachten». Von *Tel.* vermutet KUTTER ebenfalls, dass die auffallenden Pinselborsten auf dem Rücken im Dienste der wechselseitigen Beziehungen der Parasiten und ihrer Wirte stehen (vgl. S. 121). Auch STUMPER (1951) stellt fest, dass im Unterschied zum bekannten gegenseitigen Belecken von *Tetram.*-♀♀ und zum Belecken ihrer Königin, das Belecken der *Tel.* durch ihre Wirtsameisen sowohl seitens der ♀♀ wie der ♀♀ der *Tetram.*, «intensiver und andauernder ist». STUMPER nimmt bereits auf Grund seiner Beobachtungen ein gut entwickeltes Hautdrüsensystem an. Gelegentlich findet man bei *Tel.* unter dem Integument, z. B. nahe beim Stachelapparat durch starke Granulation und Grösse besonders auffällige Hypodermis-Zellen, an dieser Stelle jedoch ohne Poren. Im wesentlichen scheinen sich die Ausscheidungen auf die Drüsenhaare und Poren zu beschränken. Unter den Poren sind keine spezifischen Drüsen zu erkennen. Das *Tel.*-♀ wird, wie erwähnt, sogar durch die *Tetram.*-Königin beleckt. An dieser Tatsache gibt sich ebenfalls deutlich die bevorzugte Ausbildung solcher Exsudatorgane bei parasitischen Ameisen zu erkennen.

Bereits HÖLLDOBLER (1936) bemerkt, dass die sozialparasitischen ♀♀ in Wirtsameisen-Nestern eine weniger feindliche Einstellung zu erwarten haben als nestfremde Königinnen der Wirtsart selbst; diese biologisch und psychologisch wichtigen Ergebnisse kann ich auf Grund von Versuchen zum Sozialparasitismus der Gattung *Formica* (GÖSSWALD 1951 b) bestätigen. Hierbei ergab sich ein bemerkenswerter Unterschied im Verhalten von ♀♀ der Kleinen Roten Waldameise (kein Sozialparasit) und der Grossen Roten Waldameise (Sozialparasit). Über die Artunterschiede vgl. GÖSSWALD (1941, 1951 a). Die ♀♀ der monogynen Grossen Roten Waldameise gründen ihre Kolonie parasitisch bei *Serviformica fusca*, die polygyne Kleine Rote Waldameise dagegen vermehrt sich nicht durch parasitische Koloniegründung, sondern durch Schwarmbildung, d. h. durch Abspaltung vieler ♀♀ mit zahlreichen ♀♀ und Brut vom Mutternest. Die ♀♀ der Grossen Roten Waldameise werde in *Serviformica*-Kolonien (mit ♀) aufgenommen, nicht aber die ♀♀ der Kleinen Roten Waldameise, welche nur in

weiselosen ♀♀-Gruppen (im Versicht) Aufnahme finden. Dabei werden die ♀♀ der Grossen Roten Waldameise sehr intensiv, die ♀♀ der Kleinen Roten Waldameise aber kaum von den Hilfsameisen beleckt. Weibchen der Grossen Roten Waldameise werden sogar von Königinnen der Kleinen Roten Waldameise beleckt, wenn man beide Gruppen zusammenbringt, obwohl das Weibchen der Grossen Roten Waldameise später diese Königinnen genau so wie die normalen Wirtsameisen-Königinnen tötet.

#### h) Tibiendrüse

KUTTER bringt zugleich die Rückbildung des tibiotarsalen Putzapparates von *Tel.* und anderer Parasiten in Zusammenhang mit der eifrigen Beleckung dieser Arten seitens der Wirtsameisen; seine Annahme, dass die Wirtsameisen die Tätigkeit der Reinigung des Körpers den Parasiten abnehmen, wird also durch die histologischen Befunde der Hautdrüsen, Pinselhaare und Poren erhärtet. Obgleich der tibiotarsale Putzapparat bei der *Tel.* zurückgebildet ist, erwecken die Beine doch den Eindruck hochspezialisierter Extremitäten. (KUTTER 1950) weist auf den kräftigen Bau der Beine mit ihren kurzen breiten Tarsengliedern, den langen Klauen und dem auffallenden Ariolium hin. Es wurde bereits erwähnt, dass die *Tel.*-♀♀ gerne auf den Wirtsameisen, besonders auf den ♀♀ sitzen. STUMPER (1951) spricht geradezu von einem Anklammerungstrieb der *Tel.*-♀♀. Die Beine haben also trotz der Rückbildung des Putzapparates eine besondere Funktion zu erfüllen. Das histologische Bild (Abb. 11) zeigt eine in der Tibia

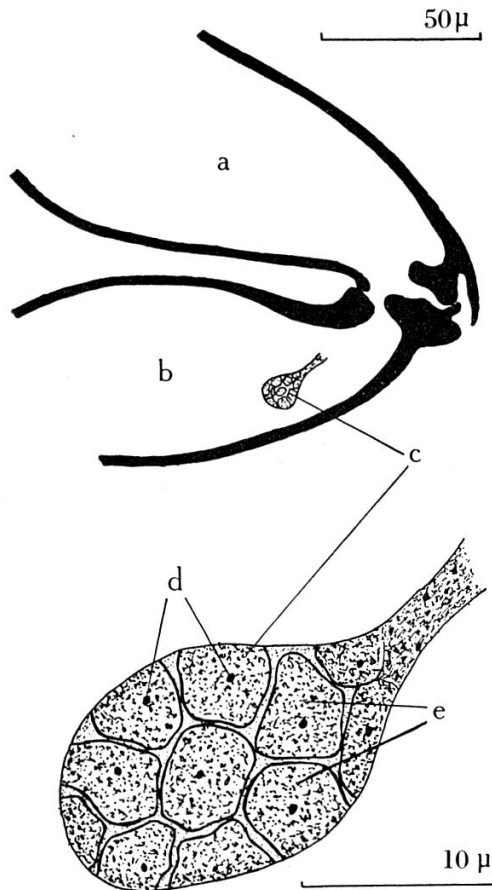


Abb. 11. — Tibiendrüse vom *Teleutomyrmex*-♀. Lage in Tibia, darunter Drüse stärker vergrößert. — a) Femur; b) Tibia; c) Drüse; d) Nucleoli; e) Zellkerne.

gelegene Drüse. Im einzelnen ist die Funktion der Tibiendrüse bei *Tel.* noch unbekannt.

#### i) Corpora allata

Die Corpora allata, Drüsen mit innersekretorischer Funktion, liegen wie bei anderen Ameisearten hinter dem Gehirn zu beiden Seiten des Oesophagus (Abb. 7); sie sind funktionsfähig.

Die Geschlechtsdrüsen werden im Rahmen der Geschlechtsorgane besprochen.

### 3. Lichtsinnesorgane und Antennen

Die Facettenaugen des *Tel.*-♀ sind relativ klein (Abb. 12). Die Lobioptici und der Sehnerv erscheinen zwar sehr klein beziehungsweise schmal, sind aber noch funktionsfähig, die Augenkapsel ist kräftig chitiniert. Vergleichende Studien über die Ausbildung der Ameisenaugen hat WERRINGLOER (1932) veröffentlicht. Gegenüber den schwach entwickelten Facettenaugen machen die Ocellen vom *Tel.*-♀ nach dem histologischen Bild (vgl. Abb. 13) den Eindruck voller Funktionsfähigkeit. Das gleiche gilt für die Antennen, die von normalen Lobi olfactorii versorgt werden.

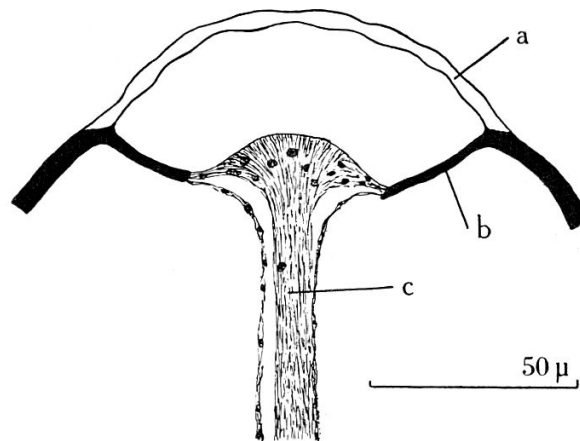


Abb. 12. — Facettenauge vom *Teleutomyrmex*-♀, schematisiert. — a) Cornea; b) Augenkapsel; c) Sehnerv.

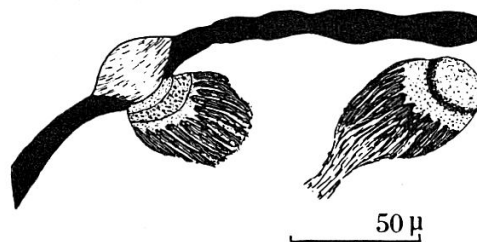


Abb. 13. — Schnitt durch zwei Ocellen vom *Teleutomyrmex*-♀.

### 4. Integument

MEYER (1952) hat beim *Anergates atratulus* -♂, das bekanntlich flügellos ist und daher die im gleichen Nest aufgezogenen jungen ♀♀ unmittelbar hier begattet, eine auffällige Rückbildung des Chitins festgestellt. Die Cuticula lässt keine Strukturierung mehr erkennen, sie macht, wie das ganze Tier, einen larvalen Eindruck. Dazu ist die Färbung der ♂♂ verhältnismässig blass. Beim *Anergates*-♀, das geflügelt ist und mit der Aussenwelt zur Koloniegründung in fremden *Tetram.*-Nestern in Verbindung treten kann, ist die Cuticula bedeutend besser ausgebildet als beim ♂ der gleichen Art, die Epicuticula ist hier stark, die beiden anderen Schichten sind vereinigt. Auch gegenüber dem ♀ von *Anergates* hat die Wirtsameise *Tetram.* ein noch besser entwickeltes Chitin aufzuweisen. Bei dem *Tel.*-♀ bleibt die Dicke des Chitins gegenüber dem *Tetram.*-♀ deutlich zurück, wir finden hier eine dünne Epicuticula, darunter liegt eine stärkere, gestreifte, einheitliche Schicht, die sonst (z. B. bei *Serviformica rufibarbis*, MEYER 1952) eine sehr deutliche Trennung in Exo- und Endocuticula erkennen lässt.

Die Hypodermis des *Tel.*-♀ macht einen sehr durchbrochenen Eindruck, die Kerne sind unregelmässig verteilt, dazu treten im Cytoplasma zahlreiche Vakuolen auf (Abb. 14); eine drüsige Sekretion der



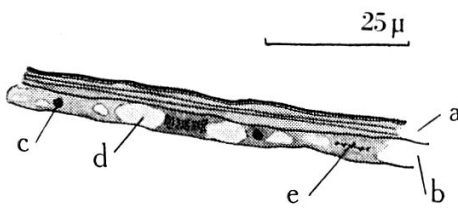


Abb. 14. — Hypodermis am Gaster vom *Teleutomyrmex*-♀. — a) Cuticula; b) Hypodermis; c) Kern; d) Vacuolen; e) Chromatinfragment.

Hypodermiszellen erscheint möglich. Bei *Anergates* sind die Vakuolen nicht so häufig, wie bei *Tel.* Die Gesamtausbildung des Integuments lässt also Anlehnung an die parasitische Lebensweise vermuten, wie Rückbildung des Chitins, starke Vakuolenbildung der Hypodermis, was vor allem in Zusammenhang mit den bereits besprochenen zahlreichen Poren auf die Ausscheidung von Exsudaten schliessen lässt. Die postimaginale

Veränderung des Integuments, insbesondere der Intersegmentalhäute soll im Zusammenhang mit der Physogastrie besprochen werden.

### 5. Stridulationsapparat

Der Stridulationsapparat dient bei vielen Insekten und auch bei den Ameisen zur Lauterzeugung durch Reibung; er liegt z. B. bei den Myrmicinen gewöhnlich zwischen dem Petiolus und ersten Gastersegment. Das Zirpen grosser tropischer Ponerinen wird von unserem Ohr wahrgenommen. Zumeist sollen die erzeugten Töne im Bereich der Ultraschallwellen liegen, da die Chitinstreifen einander sehr dicht genähert sind. Manche Ameisenkolonien senden ununterbrochen Töne aus, die den isolierten Gefährtinnen den Rückweg erleichtern sollen (BERNARD 1951). Eingehend hat sich RAIGNIER (1933) mit dem Stridulieren von Ameisen beschäftigt. Nach FOREL und FIELDE besitzen die Ameisen kein Hörvermögen, AUTRUM (1936 a, b) legte dar, dass nicht Luftschwingungen (Schalldruck), sondern nur die Schallschnelle von Ameisen mittels ihrer Fühler wahrgenommen werden, wobei die Unterlage mitschwingen muss. Für das individuelle Leben der Einzelameise wird als Zweck des Stridulationsorgans Erregungsableitung angenommen, derart, dass Erregungen, die nicht auf andere Weise in Bewegung umgesetzt werden können, auf diese Weise in motorische Reaktion verwandelt werden. Selbst wenn wir eine noch nicht erkannte biologische Bedeutung des Stridulationsorgans annehmen, so scheidet für *Tel.* die Notwendigkeit einer Verständigung auf grössere Entfernung aus.

Bei dem *Tel.*-♀ sehen wir dorsal auf dem ersten Gastersegment eine mit quergestellten Chitinleisten besetzte Reibfläche, auf welche der scharfkantige Postpetiolus zur Lauterzeugung streichen kann (Abb. 15). Auf dem schräg nach unten geneigten Vorderrand des ersten Gastersegments sind noch feinere und enger aneinanderliegende Leisten ausgebildet; auch auf dem Postpetiolus findet sich eine ähnlich gebaute Schrillfläche, auf welcher die hintere scharfe Kante des Petiolus streichen könnte. Diesbezügliche Beobachtungen liegen noch nicht vor. Eine hinter dieser Kante des Petiolus zum Vorderrand des Postpetiolus

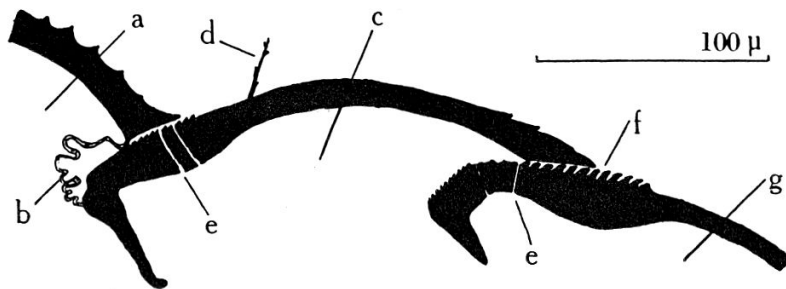


Abb. 15. — Stridulationsapparat vom *Teleutomyrmex*-♀. — a) Petiolus; b) Intersegmentalhaut; c) Postpetiolus; d) Pinselhaar; e) Chitinporen; f) Chitinleisten; g) Abdomen.

hinziehende dehnbare Intersegmentalhaut legt die Annahme einer Betätigung des Stridulationsorgans nahe. Ferner finden sich hier wie an der Schrillfläche des Gasters deutliche durch das Chitin führende Kanälchen, durch die Sekrete abgegeben werden könnten.

Zu den dorsalen Stridulationsflächen kommt beim *Tel.*-♀ noch eine ventral an der Basis des Gasters gelegene kleinere Reibfläche, auf die möglicherweise ein kantenartiger Vorsprung des Postpetiolus streicht. Das Chitin ist nach innen unterhalb der Stridulationsfläche stark verdickt, stellenweise von einem unregelmässigen Kanalnetz durchzogen, das nicht ganz durchzugehen scheint. Etwa in der Mitte ist das Chitin innen stark eingebuchtet; in der Einbuchtung liegt ein sinneszellenähnliches Gebilde, etwa ventral vom Postpetiolusganglion mit proximalem Fortsatz in Richtung zum distalen Ende des Ganglions. Die Bedeutung dieses Organs ist noch unklar.

Die Frage nach der Bedeutung des Stridulationsapparates bei den Ameisen im allgemeinen und beim *Tel.*-♀ im besonderen, falls dieser tatsächlich in Bewegung gesetzt wird, muss zunächst offen bleiben. Die Begattung kann bereits im Mutternest stattfinden zwischen den hier aufgezogenen ♂♂ und ♀♀. Beobachtungen über eine Stridulation bei der Betätigung der Koloniegründung stehen aus. Anschliessend verbleibt das *Tel.*-♀ im Wirtsameisennest. Ein Anlocken anderer Ameisen aus grösserer Entfernung dürfte demnach nicht erforderlich sein. Andere Parasiten, z. B. *Epimyrma stumperi*, verfügen ebenfalls über einen Stridulationsapparat.

## 6. Stachelapparat

*Tel.* gehört mit anderen Myrmicinen, ferner den Ponerinen und teilweise Dorylinen zu den Unterfamilien mit zumeist wohl ausgebildetem Giftstachel, während die Dolichoderinen höchstens einen sehr kleinen besitzen und bei den Camponotinen statt des Giftstachels eine Apparatur zum Verspritzen des Giftes vorhanden ist.

Ein Stachelapparat mit Giftdrüsen ist auch beim *Tel.*-♀ zu sehen (vgl. Abb. 16 a). Allerdings macht der chitinöse Stachelapparat selbst

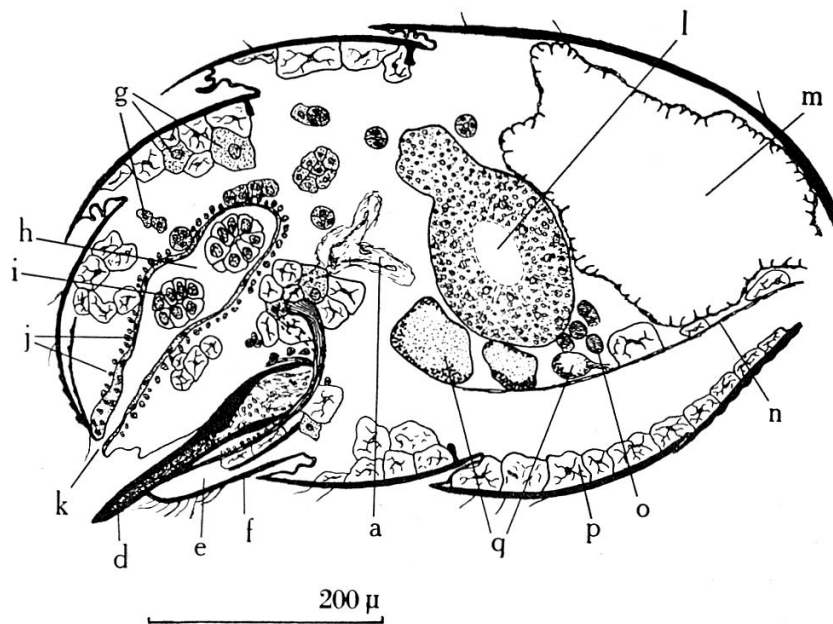


Abb. 16 a. — Stachelapparat vom *Teleutomyrmex*-♀. — a) Giftblase; d) Stachel; e) Vagina; g) Oenozyten; h) Rektum; i) Rektalpapille; j) Muskulatur; k) Anus; l) Mitteldarm; m) Kropf; n) Diaphragma; o) Malpighigefässe; p) Fettzellen; q) Ganglien.

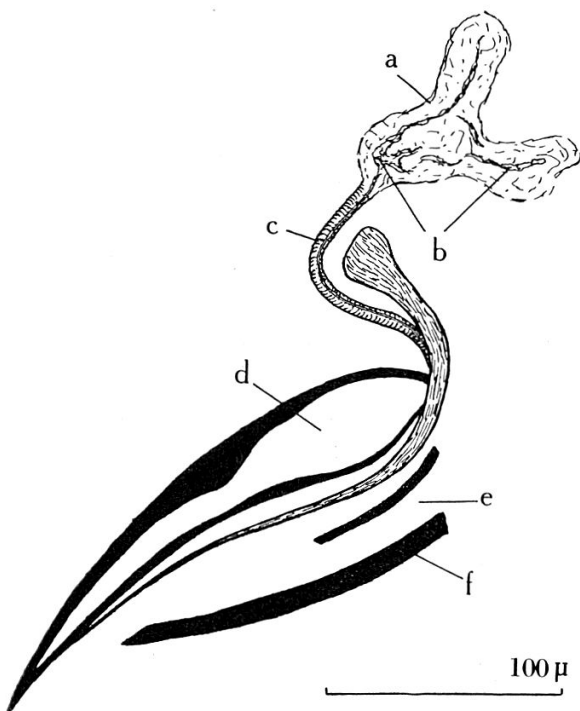


Abb. 16 b. — Stachelapparat vom *Teleutomyrmex*-♀, vergrößert. — a) Giftblase; b) Lumen der Giftblase; c) Ausführungsgang der Giftblase; d) Stachel; e) Vagina; f) 4. Sternit.

einen reduzierten Eindruck im Vergleich etwa zu *Myrmica rubra*. Am Stachelapparat setzen nur sehr schwache Muskeln an. Von der Giftdrüse wurden in mehreren Schnittpreparaten nie mehr als zwei, schmale wenig ausgebreitete Lappen gefunden. Bei anderen Myrmicinen bildet die Giftdrüse, welche z. B. bei *Myrmica rubra laevinodis* (vgl. FOERSTER 1912) auseinander gebreitet 20 mm messen kann, ein dichtes Knäuel, der lange Drüsenstrang ist hier zu einem «Polster» zusammengeschlungen. Demgegenüber ist also bei *Tel.* auch die Drüse selbst sehr zurückgebildet. Ferner ist die Giftblase äusserst klein und zusammengeschrunpft; ein Ausführungsgang in den Kolben hinein (vgl. Andeutung des Ganges in der Abb. 16 a, b) ist zwar vorhanden, ferner findet sich eine eosinophile Substanz ohne zellige Wabenstruktur in der Giftdrüse, weiterhin im Ausführungsgang

bis zum Stachelkolben, aber eine normale Funktion des Stachelapparates muss doch vor allem im Hinblick auf die schwache Entwicklung der Drüsen und Muskeln bezweifelt werden. Bei *Anergates* (♀♀ aus der Umgebung von Würzburg) ist der Stachelapparat entgegen den Angaben von ADLERZ (1887) in allen seinen Teilen vollständig reduziert. Der letzte Rest besteht bei *Anerg.* aus einigen tubulösen Drüsen, die sich zwischen Sphinkterabschnitt und Vagina befinden (MEYER 1952). Bei *Epimyrma stumperi* ist der Stachelapparat mit Giftblase, Drüsenpolster und Muskeln sehr gut entwickelt; hierzu sei vermerkt, dass diese parasitische Ameise die Wirtsameisenkönigin abtötet.

## 7. Zentralnervensystem

BRUN (1923, 25, 26) und PANDIZIS (1930) haben festgestellt, dass die relative Grösse der Corpora pedunculata des Ameisengehirnes bei steigender Höhe der psychischen Fähigkeiten zunimmt. Für *Epimyrma gösswaldi*, eine parasitische Ameisenart, konnte die relative Rückbildung dieser assoziativen Zentren bei dem besonders stark degenerierten Arbeiterstand erkannt werden. PANDAZIS weist bereits für die *Anergates atratulus* auf einen besonderen Substanzverlust der Corpora pedunculata und der Lobi optici (vgl. S. 99) hin, was auch hier der parasitischen Lebensweise entspricht; die Lobi olfactori sind wohl entwickelt, ein gutes Geruchsvermögen ist gerade für die Parasiten z. B. zum Auffinden der Wirtsameisen erforderlich. Weitere Ergebnisse über *Anergates* hat MEYER (1952) veröffentlicht. Bemerkenswert ist, dass die Lobi optici beim ♂ von *Anerg.* noch stärker zurückgebildet sind als beim ♀, während sonst die ♂♂ die besseren Lichtsinnesorgane und Sehlapfen aufzuweisen haben. Aber dieser Befund steht in Übereinstimmung mit den besonderen Lebensverhältnissen von *Anergates*: das ♂ verlässt in der Regel das Nest gar nicht, da die Begattung in der Kolonie selbst vor sich geht, das ♀ sucht, sofern es nicht im alten Nest Aufnahme findet, eine neue *Tetram.*-Kolonie auf. Über das Gehirn von *Tel.* soll in der vorliegenden Arbeit nur das Wesentlichste, zur Herstellung des Zusammenhanges Erforderliche, erwähnt werden. Im Cerebralganglion sind die Corpora pedunculata ähnlich degeneriert wie bei *Anerg.*, desgleichen die Lobi optici, während die Lobi olfactorii auch hier normal erscheinen. Im ganzen genommen ist die Differenzierung des Gehirns sehr gering, was mit den übrigen auf der parasitischen Lebensweise beruhenden Degenerationserscheinungen übereinstimmt. Es wird eine dankbare Aufgabe sein, gerade das Cerebralganglion dieser stark degenerierten Ameisenart recht eingehend zu analysieren. Da Herr Kollege Professor Dr. BRUN, Zürich, in der gemeinschaftlichen Bearbeitung von *Tel.* (vgl. 1952) freundlichst die Darstellung des Gehirns übernommen hat, soll hier nicht vorgegriffen werden. Dagegen muss noch auf die Besonderheiten der Ganglien des restlichen im Thorax, Petiolus und Gaster gelegenen

Zentralnervensystems Bezug genommen werden. Die Ganglien 2 und 3 liegen im Pro- und Mesothorax. Ganglion 3 liegt verschmolzen mit 4 und 5 im übrigen Teil des Thorax (Abb. 23). Ganglion 6 finden wir im Petiolus, Ganglion 7 im Postpetiolus im Gegensatz zu anderen Ameisen, bei denen dieses Ganglion im Gaster nahe bei der Einlenkung des Postpetiolus gelegen ist (JANET 1898). Bei der Wirtsameise *Tetram.*, ebenso bei der in Nestern des gleichen Wirtes schmarotzenden *Anerg.* ist wie sonst im Postpetiolus kein Ganglion gelegen. Demnach ist die Lage des Ganglion 7 im Postpetiolus (Abb. 21) statt im ersten Gastersegment eine Besonderheit der *Tel.* Auch das Vorrücken abdominalen Ganglien cranialwärts dürfte wie bereits der Name *Teleutomyrmex* ausdrücken, soll, auf eine fortgeschrittene Entwicklung der *Tel.* hinweisen. Bei *Tel.* ist mit einer Ausnahme bei sämtlichen untersuchten ♀♀ das erste, im Gaster gelegene Ganglion im ganzen das achte; an dieses schliesst sich, noch viel unmittelbarer als bei anderen Ameisen, nur durch ein ganz kurzes Konnektiv getrennt, das nächste Ganglion 9 an, welches mit den restlichen Ganglien zusammen bei *Tel.* einen äusserlich einheitlichen Komplex bildet (Abb. 21). Bei anderen Ameisen, z. B. *Myrmica* (JANET 1898), sind die Ganglien 9 und 10 noch deutlich auch äusserlich getrennt und nur die Ganglien 11 mit 13 sind zu einem

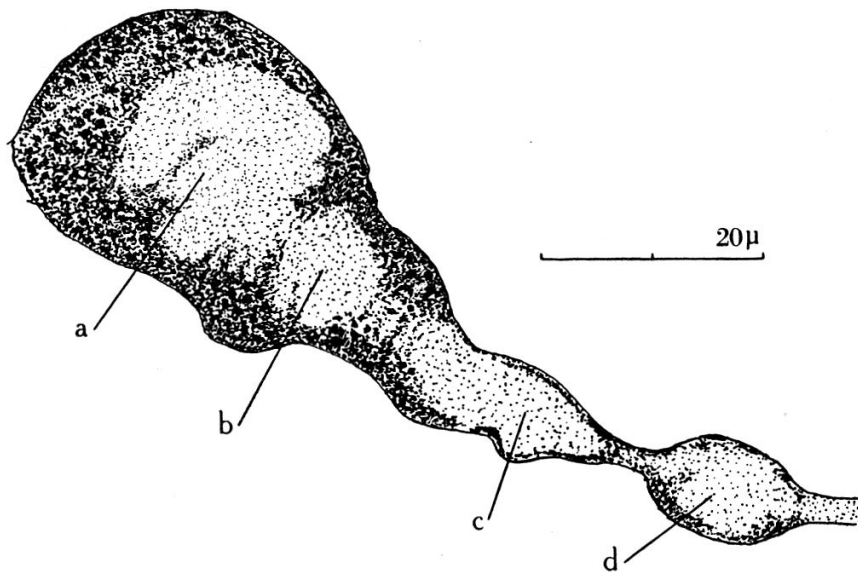


Abb. 17. — Ganglienkomplex im Gaster vom *Teleutomyrmex*-♀. — a) Gangl. 11—13; b) Gangl. 10; c) Gangl. 9; d) Gangl. 8.

einheitlichen und entsprechend in die Länge gezogenen Ganglienverband vereinigt. Im *Tel.*-♀ ist also der Gesamtganglienkomplex 9, 10 und 11 bis 13 äusserlich verschmolzen. An manchen Schnitten heben sich innen die Ganglien 9, 10 unter sich sowie von der vollständig ineinanderübergehenden Gangliengruppe 11 mit 13 ab (vgl. Abb. 17). Der Gesamtganglien-



komplex ist sehr massiv gebaut mit einer sehr dicken aussenherumgelagerten Nervenzellschicht. Diesem Ganglienkomplex dürfte zur Versorgung der Organe des später physogastrischen *Tel.*-♀ eine besondere Bedeutung zukommen. Eingehendere Studien sollen später mit Hilfe von Spezialfärbungen angeschlossen werden, wobei dann auch das periphere Nervensystem Berücksichtigung finden kann.

### 8. Geschlechtsorgane

Die Ovarien sind wie in Abbildung 4 dargestellt, zu beiden Seiten des Mitteldarmes und Enddarmes gelegen. Der Raum, den die

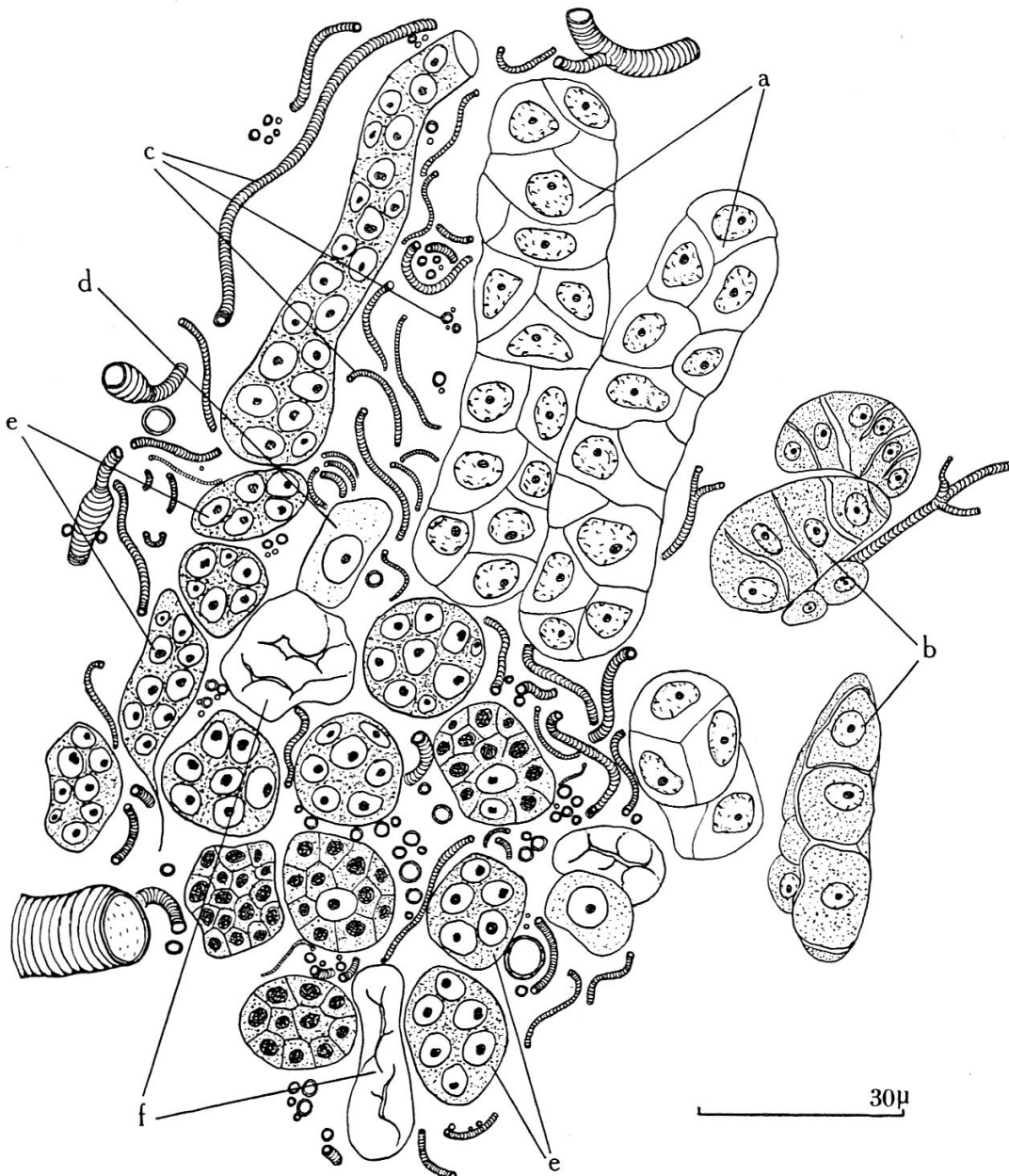


Abb. 18. — Schnitt durch Ovar vom stenogastren *Teleutomyrmex*-♀. — a) Malpighigefäße; b) Pericardialzellen; c) Tracheen; d) Oenocyten; e) Ovariolen; f) Fettzellen.

Geschlechtsorgane einnehmen, ist vor allem nach der Höhe infolge der starken Abplattung des Gasters klein. Die Ovariolen sind im stenogastren ♀ sehr klein, wie in Abbildung 18 an den mitgezeichneten Fettzellen, Oenocyten und Pericardialzellen zu erkennen ist. Sogar die Malpighigefässe erscheinen im Vergleich zu den Ovariolen dieses imaginalen Stadiums relativ massiv gebaut. Ferner geht die geringe Grösse der Ovariolen aus einem Vergleich von Abbildung 4 mit einer Darstellung der physogastren Phase (Abb. 25) hervor. Der gesamte, in Abbildung 4 umrissene Ausschnitt ist nicht grösser als ein einzelnes reifes Ei der physogastren *Tel.* Eine Ovariole (Abb. 18) ist längsgetroffen, andere sind schräg und die meisten quer geschnitten. Die Zahl der Ovariolen eines Ovars beträgt nach mehrfachen Zählungen 14, die Gesamtzahl sämtlicher Ovariolen eines *Tel.*-♀ somit 28, gelegentlich 30. Zwischen den Ovariolen liegen zerstreut einzelne Fettzellen und Oenocyten. Sehr auffällig ist die aussergewöhnlich

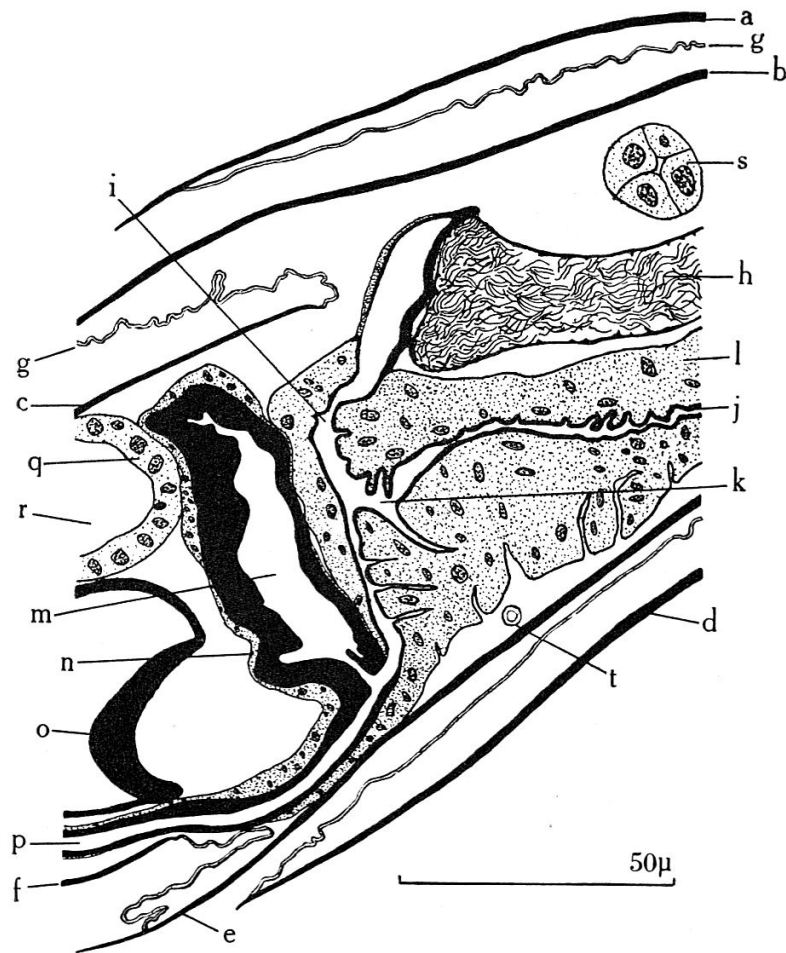


Abb. 19. — Sagittalschnitt durch die Region der Geschlechtsorgane vom *Teleuto-mymex*-♀. — a) 1. Tergit; b) 2. Tergit; c) 3. Tergit; d) 1. Sternit; e) 2. Sternit; f) 3. Sternit; g) Intersegmentalhaut; h) Receptaculum seminis; i) Samengang; j) unpaarer Eileiter; k) Eileitertasche; l) Epithelpolster; m) Bursa copulatrix; n) Epithel; o) Stachel; p) Vagina; q) Darm; r) Darmlumen; s) Malpighigefäss; t) Trachee.

reiche Versorgung der Ovarien mit Tracheen, von denen zahlreiche längs und quer getroffen sind. Diese überreiche Ausstattung mit Tracheen weist auf eine starke Entwicklung der Ovariolen im physogastrischen Zustand des *Tel.*-♀ hin.

Bei dem stenogastrischen *Tel.*-♀ ist die Entwicklung der Ovariolen noch nicht so weit fortgeschritten, dass man Ei- und Nährzellenfächer unterscheiden könnte. In der später zu besprechenden physogastrischen Phase sind keine Nährzellen, sondern nur Eizellen und rundliche Fettzellen zu erkennen. Die Ameisen vertreten im allgemeinen den meroistisch-polytrophischen Ovariolentyp; es ist daher fraglich, ob bei *Tel.* grundsätzlich andere Verhältnisse vorliegen.

Die Abbildung 19 zeigt einen Sagittalschnitt durch die Region des Gasters, in der die Geschlechtsorgane liegen. Bereits das Aufsichtsbild (Abb. 4) liess die auffällige Grösse des Receptaculum seminis erkennen, das an Breite nur wenig hinter dem an sich sehr breiten Mitteldarm zurücksteht. Das Volumen des Receptaculum seminis gilt als Kriterium für den Spermienbedarf der Königin. Der Durchmesser beträgt z. B. für *Formica* 1 mm, *Dendrolasius fuliginosus*, einer ebenfalls sehr individuenreichen Art auch 1 mm, bei *Lasius emarginatus* 0,7, *Tetramorium* 0,6, bei *Camponotus* trotz der Grösse der Königin, aber entsprechend der geringeren Zahl des Volkes nur 0,4, bei *Myrmica rubida* noch 0,25 mm (ADAM 1912). Die Feststellung, dass *Tel.* ein übernormal grosses Receptaculum seminis aufzuweisen hat, stimmt mit der Physogastrie überein, welche selbst durch die aussergewöhnlich starke postimaginale Entwicklung der Ovariolen bedingt ist.

Der sich an das Receptaculum seminis anschliessende Samenleiter bietet keine Besonderheiten. Das Epithelpolster des angeschnittenen unpaaren Eileiters ist sehr stark entwickelt. Die Eileitertasche, nach ADAM eine Einrichtung zur Aufnahme des aus dem unpaaren Eileiter vorbeikommenden Eies zwecks sicherer Erzielung der Befruchtung, ist vorhanden. Der unpaare Eileiter ist, wie das Aufsichtsbild (Abb. 4) erkennen lässt, aussergewöhnlich breit, was dem Umfang der Eier entspricht. Die Bursa copulatrix liegt dem breiten unpaaren Eileiter dorsal auf. (vgl. Abb. 4 und 19), sie ist immer von einer starken chitinen Intima ausgekleidet, auch die sich anschliessende Vagina enthält eine chitinöse Intima.

## 9. Physogastrie

Das Wort Physogastrie bringt zum Ausdruck, dass das Gaster wie eine Blase (φύσα) aufgebläht ist. Je nach den Ursachen, die dieser Erscheinungsform, die erst sekundär im Laufe des Imaginallebens entsteht, zugrundeliegen, werden zwei Kategorien unterschieden; die erste, nämlich die einfache Aufblähung kann auf einer elastisch passiven Körperformveränderung beruhen, etwa



durch starke Füllung des Kropfes (Honigtopfameise *Myrmecocystus horti deorum*, *Plagiolepis*), ferner durch vorübergehende starke Entwicklung der Ovarien, wie gelegentlich bei *Lasius*-♀ (MEYER 1952). Dazu kommen übermässig durch Nahrungsaufnahme aufgetriebene Formen bei solitären Insekten vor, z. B. seien genannt, die an Fledermäusen als Hautschmarotzer lebende Streblide *Ascodipteren* sowie ausserhalb der Insektenreihe der Holzbock, *Ixodes ricinus* und die Rinderzecke *Boophilus annulatus*. Dieses Aufgeblähtsein ist aber reversibel, die ursprüngliche normale Gestalt des Gasters wird wieder hergestellt. Für ein solches Aufgeblähtsein schlägt MERGELSBERG (1934) die Bezeichnung replet statt physogaster vor. Wesentliche histologische Neubildungen sind mit dieser elastisch-passiven Körperveränderung nicht verbunden. Als zweite Kategorie stehen der repleten Formbildung die physogastrin in engerem Sinne gegenüber. In diesem Falle liegen irreversible plastische Dehnungsprozesse vor mit histologischen Differenzierungen. Die echte Physogastrie kann in zwei biologisch verschiedene Gruppen unterteilt werden. Die eine betrifft im besonderen Termitengäste: fast sämtliche Organe erfahren hier eine postimaginale Weiterentwicklung, besonders der Darmtraktus zur verstärkten Nahrungsaufnahme, ferner die Speicheldrüsen und Gonaden sowie als kennzeichnend für diesen Typ das Fettgewebe als Exsudatgewebe, womit die symphilen Gäste, z. B. Termitoxenien (hermaphrodite Dipteren) sowie gewisse Staphyliniden (*Xenogaster inflata* und *Paracorotoca akermani*) ausgezeichnet sind. Die andere biologische Gruppe betrifft ♀♀ von Ameisen und Termiten; hier ist die Physogastrie vor allem bedingt durch eine Hypertrophie der Ovarien. Wie die vorliegenden Untersuchungen erkennen lassen (vgl. S. 113/114), stehen unter Umständen auch entfernter liegende Organe unter der Einwirkung der Physogastrie. Eine besonders hochwertige Ernährung der ♀♀ seitens der Pflegerinnen dürfte Voraussetzung sein für das Zustandekommen einer vollendeten Physogastrie, die jedoch im Formicarium aus stenogastrin ♀♀ bisher nicht erzielt werden konnte. Gerade die parasitischen Arten sind im Laboratorium besonders schwer zu halten.

An die physogastrin Ameisen schliessen sich als besondere biologische Gruppe weitere Arthropoden an: Der Sandfloh *Sarcopsylla penetrans*, ein im tropischen Südamerika lebender Ektoparasit an Warmblütern (vgl. auch *Tunga penetrans* nach GEIGY und HERBIG 1949). Das ursprünglich sehr kleine ♀ bohrt sich nach der Begattung in die Haut des Wirtes ein; das Abdomen schwillt jetzt erst durch Hypertrophie der Ovarien zu der Grösse einer Erbse an. Bei der Kugelmilbe *Pediculoides ventricosus*, welche an Vorratsinsekten schmarotzt, wird die Physogastrie ausser durch Hypertrophie des Ovars noch durch Vergrösserung des Darmkanals und der Speicherniere bewirkt (HERFS).

Unter den Mitteleuropäischen Ameisen besitzen *Anergates* und *Tel. physogastre* ♀♀. Von den mediterranen Arten hat die ebenfalls arbeiterlose *Botriomyrmex meridionalis* stark physogastre ♀♀; diese Art gehört zur Unterfamilie der *Dolichoderinae*. Regelmässig handelt es sich bei den Arten mit physogastren ♀♀ um extrem spezialisierte Parasiten mit komplizierter Koloniegründung; solche Arten sind selten, sie erhalten ihren Artbestand durch besonders starke Eiproduktion. *Anerg. atratulus* kann sogar regelmässig zwei Geschlechtstiergelege in einem Jahr aufziehen (GÖSSWALD 1938c) und auch die Rückbildung eines nutzlos gewordenen Arbeiterstandes, falls wir einen solchen als ursprünglich vorhanden annehmen dürfen, ermöglicht die vermehrte Aufzucht der die Art unmittelbar erhaltenden Geschlechtstiere.

#### a) Morphologische Besonderheiten des Gasters

Sowohl im äusseren wie im inneren Bau des Gasters sind Besonderheiten festzustellen, die als Anlage zur Physogastrie aufgefasst werden können.

##### Dehnbarkeit des Gasters

Wie bereits S. 89/90 angedeutet ist die Physogastrie schon am Bau des stenogastren *Tel.*-♀ vorbereitet. Die Physogastrie ist gerade bei *Tel.* von aussen her betrachtet umso auffälliger, als doch das Gaster bei

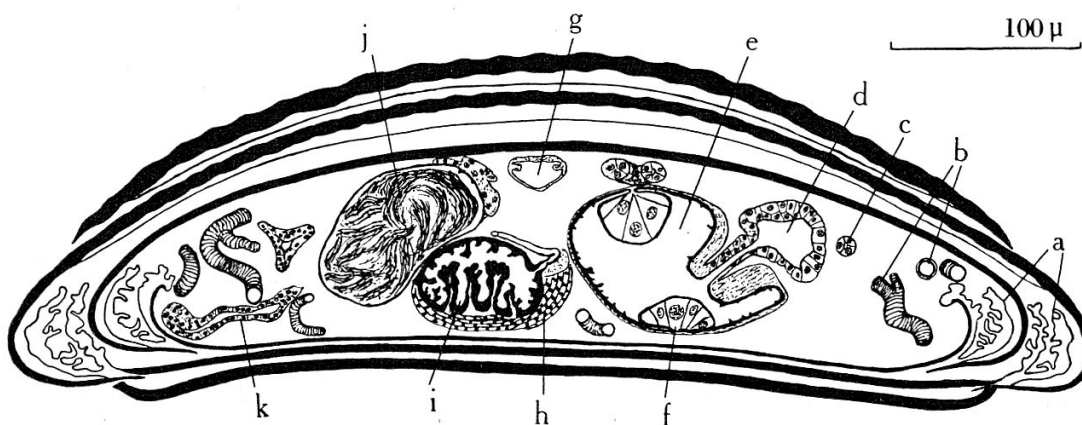


Abb. 20. — Querschnitt durch stenogastren Hinterleib vom *Teleutomyrmex*-♀. — a) Intersegmentalhäute; b) Tracheen; c) Malpighigefäss; d) Intestinum; e) Rektum; f) Rektalpapille; g) Herz; h) Muskulatur; i) Unpaarer Eileiter; j) Receptaculum seminis; k) Giftdrüse.

den jungen ♀♀ ungewöhnlich abgeplattet ist, so dass die im Gaster gelegenen Organe nur durch ihre Orientierung nach der Breite hin Platz finden (S. 88/89). Aber sowohl der Querschnitt (Abb. 20) wie der Längsschnitt (Abb 21) durch das *Tel.* Gaster weist deutlich auf die Dehnbarkeit dieses Körperabschnittes hin. Die sehr

starken Tergite sowie die Sternite des Gasters sind so tief teleskopartig ineinandergeschachtelt, dass jeweils drei Rücken- und Bauchplatten übereinanderliegen, die Segmente greifen also weitübereinander, sie sind durch entsprechend lange im stenogastren ♀ gegen aussen vollständig verborgene Intersegmentalhäute verbunden, im Querschnitt zeigt sich, dass die lateralen Intersegmentalhäute mehrfach zusammengefaltet und mit zahlreichen Einbuchtungen versehen sind. So ist also eine mächtige Streckung des Gasters sowohl nach der Länge wie nach der Höhe und Breite morphologisch vorbereitet, ohne dass sich die Intersegmentalhäute selbst besonders zu dehnen brauchen, eine einfache Entfaltung

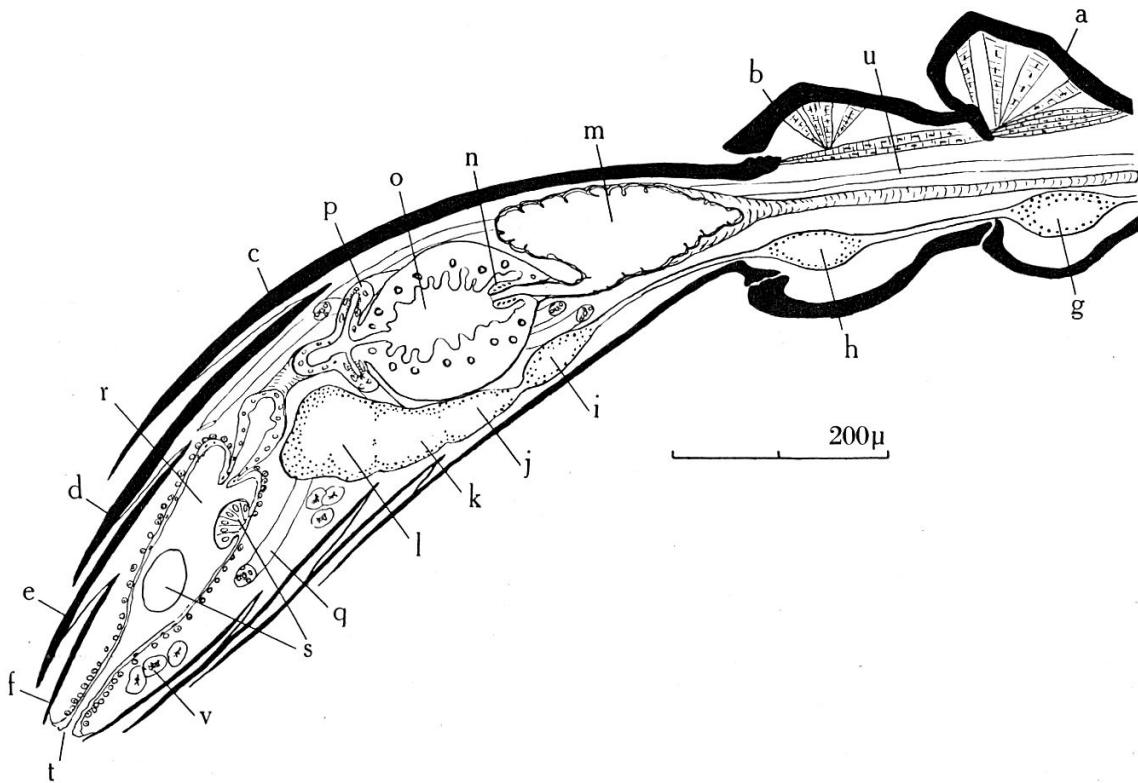


Abb. 21. — Halbschematischer Sagittalschnitt durch Hinterleib vom *Teleutomyrmex*-♀. — a) Petiolus; b) Postpetiolus; c) Tergit 1; d) Tergit 2; e) Tergit 3; f) Tergit 4; g) Ganglion 6; h) Gangl. 7; i) Gangl. 8; j) Gangl. 9; k) Gangl. 10; l) Gangl. 11—13; m) Kropf; n) Valvula cardiaca; o) Mitteldarm; p) Abgang der Malpighigefäße; q) Malpighigefäß; r) Rektum; s) Rektalpapillen; t) Anus; u) Rückengefäß; v) Fettzellen.

ermöglicht bereits die Zunahme des Gaster-Volumens um ein Mehrfaches. Besonders lang und massiv ist das erste Gastersegment, wie am Längsschnitt zu erkennen ist. Die Länge des ersten bis letzten Gastertergits verhält sich etwa wie 5:3:2:1. Nun ist das zweite Tergit zu dreiviertel seiner Länge unter dem ersten verborgen und

ähnliches gilt sinngemäss für die nachfolgenden. Daher misst das erste Gastersegment des stenogastren *Tel.*-♀ über zwei Drittel des gesamten Gasters. Dagegen haben sich beim physogastren *Tel.*-♀ die bisher unscheinbaren restlichen Segmente derart in die Länge gezogen, dass nunmehr dieser Teil nicht mehr ein Drittel, sondern weit über die Hälfte des ganzen Gasters ausmacht. Dazu hat sich die Höhe des Gasters verdreifacht, nachdem sich die beim stenogastren *Tel.*-♀ unter zahlreichen Einbuchtungen zusammengelegten Falten beträchtlich ausgezogen haben.

### Muskulatur

Die Muskulatur des Gasters ist besonders gut beim *Tel.*-♀ entwickelt. WASMANN weist bereits darauf hin, dass die abdominale Muskulatur physogastrer Formen sehr mächtig sein muss, um einen Gegen-  
druck auf den hohen Binnendruck ausüben zu können. Bereits ein Blick auf die intersegmentale Muskulatur des stenogastren *Tel.*-♀ zeigt, dass die von WASMANN gestellte Bedingung klar erfüllt ist. Sowohl an den Tergiten, wie an den Sterniten finden sich zapfenförmig nach innen vorragende Chitinleisten. An diese Leisten setzen mit Sehnen kräftige Muskelbündel an (vgl. Abb 22), die auf das nächstfolgende Tergit bzw. Sternit übergreifen.

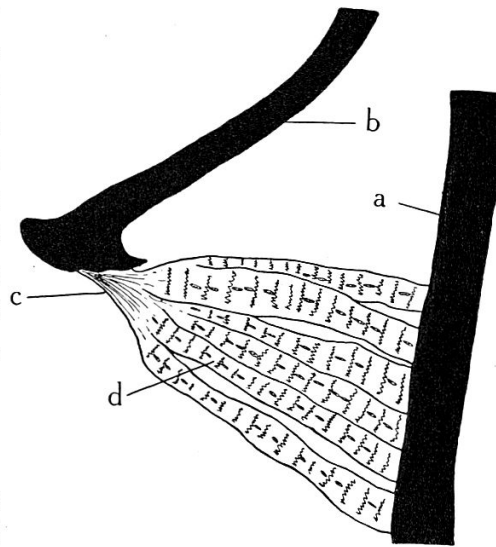


Abb. 22. — Stück aus lateralem Sagittalschnitt durch Gaster vom *Teleutomyrmex*-♀ mit Intersegmentalmuskeln. — a) 2. Tergit; b) 3. Tergit; c) Sehne; d) Muskel.

### Tracheen

Auf die aussergewöhnlich starke Ausbildung der Tracheen des *Tel.*-♀ besonders im Gaster wurde bereits S. 107 hingewiesen (vgl. auch Abb. 18). Die Tracheen dienen bekanntlich nicht nur zur Zufuhr von frischer Atemluft, sondern sind zugleich elastische Aufhängeorgane. Für beide Funktionen werden die Tracheen gerade in dem physogastren *Tel.*-♀ mit seinen überreich entwickelten Ovariolen benötigt.

### Zentralnervensystem

Die besonders voluminöse Ausbildung des im Gaster gelegenen Bauchganglienkomplexes (vgl. Abb 17, 21) steht wohl auch im Zusammenhang mit der Physogastrie.

## b) Fernwirkung der Physogastrie auf Organe ausserhalb des Gasters

## Thorax-Muskulatur

Nach Untersuchungen von JANET (1907) wird die Flugmuskulatur in Weibchen von *Lasius niger* L. nach dem Hochzeitsflug histolysiert und durch Fettzellenstränge ersetzt, die in ihrer Lage noch dem Verlauf der früheren Muskelbündel entsprechen. MEYER (1952) hat an Schnitten durch physogastre *Anergates*-♀♀ festgestellt, dass hier die

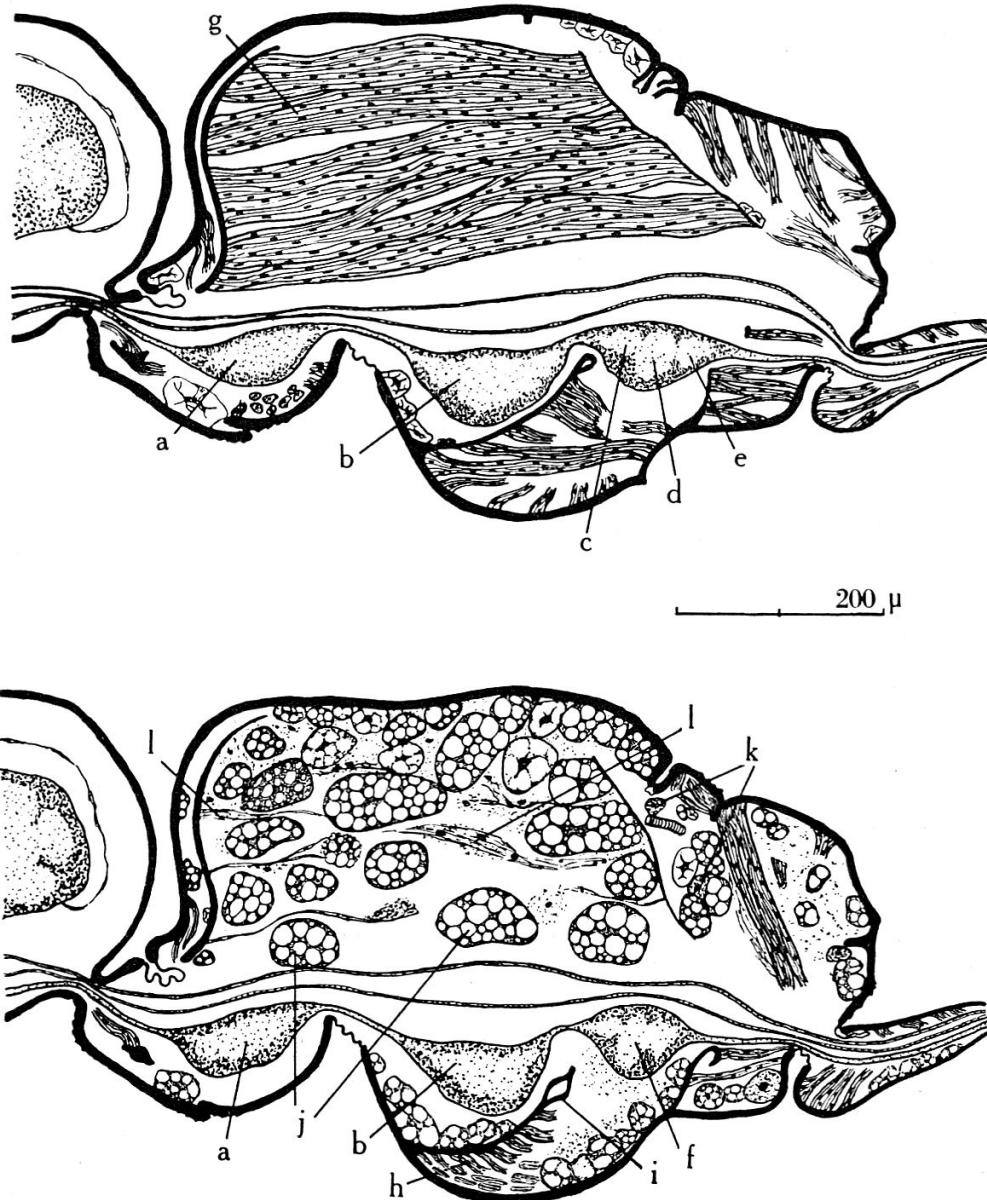


Abb. 23. — Sagittalschnitt durch Thorax vom *Teleutomyrmex*-♀, oben durch junges stenogastres ♀, unten durch physogastres ♀.

Thorax des stenogastren ♀: a) Gangl. 1; b) Gangl. 2; c) Gangl. 3; d) Gangl. 4; e) Gangl. 5; g) Flugmuskulatur. — Thorax des physogastren ♀: a) Gangl. 1; b) Gangl. 2; f) Gangl. 3—5; h) Beinmuskulatur; i) Endoskelett; j) Fettzellen; k) Oenozysten; l) Überreste histolysierter Muskulatur.



Fettzellen nicht dem Verlauf der histolysierten Muskeln folgen. Letzteres trifft auch für das physogastre *Tel.*-♀ zu. An parasitierten *Lasius niger*-♀♀, die von dem in ihrem Gaster schmarotzenden Fadenwurm *Mermis* sp. (vgl. GÖSSWALD 1929, 1930 b und 1938 b) parasitiert sind, ergibt sich eine ähnliche unregelmässige Lagerung der Fettzellen, da hier die Muskulatur bereits vor der imaginalen Reife infolge der von den Schmarotzern ausgehenden Fernwirkung histolysiert wird (KLOFT 1949). Auch bei Befall von *Lasius niger*-♀♀ mit der Diptere *Tamiclea globula* Meig, die ebenfalls während ihres Larvenstadiums im Gaster schmarotzt, sind die wenigen hier vorhandenen Fettzellen in keiner Weise so geordnet, dass sie dem Verlauf der Muskelfasern entsprechen (GÖSSWALD 1950). Nun kann man allerdings die Histolyse der Flügelmuskulatur von Camponotinen, zu denen *Lasius* gehört, nicht ohne weiteres mit dem gleichen Vorgang an Myrmicinen, als deren Vertreter sich uns *Anerg.* und *Tel.* darstellen, vergleichen. Die Fettkörper scheinen vielmehr auch ohne Einflussnahme von Parasiten oder einer

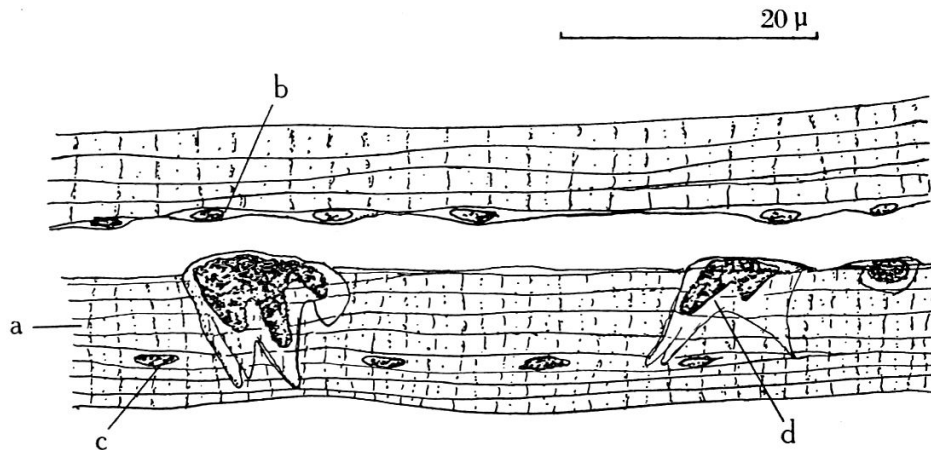
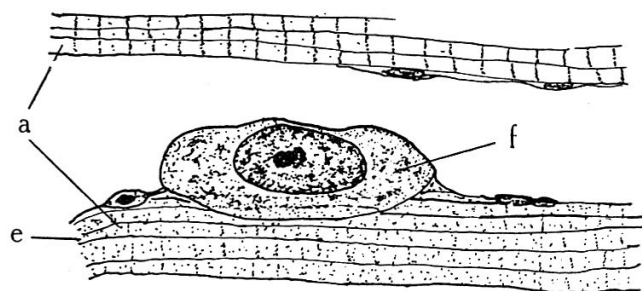


Abb. 24. — Beginnende Histolyse von Muskelfasern im Thorax vom *Teleutomyrmex*-♀. — a) Amöboide Blutzellen haben sich an Muskelfasern festgesetzt. — a) Muskelfaser; b) Myolemm; c) Kerne des darunterliegenden Myolemm; d) amöboide Blutzellen.

Physogastrie im Myrmicinen-Thorax nach der Histolyse der Muskeln nicht so wohlgeordnet zu liegen wie bei den untersuchten Camponotinen. MEYER (1952) ist der Ansicht, dass die im Thorax des physogastren *Anerg.*-♀ vorhandenen Fettzellen nicht die ursprünglich nach der Histolyse vorhandenen darstellen, sondern dass sie sekundär verändert und in ihrer



b) Querstreifung der Muskel aufgelöst, ältere Blutzelle. — a) Muskelfasern; e) Querstreifung aufgelöst; f) ältere Blutzelle vor Umwandlung in Fettzelle.

Zahl reduziert sind. Auch im Thorax des physogastrischen *Tel.*-♀ machen die Fettzellen keinen ursprünglichen Eindruck (Abb. 23). Die Lage ist vollständig ungeordnet, die meisten Fettzellen sind übergross und stark vakuolisiert, nur verhältnismässig wenige Fettzellen erwecken, auch im Hinblick auf die Ausbildung des Kernes, noch einen normalen Eindruck. So sind nach der Histolyse der Muskelfasern auch die Fettzellen stark zerfallen um Stoffe frei zu machen für die überreiche Entfaltung der Gonaden. An einem Tier, das erst sehr schwach physogaster war, konnte der Vorgang der Muskelhistolyse unter Zuhilfenahme der Phasenkontrasteinrichtung verfolgt werden (Abb. 24 a und b). Zwischen die Muskelbündel sind amoeboiden Blutkörperchen eingedrungen; der Kern solcher Blutzellen ist ausserordentlich vergrössert. Die Blutzellen setzen sich wie Parasiten an die Muskelfasern an, strecken auf den Muskelbündeln ihre amoeboiden Fortsätze vor. Die Zahl der amoeboiden Blutzellen ist bereits in der beginnenden Übergangsform zur Physogastrie beträchtlich. Die Blutzelle zieht schliesslich ihre amoeboiden Fortsätze ein, auch der Kern rundet sich ab. In dieser Phase der Muskelhistolyse (Abb. 24 b) ist bereits die Querstreifung der Muskelfasern verschwunden, es erfolgt der weitere Abbau der Muskeln, die Aufnahme von Stoffen in die Blutzellen, vielleicht auch eine Abgabe in das Blut und die Umwandlung der Blutzellen in Fettzellen, die ebenfalls beobachtet werden konnte.

Die Fettkörper, auch die ursprünglich vorhandenen, sind im physogastrischen *Tel.*-♀ stark vergrössert (vgl. S. 116). Auch die Oenozyten sind im nicht physogastrischen *Tel.*-♀, sowohl im Thorax wie im Gaster kleiner. MEYER hat eine Vergrösserung der Oenozyten sowie der Fettzellen und anderer Gewebe im physogastrischen *Anerg.*-♀ festgestellt. Ausführlich stellt KLOFT in der zitierten Arbeit u. A. auch die Veränderungen im Fettgewebe als Folge des Mermisparasitismus bei *Lasius niger*-♀♀ dar.

MEYER (1952) vermerkt für *Anerg.* im Zustand der Physogastrie gegenüber der Stenogastrie ein Wachstum des Thorakalganglions, für *Tel.* liegen hierzu keine Beobachtungen vor.

Im Caput sind keine Abwandlungen zu erwähnen.

### c) Veränderungen am Gaster

Die grössten Veränderungen zeigt, da unmittelbar von der Physogastrie betroffen, das Gaster selbst.

#### *Integument.*

Auf die Ausdehnung des Gasters wurde bereits hingewiesen (S. 109/110). Die Tergite behalten im wesentlichen ihre ursprüngliche

kutikuläre Konsistenz und den Grad ihrer Wölbung bei, aber die stark entfaltbaren Intersegmentalwände erfahren wesentliche Veränderungen. Zunächst rücken die teleskopartig zusammengeschobenen Gasteringee auseinander, dann gelangen die bisher unter letzteren verborgenen Segmentalzwischenwände nach aussen, dadurch werden die Tergite und Sternite selbst zunehmend auseinandergezogen. Hierauf werden die Intersegmentalhäute gestreckt, nach weiterer Zunahme des Binnenvolumens beträchtlich gewölbt, schliesslich kommt es zu einer derart starken sekundären Verdickung der ursprünglich dünnen Intersegmentalhäute und zu einer Chitineinlagerung, dass im Schnitt die Intersegmentalzonen gegenüber der Primärcuticula der Tergite und Sternite deutlich verdickt erscheinen.

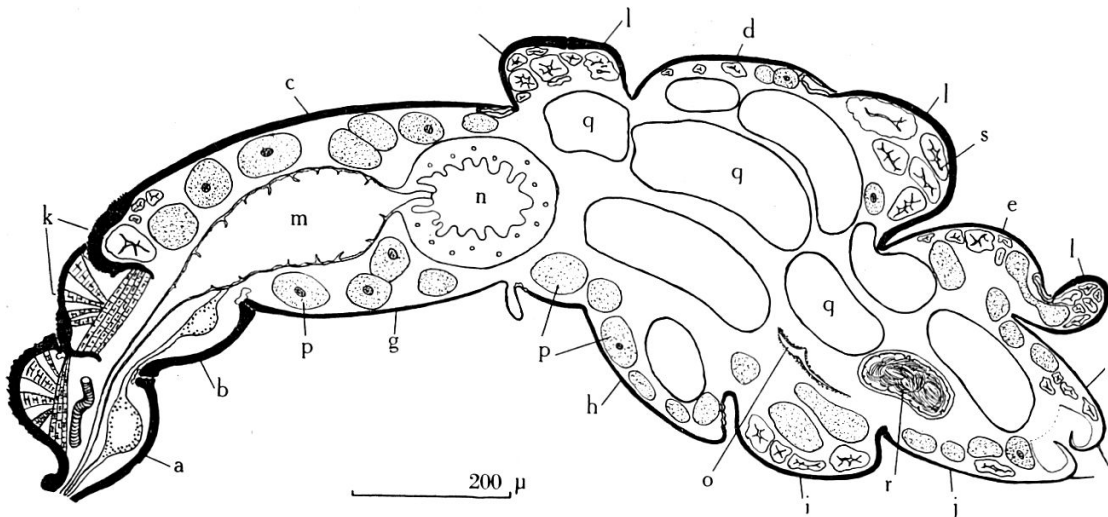


Abb. 25. — Sagittalschnitt durch den physogastrischen Hinterleib eines *Teleutomyrmex*-♀. — a) Petiolus; b) Postpetiolus; c) Gastertergit 1; d) Tergit 2; e) Tergit 3; f) Tergit 4; g) Sternit 1; h) Sternit 2; i) Sternit 3; j) Sternit 4; k) Poren im Chitin; l) Intersegmentalhäute; m) Vorderdarm; n) Mitteldarm; o) Enddarm (zusammengepresst); p) Unreife Eizellen; q) Reife Eizellen; r) Receptaculum seminis; s) Fettzellen.

Proximal an der Segmentgrenze bleibt eine relativ kleine Strecke der Intersegmentalhäute durchsichtig, eine Chitineinlagerung hat also hier nicht stattgefunden; dieser Bereich, welcher jeweils von dem angrenzenden Tergit überdeckt wird, ist gegenüber dem Befund am stenogastrischen ♀ zwar auch verdickt, aber nicht chitinös verstärkt, er bleibt also elastisch und ermöglicht somit in geringeren Grenzen nach Bedarf eine zusätzliche Ausdehnung des Gasters. Das Chitin der Intersegmentalwände zeigt ähnlich wie die primäre Endocuticula geschichtete Struktur, nach aussen folgt eine dünnere kompaktere Zone. MEYER (1952) hat ähnliche Einlagerungen in die ebenfalls stark gestreckten und vor allem nach den Seiten hochgewölbten Intersegmentalwänden bei dem physogastrischen *Anerg.*-♀ festgestellt. Das « Pseudo-chitin » von *Anerg.* macht indessen einen elastischeren und weicheren



Eindruck als das von *Tel.* Die *Hypodermis* ist in einem Übergangsstadium von der stenogastren zur physogastren Phase bei *Tel.* unter den sich dehnenden und verdickenden *Intersegmentalwänden* besonders gut ausgebildet im Gegensatz zur *Hypodermis* unterhalb der *Tergite* und *Sternite*, die sich selbst wie erwähnt kaum noch verändern. Die chitinöse Verstärkung der gedehnten und gewölbten *Intersegmentalwände* ermöglicht einen hinreichenden Widerstand gegen den vor allem durch die mächtige Entfaltung der Ovarien bewirkten hohen Binnendruck.

### *Fettkörper*

Beim stenogastren *Tel.-♀* finden wir die Fettzellen in den Winkeln und sonstigen ungenutzten Räumen des Hinterleibes, während der mittlere Teil des Gasters den in Abbildung 4 dargestellten, aus Raumnot bereits nach der Breite orientierten Organen wie Darmtraktus, Malpighigefässen, Ovarien sowie den inneren Geschlechtsorganen verbleibt.

Im Gaster des Übergangsstadiums zur Physogastrie haben die Fettkörper eine reichliche Zunahme erfahren, sofern die über dem Durchschnitt der stenogastren Phase stehende Fettkörperanreicherung nicht eine individuelle Besonderheit der untersuchten Ameise ist. In kleinzelligen Komplexen ist der Fettkörper bereits im Gaster der frisch geschlüpften *Tel.-♀* vorhanden. Ob die später zu beobachtende Massierung nur auf einer Vergrößerung der Fettzellen beruht, die offensichtlich ist und auch wie im Thorax (S. 113/114) bei *Anerg.* von MEYER festgestellt wurde oder auch auf einer Anreicherung nach Zahl, lässt sich nicht mit Sicherheit entscheiden. Wahrscheinlich sind beide Wege möglich. *Aufbaustoffe* können, abgesehen von Resorption im Darm auch vom Thoraxgewebe her bezogen werden, von *histolysierten Muskeln* und von den dort befindlichen Fettkörpern selbst (vgl. S. 113).

Im physogastren *Tel.-♀* selbst hat sich die Zahl der Fettkörper verringert, dazu sind die Fettzellen noch mehr als bisher in die äussersten Winkel, besonders in die durch starke Aufwölbung der *Intersegmentalhäute* gebildeten Vorbuchtungen zusammengedrängt. Die Physogastrie beruht also bei *Tel.* nicht auf einer überreichen Hypertrophie des Fettkörpergewebes (vgl. Exsudatgewebe S. 108), sondern auf einer überreichen Entfaltung der Gonaden, für die Fettkörper verbraucht werden.

### *Gonaden.*

Im stenogastren *Tel.-♀* sind die Ovarien, obwohl sie in dem stark abgeflachten Gaster verglichen mit den anderen Organen einen nicht unbeträchtlichen Raum einnehmen, doch noch so klein, wie später ein reifes *Tel.-Ei*, das allerdings eine bedeutende Grösse aufweist. Im physogastren *Tel.-♀* ist fast das ganze aufgeblähte Gaster erfüllt

von den inzwischen mächtig herangewachsenen Ovarien (Abb. 25). Die Ovariolen werden an ihrem distalen Ende nicht von einem Terminalstrang zusammengehalten; sie liegen vielmehr strahlenförmig von dem Einmündungspunkt in die Oviducte nach allen Seiten hin sich ausbreitend im ganzen Gaster in bester Raumausnutzung zerstreut. Die Mehrzahl der Ovariolen strahlt vom Oviductus aus in Richtung zum Thorax und nach den Seiten des Gasters, aber auch analwärts ziehen Ovariolen, so dass hier junge Eizellen neben reifen vor dem Austritt stehenden Eiern zu liegen kommen. Die Mehrzahl der reifen Eier befindet sich zentral im physogastrischen Teil des Hinterleibes. Cranialwärts reichen die Ovariolen an Mitteldarm, Kropf und Oesophagus vorbei bis zum Postpetiolus, in dessen Nähe (Abb. 25) noch Anschnitte von jungen Oocyten zu erkennen sind. Am Integument sind Oocyten zur Raumausnutzung anstelle zurückgebildeter Hypodermiszellen angelagert, vor allem unter den Tergiten und über den Sterniten, während an den Intersegmentalpartien noch Fettkörper übrig geblieben sind. Im Bereich der reifen Eier kann der Darmtraktus zeitweise so stark zusammengedrückt sein, dass er kaum durchgängig sein dürfte. Bemerkenswert ist noch die überreiche, in Abbildung 25 nicht eingezeichnete Entfaltung der Tracheen, die den reich entwickelten Ovariolen Halt bieten.

Die Fettkörper, welche zuvor in der stenogastrischen Phase im Vergleich zum Ovar sehr gross wirkten, erscheinen nun relativ klein, obwohl sie absolut jetzt grösser sind.

#### ÜBER PARASITISCHE NEMATODEN IM THORAKALEN MUSKELGEWEBE

Kollege KUTTER hatte bereits aus dem im Jahre 1949 von ihm entdeckten ersten *Tel.*-Nest einige ♀♀ zur histologischen Untersuchung zur Verfügung gestellt. Es handelt sich um geflügelte ♀♀, die aber keine Flugversuche machten, sie waren im Nest begattet worden. An den Schnittserien gab sich die Ursache des mangelnden Flugvermögens zu erkennen. Die seinerzeit untersuchten *Tel.*-♀♀ waren nämlich von Nematoden parasitiert. Das histolysierte ursprüngliche Muskelgewebe ist stark durchsetzt von Nematodencysten (Abb. 26). JANET (1893, 1894) erwähnt Nematoden, die er in den Pharyngealdrüsen von *Formica rufa* L. und anderen Ameisen gefunden hat. Vermutlich handelt es sich aber nicht um *Pelodera janeti* Lazace-Duthiers, sondern um eine andere Spezies mit abweichender Lebensweise. JANET hält die in den Pharyngealdrüsen lokalisierten Nematoden für ziemlich harmlos, was jedoch nicht immer zutreffen dürfte. Die Nematoden der *Tel.*-♀♀ haben deutliche pathologische Veränderungen in

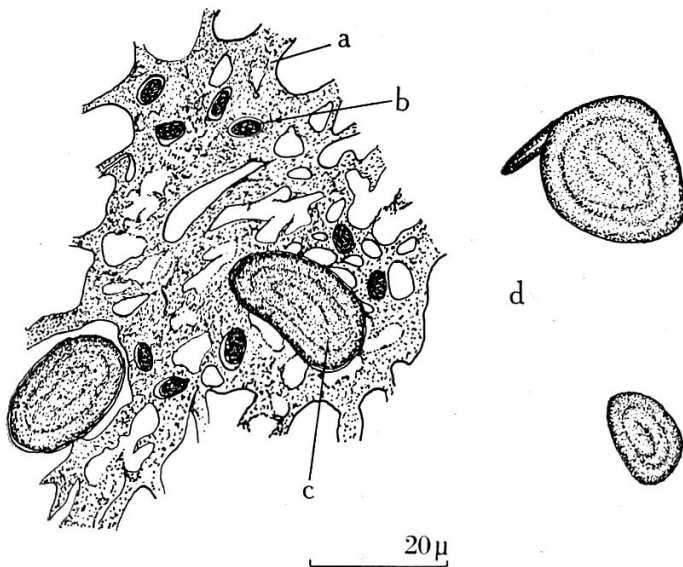


Abb. 26. — Schnitt durch Flugmuskulatur eines *Teleutomyrmex*-♀ mit Nematoden. — a) Stark degenerierte, indirekte Flugmuskulatur; b) Zellen mit grossen Kernen, evt. (Haemocyten); c) Cysten; d) Nematodencysten herausgezeichnet, oben: infolge Präparation Körperenden aus Cyste herausragend, unten: Cyste geschlossen.

ihren Wirten verursacht. Das Thoraxgewebe ist, wie bereits erwähnt, stark histolysiert, auch die Hypodermis weist Degenerationserscheinungen auf, vom Fettgewebe sind nur noch spärliche Reste vorhanden, auch auf das Mitteldarmepithel und auf die Ovarien erstreckt sich die Wirkung der Parasiten. Während in gesunden jungen *Tel.*-♀♀ in dem ohnedies stark abgeflachten Gaster die Organe dicht aneinander gedrängt liegen, ist das Gaster der kranken *Tel.*-♀♀ fast leer. Zum Nematodenbefall von Ameisen vgl. ferner die zitierten Arbeiten von KLOFT. Über einige Befunde an Pharyngealnematoden in *Anergates atratulus* berichtet MEYER

demnächst in der Zeitschrift für Parasitenkunde. Eine zusammenfassende Bearbeitung dieser Schmarotzer seitens Fräulein SCHERER (vgl. S. 84) ist im Gang.

#### BESPRECHUNG DER ERGEBNISSE

Die parasitischen Ameisen sind ein Musterbeispiel für die Übereinstimmung von Lebensweise und Körperbau; an sich erscheint dem Biologen diese Harmonie als etwas Selbstverständliches und doch werden damit Probleme berührt, die bis heute keineswegs befriedigend geklärt sind; denn im Anschluss an die deskriptive Darstellung von Lebensform und Körperform erhebt sich die Frage nach dem wirksamen Prinzip, das diesem kausalen Zusammenhang zugrunde liegt. Wir können wohl sagen: die Amazonenameisen (*Polyergus rufescens* Latr.) oder die Säbelameisen (*Strongylognathus huberi* For.) haben spitz zulaufende säbelförmige Kiefer, weil solche einerseits für ihr Sklavereihandwerk besonders geeignet sind und andererseits diese Sozialparasiten von den Wirtsameisen gefüttert und betreut werden, während andere «sklavenhaltende» Ameisen, die wie die Blutrote Raubameise *Raptiformica sanguinea* Latr. auch noch selbständig leben können, hierzu ihre gezähnten Kiefer benötigen. Wir können weiterhin befriedigende Erklärungen betreffend die Formung der sozialparasitischen Bezie-

hungen zwischen den Herrenameisen und den Hilfsameisen geben und darlegen, wie sich die Eigenschaften der Parasiten in engster Anlehnung an die Fähigkeiten der Wirtsameisen entwickelt haben (GÖSSWALD 1938 a), indem z. B. die Wirtsameisenkönigin getötet werden kann, wenn die Wirtsameisenarbeiterinnen reproduktionsfähig sind (*Epimyrma gösswaldi-Leptothorax unifasciatus*), während im Zusammenleben mit einer Wirtsameisenart (*Tetramorium caespitum*), deren Arbeiterkaste nicht zur Eiablage und somit auch nicht zur Ergänzung des Arbeiterinnenbedarfes in der Lage ist<sup>1</sup>, die parasitische Königin zumal wenn ihre Arbeiterkaste fehlt oder stark degeneriert ist, sich mit der Wirtsameisenkönigin alliieren muss (*Teleutomyrmex schneideri*, *Strongylognathus testaceus*). Gelegentlich, aber wohl nicht allgemein gültig, können wir auch phylogenetische Thesen aufstellen, so die nahe Verwandtschaft der Parasiten mit den Wirtsameisen (WASMANN), die Weiterentwicklung scheint manchmal sich vor unseren Augen abzuspielen, indem sich Beziehungen aufstellen lassen zwischen der Zahl des Arbeiterstandes der Parasiten und der Leistung für die gemischte Kolonie. Je wertloser der Arbeiterstand, desto stärker die Rückbildung, bis schliesslich wieder die niedrige Stufe des arbeiterlosen Insekts erreicht ist, aber ohne die Möglichkeit eines nochmaligen Aufstieges (GÖSSWALD). Eine in Abwandlung begriffene Art ist *Epimyrma gösswaldi*, bei der die Gliederzahl der Fühler sowie der Kiefer- und der Lippentaster schwankt, oft bei Individuen des gleichen Nestes. Für *Anergates atratulus* wurden seit der Erstbeschreibung bis heute beträchtliche Veränderungen z. B. des Flügelgeäders und des Stachelapparates festgestellt (MEYER), sofern es sich nicht um geographische Besonderheiten handelt. Dazu sei noch auf ontogenetische Verschiedenheiten der Myrmicinen und Camponotinen hingewiesen, indem Flügelmuskel bei den Arbeiterinnen in einem Fall angelegt werden, im anderen nicht (KLOFT 1949). Auch BIER (Dissertation) hat durch histologische und ontogenetische Untersuchungen festgestellt, dass bei den Myrmicinen die Arbeiterinnen den Vollweibchen näher stehen als bei den Camponotinen.

Zusammenfassend lässt sich also die Konstruktion des Körpers der Ameisen, speziell der Sozialparasiten in kausale Beziehungen bringen zur eigenen Lebensweise und zur Umwelt, auch ontogenetische und phylogenetische Beziehungen lassen sich einordnen, aber über das allen diesen Entwicklungsvorgängen zugrunde liegende wirk-same Prinzip wissen wir nichts. Diesbezügliche Hypothesen können, wenn man jede für sich allein betrachtet, wegen ihrer Einseitigkeit nicht befriedigen, ein Zeichen, dass wir noch zu wenig wissen.

---

<sup>1</sup> Die Produktionsfähigkeit der Ameisenarbeiterinnen dürfte in normalen Kolonien eine Ausnahme sein, wie aus einer demnächst im *Bulletin de l'Union internationale pour l'étude des insectes sociaux* erscheinenden Arbeit meines Schülers BIER hervorgeht.



Von der genetischen Seite wurde das Problem des Sozialparasitismus der Ameisen noch nicht in Angriff genommen, engste Zusammenarbeit zwischen dem Genetiker und Biologen wäre hierzu wegen der Kompliziertheit der Lebensverhältnisse erforderlich. Ein bisher unüberwindliches Hindernis ist die Kleinheit gerade der Hymenopteren-Chromosomen.

BÖCKER (1935) hat in einer sehr verdienstvollen Bearbeitung seine vergleichende biologische Anatomie der Wirbeltiere zusammengestellt. Ein solches Ordnen muss auch für die parasitischen Ameisen erstrebt werden; zunächst heisst es bescheiden Bausteine zusammentragen. In diesem Sinne mögen auch die histologischen Untersuchungen an *Teleutomyrmex schneideri* aufgefasst werden und die nachfolgenden Bearbeitungen meiner Schüler. Vieles hätte noch zur Vertiefung unserer Kenntnisse aus den vorliegenden Schnittpräparaten herausgeholt werden können, Zeitmangel lässt aber eine gründlichere Bearbeitung zunächst nicht zu. Eine spätere zusammenfassende Darstellung über die histologischen Befunde an verschiedenen Arten soll diese Lücke schliessen.

Die untersuchte Ameise ist so extrem parasitisch, dass die zutage getretene parasitisch-biologische Prägung ihrer morphologisch-anatomischen Konstruktion bis hinein in Besonderheiten des Gewebes nicht überrascht.

Den besten Ausdruck findet eine solche ungewöhnliche Lebensform im Bau des Gehirnes, insbesondere der stark zurückgebildeten assoziativen Zentren, doch sollte aus dem erwähnten Grunde (S. 103) dieser Punkt in der vorliegenden Arbeit nicht näher ausgeführt werden. Inwieweit die von dem Bau bei anderen Ameisen abweichende Gestaltung und Lage der Bauchganglien in Beziehung zur Lebensweise steht, lässt sich vielleicht durch Vergleiche später erkennen. Das Vorrücken und Zusammenrücken von Ganglien kann als Weiterentwicklung des Zentralnervensystems bei einer hochspezialisierten Ameise gedeutet werden, womit sich aber durchaus nicht höhere psychische Fähigkeiten begründen lassen. Das grosse Volumen des im Gaster liegenden Ganglienkomplexes liesse sich in Verbindung mit besonderen Leistungen für den physogastren Hinterleib bringen.

Im Zusammenhang mit dem Verlust wichtiger sozialer Betätigungen, wie Nestbau, Brutpflege, Trophallaxis, selbständigem Nahrungserwerb stehen Rückbildungen gewisser Teile der Mundwerkzeuge sowie der Kopfextremitäten-Muskulatur und Drüsen, wobei besonders auf das Fehlen der Maxillardrüsen und die ausserordentliche Rückbildung der Labialdrüse hingewiesen sei, während die Mandibulardrüse einen durchaus funktionsfähigen Eindruck erweckt.



Das intensive Belegen der Parasiten durch ihre Wirtsameisen dürfte durch die auffälligen Drüsenhaare und Poren in der Region des Thorax, Petiolus und Vordergasters eine Begründung finden. Schon zum Gelingen der Adoption parasitischer ♀♀ in Wirtsameisennestern spielt der Parasitenduft und -geschmack eine grosse Rolle. Die Rückbildung der Metathorakaldrüsen, die sonst den spezifischen Duft der Königin bestimmen, erleichtert das Einleben der sehr passiven *Tel.*-Königin und ihr Zusammenleben mit der *Tetram.*-Königin, sofern die Annahme über die Bedeutung der Metathorakaldrüsen zu Recht besteht. KUTTER weist auf die Rückbildung des tibiotarsalen Putzapparates bei *Tel.* und anderen Parasiten hin und folgert, dass die Preisgabe der selbständigen Körperreinigung auf die intensive Pflege durch die Wirtsameisen zurückzuführen ist. Die Bedeutung der Tibiendrüse ist noch unklar. Auf die für Ameisen ungewöhnlich gute Ausbildung des Aroliums und die Anklammerung der Parasiten auf den Wirtsameisen sei in diesem Zusammenhange hingewiesen.

Das Flugvermögen des *Tel.*-♀ ist gut entwickelt, wie unmittelbare Beobachtung und die ausgezeichnete Ausbildung des thorakalen Endoskeletts sowie der Muskulatur beweisen. Immerhin sind die Facettenaugen und die Lobi optici zurückgebildet, was auf eine Einschränkung der Bewegungstüchtigkeit im Freien hinweist. Vielleicht ist beim ♂ von *Tel.* das Flugvermögen und die Flugmuskulatur verkümmert, da die Begattung im Mutternest stattfindet, wie biologische Beobachtungen und histologische Untersuchungen zeigen. Das *Tel.*-♂ ist zwar noch geflügelt, um so interessanter sind histologische Untersuchungen, sobald *Tel.*-♂♂ zur Verfügung stehen. Eindeutig zurückgebildet ist das Flugvermögen bei den *Anergates*-♂♂, die sowohl der Flügel wie der Flugmuskulatur entbehren und im Zusammenhang hiermit weitere Rückbildungserscheinungen aufweisen. An dem Beispiel von *Tel.* zeigt sich, dass die Begattung im Nest dem Verlust der Flügel vorausgehen kann. Die auf solche Weise herbeigeführte Adelphogamie mag selbst begründet sein in der Seltenheit solcher hochspezialisierter Sozialparasiten und der hieraus folgernden geringen Wahrscheinlichkeit des Zusammentreffens der Geschlechter aus fremden Nestern im Freien. Durch die Geschwisterbegattung und die Isolierung wird aber eine Anreicherung von spezifischen, in diesem Fall parasitär ausgerichteten Anlagen gefördert. Die Anlehnung, aber auch die Bindung an die Wirtsameisen gestaltet sich immer enger, so kommt es zugleich zu den in der vorliegenden Arbeit dargelegten Ausfallserscheinungen, die sich zunehmend im Sinne einer regressiven Evolution auswirken. MEYER (1952) vergleicht die Rückbildungen an *Anergates* mit der regressiven Evolution mancher Höhlen-

tiere nach KOSSWIG (1949). Sowohl biologisch und damit morphologisch wie genetisch erscheint, nachdem einmal eine solche Richtung eingeschlagen ist, die Rückkehr zur «normalen» Lebensweise oder gar der nochmalige Aufstieg zum Besitz vollwertiger Arbeiter ausgeschlossen. Eher wäre eine sprunghafte Mutation zur Arbeiterlosigkeit ohne Einschaltung der erwähnten Übergangsformen möglich (vgl. KUTTER 1951).

Der Stachelapparat des *Tel.*-♀ ist mit dem damit in Zusammenhang stehenden Drüsen und Muskeln zurückgebildet. Eine solche Rückbildung entspricht bei Parasiten der Verträglichkeit ihrer ♀♀ mit der Wirtsameisenkönigin, während z. B. bei der parasitischen *Epimyrma stumperi*, welche die Wirtsameisenkönigin tötet (allerdings mit den Kiefern), der Stachelapparat recht gut funktionsfähig ist. Auch bei *Anergates* lässt sich die Ausbildung des hier stark degenerierten Stachelapparates in Übereinstimmung mit der Koloniegründungsweise bringen (vgl. S. 103).

Im Mittelpunkt steht die Physogastrie von *Tel.*; sie ist der Ausdruck starker Produktivität. Da unter den Ameisen gerade die seltenen, parasitär hoch spezialisierten Arten physogastrisch sind, darf wohl angenommen werden, dass die überreiche Eiablage den Zweck hat, die Schwierigkeit der Arterhaltung zu überbrücken. Bei *Tel.* ist die Physogastrie z. B. durch die Ineinanderschachtelung der Gastersegmente und durch die Möglichkeit der Streckung und Wölbung des Gasters mittels langer gefalteter Intersegmentalwände derart gut morphologisch fundiert, dass es sich wohl um das Ergebnis einer langen, gerichteten Entwicklung handelt. Die Einlagerung von Chitin in die hochgewölbten Intersegmentalwände, die starke abdominale Muskulatur, die an besonderen zapfenförmig nach innen vorspringenden Chitinleisten ansetzt, ermöglicht den Widerstand gegen einen starken Binnendruck der ungewöhnlich zahlreichen und nach allen Seiten im physogastrischen Hinterleib entfalteten Ovarien. Die Grösse des physogastrischen Hinterleibes fällt umso mehr auf, als der stenogastre Hinterleib zufolge seines stark abgeflachten Baues ungewöhnlich wenig Raum für die darin zwangsläufig nach der Breite orientierten Organe bietet. Im Zusammenhang mit der starken Eiproduktion steht auch das relativ grosse Receptaculum seminis und der grosse Durchmesser des Oviductus communis. Ein besonders reichhaltiges Tracheensystem versorgt die Organe mit Sauerstoff und dient zugleich als Aufhängeapparat und Druck-Ausgleich. Aufbaustoffe für die Reifung der zahlreichen Eier werden abgesehen von der Fütterung durch die Wirtsameisen durch Histolyse der thorakalen Muskulatur bezogen. Die postimaginale Vergrösserung des auch bei *Anergates* festgestellten Zellvolumens der Fettkörper und anderen Gewebe und Zellen kann in Zusammenhang stehen mit der irreversiblen Physogastrie.

### Schluss, Zusammenfassung

1. Die nicht durch die parasitische Lebensweise von *Teleutomyrmex schneideri* besonders beeinflussten Organe werden in einer allgemeinen Besprechung von Kopf, Thorax und Gaster dargestellt. Nur die Besonderheiten werden eingehend aufgeführt.

2. Im Zusammenhang mit der biologisch bedingten Verkümmern der Mundwerkzeuge sind auch Muskeln der Kopfextremitäten zum Teil zurückgebildet.

3. Auch das Fehlen, beziehungsweise Rudimentärwerden von Drüsen ist bedingt durch die unselbständige Lebensweise, vor allem durch die Fütterung der Parasiten seitens der Wirtsameisen und durch mangelnde eigene Brutpflege, die ebenfalls von den Wirtsameisen abgenommen wird. Die Mandibulardrüsen, deren Funktion hier nicht bekannt ist, weisen allerdings eine sehr gute Ausbildung auf; Maxillardrüsen fehlen (wie bei *Anergates* im Gegensatz zur Wirtsameise *Tetramorium*). Die Pharyngealdrüsen sind zurückgebildet, haben jedoch grosse Zellen. Besonders auffallend ist das Rudimentärwerden der Labialdrüsen, die nur noch in Form eines einzigen Läppchens vorhanden sind, das gleich im Thorax in den Oesophagus einmündet. Noch stärker ist die Rückbildung dieser Drüsen bei *Anergates* (MEYER). Metathorakaldrüsen konnten nicht festgestellt werden. Dagegen sind Drüsenhaare und Chitinporen auf Thorax, auf den Petioli und noch auf dem ersten Gastersegment sehr verbreitet; sie weisen auf das intensive Belecken der Parasiten seitens der Wirtsameisen hin, wodurch sich zugleich der Mangel eines tibiotarsalen Putzapparates bei *Tel.* erklärt. Eine gut entwickelte Tibiendrüse wurde bei *Tel.* festgestellt. Die Corpora allata sind normal gebaut.

4. Von den Lichtsinnesorganen sind die Facettenaugen mit den Lobi optici gegenüber den besser gebauten Ocellen verkümmert.

5. Das Integument weist als Besonderheit eine starke Vakuolentbildung der Hypodermis auf, welche bald unter den Tergiten und Sterniten zurücktritt, an den Intersegmentalhäuten dagegen sehr gut entwickelt ist. Von diesen Hypodermiszellen geht die starke Chitinanreicherung in die nach der Ausdehnung der Gasterringe beträchtlich verdickten Intersegmentalhäute aus.

6. Stridulationsflächen sind beim *Tel.*-♀ dorsal auf dem ersten Gastersegment, auf dem Postpetiolus und dazu noch ventral an der Basis des Gasters vorhanden. Die Bedeutung des wahrscheinlich funktionsfähigen Stridulationsapparates ist nicht klar.

7. Der Stachelapparat und die Giftdrüsen sind beim *Tel.*-♀ zurückgebildet, was zugleich der Verträglichkeit des parasitischen ♀ mit der Wirtsameisenkönigin entspricht.

8. Vom Zentralnervensystem ist das Gehirn zurückgebildet. Die parasitäre Degeneration kommt besonders zum Ausdruck durch die verkümmerten assoziativen Zentren. (Näheres hierzu bei BRUN). Vom übrigen Zentralnervensystem ist bemerkenswert die Lage des Ganglions 7 im Postpetiolus beim *Tel.*-♀, während dieses Ganglion sonst im Gaster gelegen ist. Ferner sind Ganglien 9, 10 und 11 mit 13 äusserlich zu einem einheitlichen Komplex verschmolzen.

9. Die Ovarien sind im stenogastren *Tel.*-♀ noch sehr unentwickelt, die Zahl der Ovariolen beträgt insgesamt 28-30. Auffallend ist die starke Ausstattung der Ovarien mit Tracheen; auch die relativ bedeutende Grösse des Receptaculum seminis steht in Zusammenhang mit der starken Eiproduktion. Ferner ist der Oviductus communis entsprechend der Grösse der *Tel.*-Eier sehr breit.

10. Die Physogastrie weist auf das wegen einer sehr schwierigen Arterhaltung notwendige hohe Vermehrungspotential hin. Es handelt sich um eine echte Physogastrie; sie ist bedingt durch die ausserordentlich starke Entfaltung der Ovariolen, die lose nach allen Richtungen, bis vor zum Postpetiolus und bis hinten in die Gasterspitze reichen. Als irreversible Veränderung tritt die starke Dehnung und Wölbung des Gasters in Erscheinung. Die zuvor teleskopartig ineinandergeschachtelten Tergite und Sternite, von denen im Querschnitt drei übereinander liegen, werden nach der Streckung der zuvor stark zusammengefalteten Intersegmentalhäute weit auseinandergezogen, die Intersegmentalfalten selbst stark chitinös verdickt, sodass sie zusammen mit der gut entwickelten Muskulatur, die an besonderen nach innen führenden chitinösen Zapfen ansetzt, dem beträchtlichen Binnendruck der physogastren Ovariolen standhalten können. Die reifen, relativ sehr grossen Eier liegen überwiegend zentral im Gaster. Zum Aufbau der Ovariolen werden auch entfernter liegende Organe, wie die Flügelmuskulatur herangezogen, deren Histolyse durch amoeboiden Blutzellen verfolgt werden konnte. Die Querstreifung der Muskelfasern geht in der Nähe der an den Muskelbündeln festsitzenden Blutzellen verloren, letztere gehen in Fettzellen über. Später sind im physogastren *Tel.*-♀ die Fettkörper des Thorax stark vakuolisiert. Im übrigen sind die Fettkörper, Oenocyten und auch andere Zellen im physogastren Tier gegenüber der stenogastren Phase nicht nur bei *Tel.*, sondern auch bei der *Anergates* (MEYER) vergrössert.

11. In der Thorakalmuskulatur von *Tel.*-♀♀ wurden encystierte Nematoden festgestellt. Die befallenen *Tel.* waren zwar im Nest noch begattet worden, zeigten aber keine Neigung zum Flug. Das Muskelgewebe ist unter der Einwirkung der Parasiten bereits in jungen *Tel.*-♀♀ stark histolysiert. Sogar die Organe des Gasters sind verkümmert, z.B. Ovarien und Mitteldarmepithel deutlich zurückgebildet.



12. Die mit der parasitischen Lebensweise und Umwelt in Verbindung stehenden Besonderheiten der morphologischen, anatomischen und histologischen Struktur vom *Tel.*-♀ wurden zusammenfassend und im Vergleich mit anderen Sozialparasiten besprochen und phylogenetische Betrachtungen angeschlossen. Die extrem parasitäre Entwicklung der Ameisen legt die Annahme einer regressiven Evolution nahe.

## LITERATUR

- ADAM, A., 1912. *Bau und Mechanismus des Receptaculum seminis bei den Bienen, Wespen und Ameisen*. Zool. Jahrb. Anat. u. Ont. **35**, 1—74.
- ADLERZ, G., 1887. *Myrmecologica studier, 2. Svenska myror och deras lefnadsförhållanden*. B. h. Svenska Ak. Handl. II, **18**.
- V. ALTEN, H., 1910. *Zur Phylogenie des Hymenoptergehirnes*. Z. Naturwiss. **46**, Jena.
- ARMBRUSTER, L., 1919. *Messbare phänotypische und genotypische Instinktveränderungen*. Arch. Bienenkunde, Heft 5.
- ASSMUTH, J., 1910. *Termitoxenia Assmuthi Wasm.; Anatomisch-histologische Untersuchung*. Dissert. Arbeit gen. v. d. Philosophischen Fakultät der Friedrich-Wilhelm-Universität. Berlin.
- AUTRUM, H. J., 1936 a. *Über Lautäußerungen und Schallwahrnehmungen bei Arthropoden. I. Untersuchungen an Ameisen*. Z. vgl. Physiol. **23**, 332—373.
- 1936 b. *Das Stridulieren und das Hören der Ameisen*. SB. Ges. naturf. Freund. i. Berlin, 210—219.
- BERNARD, FR., 1951. *Ordre des Hyménoptères. Généralités*. In GRASSÉ: *Traité de Zoologie*, X. Insectes supérieurs et Hémiptéroïdes, S. 792, Paris.
- BIER, K. H., 1952. *Über die Fertilität der Ameisenarbeiterinnen, zugleich ein Beitrag zum Problem der Kastendetermination bei den Formiciden*. Dissert. Arbeit. Naturwiss. Fakult. Würzburg, Inst. f. angew. Zoologie.
- BIER, K. H. und MEYER, G., 1951. *Über die Struktur der Peritonealhülle des Formicidenovars*. Zool. Anz. i. Druck.
- BRANDT, ED., 1876. *Anatomical and morphological researches on the nervous system of Hymenoptera Insects*. Ann. a. Mag. Nat. Hist. **13**, Ser. 4.
- 1879. *Vergleichend anatomische Untersuchungen über das Nervensystem der Hymenopteren*. Horae Soc. Entomol. Ross. **15**, Petersburg.
- BRESSLAU, E., 1905. *Der Samenblasengang der Bienenkönigin*. Zool. Anz. **29**, 299—323.
- BRETSCHNEIDER, 1913. *Der Zentralkörper und die pilzförmigen Körper im Gehirn der Insekten*. Zool. Anz. **41**.
- BRUN, R., 1923. *Vergleichende Untersuchungen über Insektengehirne, mit besonderer Berücksichtigung der pilzförmigen Körper*. Schweiz. Arch. Neur. **13**.
- 1925. *Ein Fall von Hirntumor bei der Ameise*. Ibid. **16**, 86—99.
- 1926. *Zur vergleichenden Anatomie des Insektengehirns*. Verh. III. Intern. Entomologen Kongress 1925, 417—432.
- 1932. *Zur Frage der sog. Ocellarglomeruli und den efferenten Verbindungen der pilzhutförmigen Körper (Corp. pedunculata) des Insektengehirns, speziell bei den sozialen Hymenopteren*. Zool. Anz. **97**, 145—155.
- 1952. *Das Zentralnervensystem von Teleutomyrmex Schneideri KUTT.-♀ (Hym. Formicid.)*. Mitt. Schweiz. Ent. Ges. **25**, 73—86.
- CUVIER, 1809. *Vorlesungen über vergleichende Anatomie*.
- DUJARDIN, 1850. *Mémoires sur le système nerveux des Insectes*. Ann. Sc. Nat. (Zool.) **14**.
- EMERY, C., 1888. *Über den sog. Kaumagen einiger Ameisen*. Z. wiss. Zool. **46**, 378—412.
- FLÖGEL, J. H. L., 1878. *Über den einheitlichen Bau des Gehirns in den verschiedenen Insektenordnungen*. Z. wiss. Zool., Suppl. **30**.



- FOERSTER, E., 1912. *Vergleichend-anatomische Untersuchungen über den Stachelapparat der Ameisen*. Zool. Jahrb. (Anat.) **34**, 347—380.
- FOREL, A., 1874. *Les Fourmis de la Suisse*. N. Denkschr. allg. Schweiz. Ges. Naturw. Zürich. 2. A. La Chaux-de-Fonds, 1920.
- 1878. *Über den Kaumagen der Ameisen*. Mt. Morph. Phys. Ges. München.
- GEIGY und HERBIG, 1949. *Die Hypertrophie der Organe beim Weibchen von Tunga penetrans*. Acta tropica **6**, 246—262.
- GLÖCKNER, W. E., 1951. *Über die Metamorphose des Darmkanals bei Tapinoma erraticum LATR. (Hym. Formic.)* Relationsarbeit aus dem Inst. f. Angew. Zool. Univ. Würzburg.
- GÖSSWALD, K., 1929. *Mermithogynen von Lasius alienus, gefunden in der Umgebung von Würzburg*. Zool. Anz. **84**, Heft 7/8, 202—204.
- 1930 a. *Die Biologie einer neuen Epimyrmica-Art. aus dem mittleren Maingebiet*. Z. f. wiss. Zool. **136**, Heft 3/4, 464—484.
- 1930 b. *Weitere Beiträge zur Verbreitung der Mermithiden bei Ameisen*. Zool. Anz. **90**, Heft 1/2, 13—27.
- 1933. *Weitere Untersuchungen über die Biologie von Epimyrmica gösswaldi MEN. und Bemerkungen über andere parasitische Ameisen*. Z. f. wiss. Zool. **144**, Heft 2, 262—288.
- 1934. *Die Grundzüge der stammesgeschichtlichen Entwicklung des Ameisenparasitismus neu beleuchtet durch die Entdeckung einer weiteren parasitischen Ameise. V. Wanderversammlung deutscher Entomologen in Berlin-Dahlem*. Entomol. Beihefte Berlin-Dahlem, **1**, 57—62.
- 1938 a. *Grundsätzliches über parasitische Ameisen unter besonderer Berücksichtigung der abhängigen Koloniegründung von Lasius umbratus mixtus NYL.* Z. f. wiss. Zool. **151**, 101—148.
- 1938 b. *Über bisher unbekannte, durch den Parasitismus der Mermithiden (Nemat.) verursachte Formveränderungen bei Ameisen*. Z. f. Parasitenkde. **10**, 138—152.
- 1938 c. *Über den Sozialparasitismus der Ameisen*. VII. Internationaler Entomologenkongress. 1149—1155.
- 1941. *Rassenstudien an der Roten Waldameise Formica rufa L. auf systematischer, ökologischer, physiologischer und biologischer Grundlage*. Z. f. angew. Entomol. **28**, 62—124.
- 1950. *Pflege des Ameisenparasiten Tamiclea globula MEIG. (Dipt.) durch den Wirt mit Bemerkungen über den Stoffwechsel in der parasitierten Ameise*. Verhandl. d. deutschen Zoologen i. Mainz 1949, 256—264.
- 1951 a. *Die Rote Waldameise im Dienste der Waldhygiene. Forstwirtschaftliche Bedeutung, Nutzung, Lebensweise, Zucht, Vermehrung und Schutz*. 160 S., 50 Abb. u. 6 Farbtaf.; Metta Kinau Verlag, Lüneburg.
- 1951 b. *Versuche zum Sozialparasitismus der Ameisen bei der Gattung Formica L.* Zool. Jahrb. Abt. Syst. **80**, Heft 5/6, 533—582.
- HANSTRÖM, B., 1926. *Untersuchungen über die relative Grösse der Gehirnzentren verschiedener Arthropoden unter Berücksichtigung der Lebensweise*. Z. mikrosk.-anat. Forschg. **7**.
- 1928. *Vergleichende Anatomie des Nervensystems der wirbellosen Tiere*. Berlin.
- HERFS, A., 1926. *Ökologische Untersuchungen an Pediculoides ventricosus (Newp.)*. Zoologica, Heft 74.
- HÖLLDOBLER, K., 1936. *Beiträge zur Kenntnis der Koloniegründung der Ameisen*. Biol. Zentralbl. **56**, Heft 5/6, 230—248.
- JANET, M.-CH., 1893. *Sur les Nématodes des glandes pharyngiennes des Fourmis (Pelodera sp.)*. C. w. hebdom. des séances de l'Acad. des Sciences, **117**, 700.
- 1894 a. *Sur l'anatomie du pétiole de Myrmica rubra L.* Mém. Soc. Zool. France, **7**.
- 1894 b. *Pelodera des glandes pharyngiennes de Formica rufa*. Mém. Soc. Zool. France **7**, 45.
- 1894 c. *Sur la morphologie du squelette des segments post-thoraciques chez les Myrmicides (Myrmica rubra L. femelle)*. Mém. Soc. Ac. Oise **15**, 591—611.

- 1894 d. *Sur l'appareil de stridulation de Myrmica rubra* L. Ann. Soc. ent. France **63**, 109—117.
- 1894 e. *Sur les nerfs de l'antenne et les organes chordotonnaux chez les fourmis*. C. R. hebd. Ac. Sc. Paris **118**, 814.
- 1894 f. *Sur le système glandulaire des fourmis*. C. R. hebd. Ac. Sc. Paris **118**, 989.
- 1895 a. *Sur l'organe de nettoyage tibio-tarsien de Myrmica rubra* L., race *levinodis* Nyl. Ann. Soc. ent. France **63**, 691—704.
- 1895 b. *Sur les muscles de fourmis, des guêpes et des abeilles*. C. R. hebd. Ac. Sc. Paris **121**, 610—613.
- 1895 c. *Structure des membranes articulaires des tendons et des muscles (Myrmica, Camponotus, Vespa, Apis)*.
- 1897. *Limites morphologiques des anneaux post-céphaliques et musculature des anneaux post-thoraciques chez la Myrmica rubra*.
- 1898 a. *Sur un organe non décrit, servant à la fermeture du réservoir du venin*. C. R. Ac. Sc. Paris **127**, 638—641.
- 1898 b. *Système glandulaire tégumentaire de la Myrmica rubra. Observations diverses sur les fourmis*.
- 1898 c. *Aiguillon de la Myrmica rubra. Appareil de fermeture de la glande à venin*.
- 1898 d. *Anatomie du corselet de la Myrmica rubra reine*. Mém. Soc. Zool. France **11**, 393—450.
- 1898 e. *Sur les limites morphologiques des anneaux du tégument et sur la situation des membranes articulaires chez les Hyménoptères arrivées à l'état d'imago*. C. R. hebd. Ac. Sc. Paris **126**, 435—437.
- 1898 f. *Sur une cavité du tégument servant, chez les Myrmicinae, à étaler, au contact de l'air, un produit de sécrétion*. C. R. hebd. Ac. Sc. Paris **126**, 1168.
- 1899 a. *Sur les nerfs céphaliques, les corpora alata et le tentorium de la fourmi (Myrmica rubra L.)*. Mém. Soc. Zool. France **12**, 295—337.
- 1899 b. *Essai sur la constitution morphologique de la tête de l'insecte*. Paris.
- 1902. *Anatomie du gaster de la Myrmica rubra*. Paris.
- 1905. *Anatomie de la tête du Lasius niger reine*. Limoges.
- 1906 a. *Remplacement des muscles vibrateurs du vol par des colonnes d'Adipocytes, chez les fourmis, après le vol nuptial*. C. R. hebd. Ac. Sc. Paris **142**, 1095—1098.
- 1906 b. *Sur un organe non décrit du thorax des fourmis ailées*. C. R. hebd. Ac. Sc. Paris **143**, 522—524.
- 1907 a. *Histolyse, sans phagocytose, des muscles vibrateurs du vol, chez la reine des fourmis*. C. R. hebd. Ac. Sc. Paris **144**, 393—396.
- 1907 b. *Histogenèse du tissu adipeux remplaçant les muscles vibrateurs histolysés après le vol nuptial chez les reines des fourmis*. C. R. hebd. Ac. Sc. Paris **144**, 1070—1073.
- 1907 c. *Anatomie du corselet et histolyse des muscles vibrateurs, après le vol nuptial chez la reine de la fourmi (Lasius niger)*. Limoges.
- JONESCU, C. N., 1909. *Vergleichende Untersuchungen über das Gehirn der Honigbiene*. Z. Naturwiss. **45**.
- KARAWAJEW, 1897. *Vorläufige Mitteilung über die innere Metamorphose bei Ameisen*. Zool. Anz. **20**, 418—422.
- 1898. *Die nachembryonale Entwicklung von Lasius flavus*. Z. wiss. Zool. **64**.
- KENYON, F. C., 1895. *The brain of the bee*. J. comp. Neur. **6**.
- KLOFT, W., 1949. *Über den Einfluss von Mermisparasitismus auf den Stoffwechsel und die Organbildung bei Ameisen*. Z. Parasitenkde. **14**, 390—422.
- 1950. *Ökologische Untersuchungen zur Verbreitung der Mermithiden bei Ameisen*. Zool. Jahrb. Syst. **78**, 526—530.
- KOSCHEVNIKOV, G., 1891. *Zur Anatomie der männlichen Geschlechtsorgane der Honigbiene*. Zool. Anz. **14**, 393—396.
- KOSSWIG, C., 1949. *Phänomene der regressiven Evolution im Lichte der Genetik*. Osman Yalkin Matbaasi, Istanbul.
- KRUG, E., 1951. *Entwicklung des Darmtraktes bei Leptothorax tuberum unifasciatus* NYL. (Hym. Formic.) Rel. Arb. aus d. Institut f. Angew. Zool. Univ. Würzburg.

- KUTTER, H., 1945. Eine neue Ameisengattung, *Doronomyrmex*. Mittlg. Schweiz. Entom. Ges. **19**, 485—487.
- 1950 a. Über eine neue extrem parasitische Ameise. I. Mitteilung. Ibid. **23**, 81—94.
- 1950 b. Über zwei neue Ameisen. I. *Chalepoxenus insubriens* spec. nov.; II. *Epimyrmex stumperi* nov. spec. Ibid. **23**, 337—346.
- 1950 c. Über *Doronomyrmex* und verwandte Arten. Ibid. **23**, 347—353.
- 1951. *Epimyrmex stumperi* KUTTER (Hym. Formicid.) 2. Mitteilung. Ibid. **24**, 153—174.
- MEINERT, FR., 1860. Bidrag til de danske Myrers Naturhistorie. Dansk Vetensk Selskabs. 5.
- MERGELSBERG, O. 1934. Über den Begriff der Physogastrie. Zool. Anz. **106**, 97—105.
- MEYER, G. F., 1951. Versuch einer Darstellung von Neurofibrillen im Zentralnervensystem verschiedener Insekten. Zool. Jahrb. Anat. Ontog. **71**, 413—426.
- 1952 a. Histologische Untersuchungen an der arbeitlosen Ameise *Anergates atratulus* SCHENCK (Hym. Formicid.) (Im Druck.) Z. Morphol. Ökol. Tiere.
- 1952 b. Zur Histopathologie einiger Ameisen. (Im Druck.) Z. f. Parasitenk.
- PANDAZIS, H., 1930. Über die relative Ausbildung der Gehirnzentren bei biologisch verschiedenen Ameisenarten. Z. f. Morphol. u. Ökol. d. Tiere, **18**, 114—169.
- PEREZ, CH., 1901. Sur les Énocytes de la Fourmi rousse. Bull. Soc. Entom. France.
- PFLUGFELDER, O., 1948. Volumetrische Untersuchungen an den Corpora allata der Honigbiene *Apis mell.* L. Biol. Zbl. **67**.
- PIETSCHKER, H., 1911. Das Gehirn der Ameise. Z. Naturwiss. **47**.
- RABL-RÜCKHARD, 1875. Über Insektengehirne. Arch. f. Anat.
- RAIGNIER, A., 1933. Over den Aard en de Beteekenis van het Stridulatiegeluid der Mieren. Natura, 1—16.
- SNODGRASS, B. E., 1910. The anatomy of the Honey-bee. Washington.
- 1925. Anatomy and Physiology of the Honey-bee. Mc. Graw-Hill, Bock Comp. New York.
- 1926. The morphology of insect sense organs and the sensory nervous system. Smith. Miscellan. Collections **77**, Nr. 8.
- SCHWAMMERDAM, 1737. Biblia naturae. Insecta insectorum.
- STUMPER, R., 1951. *Teleutomyrmex schneideri* KUTTER (Hym. Formicid.) II. Mitteilung: Über die Lebensweise der neuen Schmarotzeraameise. Mitt. d. Schweiz. Entomol. Ges. **24**, 129—152.
- STUMPER, R. und KUTTER, H., 1950. Sur le stade ultime du parasitisme social chez les fourmis, atteint par *Teleutomyrmex Schneideri* (subtrib. nov.; gen. nov.; spez. nov. KUTTER). Compt. séances de l'Acad. des Sciences **231**, 876—878.
- TREVIRANUS, 1818. Biologie **5**.
- VIALLANES, H. A., 1893. Aperçu général de l'organisation du système nerveux des Articulés. Ann. Sc. Nat. (Zool.) **14**, 6<sup>e</sup> Sér., Paris.
- WERRINGLOER, ANNELIESE, 1932. Die Sehorgane und Sehzentren der Dorylinen nebst Untersuchungen über die Facettenaugen der Formiciden. Z. w. Zool. **141**, 432—524.
- WEYER, F., 1928. Untersuchungen über die Keimdrüsen bei Hymenopterenarbeiterinnen. Inaug. Diss. Akad. Verl. Ges. Leipzig.
- 1936. Über drüsenartige Nervenzellen im Gehirn der Honigbiene. Zool. Anz. **112**, 137—141.
- WIELAND, H., 1950. Vergleichend anatomische Studien über den Darmtraktus bei *Lasius niger* L. und *Myrmica rubra ruginodis* NYL. (Hym. Formicid.) Relationsarbeit aus d. Inst. f. Angew. Zool. Univ. Würzburg.
- ZANDER, E., 1911. Der Bau der Biene. Handbuch der Bienenkunde.
- ZIEGLER, H. E., 1910. Über den Begriff des Instinktes einst und jetzt. (Anhang: Die Gehirne der Bienen und Ameisen.)