

Interaktionen mit Hilfsameisen der Untergattung *Serviformica* im Rahmen der Raubzüge von *Polyergus rufescens* (Hymenoptera, Formicidae)

Von Volker BOROVSKY und Gerhard HELLER

Zusammenfassung

Als obligatorischer Dulot ist die Amazonenameise *Polyergus rufescens* ohne Hilfsameisen nicht lebensfähig. Sie führt gegen einige Arten des mit ihr nahe verwandten Subgenus *Serviformica* Raubzüge durch. Die Räuber sind prinzipiell nur an der Brut der Wirtsameisen interessiert und schonen in der Regel die Nestbewohnerinnen. Die Nester der in Frage kommenden Hilfsameisen werden von Pfadfinderinnen ausgekundschaftet, die nach ihrer Rückkehr in das eigene Nest eine Rekrutierung der Artgenossen mit anschließendem Raubzug auslösen. Sowohl für den Ausmarsch, als auch für die Aufrechterhaltung der Marschordnung und die Invasion der Wirtsnester kommen verschiedene chemische Substanzen zum Einsatz. Die Abwehrmechanismen der betroffenen Nestbewohnerinnen sind von der Volksstärke und Species abhängig und reichen von Stillhalten, Aufgabe und Flucht über eine meist wenig erfolgreiche Verteidigung bis zur Abwehr der Räuber. In einem koevolutionären Prozess entwickeln beide Kontrahenten Angriffs- bzw. Verteidigungsstrategien.

Abstract

As an obligatory dulotic ant, the Amazon *Polyergus rufescens* cannot survive without host ants. This species has to conduct raids on some species of the closely related subgenus *Serviformica*. The raiders are basically only interested in the brood and are usually sparing the inhabitants of the nest. These nests are explored by scouts, which cause a recruitment of nest mates and the following raid after returning to their home nest. Several chemical substances are used to control the decampment as well as the organization of the marching order and the invasion of the host nests. The defensive strategies of the concerning inhabitants in the host nest are depending on the size of their population, the species and range from keeping still, capitulating, escaping, unsuccessful defending to highly successful defending. In a process of co-evolution both antagonists evolve strategies of attacking and defending respectively.

Einleitung

Die Amazonenameise *Polyergus rufescens* (LATREILLE, 1798) ist obligatorische Sklavenjägerin bei verschiedenen *Serviformica*-Arten. Ohne diese Wirte ist sie nicht lebensfähig und daher immer nur in gemischten Nestern anzutreffen. Das beginnt bei der parasitischen Koloniegründung in artfremden Nestern und reicht über das Aufziehen der Brut bis zur täglichen Ernährung der Imagines. Da die Königinnen der Wirtsameisen im Zuge der Nestgründung getötet werden, ist das in weiterer Folge herangezogene Amazonenvolk auf Brutraub angewiesen, um den Bestand an Wirtsarbeiterinnen, bedingt durch den natürlichen Abgang, auszugleichen bzw. zu erhöhen und damit eine gedeihliche Entwicklung der eigenen Art zu gewährleisten. Die Amazonenameisen selbst kann man nur im

Schlagworte

Polyergus rufescens, *Formica* (*Serviformica*) spp., Raubzüge, Einsatz chemischer Substanzen, Koevolutionäre Entwicklung, Angriffs- und Abwehrmechanismen.

Keywords

Polyergus rufescens, *Formica* (*Serviformica*) spp., raids, using chemical substances, coevolutionary development, Mechanisms of attacking and defending

weitesten Sinne als Arbeiterinnen bezeichnen, ihre Tätigkeit reduziert sich auf das Heranschaffen der Brut von Hilfsameisen und auf die Verteidigung des eigenen Nestes. „Dagegen ist ihre Fähigkeit zum Auffinden und Überwältigen von Wirtsnestern durch eine hervorragende Orientierung und Rekrutierung und die Ausbildung überlegener Waffen und Kampftechniken vervollkommnet“ (SEIFERT 2007).

Tatsächlich zeigen die Amazonenameisen eine Reihe von morphologisch-funktionellen Anpassungen an ihre spezielle Lebensweise (JAMES 2001, GRASSO et al. 2005). Dazu gehören die säbelförmigen Mandibeln, die für die Nahrungsbereitung ungeeignet sind, sehr wohl aber für den Kampf wirksame Waffen darstellen. Daneben erfolgte eine Rückbildung der Maxillen und Labien, wodurch eine selbständige Nahrungsaufnahme weitgehend unmöglich wird (BECK 1972). *P. rufescens* zeigt auch die für Sozialparasiten typischen Merkmale und Verhaltensweisen, wie die massive Ausgestaltung des Petiolus oder das häufige Vorkommen von flügellosen Internormphen. Auch ein teilweise reduziertes Schwärmverhalten mit der Begattung in unmittelbarer Nestnähe wurde festgestellt (BUSCHINGER 1970, MORI et al. 1994).

Außerdem sind Königin und Arbeiterin imstande, chemische Waffen einzusetzen. Die weiblichen Kasten sind mit einer im Vergleich zu ihren Wirtsameisen deutlich vergrößerten Dufourdrüse ausgestattet, deren Sekrete bei den Arbeiterinnen während der Rekrutierung und der folgenden Raubzüge eine wichtige Rolle spielen (D'ETTORRE et al. 2000, VISICCHIO et al. 2001, GRASSO et al. 2005). Die Königin wendet die Sekrete der Dufourdrüse während des für sie gefährlichen Prozesses der Nestgründung an, um die Aggression der Wirtsameisen zu mildern. (GRASSO et al. 1997, MORI et al. 2000a, VISICCHIO et al. 2000). Auf die Frage der Pygidialdrüse wird später noch eingegangen. Die Sekrete der Mandibulardrüse kommen während des Eindringens der Amazonen in das Nest der Wirtsameisen zum Einsatz und lösen Alarmierung und Panik bei den Verteidigerinnen aus (TOPOFF et al. 1998, D'ETTORRE et al. 2000, GRASSO et al. 2005). Hinzu kommen hervorragende Orientierungsfähigkeiten mittels einer Kombination von Duftstoffen und der Orientierung nach dem polarisierten Licht im UV-Bereich (GRASSO et al. 1997, LE MOLI et al. 2001).

Die vorliegende Arbeit gibt einen Überblick über das aus der Literatur bekannte Raubzugverhalten der Amazonenameise und die Interaktionen mit ihren Wirtsarten. Ergänzt wird dies durch eigene jahrelange Feldbeobachtungen im Bezirk Klagenfurt-Land (Österr.) (BOROVSKY: 2002–2009) persönliche Beobachtung Juli 2004) sowie in Ingelheim/Rheinhausen, Deutschland) (HELLER 2000–2009).

BEOBSACHTUNGEN UND ERGEBNISSE

Wirtsspektrum

Zwischen Sozialparasiten und ihren Wirtsameisen muss eine nahe Verwandtschaft bestehen, da sonst ein Zusammenleben in gemischten Nestern nicht möglich ist. Ein kompatibles Kommunikationssystem auf Grundlage ähnlicher Pheromonsignaturen zur Erkennung der Nestgenossen ist hierfür erforderlich. Auch Annahme und Ernährung der Parasitenbrut durch die Wirtsameisen muss gewährleistet sein. Wenn eng ver-

wandte Arten in dieser Gemeinschaft involviert sind, werden diese Voraussetzungen erfüllt (BUSCHINGER 2009). Die für *P. rufescens* gemäß der Emery'schen Regel schon lange vermutete Verwandtschaft mit dem Genus *Formica* wurde durch molekulargenetische Methoden bestätigt (HASEGAWA et al. 2002).

Die soziale Integration frisch geschlüpfter Amazonenameisen wird durch entsprechende Anpassung der kutikularen Kohlenwasserstoff-Profile an den vorherrschenden Nestduft der vorhandenen Wirtsameisen erreicht. Auch die soziale Interaktion frisch geschlüpfter Amazonenameisen durch abdominale Trophallaxis dürfte ein mögliches Aggressionspotential der Wirtsameisen mildern (D'ETTORRE et al. 2002). Die aus den geraubten Puppen schlüpfenden Hilfsameisen machen ihre sozialen Erfahrungen unmittelbar nach dem Schlüpfen, und somit wird ihr interspezifischer Altruismus gegenüber den Parasiten erklärbar (LE MOLI et al. 1987).

In erster Linie sind jene *Serviformica*-Arten von der Ausbeutung durch *Polyergus r.* betroffen, welche dieselben Lebensräume bewohnen: *Formica fusca* LINNAEUS, 1798, *Formica cunicularia* LATREILLE, 1798 und *Formica rufibarbis* FABRICIUS, 1798. Infolge zerstreuter Vorkommen und geringerer Nestdichte in Mitteleuropa weniger häufig bis selten betroffen sind *Formica clara* FOREL, 1886, *Formica gagates* LATREILLE, 1798, *Formica lemani* BONDROIT, 1917, *Formica cinerea* MAYR, 1853 und *Formica fuscocinerea* FOREL, 1874. *Formica selysi* BONDROIT, 1918 scheint als Wirt nicht geeignet zu sein (D'ETTORRE et al. 2002). In Zentralasien wird z. B. *Formica clara* als häufigste Wirtsart angegeben, weil andere in Frage kommende Arten selten sind oder fehlen (SEIFERT & SCHULTZ 2009).

Trotz des breiteren Wirtespektrums konnte keine Prägung auf eine spezielle Wirtsameisen-Art nachgewiesen werden, wie sie für die beiden nordamerikanischen Arten *P. breviceps* und *P. lucidus* beschrieben wurde (BONO et al. 2007). Dort wurde trotz des Angebotes mehrerer *Serviformica*-Arten im Einzugsbereich der Parasiten die Prägung auf eine Wirtsameisenart festgestellt. In verschiedenen gemischten Nestern wurde jeweils nur eine Sklavenart angetroffen. Man geht davon aus, dass die Raubzüge nur gegen jene *Serviformica*-Art geführt werden, die bereits im gemischten Nest vorhanden ist (GOODLOE et al. 1987).

Im Gegensatz dazu richteten sich die Raubzüge im Untersuchungsgebiet Klagenfurt-Land (Österreich) eindeutig nach dem vorhandenen Angebot an syntop vorkommenden *Serviformica*-Arten und es wurden alle erreichbaren Wirtsnester eher nach dem Zufallsprinzip und ohne erkennbare Präferenz für die eine oder andere Art heimgesucht. Es konnte auch ein erfolgreicher Überfall auf ein junges Nest von *Formica (Raptiformica) sanguinea* x *Formica fusca* beobachtet werden, wobei die später im *Polyergus*-Nest geschlüpften *Raptiformica*-Arbeiterinnen trotz rüder Behandlung durch die Hilfsameisen bis zum Ende der Raubsaison und vereinzelt noch im folgenden Jahr nachgewiesen werden konnten.

Die Struktur der Hilfsameisenpopulation in den gemischten Nestern zeigt aber Parallelen zu den oben angeführten Forschungsergebnissen bei verwandten Arten in Nordamerika: Mit wenigen Ausnahmen befand sich immer nur eine Spezies der Hilfsameisen im Nest. Abgesehen von dem eben geschilderten Fall bildeten zwei Nester mit einer Population

aus *P. rufescens* x *F. cunicularia* x *F. fusca* eine prägnante Ausnahme von der Regel und sind vielleicht als regionale Disposition zu verstehen, deren Existenz in einem Forum vorgestellt und mit Bildern dokumentiert wurde (<http://www.ameisenforum.de/beobachtungen-im-freiland/22788-polyergus-rufescens-und-ihre-sklaven-2.html>). Inzwischen ist eines der beiden Nester dem intraspezifischen Konkurrenzkampf zum Opfer gefallen.

Der zahlenmäßige Anteil beider Hilfsameisen-Spezies dürfte nach mehrmaliger Kontrolle der die Nesteingänge frequentierenden Hilfsameisen ungefähr gleich hoch sein. Diese Ausgewogenheit entspricht auch den im Radius von etwa 30 m situierten *Serviformica*-Nestern. Erwähnenswert wäre in diesem Zusammenhang, dass bei einer Störung des Nestes signifikant mehr *F. cunicularia* zur Verteidigung an die Oberfläche strömten. Ob sich hier eine Form sozialer Arbeitsteilung innerhalb der gemischten Hilfsameisenpopulation abzeichnet, kann noch nicht dezidiert gesagt werden. Eine weitere Ausnahme stellen zwei *P. rufescens* x *F. cunicularia*-Nester dar, in welchen wenige Arbeiterinnen von *F. rufibarbis* eindeutig nachzuweisen waren. Abgesehen von diesen Ausnahmen drängt sich der Schluss auf, dass die eingetragene Brut miteinander nicht verträglicher *Serviformica*-Spezies entweder gleich als Nahrung dient oder die frisch geschlüpften Imagines der jeweils nicht akzeptierten Art fast immer eliminiert werden. In der Regel gelten die drei Arten der *F. rufibarbis*-Gruppe untereinander als kompatibel. Zwischen den Arten dieser Gruppe und *F. fusca* bestand bei einer künstlichen Nestgründung keine Verträglichkeit und in einer Freilandkolonie mit Wirten aus der *rufibarbis*-Gruppe wurden nie *F. fusca*-Arbeiterinnen gesichtet, obwohl deren Puppen mehrfach geraubt und eingetragen wurden (HELLER 2004). *F. cinerea* verträgt sich mit keiner der bisher genannten Arten.

Auffindung der Wirtsnester

Die spektakulären Raubzüge beschäftigen die Forschung seit rund 200 Jahren (HUBER 1810, WHEELER 1910, EMERY 1915, WASMANN 1915, FOREL 1920). Daraus resultiert eine Reihe von Untersuchungen und Publikationen, die teilweise zu unterschiedlichen Ergebnissen geführt haben. Einigkeit der Autoren besteht in der Ansicht, dass Kundschafterinnen oft Stunden vor dem Beginn der Raubzüge potentielle Wirtsnester erkunden und ihre anschließende Rückkehr in ihr Heimatnest mit der Auslösung der Raubzüge in Zusammenhang steht (TOPOFF et al. 1987, VISICCHIO et al. 2001).

Ursprünglich herrschte weitgehend die Ansicht vor, dass die Kundschafterinnen nach der Entdeckung eines Wirtsnestes auf dem Rückweg eine Duftspur hinterlassen, an welcher sich der später stattfindende Raubzug orientiert (HÖLLDOBLER & WILSON 1995).

Die Forschungsergebnisse der letzten Jahrzehnte sind in ihrer Tendenz dahingehend zu interpretieren, dass neben den oben erwähnten Orientierungsmöglichkeiten vor allem die Orientierung nach polarisierten Lichtmustern im UV-Bereich zur Anwendung kommt (GRASSO et al. 1997, VISICCHIO et al. 2003). Gesichert erscheint inzwischen, dass die Amazonen anlässlich des Anmarsches zum Zielnest eine Routenmarkierung in Form von Duftstoffen absetzen und dieser dann auf dem Rückweg zum Heimatnest weitgehend folgen (LE MOLI et al. 2001).



Abb. 1:
Eine Pfadfinderin
verlässt das Nest.
Daneben eine Hilfs-
ameise
(*F. fusca*).
Foto: V. Borovsky

Erstaunlich sind Erkenntnisse, wonach die Kundschafterinnen bei Auffindung eines Zielnestes immer wieder den für sie gefährlichen Versuch unternehmen, allein in das *Serviformica*-Nest einzudringen. Vermutlich geht es dabei um die Erforschung der Abwehrbereitschaft der Nestbewohnerinnen bzw. der Populationsstärke und der damit zusammenhängenden Quantität der möglichen Brutausbeute. Wenn der Kundschafterin die Heimkehr in ihr Nest gelingt, soll die ausrückende Truppenstärke der zu erwartenden Gegenwehr und in Aussicht stehenden Beute angepasst werden (VISICCHIO et al. 2003). Dabei wurde zusätzlich eine Präferenz von *P. rufescens* für Nester festgestellt, deren Einwohnerinnen sich dem Eindringling besonders aggressiv entgegenstellen. Es wird vermutet, dass der Raub von Puppen aggressiver Populationen für die Zukunft kräftige und aggressive Hilfsameisen für die Verteidigung des eigenen *Polyergus*-Nestes zur Verfügung stellen soll (VISICCHIO et al. 2003).

Massenrekrutierung der Amazonenameisen

Die Rekrutierung erfolgt meist kurz nach der Rückkehr einer Kundschafterin von der erfolgreichen Ortung eines Zielnestes. Diese kontaktiert die erste angetroffene Amazonenameise mit einer speziellen Vibrationskommunikation, wie sie in ähnlicher Weise von Individuen anderer Arten bekannt ist, die ihre Nestgenossinnen auf die Entdeckung einer Nahrungsquelle hinweisen wollen (LE MOLI et al. 2001). Es gilt heute als gesichert, dass die Rekrutierung bei *P. rufescens* in erster Linie über die Sekrete der Dufourdrüse ausgelöst wird (VISICCHIO et al. 2001). Das Erscheinen jener Amazonen auf der Nestoberfläche, die als erste mit der Kundschafterin Kontakt hatten, löst schließlich ein massenhaftes Austreten der *Polyergus*-Arbeiterinnen aus. Auf der Nestoberfläche beginnt ein wildes und scheinbar zielloses Herumlaufen der Amazonenameisen.

Zwischendurch halten die erregten Tiere in einer eigenartigen Verrenkung kurz inne, um mit den Tarsen der Hinterbeine über die Gaster Spitze zu streifen. Dabei wird möglicherweise die Pygidialdrüse aktiviert (SEIFERT 2007) oder es werden die Borsten der Hinterleibsspitze für

das bevorstehende Absetzen von Duftmarken gereinigt (VISICCHIO et al. 2001). Dieser für den Beobachter als chaotisch anmutende Zustand kann von kurzer Dauer sein, mitunter aber auch etliche Minuten andauern, bis man den Zusammenschluss der Individuen zu einer Marschkolonie erkennen kann, die in eine bestimmte Richtung abmarschiert. Nach und nach schließen sich die meisten noch verstreut umherlaufenden oder verspätet aus dem Nest kommenden Amazonen dieser Kolonie an, sodass sich schließlich ein mehrere Meter langer Zug bildet.

Verhalten der Wirtsarten in den *Polyergus*-Kolonien während des Raubzuges

Mit den auf der Oberfläche ausschwärmenden Amazonen erscheinen auch einige Dutzend Hilfsameisen. Vor allem zu Beginn der Raubsaison versuchen sie des Öfteren einzelne Amazonen zu ergreifen und in das Nest zurückzuziehen. Sie beteiligen sich aber nicht an den Raubzügen und bleiben in sichtlich erregtem Zustand in der Nähe der Nesteingänge zurück, während sich der Raubzug der Amazonen formiert.

Eine Beteiligung an den Raubzügen, wie sie in einigen Fällen in der Literatur geschildert wird (STITZ 1939, HELLER 1999, SEIFERT 2007), konnte in einer langjährigen Beobachtungsreihe bei etwa zwei Dutzend *Polyergus*-Nestern im Beobachtungsgebiet Bezirk Klagenfurt-Land nicht festgestellt werden. Einschränkend muss hinzugefügt werden, dass in der betreffenden Region bisher kaum gemischte Nester mit einer sehr wahrscheinlich originären Gründung bei *F. rufibarbis* oder *F. clara* entdeckt werden konnten. Daher kann eine Begleitung der Raubzüge durch diese allgemein als aggressiver eingestuften Arten nicht ausgeschlossen werden. Im Raum Wien-Wienerwald z. B. scheint eine Präferenz für Nestgründungen von *Polyergus* bei den in diesem Gebiet häufigeren *F. rufibarbis* und *F. cunicularia* vorhanden zu sein. Gemischte Nester mit *F. fusca* konnten im östl. Wienerwald bisher nicht gefunden werden. Eine Begleitung der Raubzüge durch die zwei erstgenannten *Serviformica*-Arten wurde aber auch dort nicht beobachtet (Schriftl. Mitt. ZORMANN 2008).

Aus anderen Regionen Europas gibt es jedenfalls Hinweise auf eine Beteiligung der nesteigenen Hilfsameisen an den Raubzügen. Bei einem von HELLER von der Gründung an beobachteten Volk (Ingelheim) trat dieses Phänomen allerdings nur in der Anfangsphase der Kolonie auf.

Die fehlende Begleitung der Raubzüge könnte als regionale Anpassung bei so seltenen, sehr verstreut und nur inselartig vorkommenden Arten durch den sehr eingeschränkten Genfluss verstanden werden (Schriftl. Mitt. BUSCHINGER 2008). Inwieweit eine Interaktion zwischen Parasit und Wirt notwendig oder gegeben ist, damit eine Begleitung der Raubzüge durch die Hilfsameisen stattfindet oder ausbleibt, wurde bisher nicht untersucht.

Die zu ihrem Nest heimkehrenden Amazonen übergeben die Beute im Beobachtungsgebiet Klagenfurt-Land nicht ihren vor den Nesteingängen wartenden Hilfsameisen, sondern tragen diese immer in das Nest ein, auch wenn sofort der Start zu einem weiteren Angriff erfolgen sollte.

Nach anderen Quellen (STITZ 1939, SEIFERT 2007) werden in diesen Fällen die Puppen von den heimkehrenden Amazonen vor den Nestein-

gängen deponiert und von den eigenen Hilfsameisen eingetragen. Ein solches Verhalten wurde auch bei einer Amazonenkolonie in Ingelheim regelmäßig beobachtet.

Nicht selten kann festgestellt werden, dass Amazonen, die in Kämpfe mit den Verteidigerinnen des Wirtsnestes verwickelt waren, von den eigenen Hilfsameisen bei der Rückkehr attackiert werden, da ihnen der fremde Nestgeruch oder Reste von abgespritzten Giftmengen anhaften (s. auch HELLER 1999). Der fremde Geruch der geraubten Puppen scheint die Hilfsameisen des *Polyergus*-Nestes hingegen kaum zu stören. Die Versuche, Puppen verschiedener *Serviformica*-Arten einem *Polyergus*-Nest außerhalb der Raubzüge anzubieten, führen stets zur raschen Eintragung der Brut durch alarmierte Hilfsameisen und herbeieilende Amazonen.

Die Marschkolonie in Richtung Zielnest

Die relativ geschlossene Marschordnung erweckt den Eindruck einer guten Organisation und eines inneren Zusammenhaltes. Während des Marsches werden intervallartig Inhalte des Darmtraktes abgesetzt. Diese dienen in erster Linie als Wegmarkierung für den Rückweg der Heerschar (VISICCHIO et al. 2001). Auch das kurze Innehalten einzelner Tiere zum Zweck der Bürstung der Gasterspitze ist zwischendurch immer wieder zu beobachten. Die Funktion der innerhalb der Formicinen nur bei *Polyergus* spp. vorkommenden Pygidialdrüse ist anscheinend nicht geklärt, sie dürfte aber bei der Organisation der Raubzüge eine wichtige Rolle spielen, wie bereits HÖLLDOBLER (1984) feststellte. Neuere Forschungen zu diesem Thema lassen diese Möglichkeit zumindest offen: Freigesetzte Pheromone der Pygidialdrüse könnten während des Marsches für den Zusammenhalt der Marschordnung und gleichsam als Lockmittelfür die Aufrechterhaltung der geringen Abstände zu den Nachbarn dienen (VISICCHIO et al. 2001).

Die Marschrouten des Amazonenheeres kommt in der Regel der kürzesten Verbindung zwischen zwei Punkten, also einer Geraden, nahe, obwohl der Weg oft über schwieriges Gelände und mitunter durch dichte

Abb. 2:
Massenrekutierung
und beginnender
Raubzug der
Amazonen.
Foto: V. Borovsky



Bodenvegetation führt. Die Raubzüge verlaufen nicht immer problemfrei. Häufig kann man beobachten, dass der vorerst zügige Vormarsch ins Stocken gerät und erst nach dem Ausschwärmen von Pfadfinderinnen wieder aufgenommen werden kann. In wenigen Fällen kann es auch ganz anders kommen: Aus welchen Gründen auch immer scheint die Spur irgendwo zu enden und kann nicht mehr weiterverfolgt werden. Ob hier ein Zusammenhang mit der Möglichkeit besteht, dass die Auskundschaftung des Zielnestes bereits am vorhergehenden Tag erfolgt war, bleibt im Unklaren (vgl. TOPOFF et al. 1987).

Überfall auf Wirtsnester und Brutraub

Die Vorgehensweise bei der Invasion eines Wirtsnests ist immer dieselbe: Die heranrückende Streitmacht erreicht das Zielnest. Manchmal muss der (getarnte) Nesteingang erst gesucht werden. Wird der Zugang sofort gefunden, hält sich die herbeieilende Heerespitze für einen Sekundenbruchteil zurück, um dann mit den nachfolgenden Amazonen in Form eines Pulks überfallsartig in das Nest einzudringen, wobei naturgemäß ein großes Gedränge entsteht. Etwaige auf der Nestoberfläche vorhandene Nestbewohnerinnen werden völlig ignoriert. Es ist deutlich ersichtlich, dass die Räuber äußerst zielgerichtet vorgehen und ausschließlich an der Brut (Puppen, seltener Larven und gelegentlich frisch geschlüpfte Arbeiterinnen) interessiert sind. Beim Eindringen in das Wirtsnest wird ein Pheromon aus der Mandibulardrüse freigesetzt, welches die Nestbewohnerinnen in Alarmbereitschaft und Panik versetzt, die Abwehrbereitschaft der Verteidigerinnen herabsetzt und einen erfolgreichen Brutraub überhaupt erst ermöglicht (VISICCHIO et al. 2001). Es wird als Propagandapheromon bezeichnet. Andererseits kann nicht ausgeschlossen werden, dass dieses Pheromon auch als Lockmittel gegenüber den anderen Amazonen zur Wirkung kommt und die Verteidigerinnen auch durch die Anwendung eigener Alarmpheromone zusätzlich in Panik geraten (VISICCHIO et al. 2001).

Wenn man von der geraubten Brut absieht, werden solche Überfälle bei kleineren Wirtsnestern in der Regel ohne Opfer für beide Seiten abgeschlossen. Die Abwehrbereitschaft der Nestbewohnerinnen ist in diesen Fällen gering, manchmal gelingt es einigen *Serviformica*-Arbeiterinnen mit Puppen auf die umliegenden Gräser zu flüchten. Instinktiv scheinen sie jenes Brutstadium retten zu wollen, in dessen Aufzucht bisher am meisten Energie investiert wurde. Sie könnten aber auch bereits gelernt haben, worauf es die Invasoren in erster Linie abgesehen haben. Mitunter erscheinen die Verteidigerinnen erst nach Ende des Überfalles auf der Nestoberfläche, wobei sie einen desorientierten und geschockten Eindruck hinterlassen. Ihre faktische Kapitulation ist sinnvoll, ein Kampf mit derart überlegenen Invasoren würde nur Nachteile bringen. Auf der anderen Seite verschonen die Angreiferinnen die *Serviformica*-Arbeiterinnen und die Königin. Das Nest bleibt damit intakt und kann in ein paar Wochen neuerlich seiner Brut beraubt werden. Möglicherweise handelt es sich hier um ein Beispiel für interspezifische Signalevolution: „Der Sender (*Polyergus*) kann Verluste an seinem Wirt minimieren, d. h. dessen nutzbare Produktion bleibt erhalten. Der Empfänger (*Serviformica*) erkennt, wann eine Verteidigung sinnvoll ist und wann nicht, sodass er dadurch seinen Schaden begrenzen kann“ (DIETRICH 1995).

Innerhalb weniger Minuten brechen die Amazonen mit ihrer Beute zu ihrem Heimatnest auf, wobei als Weg ungefähr die Anmarschroute in sehr loser Formation eingehalten wird. Der Rückmarsch wird mit gleichbleibend hoher Geschwindigkeit durchgeführt.

Bei volksstarken Nestern von *P. rufescens* kommt es nach der Beendigung des Raubzuges auch immer wieder zu einem weiteren Ausmarsch gegen ein anderes Wirtsnest.

In Gebieten mit einer höheren Dichte der Wirtsnester und geringeren Abständen zwischen diesen und dem *Polyergus*-Nest kann auch recht häufig eine zeitlich unmittelbar hintereinander stattfindende weitere Ausbeutung ein und desselben Wirtsameisennestes beobachtet werden: Während letzte Räuber das überfallene Wirtsnest verlassen, treffen von ihrem Heimatnest zurückkehrende Amazonen bereits wieder beim Zielnest ein und bilden eine weitere Angriffswelle.

Gegenstrategien der Wirtsameisen

Insbesondere bei dulotischen Sozialparasiten, die von ihren Wirten vollkommen abhängig sind, geht man davon aus, dass schrittweise koevolutionäre Anpassungsprozesse stattfinden. Es kommt gleichsam zu einem Wettlauf zwischen verbesserten Verteidigungsmechanismen der Wirte auf der einen und effektiveren Angriffsstrategien der Parasiten auf der anderen Seite (FOITZIK 2008, BRANDT et al. 2005).

Die Reaktionen der Wirtsameisenvölker auf die Überfälle und den Brutraub zeigen eine breite Palette an Verhaltensmustern, die über Vermeidungsstrategien bis zu aktiver und heftiger Gegenwehr reichen.

Die diesbezüglichen Beobachtungen der Verfasser beziehen sich auf *F. fusca*, *F. cunicularia*, *F. rufibarbis* und *F. clara*, in einem Fall auf *F. cinerea* (BOROVSKY, Sommer 2004).

Vermeidungsstrategien

Die Nester von *Serviformica*-Arten sind, vielleicht abgesehen von *F. fusca*, markant durch Erdauswurf und vielfach durch Erdhügel gekennzeichnet und im Gelände nicht zu übersehen.

In einem Garten, in dem mit ihrer Gründung eine *Polyergus*-Kolonie angesiedelt worden war (Einzelheiten s. HELLER 1999), waren vor der Raubsaison deutlich sichtbare Nester von *F. clara* nach den ersten Überfällen kaum noch zu entdecken, weil die Bewohner offensichtlich bestrebt waren, ihre Nester möglichst unauffällig zu gestalten. Insbesondere der Erdauswurf um die Nesteingänge fehlte nun.

Der Zusammenhang zwischen Überfällen und Nesttarnung konnte gut an einer *F. clara*-Kolonie nachvollzogen werden, die während der Raubsaison in dem Garten angesiedelt wurde. Als Nesthilfe erhielt die Kolonie eine umgestülpte Schale, deren Hohlraum sie in den Nestbau einbezog. Rings um den Schalenrand hatten die Ameisen breite Nesteingänge mit entsprechendem Erdauswurf angelegt. Nach drei Überfällen gaben die Ameisen diesen Nestteil völlig auf und nutzten im Gras verborgene Eingänge.

Aber auch unauffällige Nester können von den Amazonen aufgespürt werden. Da deren Bewohner offensichtlich nach den Kontakten mit den Kundschafterinnen der Amazonen die Nesteingänge oft mit Gras-,

Moosteilchen etc. tarnen, muss die eindringende Armee diese Hindernisse erst aus den Eingängen entfernen.

Teilweise fanden als weitere Reaktion auf Überfallerfahrungen komplette Nestverlagerungen statt.

Parallel hierzu war ein Verhalten der Arbeiterinnen in den betroffenen Kolonien festzustellen, bei dem man den Eindruck des „Stillhaltens“ und einer beinahe „lethargischen“ Einstellung gegenüber den Angreiferinnen gewinnen konnte.

Möglicherweise werden solche Vermeidungsstrategien erst durch stärkeren Druck auf die Wirtsameisenpopulation ausgelöst, wie es zweifellos in dem begrenzten Gartengelände der Fall war.

Anzumerken ist noch, dass es sich bei den Kolonien von *F. clara* um polygyne Kolonien mit durchschnittlich kleineren und weniger aggressiven Arbeiterinnen handelte.

Interaktionen bei Widerstand volksstarker *Serviformica*-Nester

Das Zahlenverhältnis zwischen Angreiferinnen und Verteidigerinnen spielt eine entscheidende Rolle für den Widerstand. Bei volksstarken *Serviformica*-Populationen ist die Abwehrreaktion durchschnittlich deutlich höher. Zudem ist die Intensität der Gegenwehr artspezifisch.

Große Nester verfügen oft über mehrere Eingänge. Während des Eindringens der Räuberinnen erscheint meist eine große Anzahl von Nestbewohnerinnen auf der Oberfläche: Einige versuchen zu flüchten (oft einschließend der Königin), andere Verteidigerinnen gehen zum tätlichen Angriff über: Teilweise versuchen sie den Amazonen die geraubten Puppen zu entreißen oder die Räuber an ihren Extremitäten zu fixieren. Die damit im Zusammenhang stehende Abwehrstrategie der Amazonen ist sehr effizient: Bei einer Fixierung durch die *Serviformica*-Arbeiterinnen halten sie als Reaktion meist kurz inne, um sich dann mit ruckartigen Bewegungen plötzlich von ihren Gegnerinnen loszureißen. Erst bei einem Misslingen dieser Vorgangsweise setzen sie ihre säbelförmigen Mandibeln als Waffe ein. In diesen Fällen wird meist die Kopfkapsel der Gegnerinnen durchstoßen und das Zentralnervensystem zerstört (DIETRICH 1995). Die tödlich getroffenen Arbeiterinnen bleiben in diesen Fällen fast bewegungslos stehen oder bewegen sich eine Zeit lang ziellos im Kreis. GÖSSWALD (1954) erwähnt in diesem Zusammenhang

Abb. 3:
Die Verteidigerinnen (*F. fusca*) haben einen Eindringling gefangen.
Foto: V. Borovsky



Kämpfe zwischen den Kontrahenten und die Verfolgung der Räuber: „Zu Hunderten verfolgen die überwundenen Ameisen die Räuber, aber nur wenige Puppen werden zurückgewonnen.“

Bei *F. rufibarbis* und noch mehr bei *F. clara* kommt es fast immer zu Kampfhandlungen. Die größere Resistenz gegenüber den Parasiten und das verbesserte Alarmsystem etwa im Vergleich zu *F. cunicularia* mögen das Resultat unterschiedlicher koevolutionärer Prozesse sein (GRASSO et al. 2007). Die Nestbewohnerinnen dieser Arten scheinen sich nach den eingesetzten Pheromonen rascher vom Schockzustand zu erholen, obwohl man noch nicht von einer koordinierten Abwehr sprechen kann. Die Plünderung zieht sich in solchen Fällen länger hin. Wenn eine Amazonenameise von mehreren Verteidigerinnen gleichzeitig angegriffen wird und es diesen gelingt die Gegnerin zu fixieren und zu strecken, ist ihr Schicksal besiegelt. Ihre säbelförmigen Mandibeln kann sie dabei oft nicht mehr einsetzen. Keine Amazone wird ihrer in Bedrängnis geratenen Schwester zu Hilfe eilen, sie sind Einzelkämpferinnen. Im Zuge dieser Radikalisierung kann man hin und wieder feststellen, dass die Amazonenameisen ihre Strategie grundsätzlich ändern: Jetzt werden die aggressiven Verteidigerinnen nicht mehr geschont, sondern attackiert. Obwohl der Großteil der Räuberinnen mit der Beute bereits abgezogen ist, verbleiben viele ihrer Geschwister bis zu einer halben Stunde im Wirtsnest und an dessen Oberfläche und versuchen möglichst viele Verteidigerinnen zu töten. Das kann zu einer regelrechten Schlacht führen, wobei es auf beiden Seiten eine Reihe von Toten gibt. Warum sich die Angreiferinnen auf einen eher unüblichen längeren Kampf einlassen und sich nicht einfach dem Gros ihrer abziehenden Nestgenossinnen anschließen, bleibt unklar. Dieses Verhalten zeigt Parallelen zu den intra-spezifischen Ausrottungskämpfen von *P. rufescens*.

Gescheiterte Angriffe von *P. rufescens*

Bei großen Nestern der beiden zuletzt genannten *Serviformica*-Arten befinden sich stets - auch bei hohen Bodentemperaturen - zahlreiche Arbeiterinnen auf der Nestoberfläche. Erhöhte Wachsamkeit und Präsenz im Nestbereich könnte als Antwort volksstarker *Serviformica*-Populationen auf die Bedrohung durch die Invasoren verstanden werden.

Wenn es den Angreiferinnen nicht sofort gelingt in das Wirtsnest einzudringen, kann der Überfall bereits im Vorfeld abgewehrt werden, weil diese aggressiven Arten den Angreiferinnen physisch gewachsen sind und ungemein rasch eine große Zahl von Nestgenossinnen über eigene Alarmpheromone rekrutieren können. Den gefürchteten säbelförmigen Mandibeln der Angreiferinnen steht perfekte Teamarbeit der Verteidigerinnen gegenüber. Das Überraschungsmoment fällt dann weg und die chemische Waffe des Propagandapheromons kann nicht im Nestinneren zum wirksamen Einsatz kommen.

In Klagenfurt-Land konnten immerhin zwei solcher Vorfälle im Abstand von einigen Jahren beobachtet werden, als eine Heerschar von geschätzten 900 Amazonen die am Rand eines Feldweges gelegenen Nester von *F. rufibarbis* angreifen wollte. Die Angreiferinnen wurden auf der freien Fläche des Schotterweges im Vorfeld des Zielnestes sofort erkannt und die eigenen Nestgenossinnen alarmiert. Die mit großer Entschlossenheit verbundenen Abwehrmaßnahmen der rasch herbeieilten Ver-

teidigerinnen schienen die Angreiferinnen so zu beeindrucken, dass sie jeweils den Angriff rasch abbrachen und den Rückzug antraten. Ein bis zwei Meter weit wurden sie noch von den Verteidigerinnen verfolgt und attackiert. Die Amazonen schienen zu spüren, wann das Risiko zu hoch sein könnte, um das angestrebte Ziel zu erreichen.

Ein Scheitern der Beutezüge von *P. rufescens* wird in der Literatur nicht behandelt. Es ist nicht auszuschließen, dass es sich um ein lokales Spezifikum in der Interaktion der Kontrahenten handelt. In zwei Jahren (2006, 2008) konnte das faszinierende Schauspiel einer totalen Niederlage von *P. rufescens* jeweils einmal beobachtet werden, welches auch in einem Ameisenforum geschildert wurde (<http://www.ameisenforum.de/beobachtungen-im-freiland/21747-raubz-ge-der-amazonen.html>). In beiden Fällen waren es die gleichen Gegner, deren Nester nur etwa 10 m voneinander entfernt lagen. Die Angriffe wurden von den Bewohnerinnen der Zielnester abgewehrt und nach rasch erfolgter Massenrekrutierung wurde das inzwischen flüchtende und in völliger Auflösung befindliche Amazonenheer bis zu dessen eigenem Nest verfolgt. Viele Amazonen wurden in der für *Formica* sp. typischen Kooperation mehrerer Arbeiterinnen gefangen und getötet. Die Oberfläche des *Polyergus*-Nestes wurde 30 Min. lang besetzt. Von einer Verteidigung des Nestes durch im Nest verbliebene Amazonen und die volkreiche Schar der eigenen Hilfsameisen (*F. cunicularia* und *F. fusca*) war keine Rede. Bei den Kontrahenten wurden die Rollen getauscht: Aus den sonst gegenüber *Serviformica* spp. dominanten Angreiferinnen und erfolgreichen Räuberinnen wurden gedemütigte Gejagte und Verlierer. Nach diesen verheerenden Niederlagen konnte für dieses *Polyergus*-Nest das vorzeitige Ende der Raubzüge (zumindest) in der laufenden Saison 2006 festgestellt werden.

Diskussion

P. rufescens befindet sich in den mitteleuropäischen Regionen auf der Roten Liste in der Kategorie 1 (vom Aussterben bedroht). Die Art hat in erster Linie wegen ihrer spektakulären Raubzüge in Fachkreisen schon früh für Bekanntheit gesorgt. Biologie und soziale Verhaltensmuster sind seit längerer Zeit relativ gut erforscht. Trotzdem scheint es im Verhalten regionale Unterschiede zu geben, die bei dieser nur sehr zerstreut und oft isoliert vorkommenden Art durch einen verminderten Genfluss beeinflusst sein könnten. In diesem Zusammenhang soll auf die in den Beobachtungsgebieten nicht nachweisbare Prägung auf eine Wirtsart oder die zwischen zwei unmittelbar aufeinanderfolgenden Raubzügen von den Amazonen nicht vor den Nesteingängen abgelegte Brut hingewiesen werden (nur Klagenfurt-Land). Auch die von volksstarken Kolonien (*F. rufibarbis* oder *F. clara*) abgewehrten Angriffe der Amazonen, die in der Literatur bisher nicht erwähnt wurden, könnten einer lokalen Disposition entsprechen. Jene zwei Nester mit der unüblichen Kombination von *P. rufescens* x *F. cunicularia* x *F. fusca* können als Sonderfälle gelten. Besonderes Augenmerk verdient die von der Norm völlig abweichende Kampfstrategie von *P. rufescens* als Reaktion auf heftige Gegenwehr volksstarker Wirtspopulationen. Die in einer gegenseitigen Wechselwirkung von Parasit und Wirt im Rahmen koevolutionärer Dynamik entwickelten Angriffs- und Verteidigungsstrategien sollten Ziel weiterer Untersuchungen sein.

LITERATUR

- BECK, H. (1972): Vergleichende histologische Untersuchungen an *Polyergus rufescens* Latr. und *Raptiformica sanguinea* Latr. Insectes Sociaux, Vol. 19. Nr. 4. Pp. 301–342.
- BELLMANN, H. (1995): Bienen, Wespen, Ameisen. Hautflügler Mitteleuropas. Kosmos Naturführer, 336 pp.
- BONO, J.M., R. BLATRIX, M. F. ANTOLIN & J. M. HERBERS (2007): Pirate ants (*Polyergus breviceps*) and sympatric hosts (*Formica occulta* and *Formica sp.cf. argentea*): host specificity and coevolutionary dynamics. Biological Journal of the Linnean Society. 91: 565–572.
- BRANDT, M., S. FOITZIK, B. FISCHER-BLASS & J. HEINZE (2005): The coevolutionary dynamics of obligate ant social parasite systems- between prudence and antagonism. Biological Reviews, 80: 251–267, Cambridge University Press.
- BUSCHINGER, A. (1970): Neue Vorstellungen zur Evolution des Sozialparasitismus und der Dulosis bei Ameisen (Hym., Formicidae). Biolog. Zbl. 88: 273–299.
- BUSCHINGER, A. (2009): Social parasitism among ants: a review. (Hymenoptera: Formicidae)-Myrmecological News, 12: 219–235.
- DIETRICH, C. O. (1995): Funktionsmorphologische Betrachtung der Mandibeln von *Polyergus rufescens* (LATREILLE, 1798) und *Strongylognathus* MAYR, 1853 (Hymenoptera: Formicidae). Myrmecologische Nachrichten. Bd. 1: 33–37
- D'ETTORRE, P., C. ERRARD, F. IBARRA, W. FRANCKE & A. HEFETZ (2000): Sneak in or repel your enemy: Dufour's gland repellent as a strategy for successful usurpation in the slave-maker *Polyergus rufescens*. Chemoecology 10: 135–142.
- D'ETTORRE P., N. MONDY, A. LENOIR & C. ERRARD (2002): Blending in with the crowd: sozial parasites integrate into their host colonies using a flexible chemical signature. Proc. R. Soc. London. F. 269, 1911–1918.
- EMERY, C. (1915): Histoire d'une societe experimentale de *Polyergus rufescens*. 23: 251–356.
- FOITZIK, S. (2008): The coevolutionary arms race between social parasites and their hosts. Vortrag am Max-Planck-Institut für Ornithologie am 30. Oktober 2008.
- FOREL, A. (1920): Les fourmis de la Suisse. Notice anatomiques et physiologique, architecture, distribution géographique, nouvelles experience et observations de moeurs. 333 pp.
- GÖSSWALD, K. (1954): Unsere Ameisen, 1. Teil. Kosmos-Bändchen.
- GOODLOE, L., R. SANWALD & H. TOPPOFF (1987): Host specificity in raiding behavior of the slave-making ant, *Polyergus lucidus*. Psyche 94: 39–44.
- GRASSO, D., A. UGOLINI, R. VISICCHIO, F. LE MOLI (1997): Orientation of *Polyergus rufescens* (Hymenoptera, Formicidae) during slave-making raids. Animal Behaviour, Vol. 54: 1425–1438.
- GRASSO, D. A., A. MORI, F. LE MOLI, J. BILLEN (2005): Morpho-functional comparison of the Dufour gland in the female castes of the Amazon ant *Polyergus rufescens* (Hymenoptera, Formicidae). Zoomorphology, 124: 149–153.
- GRASSO, D. A., A. MORI & F. MOLI (2007): Difesa Cooperative e Coevoluzione ospite/Parasita: Un Caso di Studio nel Genere *Formica* (Hymenoptera, Formicidae). Atti Accademia Nazionale Italiana di Entomologia. Anno LV: 85–87.
- HASEGAWA, E., A. TINAUT & F. RUANO (2002): Molecular phylogeny of two slave-making ants: *Rossomyrmex* and *Polyergus* (Hymenoptera: Formicidae). Ann. Zool. Fennici 39: 267–271.
- HELLER, G. (1999): Beobachtungen an einem Ergatander der Amazonenameise *Polyergus rufescens* (LATREILLE 1798). Ameisenschutz aktuell 4, 90–93.

Dank

Unser Dank gilt Herrn Univ. Prof. Dr. Alfred Buschinger für Durchsicht und Korrektur des Manuskriptes.

- HELLER, G. (2004): Aggressives Verhalten von *Formica*-Arbeiterinnen gegen frisch geschlüpfte Arbeiterinnen von *Polyergus rufescens* (LATREILLE, 1798) (Hymenoptera: Formicidae). Myrmecologische Nachrichten, Bd. 6: 13–17.
- HÖLLDOBLER, B. (1984): A new exocrine gland in the slave-raiding ant genus *Polyergus*. Psyche 91: 225–236.
- HÖLLDOBLER, B. & E. O. WILSON (1995): Die Entdeckung einer faszinierenden Welt, 265pp.
- HUBER, P. (1810): Recherches sur les moers des fourmis indigenes. Paschoud, Paris.
- JAMES, D. (2001): Morphological Adaptions of *Polyergus rufescens* that Aid in Slave-Making. http://www.colostate.edu/Depts/Entomology/courses/en507/papers_2001/james.htm
- KÖHLER, F. (1966): Untersuchungen zur Orientierung der Raubzüge der Amazonenameise *Polyergus rufescens* Latr. Insectes Sociaux, Vol. 13, pp. 305–309.
- LE MOLI, F. & A. MORI (1987): Why a slave ant species accepts and cares for cocoons of its slave-maker. Insectes Sociaux 34: 136–141.
- LE MOLI, F., R. VISICCHIO, A. MORI, D. A. GRASSO & C. CASTRACANI (2001): Laboratory observations on raiding behavior of the slave-making ant *Polyergus rufescens*. Italian Journal of Zoology, Vol. 68, Issue 4: pp. 323–326.
- MORI, A., P. D'ETTORRE, F. LE MOLI (1994): Mating and post-mating behavior of the European amazon ant, *Polyergus rufescens* (Hymenoptera, Formicidae). Italian Journal of Zoology, Vol. 61, Issue 3: pp. 203–206.
- MORI, A., P. D'ETTORRE & F. LE MOLI (1995): Host nest usurpation and colony foundation in the European amazon ant, *Polyergus rufescens*. (Hymenoptera: Formicidae). Insectes sociaux 42: 279–286.
- MORI, A., D. A. GRASSO, R. VISICCHIO, F. LE MOLI (2000a): Colony founding in *Polyergus rufescens*: the role of the Dufour's gland. Insectes Sociaux, 47: 7–10.
- SEIFERT, B., (2007): Die Ameisen Mittel- und Nordeuropas, Iutra – Verlags- und Vertriebsgesellschaft.
- SEIFERT, B. & R. SCHULTZ (2009): A taxonomic revision of the *Formica rufibarbis* Fabricius, 1793 group (Hymenoptera: Formicidae). Myrmecological News, 12: 255–272.
- STITZ, H. (1939): Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresteile nach ihren Merkmalen und nach ihrer Lebensweise. 37. Teil. Hautflügler oder Hymenoptera. I: Ameisen oder Formicidae. Jena: G. Fischer, 428 pp.
- TOPOFF, H., D. BODONI, P. SHERMAN, L. GOODLOE (1987): The role of Scouting in slave raids by *Polyergus breviceps* (Hymenoptera: Formicidae). Psyche, Vol. 94, Issue 3-4, pp. 261–263.
- VISICCHIO, R., M. F. SLEDGE, A. MORI, D. A. GRASSO, F. LE MOLI (2000): Dufour's gland contents of queens of slave-making ant *Polyergus rufescens* and its host species *F. cunicularia*. Ethology, Ecology and Evolution Vol. 12: 67–73.
- VISICCHIO, R., A. MORI, D. A. GRASSO, C. CASTRACANI & F. LE MOLI (2001): Glandular sources of recruitment, trail, and propaganda semiochemicals in the slave-making ant *Polyergus rufescens*. Ethology Ecology & Evolution, 13: 361–372.
- VISICCHIO, R., C. CASTRACANI, A. MORI, D. A. GRASSO, F. LE MOLI (2003): How raiders of the slave-making ant *Polyergus rufescens* (Hymenoptera Formicidae) evaluate a target host nest. Ethology, Ecology and Evolution. Vol. 15 (No 4) : 369–378.
- WASMANN, E. (1915): Das Gesellschaftsleben der Ameisen. Münster.
- WHEELER, W. M. (1910): Ants, their structure, development and behavior. Columbia University Press, New York, pp. 472–473.
- WHEELER, W. M. (1916): Notes on some slave-raids of the western amazon ant (*Polyergus breviceps*, EMERY). J. N. J. Entomol. Soc., 24: 107–118.

Anschriften der Verfasser

Dr. Volker Borovsky,
Krobathgasse 2,
9020 Klagenfurt
E-Mail:
borovsky@gmx.at

Dr. Gerhard Heller,
Stauferring 47,
D-55218 Ingelheim
E-Mail: Gerhard.Heller@web.de