

ÜBER ARBEITSTEILUNG BEI MYRMICA- UND MESSOR-ARTEN.

Von

SOPHIE EHRHARDT

(Dorpat, Estland).

Mit 13 Textabbildungen.

(Eingegangen am 3. November 1930.)

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
A. Einleitung und Fragestellung	756
B. Material und Beobachtungsmethode.	758
C. Beobachtungen und Versuche	761
I. Über die Funktionen der Arbeiterinnen	761
<i>Beobachtungen an Messor</i>	761
1. Ergebnisse über die Arbeitsteilung bei <i>Messor</i> von GOETSCH und EISNER	761
2. Eigene Versuche an <i>Messor</i>	763
<i>Beobachtungen an Myrmica rubra</i>	773
1. Über Arbeitsteilung in einem monomorphen Ameisenstaat im allgemeinen	773
2. Beobachtungen an einer Kolonie (Nest I).	773
3. Das Arbeiten im Ameisenstaat im allgemeinen	775
4. Umstellung von Spezialarbeitern	776
5. Die Fähigkeit zur Brutpflege bei alten und jungen Arbeiterinnen	776
6. Andere Fähigkeiten junger Ameisen. Wächterdienst.	779
7. Junge Arbeiterinnen einzeln und in Gemeinschaft mit alten. Individualität junger Ameisen. Das Alter als Faktor für die Arbeitsteilung	781
8. Junge und alte Arbeiterinnen in getrennten Nestern unter glei- chen Bedingungen	784
9. Wird eine Individualität durch zufällige Einstellung und Arbeits- stetigkeit vorgetäuscht?	785
Spezialarbeiter auf eine andere Arbeit umgestellt, wieder im alten Nest	786
Brut- und Außendiensttiere aus der Freiheit im Kunstnest (Versuch mit <i>M. rubida</i>)	787
Das Verhalten von Arbeiterinnen einzeln gehalten und dieselben Arbeiterinnen in einem gemeinsamen Nest	787
Ist die Individualität physiologisch bedingt? Beobachtungen von WEYER und GOETSCH und EISNER	791
Die Tätigkeit von Arbeiterinnen im Verlauf ihres ganzen Le- bens und in den ersten Monaten	797
10. Die Individualität und das Alter als wesentliche Faktoren für die Arbeitsteilung	798

	Seite
11. Die Arbeiten von 17 Arbeiterinnen in Zeitabschnitten von je etwa 14 Tagen (Nest k ₂). Nachwirkung einer Umstellung. Einfluß von äußeren Bedingungen und Alter	799
12. Arbeitsstetigkeit und Aktivität innerhalb 24 Stunden	801
13. <i>M. rubra</i> im Winter	802
14. Die Arbeit und die Gemeinschaft als lebenswichtiger Faktor. Anschließend diesbezügliche Beobachtungen an anderen Ameisen	802
II. Über die Funktionen der Königin	805
D. Zusammenfassung und Ergebnisse	807

A. Einleitung und Fragestellung.

Über die Arbeitsteilung im Ameisenstaat findet man in der Literatur nur vereinzelte Angaben. Die erste eingehendere Untersuchung, die sich speziell mit dieser Frage beschäftigt, ist die Arbeit von BUCKINGHAM über die Arbeitsteilung bei *Camponotus* und *Pheidole* und die Untersuchung von GOETSCH und EISNER über die Biologie der *Messor*-Arten.

Die Ameisen *Camponotus* und *Messor* zeigen einen unvollständigen Polymorphismus, d. h., daß die Arbeiter verschieden gestaltet sind, doch zwischen den Extremen sich alle Übergänge befinden. *Pheidole* ist dimorph; hier hat sich neben der Arbeiterkaste eine ausgesprochene Soldatenkaste gebildet.

BUCKINGHAM spricht im allgemeinen gegen eine streng durchgeführte Arbeitsteilung in dem Sinne, daß bestimmte Arbeiten nur von ganz bestimmten Individuen ausgeführt werden oder ausgeführt werden können. Viele Individuen verhalten sich mehr oder weniger konstant in einer oder mehr als einer Tätigkeit. Die Majorität ist weniger aktiv, d. h. weniger speziell eingestellt. BUCKINGHAM führt die Erscheinung der Arbeitsteilung hauptsächlich auf den Polymorphismus zurück. Daneben besteht nach BUCKINGHAM eine Arbeitsteilung, die mit dem Alter der Arbeiterin Hand in Hand geht.

Die Untersuchungen von GOETSCH und EISNER zeigen, daß auch bei *Messor* eine Arbeitsteilung vorliegt. Diese beruht auf einem morphologischen, physiologischen und psychologischen Moment, sie hängt also ab von der morphologischen Beschaffenheit der Arbeiterinnen, vom physiologischen Zustand (im wesentlichen vom Alter der Tiere) und von ihrer individuellen Arbeitsart. Ich komme im Zusammenhang mit meinen eigenen Beobachtungen näher darauf zurück.

Von der Arbeitsteilung anderer sozialer Insekten sind uns durch die hervorragenden Untersuchungen von RÖSCH die Verhältnisse bei der Honigbiene am besten bekannt. Hier ist die Frage über die Arbeitsteilung im wesentlichen klargestellt. Die verschiedenen Arbeiten werden von Arbeiterinnen eines ganz bestimmten Alters geleistet. Jede beginnt ihre Tätigkeit mit dem Putzen der Zellen und dem Wärmen der Brut, dann widmet sie sich der Brutpflege und macht die ersten Orientierungs-

ausflüge; in der zweiten Periode ihres Lebens nimmt sie den Flugbienen Futter ab, stampft Pollen und baut Waben, zum Schluß übernimmt sie noch kurz den Wachtdienst am Stock und wird dann zur Flugbiene. Die Bienenkönigin ist unfähig allein zu leben und allein einen Staat zu gründen; dazu bedarf sie der Hilfe der Arbeiterinnen. Die Drohnen haben die einzige Aufgabe, die Königin zu befruchten. Die Arbeitsteilung zwischen den Arbeiterinnen beruht hier lediglich auf dem Alter der Biene.

Die Arbeiterinnen der Biene sind gleich gestaltet, monomorph. Es fragt sich nun, ob die Arbeitsteilung in einem monomorphen Ameisenstaat ebenso verläuft wie bei der monomorphen Biene, oder ob hier noch andere Faktoren mitspielen.

Die Gründung eines Ameisenstaates erfolgt bei vielen Ameisen durch eine einzelne Königin. Die ersten Arbeiterinnen, die aus der Puppe schlüpfen, übernehmen alle Arbeiten, die bis dahin von der Königin allein verrichtet wurden. Sie müssen also zu Beginn ihres Imaginallebens zu allen Arbeiten fähig sein. Durch diese Forderung der Umweltverhältnisse werden der Grad und die Art der Arbeitsteilung im Ameisenstaat einen ganz wesentlichen Unterschied gegenüber der Arbeitsteilung im Bienenstaat zeigen. Das Verhalten der Männchen schließt sich dagegen dem der Drohnen an; auch hier dienen sie lediglich der Befruchtung der Königin und sterben, ohne eine andere Arbeit zu verrichten.

Nur fortlaufende Untersuchungen gezeichneter Ameisen im Kunstnest und im Freien geben über die Art der Arbeitsteilung im Ameisenstaat Aufschluß. Besonders wichtig sind auch die Beobachtungen an ganz jungen Ameisen. Aber nicht nur das Verhalten einer Arbeiterin im Lauf ihres ganzen Lebens ist von Interesse, sondern auch ihre Arbeitsstetigkeit und ihr Arbeitswechsel im Verlauf von Monaten, Tagen und Stunden. Ob die Arbeit, insbesondere die Brutpflege, für eine Ameise ein unentbehrlicher Lebensfaktor ist und wieweit die Lebensdauer der Ameise von der Möglichkeit eines sozialen Lebens abhängt, habe ich an einer Reihe von Arbeiterinnen, die, einzeln gehalten, weder Brut noch Erde bekamen und so mehr oder weniger arbeitslos waren, geprüft.

Meinem verehrten Lehrer, Prof. K. v. FRISCH, möchte ich an dieser Stelle für sein Interesse am Fortgang meiner Versuche danken. Die Anregung zu dieser Arbeit erhielt ich von Prof. W. GOETSCH, dem ich auch für wertvolle Ratschläge zu Dank verpflichtet bin. Prof. TH. MOLLISON schulde ich wärmsten Dank für die Erlaubnis, während meiner Dienstzeit im Anthropologischen Institut Beobachtungen zu machen. Ich danke auch Frl. H. ERSNER für ihre Anteilnahme an meinen Versuchen. Zum Schluß spreche ich allen den Damen und Herren aus dem Zoologischen und Anthropologischen Institut München, die mir in technischen und anderen Fragen stets bereitwillig entgegengekommen sind und meine Tiere in meiner Abwesenheit gepflegt haben, meinen herzlichsten Dank aus.

B. Material und Beobachtungsmethode.

Die Untersuchungen wurden ausgeführt an *Messor structor*, *M. minor*, *M. instabilis*¹, *Myrmica rubra laevinodis* NYL. und *Myrmica rubida* LATR.

In ihren psychischen Fähigkeiten stehen diese Ameisen noch auf einer niedrigen Entwicklungsstufe. So setzt z. B. HEYDE bei der Aufstellung einer Reihe Ameisen mit aufsteigender Entwicklungshöhe *Myrmica rubra* auf die unterste Stufe, dann folgen *Lasius*, *Camponotus*, *Formica*. Nach meinen Beobachtungen wäre die Art *Messor* etwa nach *Myrmica* einzuordnen; ihr gleichzustellen ist *Myrmica rubida*; auch diese ist unvollkommen polymorph.

Zur Beobachtung wurden die Ameisen in Gipsnestern gehalten.

Es waren horizontale Gipsnester, wie sie GOETSCH zu seinen Versuchen verwandt hat. Das Nest bestand aus einem Gipsblock mit einer Wasserrinne und meist viereckigen oder einigen runden Wohnkammern, die durch Gänge miteinander verbunden waren. Ein Ausgang führte in eine Glastube, in der die Tiere gefüttert wurden. Einige Nester waren dauernd, einige nur zeitweise mit einer Auslaufarena verbunden. Einige Kolonien hielt ich in den von MEYER und EIDMANN konstruierten vertikalen Gipsnestern.

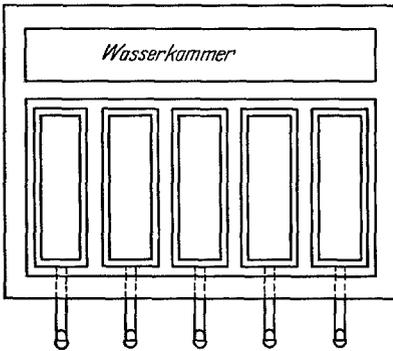


Abb. 1. Gipsnest.

Zu den Versuchen über die Abhängigkeit der Ameisen vom sozialen Leben wurden die Tiere in besonderen Nestern gehalten (Abb. 1). Die Kammern waren 6,3 cm lang, 1,7 cm breit und 1,8 cm tief. Nester mit halb so langen Wohnkammern erwiesen sich als unzureichend, da die Kammern sehr schnell verschmutzten und dadurch die Tiere schädigten. Das Futter reichte ich den Ameisen im Seitenrohr,

um die Nestkammern nicht zu sehr zu beschmutzen; eingeschleppte Futterreste wurden entfernt. Die Tiere bekamen weder Brut noch Erde, so daß sie auch nahezu arbeitslos gehalten wurden.

Für das Beobachten der Ameisen in den Wohnkammern sind die Kunstnester unentbehrlich. Um den natürlichen Lebensbedingungen möglichst nahe zu kommen, bekamen die Ameisen in ihre Wohnkammern Brut und Erde (Abb. 2). Die Wohnkammern waren zu niedrig, als daß die Ameisen für ihre Brut eine Erdkammer in der Wohnkammer hätten bauen können. Wählt man die Kammer höher, so verbauen die Ameisen

¹ Für die Beschaffung wertvollen *Messor*-Materials danke ich Prof. W. GOETSCH und Prof. P. BUCHNER. Leider bekam ich nicht genügend Material, um meine Untersuchungen an *Messor* zu Ende führen zu können. So konzentrierte ich meine Beobachtungen auf *Myrmica rubra*, deren Beschaffung mir keine Schwierigkeiten bereitete. Ab Juni 1929 machte ich auch an *Myrmica rubida* einige ergänzende Beobachtungen.

die Glasdecke und machen eine Beobachtung unmöglich. So trennte ich Erde und Brut. In die Erde gruben die Ameisen ihre Gänge. Da die Larven und Puppen der Ameisen ständig im Dunkeln leben, werden sie auch im Kunstnest stets in die dunkelsten Ecken getragen, was eine längere Beobachtung bei Licht unmöglich macht. Gegen das rote Licht einer photographischen Dunkelkammerlampe sind die Ameisen weniger empfindlich, doch tragen sie auch dann ihre Brut nach einiger Zeit ins Dunkle. Bei längerer Einwirkung einer Lampe ist die Wärmestrahlung nicht ohne Bedeutung. Da mir eine Beobachtung, die sich auf mehrere Stunden erstreckt, fortlaufend nicht möglich war, habe ich das Versuchsnest stündlich kurz aufgedeckt und die Tätigkeit jeder einzelnen Ameise notiert. Diese Beobachtungen dauerten etwa 1 Minute und störten die Ameisen in ihrer gewohnten Arbeit nicht. Meine Beobachtungen erstreckten sich auf die Tagesstunden von 8—22 Uhr. Die Einzelbeobach-

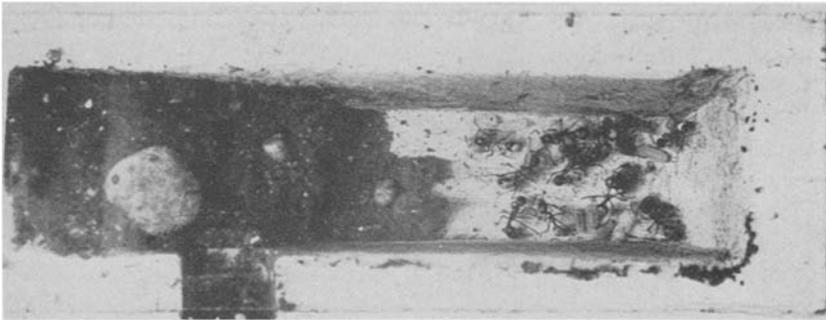


Abb. 2. Arbeiterinnen von *Myrmica rubra* im Gipsnest.

tungen sind gewissermaßen Querschnitte durch den Verlauf des Arbeitstages. Über die Tätigkeit der Ameisen nachts habe ich nur vereinzelte Notizen.

Die Arbeiten, die die Ameisen in ihrem Staat zu verrichten haben, sind die Brutpflege, das Herbeischaffen von Nahrung, das Füttern, das Reinigen des Nestes und endlich das Bauen der Wohnkammern. Bei meinen Beobachtungen habe ich die Ameisen, die auf der Brut oder unmittelbar neben der Brut saßen, als *mit Brut beschäftigt* bezeichnet. Eine genauere Unterscheidung in der Brutpflege wie: Füttern, Lecken, Putzen, Umhertragen habe ich nicht getroffen. Eine genauere Beobachtung bei der Brutpflege ist auch sehr erschwert, da die Tiere dauernd im Dunkeln leben und die kurzen Beobachtungen am Tageslicht Einzelheiten in einer größeren Gemeinschaft von Ameisen schwer zeigen können. Ameisen, die *in der Nähe der Brut* saßen (bis etwa 3 cm von der Brut entfernt), wurden gesondert notiert. Auch in diesen Begriff fasse ich mehrere Tätigkeiten zusammen wie: Putzen, gegenseitiges Füttern und „Aus-

ruhen“ (arbeitslos dasitzen). Bei *Messor* wurde das Kauen von Körnern gesondert registriert. Alle anderen Arbeiten nenne ich *Werkdienst*. Hierher zählte ich folgendes: Einschleppen von Nahrung, Austragen von Unrat aus dem Nest, entfernt von der Brut im Nest dasitzen, Bauen. Das Bauen wurde in einer Reihe von Protokollen (aber nicht immer) gesondert notiert. Ich muß noch hervorheben, daß GOETSCH und EISNER Brutpflege, Kauen (bei *Messor*) und nutzlos im Nest sitzen in den Begriff Innendienst zusammenfassen, Einschleppen von Nahrung, Reinigen des Nestes und arbeitslos außerhalb des Nestes sich befinden in den Begriff Außendienst; während ich unterschieden habe: Brutpflege, in der Nähe der Brut sitzen, Kauen von Körnern (bei *Messor*), Bauen (nur bei einer Reihe von Protokollen) und Werkdienst (das sind alle übrigen Arbeiten, auch wenn sie im Nest verrichtet wurden).

Um die einzelnen Arbeiter voneinander unterscheiden zu können, zeichnete ich sie nach der Methode von v. FRISCH. Da mein Versuchstier, *Myrmica rubra*, sehr klein war, konnte der Thorax und das Abdomen nur mit einem Farbfleck gezeichnet werden. Die Farben Weiß, Rot, Orange, Gelb, Grün am Thorax entsprachen den Zahlen 1, 2, 3, 4, 5, dieselben Farben am Abdomen gaben die Zahlen 6, 7, 8, 9, 0. Durch Kombinationen waren 35 Möglichkeiten gegeben. Farben wie Blau und Lila wurden zur weiteren Markierung herangezogen. Das Zeichnen dieser kleinen bis 5 mm großen Tiere erforderte einige Übung. Ich ließ die Tiere in einen Pinsel beißen und konnte sie dann schnell betupfen. Die jungen Arbeiterinnen, die noch nicht in den Pinsel bissen oder sofort wieder losließen, wurden mit leichtem Druck auf die Beine auf dem Finger gehalten. Eine Kohlensäurenarkose erleichtert das Zeichnen der Tiere. Sie hat jedoch den großen Nachteil, daß eine unnatürliche Fixierung der Abdominalsegmente durch den Farbfleck hervorgerufen werden kann. Beim Zeichnen ohne Narkose kann die Ameise ihr Abdomen frei bewegen und in natürlicher Lage halten, wenn der Farbfleck trocknet. Junge Ameisen müssen häufig nachgezeichnet werden, da der Farbfleck von älteren Ameisen leicht abgeleckt wird. Bei gutem Zeichnen kann sich die Farbe jahrelang halten.

Die Kolonien, bei denen ich die Arbeit der einzelnen Ameisen beobachtete, bestanden aus 20—50 Arbeiterinnen. Eine größere Zahl von Arbeiterinnen erschwert eine genaue Beobachtung und macht sie fast unmöglich, wenn man nicht dauernd beim Nest bleiben kann. Zu einigen Versuchen, wie zu den Beobachtungen über die Lebhaftigkeit der Ameisen innerhalb 24 Stunden, wurden größere Kolonien gewählt. Die Verhältnisse in einer kleinen Kolonie von *Myrmica rubra* dürften denen in der freien Natur entsprechen, da die Nester dieser Ameisen im Freien verhältnismäßig schwach bevölkert sind; häufig findet man draußen kleine Kolonien dieser Ameise. Die Kolonien von *Messor* sind stark bevölkert.

In einer kleinen Kolonie dieser Ameise verhalten sich Arbeiterinnen etwas anders als in einer großen Kolonie; ich komme später darauf zurück.

Die Beobachtungen im Kunstnest wurden nach Möglichkeit durch Freilandbeobachtungen ergänzt.

Es ist noch zu erörtern, ob Gefangenschaft bei Ameisen unnatürliche Verhältnisse hervorruft und ein anderes Verhalten vortäuscht. Nach meinen Beobachtungen zu urteilen, glaube ich nicht, daß eine Instinktäußerung durch Gefangenschaft wesentlich geändert werden kann; zu beachten ist allerdings, daß sich Ameisen bald nach der Gefangennahme an die neue Umgebung gewöhnen und nicht mehr so heftig angreifen wie anfangs, sie sind leicht domestiziert. Wenn man das Glas von der Wohnkammer abhebt, laufen die Ameisen nie weit fort und kehren bald wieder in ihr Nest zurück. Die Vorgänge im Jahreszyklus der Ameise spielen sich in der Gefangenschaft im allgemeinen zu gleicher Zeit ab, wie draußen. In den Kunstnestern findet man zu gleicher Zeit Brut, in den Sommermonaten schlüpfen, wie in der Freiheit, die meisten jungen Ameisen, im Herbst beginnen die Tiere mit einer Winterruhe zu gleicher Zeit wie draußen, trotzdem ich meine Nester dauernd bei einer Temperatur von etwa 20° C gehalten habe. Abweichend von den Verhältnissen im Freien dürfte vielleicht die stärkere Entwicklung der Brut in den kalten Monaten sein.

Bei *Myrmica rubra* schlüpfen in Kunstnestern auch im Winter junge Arbeiterinnen, wenn auch längst nicht so viele wie in den warmen Monaten. Im April und Mai 1930 schlüpfen Männchen. Es ist mir leider nicht bekannt, ob in der Freiheit so früh Männchen schlüpfen. Der Hochzeitsflug dieser Ameise beginnt erst im Juli.

Als Nahrung gab ich meinen Ameisen: Mehlwürmer, Fliegen, tote Bienen, Honig, Zucker, Brot und Samen (für *Messor*).

C. Beobachtungen und Versuche.

I. Über die Funktionen der Arbeiterinnen.

Beobachtungen an Messor.

Zunächst möchte ich auf die Ergebnisse von GOETSCH und EISNER über die Arbeitsteilung bei *Messor* kurz zu sprechen kommen und dann meine eigenen Beobachtungen ergänzend hinzufügen.

GOETSCH und EISNER zeigen, daß im Ameisenstaat von *Messor* eine Arbeitsteilung besteht. Sie beruht auf morphologischen, physiologischen und psychologischen Momenten. Die *morphologischen* Unterschiede zeigen sich darin, daß man Arbeiterinnen verschiedener Größen findet; zwischen großen und kleinen Tieren besteht ein kontinuierlicher Übergang. Auf Grund der morphologischen Unterschiede können aber keine scharfen Grenzen gezogen werden, denn Ameisen jeder Größe werden bei jeder Arbeit gesehen. Doch die quantitative Verteilung der verschiedenen Arbeiten auf große, mittelgroße und kleine Tiere ist verschieden. Die großen Arbeiter wurden beim Außendienst am häufigsten getroffen, umgekehrt die kleinen am häufigsten beim Innendienst, die mittelgroßen stehen in der Mitte. Die großen Arbeiter haben keine Ausdauer bei der Arbeit, d. h. sie bleiben nie lange bei der gleichen Arbeit, sondern wech-

selt dieselbe häufig; so hat sich gezeigt, daß in Nestern mit nur großen Arbeitern (Gigantennestern) die Larven sehr schlecht gepflegt werden und sich nicht verpuppen. Die kleinen Arbeiter sind gute Brutpflegerinnen; sie zeigen bei ihrer Arbeit eine viel größere Arbeitsstetigkeit. Als zweites Moment für die Arbeitsteilung kommt der *physiologische* Zustand der Arbeiter — im wesentlichen das Alter der Tiere — in Betracht. Junge Arbeiterinnen sind die ersten 4—5 Tage ausschließlich mit der Brutpflege beschäftigt; dann beginnen sie mit dem Kauen von Körnern. Nach etwa einem Monat schließen sie sich Arbeitergruppen an, die andere Arbeiten tun, Körner eintragen, bauen und anderes. Zwischen Innendienst und Außendienst ist ein Wachtdienst eingeschoben, insofern als junge Arbeiterinnen, die zum Außendienst übergehen, zuerst, in der neuen Umgebung noch fremd, in den Zwischengängen sitzen bleiben. Im Alter — die *Messor*-Arbeiterin erreicht nach GOETSCH und EISNER ein Alter von 10—12 Monaten — sind die *Messor*-Ameisen stets Außendiensttiere, in den letzten Tagen vor dem Tode sieht man sie arbeitslos umherlaufen. Auf *psychischer* Grundlage beruht die Art der Arbeit bei den ein-

Tabelle 1. *Messor minor* (Nest NJ). Die Arbeiten von 19 Arbeiterinnen an 19 Be-
Oktober 1928

		♀ Nr.	28. XI.	29.	30.	1. XII.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	Beobachtungs-
Große Arbeiterinnen	Gi	N	N	N	Nk			Nk	N	Nk	Nk	NW	
	1	BN	BN	BN	BN			Nk	BN	N	BN	BN	
	2	N	N	N	N			N	N	N	N	N	
	3	N	N	N	N			NkW	Nk	N	Nk	Nk	
	7	N	NW	NW	N			N	N	NW	NW	NW	
	16	N	BN	N	Nk			Nk	B	N	BNk	N	
	26	BN	BN	BN	BN			BN	BN	BN	BN	BN	BN
27	BN	BN	BN	BN			BN	N	BN	N	BN	BN	
Mitteltgroße Arbeiterinnen	0	N	BN	BN	N			BN	N	BN	BNk	BNk	
	1	N	BNW	BN	BN			BNW	NW	BNW	K	BN	
	8	N	BN	BN	BN			BNk	N	BN	BN	BN	
	9	BN	BN	BN	BNk			BN	B	B	N	BNk	
	38	N	N	BN	BN			N	N	Nk	Nk	BN	
	40	BN	BN	BN	BN			BNk	Nk	N	BN	BNk	BNk
58	N	BN	N	N			N	N	BN	Nk	BN	BN	
Kleine Arbeiterinnen	3	Nk	N	N	Nk			N	N	N	N	N	
	4	BN	N	BN	BNk			BN	BN	BN	N	N	
	6	N	Nk	NW	BNW			N	Nk	N	BNk	N	
	16	BN	N	BN	Nk			N	Nk	Nk	Nk	N	
Absolute Beobachtungszahlen		4	6	7	4	0	4	5	3	4	4	6	

B = Brutdienst, N = „in der Nähe der Brut“

zelen Arbeitern. Dieses spielt als dritter Faktor für die Arbeitsteilung eine Rolle. Im Lauf ihres Lebens kann eine Arbeiterin über Monate hinaus einer oder mehr als einer Arbeit treu bleiben, oder sie wechselt ihre Arbeit häufig. GOETSCH und EISNER sprechen von der *Einstellung* auf eine bestimmte dauernd ausgeübte Tätigkeit, die bei einzelnen Ameisen vielleicht von Anfang an verschieden ist. Sie erwähnen interessante Beobachtungen über den Fanatismus der Arbeiterinnen, der zu Unzweckmäßigkeiten im Staat führen kann.

Ferner prüften GOETSCH und EISNER, ob Spezialarbeiter sich auf eine andere Arbeit umstellen lassen und kamen zu dem Schluß, daß eine Umstellung möglich ist. War diese erfolgt, so blieb die Arbeiterin dieser neuen Arbeit auch dann treu, wenn sie in ihre alten Bedingungen gebracht wurde.

Nach meinen eigenen Untersuchungen kann ich die Ergebnisse von GOETSCH und EISNER im Wesentlichen bestätigen. Auch meine Versuche haben ergeben, daß die Arbeitsteilung auf drei Momenten beruht, auf einem morphologischen, physiologischen und psychologischen. Aus mei-

obachtungstagen in der Zeit vom 28. XI. bis 19. XII. 1928. Arbeiterinnen im geschlüpft.

tage: 8. u. 9.	10.	11.	12.	13.	14.	15.	16.	17.	18.	19.	Die Arbeiten v. 28. XI.—19. XII.
	N	N	N	N	N	N	Nk	Nk	N	N	NkW
	B	BN	N	BN	BN	N	B	B	N	BN	BNk
	N	BN	N	BN	N	BNk	N	N	BN	BN	BNk
	N	N	N	N	NW	NkW	N	N	N	N	NkW
	N	N	N	N	Nk	NW	N	Nk	N	N	NkW
	BN	BN	BN	BN	BN	BN	N	B	BN	N	BNk
	BN	BN	BNk	BN	BN	BN	B	BN	BN	BN	BNk
	BN	N	BNk	BN	BNW	BNW	N	N	Nk	BN	BNkW
	N	N	N	B	NW	N	N	NW	N	N	BNkW
	BNW	N	Nk	N	NkW	Nk	N	NW	N	N	BNkW
	BN	BN	BN	BN	BN	BNk	B	B	BN	BN	BNk
	B	BN	B	BN	BN	BN	B	BN	BN	BN	BNk
	NW	BN	BN	BN	BN	BN	B	N	BN	BN	BNkW
	B	BN	Nk	BN	BN	BNW	N	BN	BN	N	BNkW
	BN	BN	BN	N	BN	BNk	N	BN	BN	BN	BNk
	N	N	NkW	Nk	NkW	Nk	N	N	N	N	NkW
	N	BN	N	N	BN	BNW	N	N	BN	BN	BNkW
	N	N	Nk	N	NW	NW	N	N	N	N	BNkW
	N	N	Nk	BN	BNk	BN	N	N	Nk	N	BNk
0	3	7	6	7	8	10	2	6	5	6	= 103 Beob. f. jede ♂

sitzen“, k = kauen, W = Werkdienst.

nen Protokollen möchte ich nur die anführen, die Ergänzungen und Abweichungen bringen.

Wie meine Versuche gezeigt haben, ist die Arbeitsteilung bei großen, mittelgroßen und kleinen Arbeitern von *Messor* derart, daß die großen Arbeiter mehr Außendienst, die kleinen mehr Brutdienst tun, die mittelgroßen Arbeiter stehen in der Mitte. Es ist hervorzuheben, daß aber sowohl große Arbeiter als auch kleine bei allen Arbeiten gesehen werden können. Es kommt vor, daß einige große Arbeiter besonders viel Brutdienst tun, und man findet auch unter den kleinen Arbeitern Tiere, die sich um die Brut nicht kümmern. Ich konnte in einem Nest von *Messor minor* einen solchen Fall genau beobachten und will hier näher darauf eingehen.

In diesem Nest (Nest NJ) waren 19 Arbeiterinnen (8 große, 7 mittelgroße, 4 kleine), Larven und Eier. Die Arbeiterinnen waren etwa 2 Monate alt. Ich beobachtete die Tiere an 19 Tagen in der Zeit vom 28. XI. bis 19. XII. 1928 bei ihrer Arbeit. In Tabelle 1 habe ich für jede Arbeiterin die beobachtete Tätigkeit für jeden Beobachtungstag zusammengestellt. Die absolute Beobachtungszahl war an den einzelnen Tagen verschieden (sie ist in der Tabelle für jeden Tag notiert). Auf jede Ameise entfiel aber die gleiche Beobachtungszahl (an den 19 Beobachtungstagen 103 Beobachtungen für jede Ameise). Die Tabelle zeigt, daß z. B. unter den großen Arbeitern Nr. 1, 2, 16 und 26 an den 19 Beobachtungstagen bei der Brutpflege, in der Nähe der Brut und brotkauend gesehen worden sind; Nr. 27 war außerdem mit Werkdienst beschäftigt. Ameise Gi (Gigant) und Nr. 7 wurden nie bei der Brutpflege gesehen. Von den mittelgroßen Arbeiterinnen waren während der Beobachtungszeit alle Tiere mit Brut beschäftigt, Werkdienst taten nur einige. Von den kleinen Arbeitern war ein Tier nie beim Brutdienst. Aus der Tabelle geht nur hervor, bei welcher Tätigkeit die Arbeiterinnen in den 103 Beobachtungen getroffen wurden. So ist z. B. Nr. 26 jeden Tag bei der Brut gesehen worden, andere Arbeiter konnten in den 103 Beobachtungen nie beim Brutdienst beobachtet werden. Es fragt sich nun, wie oft die Arbeiterinnen die eine oder andere Tätigkeit ausführen. Um sich über die Art der Arbeit der großen, mittelgroßen und kleinen Tiere genauer zu orientieren, bringe ich in Tabelle 2 für jede Ameise die Beobachtungszahlen für die einzelnen Arbeiten in den 19 Beobachtungstagen (siehe die Beobachtungen für den XI. und XII. 1928). Die Zahlen ergänzen die vorausgegangene Tabelle dadurch, daß man aus der Beobachtungszahl die Art der Arbeiten einzelner Ameisen bis zu einem gewissen Grade herauslesen kann. Es zeigt sich, daß in allen Größenklassen Tiere mit viel Brutdienst und solche mit wenig oder ganz ohne Brutdienst zu finden sind, andererseits Tiere mit viel, andere mit gar keinem Werkdienst.

An dieser Stelle möchte ich auf die Tätigkeit des Brotkauens kurz zu sprechen kommen. Die Arbeiterinnen zerkaueu alle eingeschleppten Körner, um durch ihren Speichel die Stärke der Körner in Zucker umzuwandeln. Das Kauen der Körner geschieht im Nest und wird von Tieren aller Größen vorgenommen, wie man auch aus Tabelle 2 ersehen kann. Es war bis jetzt noch eine offene Frage, welche Arbeiterinnen das Kauen des Brotes übernehmen. In Tabelle 2 sieht man, daß es diejenigen Arbeiterinnen sind, welche meist in der Nähe der Brut sitzen und sich

Tabelle 2. *Messor minor* (Nest NJ). Die Arbeitsverteilung von 19 Arbeiterinnen an 19 Beobachtungstagen in der Zeit vom 28. XI. bis 19. XII. 1928 und im März 1929. Arbeiterinnen im Oktober 1928 geschlüpft.

♀ Nr.	28. XI. — 19. XII. 1928				1.—31. III. 1929				
	B	N	k	W	B	N	k	W	
Große Arbeiterinnen	Gi	0	93	9	1	1	14	0	0
	1	39	62	2	0	8	5	1	0
	2	17	85	1	0	3	11	0	1
	3	1	85	10	7	0	11	1	3
	7	0	93	3	7	1	13	0	1
	16	43	57	3	0	5	9	0	1
	26	54	48	1	0	5	9	0	1
27	27	71	2	3	4	8	1	2	
Mittelgroße Arbeiterinnen	0	18	80	3	2		†		
	1	9	79	8	7	2	9	0	4
	8	54	47	2	0	6	8	0	2
	9	64	37	2	0	6	9	0	0
	38	20	81	1	1	0	4	1	0
	40	36	62	4	1	1	3	0	0
58	26	75	2	0	7	6	0	1	
Kleine Arbeiterinnen	3	0	92	6	5	0	9	0	1
	4	22	78	2	1		†		
	6	2	89	6	6	0	11	0	3
	16	15	80	8	0	2	12	0	1

103 Beobachtungen f. jede ♀

etwa 15 Beobachtungen
f. jede ♀

B = Brutdienst, N = „in der Nähe der Brut sitzen“, k = kauen, W = Werkdienst.

nicht viel oder überhaupt nicht mit Brutpflege abgeben. Dieses betrifft Tiere aller Größenklassen. Das gleiche habe ich an anderen Nestern feststellen können. Ob sich Tiere einer Größenklasse besonders viel am Kauen beteiligen, muß noch untersucht werden.

Wenn man an diesem Nest die Verteilung der verschiedenen Arbeiten auf die einzelnen Größenklassen untersucht, so findet man, daß im Brutdienst mittelgroße Arbeiter am meisten beschäftigt sind, relativ häufig die großen Arbeiter und die kleinen Arbeiter am wenigsten. Die geringe Beteiligung der kleinen Arbeiter am Brutdienst hängt hier vor allem damit zusammen, daß von den kleinen Arbeitern zwei Tiere besonders viel Werkdienst taten und eigentlich nur eines häufiger Brut pflegte. Die eifrige Brutpflege bei den großen Arbeitern führe ich auf den Umstand zurück, den schon BUCKINGHAM in ihren Nestern beobachten konnte, nämlich, daß große Arbeiter in kleinen Nestern eifriger bei der Arbeit sind als in großen. In diesem Nest bestand die eifrige Arbeit in der Brutpflege.

Es kommt noch ein Umstand hinzu, der die eifrige Brutpflege der großen Arbeiterinnen in diesem Nest erklärt, die Kolonie hatte keine Königin. Es sei hier betont, daß die Ergebnisse dieses Versuchs denen von GOETSCH und EISNER über die Arbeiten großer und kleiner Arbeiterinnen nicht widersprechen, denn wir haben es hier mit keinem normal besetzten Nest zu tun. Dieses Nest ist aber von besonderem Interesse, weil es das Verhalten der großen Arbeiter unter den gegebenen Verhältnissen zeigt. Auch GOETSCH und EISNER haben beobachtet, daß große Arbeiter in weiselosen Kolonien ein anderes Verhalten zeigen als in normalen, sie legen Eier und benehmen sich königlich. Die Königinnen der *Messor*-Arten tun aber wenig Brutdienst. Einige der großen Arbeiterinnen aus meiner Kolonie legten Eier und beschäftigten sich viel mit der Brutpflege. Das Brutpflegen dieser Tiere steht im Gegensatz zu den Beobachtungen von GOETSCH und EISNER über eierlegende große Arbeiter. Unter meinen großen Ameisen zeigte namentlich der große Arbeiter Nr. 16 einen sehr großen Arbeitseifer. So konnte ich ihn bis zu 11 Stunden beim Halten eines Eierpakets¹ beobachten. Da das Tier in den 11 Stunden immer in derselben Stellung gesehen wurde, ist nicht anzunehmen, daß es zwischen den stündlichen Beobachtungen etwas anderes getan hat. Tabelle 3 zeigt die Brutstetigkeit der Arbeiterin Nr. 16 an 5 Beobachtungstagen. Trotzdem die Sorge für die Brut bei einigen großen Arbeitern so fanatisch war, waren diese Tiere doch nicht imstande, die Brut bis über den Larvenzustand weiter zu pflegen. Schon GOETSCH und EISNER beobachteten, daß in Nestern mit viel großen und wenig kleinen Arbeitern die Brut nicht aufgezogen wird. Leider kann ich zur Bestätigung dieser Tatsachen keine weiteren Versuche anführen; aus Materialmangel habe ich meine Versuche abbrechen müssen.

Wenn man bei einer Anzahl von Arbeiterinnen ihre Arbeitsstetigkeit untersucht, so zeigt es sich, daß einige Arbeiterinnen stundenlang einer bestimmten Tätigkeit nachgehen, darauf folgt eine Ruhepause, andere Arbeiter wechseln ihre Arbeit häufiger. Tags und nachts wird im Nest gearbeitet. Ob der Eifer der Ameisen für die einzelnen Arbeiten im Nest zu bestimmten Tageszeiten besonders ausgesprochen ist, habe ich nicht beobachtet. Es ist mir aber eine gewisse Aktivitätsperiode bei den Tieren, die in die Arena ausliefen, aufgefallen. (Die Ameisen liefen meist „arbeitslos“ in der Arena umher.) Ich beobachtete diese Erscheinung an zwei Nestern von *Messor instabilis* und einem Nest von *Messor minor*, die dauernd mit einer Auslaufarena verbunden waren. Die Nester selbst wurden nicht aufgedeckt, um die Tiere nicht zu stören. Mehrmals am

¹ Die Eier und Larven wurden in diesem Versuchsnest von den Arbeiterinnen dauernd zwischen den Kiefern gehalten, wahrscheinlich aus dem Grunde, weil das Nest zu feucht war, denn Ameiseneier, wie auch ältere Larven und Puppen vertragen keine zu große Feuchtigkeit.

Tabelle 3. *Messor minor* (Nest NJ). Die Brutstetigkeit der großen Arbeiterin Nr. 16 an 5 Beobachtungstagen.

Beob.-Stund.	21. IV.	22. IV.	19. V.	20. V.	21. V.
1					16 mit Eierpaket zwischen d. Kiefern
2					"
3					"
4					"
5					"
6					"
7					"
8		16 mit Eierpaket zwischen d. Kiefern			"
9		16 in der Nähe d. Brut			16 in d. Nähe d. Brut
10		16			
11	16 mit Eierpaket zwischen d. Kiefern	16 mit Eierpaket zwischen d. Kiefern			
12	"	"			
13	"	"			
14	"	"			
15	"	"	16 mit Eierpaket zwischen d. Kiefern		
16	"	"	"		
17	"	"	"	16 in der Nähe d. Brut	
18	"	"	"	16	
19	"	"	"	16 mit Eierpaket zwischen d. Kiefern	
20	"	"	"	"	
21		"	"	"	
22		16 in der Nähe d. Brut	"	"	
23			"	"	
24			"	"	

11 Std.

7 Std.

10 Std.

8 Std.

Tage wurde die Zahl der Arbeiterinnen, die in der Arena waren, notiert. Die Nester standen abends und nachts im Dunkeln. Ich zählte die Tiere nachts beim Licht einer roten Taschenlampe. Im Zimmer herrschte eine Temperatur von durchschnittlich 22° . Die Nester von *Messor instabilis* habe ich 34 Tage (3 Nächte), in der Zeit vom 3. IX. bis 10. X. 1928 beobachtet, das Nest von *Messor minor* 6 Tage (1 Nacht), in der Zeit vom 20. bis 26. IV. 1929. In allen drei Nestern erschienen nachmittags und spät abends besonders viele Arbeiter, frühmorgens und tagsüber waren bedeutend weniger Ameisen in der Arena. Abb. 3—5 zeigen die Ergebnisse der Versuche. Ich habe für jede Tagesstunde die mittlere Individuenzahl der Tiere, die zu der Stunde in der Arena waren, berechnet. Die absoluten Beobachtungszahlen für jede Tagesstunde sind in den Abbil-

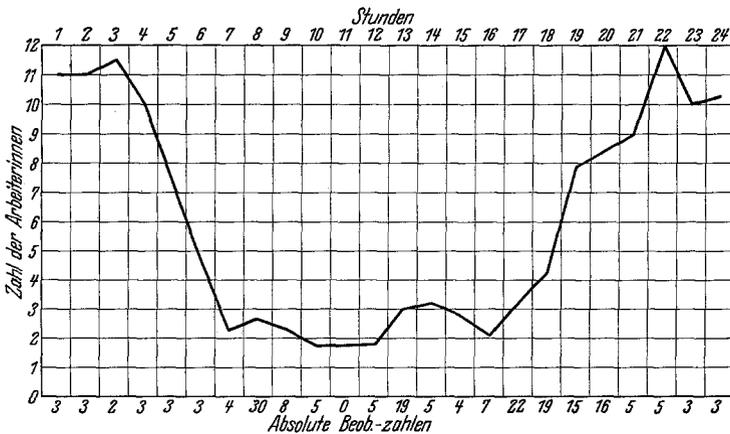


Abb. 3. *Messor instabilis* (Nest MZP). Das Erscheinen von Arbeiterinnen in der Arena im Lauf von 24 h an 34 Beobachtungstagen (3 Nächte) in der Zeit von 3. IX.—10. X. 1928. Etwa 40 Arbeiterinnen (meist große, etwa 25 Larven).

dungen angegeben. Aus dem Verlauf der Kurven ersieht man, daß die Ameisen nachmittags ab etwa 17 Uhr zahlreicher in die Arena auslaufen als im Verlauf des Tages. Die Kurve steigt bis etwa 24 Uhr. Gegen Morgen sinkt sie steil ab, um erst wieder nachmittags zu steigen. Beim Nest KL war die Zahl der Arbeiter, die in der Arena gezählt wurden, geringer als in den anderen Nestern. Es waren aber in diesem Nest keine großen Arbeiter, die sonst am häufigsten in die Arena kommen, sondern nur mittelgroße und kleine. Diese hatten sehr viel Brut zu pflegen.

ESCHERICH gibt an, daß körnersammelnde Ameisen verschiedener Varietäten von *Messor* mit untergehender Sonne besonders lebhaft werden. Daß klimatische Veränderungen in der Lebensführung der Ameisen eine Rolle spielen, zeigt NEGER an *Aphaenogaster* (= *Messor*). Diese Ameise zieht im Mittelmeergebiet untertags bei vollster Sonnenglut zur Ernte. Im tropischen Erytrea beginnt die Tätigkeit der gleichen Amei-

senart erst nach Sonnenuntergang. Buxton schreibt über *Aphaenogaster barbata*, daß der Grad ihrer Tätigkeit von der Luftfeuchtigkeit abhängt. Starke Sonnenbestrahlung setzt ihre Tätigkeit herab. Zwischen 9 Uhr

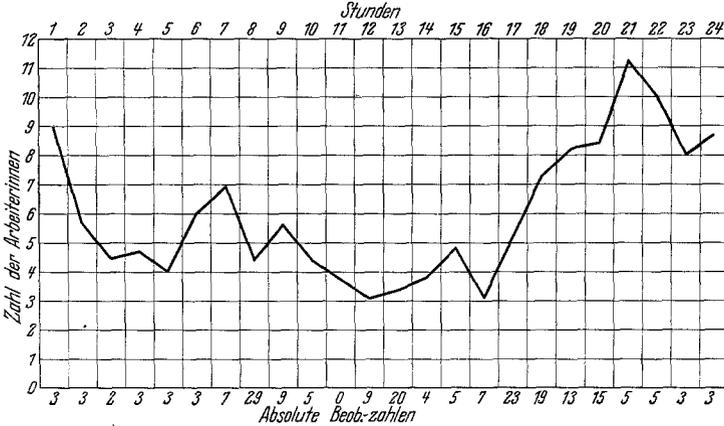


Abb. 4. *Messor instabilis* (Nest ML). Das Erscheinen von Arbeiterinnen in der Arena im Lauf von 24 h an 34 Beobachtungstagen (3 Nächte) in der Zeit vom 3. IX.—10. X. 1928. Etwa 100 Arbeiterinnen (groß, klein und mittelgroß) und viel Brut.

vormittags und 9 Uhr abends wird sie niemals völlig aktiv. Ihre Tätigkeit ist am intensivsten zwischen 4 Uhr nachmittags und Mitternacht. Von hier an bis in die Morgenstunden von 5—9 Uhr ist sie am geringsten.

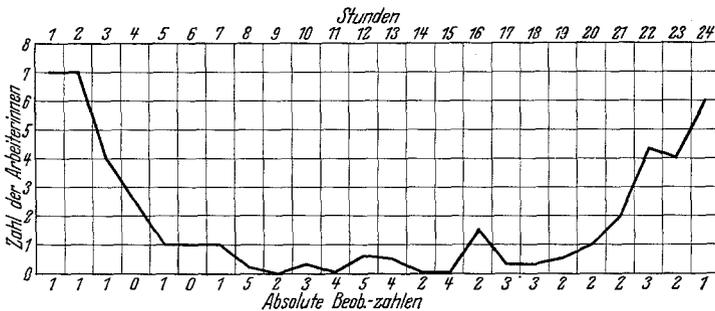


Abb. 5. *Messor minor* (Nest KL). Das Erscheinen von Arbeiterinnen in der Arena im Lauf von 24 h an 7 Beobachtungstagen (1 Nacht) in der Zeit vom 20.—26. IV. 1929. 52 Arbeiterinnen (26 mittelgroß, 26 klein), 150 Larven.

Einer weiteren Untersuchung ist es vorbehalten, zu prüfen, ob bei *Messor* ein Aktivitätsrhythmus vorliegt in dem Sinne, daß bestimmte Arbeiter nur zu ganz bestimmten Zeiten in die Arena kommen. Aus meinen Beobachtungen kann ich im allgemeinen sagen, daß einige bestimmte Arbeiter tags und nachts in der Arena erschienen, andere Ar-

beiter hauptsächlich abends. Die Ameisen in den Versuchsnestern waren nicht alle gezeichnet, so daß eine genauere Beobachtung nicht möglich war.

Das Auslaufen in die Arena hängt mit dem Futtersuchen nur indirekt zusammen, denn in meinen Nestern hatten die Tiere dauernd Futter, das sie sich zu jeder Tageszeit holen konnten. Ob vielleicht das Licht für diese Aktivität maßgebend ist, müßten Versuche in der Dunkelkammer zeigen.

Wie aus den vorhergehenden Beobachtungen zu ersehen ist, ist für die Arbeitsart der Ameisen im Nest auch die individuelle Verschiedenheit bei großen, mittelgroßen und kleinen Arbeitern von Bedeutung. GOETSCH und EISNER führen die individuelle Bevorzugung der einen oder anderen Arbeit bei einzelnen Arbeiterinnen auf die zufällige Einstellung und Arbeitsstetigkeit zurück. Ob das tatsächlich der Fall ist oder ob sich eine Individualität der Arbeiterinnen unabhängig von den gegebenen Verhältnissen schon zu Beginn des Imaginallebens zeigt, ist meines Erachtens für *Messor* noch nicht bewiesen.

Von jungen Arbeiterinnen habe ich nur zwei ganz junge *Messor minor*-Ameisen, einzeln gehalten, beobachten können. Die Tiere wurden mit Brut und Erde in Gipskammern gehalten. Leider starben beide während des Versuchs. In folgender Zusammenstellung sieht man ihre Beteiligung an den verschiedenen Arbeiten.

Größe	Alter	Brut	Zeit der Beobachtung	Beob.	B	N	W
Mittelgr.	12 St.	2 L.	10 T. (30. IV.—9. V. 29)	56	16	1	39
„	2 T.	1 L.	7 T. (20.—27. VIII. 29)	25	10	5	10

St. = Stunden, T. = Tage, L. = Larven, B = Brutpflege, N = „in der Nähe der Brut sitzen“, W = Werkdienst.

Auf die interessante Frage, wie sich junge Arbeiterinnen, unbeeinflußt von anderen Ameisen, zu der Arbeit stellen, gehe ich an Hand von größerem Material bei *Myrmica rubra* näher ein.

Es ist im allgemeinen bekannt, daß junge Arbeiterinnen anfangs bei der Brut sitzen und die Brutkammer erst nach einigen Tagen verlassen. Von den älteren Arbeiterinnen findet man dann einige, die extrem dem Brutdienst, andere, die extrem dem Werkdienst nachgehen, alle übrigen Ameisen tun alle Arbeiten mit mehr oder weniger gleichmäßigem Eifer. Auch in dem von mir angeführten Versuchsnest zeigten sich einige Arbeiter, die besonders viel Brutdienst (Nr. gr. 16, gr. 26, mittelgr. 8, mittelgr. 9), andere, die besonders viel Werkdienst (Nr. gr. 3, gr. 7, mittelgr. 1, kl. 3, kl. 6) taten. Die Frage liegt nahe, ob diese extremen Brut- und Werkdiensttiere auf andere Arbeiten umstellbar sind. GOETSCH und EISNER haben zeigen können, daß solche Spezialarbeiter, zu anderer

Arbeit gezwungen, dieselbe, wenn auch erst nach längerer Zeit, ergreifen. Ergänzend füge ich meine Beobachtungen an drei extremen Brut- und drei extremen Außendiensttieren in Tabelle 4 bei. Die Bruttiere bekamen in der Einzelhaft Erde zum Bauen und keine Brut, die Werkdiensttiere bekamen keine Erde, sondern Brut zum Pflegen. Alle sechs Arbeiterinnen konnten auf die neue Arbeit umgestellt werden, wie das Ergebnis in der Einzelhaft zeigt. Ein Arbeiter starb während des Versuchs. Der große Arbeiter Nr. 16 konnte noch nach der Einzelhaft im alten Nest unter den früheren Bedingungen beobachtet werden. Es zeigte sich, daß Nr. 16 nach 14 Stunden wieder die alte Beschäftigung, den Brutdienst, aufnahm. Diese Beobachtung steht im Widerspruch zu den Beobachtungen von GOETSCH und EISNER. Für *Myrmica rubra* kann ich diese Beobachtung an einem größeren Material bestätigen.

Ob die Arbeiterin von *Messor* ihr ganzes Leben einer bestimmten Arbeit oder mehreren bestimmten Arbeiten gleichzeitig treu bleibt, muß an größerem Material noch untersucht werden. Meine Beobachtungen legen die Vermutung nahe, daß das der Fall ist. Ameisen, deren Tätigkeit ich im November und Dezember 1928 beobachtete, konnten im März 1929 wieder beobachtet werden. In Tabelle 2 (S. 765) habe ich die Beobachtungszahl für die verschiedenen Arbeiten im März 1929 für jede Arbeiterin aufgeschrieben. Auf jede Ameise entfielen im März etwa 15 Beobachtungen. Wenn man für jede Arbeiterin die Tätigkeit im November-Dezember 1928 und im März 1929 vergleicht, so zeigt sich in der Verteilung der verschiedenen Arbeiten kein wesentlicher Unterschied. Die Bruttiere (Nr. gr. 16, gr. 26, mittelgr. 8 und mittelgr. 9) und die Werkdiensttiere (Nr. gr. 3, gr. 7, mittelgr. 1, kl. 3, kl. 6) zeigen auch im März 1929 viel Brutdienst bzw. Werkdienst. Arbeiter Nr. gr. 1 und mittelgr. 58 wurden im März 1929 häufig beim Brutdienst gesehen, im November-Dezember 1928 waren sie meist in der Nähe der Brut. Der Brutdienst hatte also im März zugenommen. Das Nest wurde bis zum Winter 1929 beobachtet. Da ich für die Tätigkeit der Ameise ab März 1929 kein genügendes Zahlenmaterial habe, kann ich aus der weiteren Arbeit der Tiere keine Schlüsse ziehen. Im November-Dezember 1929 starben alle Arbeiter dieser Kolonie bis auf zwei Tiere. Eine von den beiden Arbeiterinnen konnte ein Tier sein, das im Mai 1929 im Nest geschlüpft war, die andere war im Oktober 1928 in der Freiheit als jung gefangen worden und lebte noch im Juli 1930, nach Abschluß dieser Untersuchung.

Beide Arbeiterinnen hielt ich vom Dezember 1929 ohne Brut. Dieses ist von Interesse für die Frage, ob die Arbeit, insbesondere die Brutpflege, und die Gemeinschaft für die *Messor*-Arbeiterin lebenswichtig ist. Ich prüfte dieses an *Messor*-Ameisen, die ich einzeln in Gipskammern ohne Brut, ohne Erde hielt. Auf die Ergebnisse dieses Versuchs will ich im Zusammenhang mit meinen Beobachtungen über das Alleinsein (ohne

Tabelle 4. Die Arbeitsumstellung von 6 Arbeiterinnen. —B + B = ohne bzw. mit Brut gehalten; —E + E = ohne bzw. mit Erde gehalten; L = Larve, P = Puppe.

Art	aus Nest	♂ Nr.	Größe	Bruttier → Werkdienst in Einzelhaft → altes Nest			Ergebnis nach der Umstellung im alten Nest
				B	E	Ergebnis in Einzelhaft	
<i>Messor minor</i>	NJ	16	Groß	— B + E	3 (i. d. Z. v. 16.—19. IV. 29)	Gräbt nach 2 Std. in der Erde	Tut nach 14 Std. Brutdienst, bleibt dabei
"	"	26	"	— B + E	3 (i. d. Z. v. 16.—19. IV. 29)	Am 2. Tage mit Erde beschäftigt; am 3. Tage legt Nr. 26 ein Ei	Versuch unterbrochen
"	"	58	Mittelgr.	— B + E	3 (i. d. Z. v. 16.—19. IV. 29)	Am 2. Tage mit Erde beschäftigt	Nicht beobachtet

		Werkdienstler → Brutdienst in Einzelhaft → altes Nest					
Art	aus Nest	Größe	Alter	B	E	Ergebnis	
<i>Messor minor</i>	NJ	Mittelgr.	etwa 5 Monate	1 L. — E	13 (i. d. Z. v. 16.—29. IV. 29)	Vom 1. Tage an mit Larve beschäftigt	} Nicht beobachtet
"	"	Klein	"	1 L. — E 1 P.	13 (i. d. Z. v. 16.—29. IV. 29)	"	
<i>Messor struktor</i>	MMS	Klein	"	1 L. — E	13 (i. d. Z. v. 16.—29. IV. 29)	Ergreift sofort Larve; ist d. folgend. Tage mit B beschäftigt	♂ † am 13. Tage

Brut, ohne Erde) der *Myrmica rubra* zu sprechen kommen und hier nur vorausgreifen, daß eine *Messor*-Arbeiterin allein in einer Gipskammer unter den erwähnten Bedingungen Monate leben kann (siehe S. 804).

Beobachtungen an Myrmica rubra.

Für die Arbeitsteilung der *Messor*-Arbeiterin habe ich bestätigen können, daß diese auf drei Faktoren beruht: dem Polymorphismus der Arbeiterinnen, dem Alter der Tiere und ihrer individuell verschiedenen Arbeitsart. In einem monomorphen Staat sind die Arbeiterinnen alle gleich gestaltet; der Faktor der Verschiedengestaltigkeit der Arbeiterinnen fällt daher für die Arbeitsteilung ganz fort. Es galt nun festzustellen, auf welchen Momenten eine Arbeitsteilung hier beruht, ob das Alter und die Individualität der Ameisen ausschlaggebend sind oder ob andere Faktoren bei der Arbeitsteilung vorliegen. Die Frage, ob überhaupt eine Arbeitsteilung in einem monomorphen Ameisenstaat besteht, konnte ich in positivem Sinne entschieden annehmen. In der Literatur ist mehrfach darauf hingewiesen. Schon LUBBOCK beobachtete an einer Kolonie von *Formica fusca*, daß immer nur ganz bestimmte Tiere zum Futter kamen. Die Beobachtungen erstreckten sich vom 20. IX. 1876 bis 24. II. 1877. So wurde z. B. die Ameise Nr. 3 vom 20. IX. bis 26. I. beim Futterholen beobachtet. LUBBOCK zieht daraus den Schluß, daß auch in monomorphen Ameisenstaaten eine Arbeitsteilung zu bestehen scheint. Er schreibt: „Aus den Tatsachen geht also mit Gewißheit hervor, daß gewisse Ameisen als Fouragiere ausgeschiedt werden und daß im Winter, wenn die Ameisen wenig Nahrung brauchen, zwei bis drei Ameisen dafür genügen.“

Meine Beobachtungen an monomorphen Ameisen beschränkte ich auf *Myrmica rubra laev.* Um zuerst einen allgemeinen Überblick zu bekommen, wie diese Ameise in einer Kolonie arbeitet, beobachtete ich eine kleine Kolonie von 35 Arbeiterinnen, die ich einem Nest von draußen entnommen hatte. Die Tiere waren ausgefärbt, konnten also nicht ganz jung sein. Ich zeichnete die Ameisen, gab ihnen ins Nest eine Königin und 26 Stück Brut (Larven und Puppen). Das Nest wurde an 10 Tagen beobachtet (in der Zeit vom 27. VI. bis 12. VII. 1928). Die Beobachtungszeiten waren unregelmäßig, meist einmal um 8 Uhr, einmal um 13 Uhr und einigemal nachmittags nach 17 Uhr. Das Nest wurde bei der Beobachtung kurz aufgedeckt und die Arbeiterinnen, die bei der Brut saßen, die, die in der Nähe waren, und die, die andere Arbeiten taten, wurden notiert. Ich habe in dieser Beobachtung nur diese drei Gruppen von Arbeiten unterschieden: Brutpflege, in der Nähe der Brut sitzen und Werkdienst = alle anderen Arbeiten. Das Bauen wurde in diesem Protokoll zum Werkdienst gerechnet, wie ich auch viele andere Arbeiten, die in diesem Nest getan wurden, zum Werkdienst rechne, z. B. der Brut

und anderen Ameisen Nahrung zutragen, das Nest reinigen¹, der sogenannte Wächterdienst. Ich möchte hier kurz vorgreifen, daß ich bei *Myrmica rubra* keine speziellen Wächter beobachten konnte. Man bezeichnet Ameisen, die am Ausgang des Nestes oder in einem Zwischengang zwischen den Kammern sitzen, als Wächter, obgleich diese Arbeiter oft auf Reize nur sehr langsam reagieren. Später komme ich noch darauf zurück. Da nicht alle Arbeiterinnen bei jeder Beobachtung gesehen werden konnten, sei es, daß sie durch andere verdeckt waren oder daß die Beobachtung wegen Ruhestörung unterbrochen werden mußte, entfiel in den

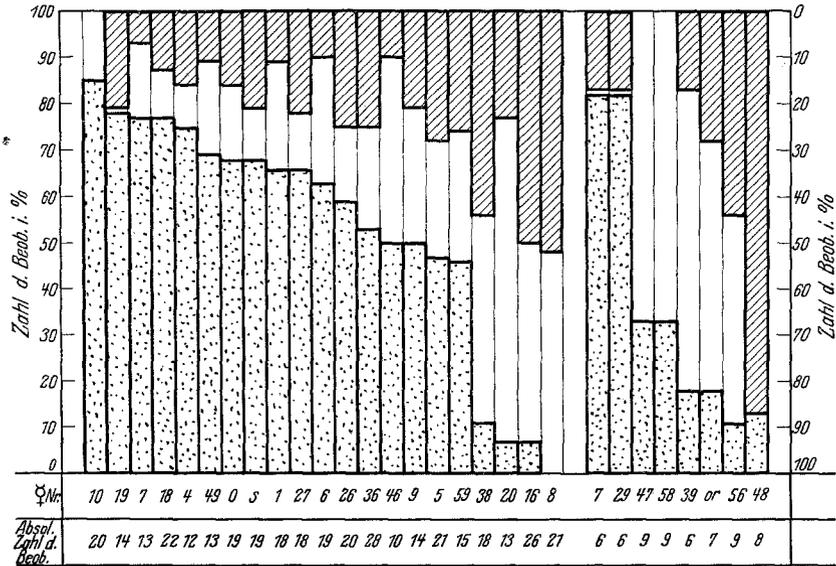


Abb. 6. *Myrmica rubra* (Nest I). Die Arbeitsverteilung von 29 Arbeiterinnen an 10 Beobachtungstagen in der Zeit vom 27. VI.—12. VII. 1928. ■ Brutdienst, □ „in der Nähe der Brut sitzen“, ▨ Werkdienst.

10 Beobachtungstagen auf jede Arbeiterin eine ungleiche Zahl von Beobachtungen. Um einen Vergleich der Tätigkeiten der einzelnen Ameisen untereinander zu ermöglichen, habe ich die jeweilige Beobachtungszahl in Prozenten der Gesamtbeobachtung der betreffenden Ameise ausgedrückt.

In Abb. 6 zeige ich für jede Ameise die Beteiligung an Brutpflege, in der Nähe der Brut sitzen und Werkdienst. Die absoluten Beobach-

¹ Ich möchte hier bemerken, daß *Myrmica rubra* in der Gefangenschaft ihr Nest schlecht reinigt. Meist läßt sie die Abfallbrocken in den Wohnkammern liegen, bedeckt dieselben zuweilen mit Erde. Tote Ameisen werden aus dem Nest meist herausgeschleppt. STÄGER schreibt über unterirdische „Grabkammern“ von *Formica pratensis*, in die der ganze Unrat geschafft wird. Ob Ähnliches bei *Myrmica rubra* in der Freiheit vorkommt, ist mir jedoch nicht bekannt.

tungszahlen für jede Ameise sind in der Abbildung eingetragen. 8 Ameisen (Nr. 17—48) habe ich von den übrigen 21 getrennt, da ich von ihnen weniger als 10 Beobachtungen hatte, 6 weitere Ameisen sind wegen ungenügender Beobachtungen ganz fortgelassen. Ein Blick auf die Zeichnung zeigt, daß die Hälfte der Gesamtarbeit auf die Brutpflege fällt. In diesem Nest kamen viel junge Arbeiterinnen zum Schlüpfen. Die Beobachtungen fallen in den Juli, in eine Zeit, in der auch im Freien viel Brut aufgezogen wird. Die einzelnen Arbeiterinnen beteiligen sich aber an der Brutpflege sehr verschieden. Einige Ameisen konnten fast stets beim Brutdienst gesehen werden, andere dagegen nie. Als extremes Bruttier ist Nr. 10 zu bezeichnen, das nie beim Werkdienst beobachtet wurde; Nr. 7 zeigt bei intensivem Brutdienst wenig Werkdienst (dieser beschränkte sich, wie ich beobachten konnte, nur auf das Futterholen). Umgekehrt ist Nr. 8 nie bei der Brut gesehen worden, dagegen oft in der Nähe der Brut oder beim Werkdienst. Zwischen diesen Extremen sind alle Übergänge vorhanden. Es kann also, wenn auch nur bei einigen Tieren, eine ausgeprägte Spezialisierung vorkommen, während die Mehrzahl weniger speziell eingestellt ist. Bei allen Ameisen zeigt sich aber eine individuell verschiedene Arbeitsverteilung. Dieses werde ich in allen folgenden Versuchen zeigen können. Es ist dieselbe Erscheinung, auf die schon BUCKINGHAM bei *Camponotus* und *Pheidole* hingewiesen hat und die ich für *Messor* mit GOETSCH und EISNER bestätigen konnte.

Ist nun diese Spezialisierung nur durch äußere Umstände, durch die jeweils verschiedenen Forderungen in einem Nest bedingt oder ist sie den einzelnen Ameisen angeboren oder angelernt?

In der Freiheit verlangt ein Ameisenvolk einen Teil seiner Arbeiterinnen zur Brutpflege, einen anderen zu ständigem Werkdienst und Außendienst (Arbeiten nur außerhalb des Nestes). Wenn viel Brut im Nest ist, wie im Hochsommer, wird auch viel Pflege für dieselbe verlangt. Andere Arbeiten, wie das Bauen, können zeitlich in sehr verschiedenem Maße verlangt werden. Dieses ist schon allein durch klimatische Verhältnisse bedingt. Die Ameisen bauen nicht in trockener Erde, sondern nur, wenn dieselbe feucht ist. So wird besonders viel Bauarbeit dann verlangt, wenn die Bedingungen dazu gegeben sind. Wenn man ferner an Kämpfe zwischen Ameisenkolonien denkt, so sind auch die nicht an bestimmte Zeiten gebunden. Und zu allen diesen Arbeiten, von denen bald die eine, bald die andere vorherrscht, sind viele Arbeiterinnen nötig.

Eine extreme Spezialisierung aller Arbeiterinnen derart, daß die Spezialarbeiter nur zu einer Arbeit fähig sind, wäre unzweckmäßig, da bei der jeweils geforderten Arbeit nur eine Arbeitergruppe mittun könnte. Sie scheint auch tatsächlich nicht vorzuliegen. Wie aus dem ersten Versuch (Nest I) ersichtlich ist, sind die extrem spezialisierten Tiere deutlich

in der Minderzahl gegenüber den weniger spezialisierten¹. Diese schließen sich arbeitenden Scharen an. Ist viel Brut in der Kolonie vorhanden, so pflegen sie dieselbe mit, sie holen den Larven Nahrung und bereiten dieselbe zu (bei *Messor*). Beim Angriff auf die Kolonie treten sie kämpfenden Arbeiterscharen bei, denn Nachahmungstrieb und Anpassungsvermögen sind nach Angabe vieler Autoren bei Ameisen stark entwickelt. Eine Spezialisierung einzelner Arbeiter im Ameisenstaat ist dagegen biologisch begründet. Solche Ameisen sind in der einen oder anderen Arbeit besonders eifrig und geben als „Vorbild“ den Anreiz zur Arbeit.

Es fragt sich nun, ob diese speziell auf eine Arbeit eingestellten Ameisen auch alle Arbeiten tun können. Wie verhalten sich z. B. extrem auf Werkdienst angepaßte Tiere, wenn Brut in Gefahr ist und daher Brutdienst gefordert wird? Oder was tun Bruttiere, wenn in einem Nest z. B. viel Bauarbeit nötig ist?

Um diese Fragen zu entscheiden, habe ich extreme Brut- und Werkdiensttiere zu verschiedenen Arbeiten gezwungen. Ich hielt die Ameisen einzeln in einer Gipskammer und gab den Bruttieren keine Brut, sondern Erde zum Bauen, die Werkdiensttiere bekamen keine Erde, dafür Brut (meist eine Larve). Ich prüfte die Fähigkeit der Arbeitsumstellung bei 18 Arbeiterinnen, 9 extremen Brut-, 9 extremen Werkdiensttieren. Die Ameisen wurden bis zu 21 Tagen allein gehalten und in der Zeit von 8—18 Uhr etwa stündlich beobachtet. Dann setzte ich die Arbeiterinnen wieder in ihr altes Nest zurück, wo sie die früheren Bedingungen vorfanden. In Tabelle 5 habe ich für jede Ameise die Versuchsbedingungen und die Ergebnisse kurz niedergeschrieben (siehe nur die Ergebnisse in Einzelhaft!). Zwei Arbeiterinnen, die auf Werkdienst umgestellt waren, konnten während der Umstellung nicht beobachtet werden. Alle anderen Ameisen, also 16, zeigten, daß sie zu einer anderen Arbeit umstellbar waren. Die Umstellung erfolgte zuweilen erst nach längerer Zeit. Eine Arbeiterin (Nr. 18) starb während des Versuchs. Von den untersuchten Ameisen waren zwei im Alter von 15 Tagen bzw. 3 Wochen, die anderen waren 2 Monate alt oder älter.

Wenn ich nun zeigen konnte, daß auch Spezialarbeiter andere Arbeiten tun können, so liegt die Annahme nahe, daß jede Arbeiterin zu jeder Arbeit fähig ist. Einen Beweis für die allgemeine Fähigkeit zum Brutpflegen, eine der wichtigsten Arbeiten im Nest, bringt ein weiterer Versuch an 40 alten Arbeiterinnen, die ich draußen gefangen hatte. Jede Arbeiterin wurde einzeln mit einer Larve und ohne Erde in eine Gipskammer gesetzt und in einem Seitenrohr gefüttert (Serie I). Da ich zu

¹ Da die Zusammenstellung meiner Kolonien, die ich aus dem Freien holte, nach den Gesetzen des Zufalls erfolgte und in allen Fällen eine ähnliche Verteilung zu konstatieren ist, darf ich wohl annehmen, daß die Verhältnisse im Kunstnest von denen in der freien Natur nicht wesentlich abweichen.

anderen Versuchen ganz junge Arbeiterinnen brauchte und nicht genau wußte, ob diese 40 Arbeiterinnen die Brut heranziehen würden, so hielt ich weitere 40 alte Arbeiterinnen je zwei zusammen mit einer Larve in gleichgroßer Kammer unter derselben Versuchsanordnung. Diese Ameisen will ich hier in einen Vergleich ziehen (Serie II). In den 41 Versuchstagen (in der Zeit vom 9. VI. bis 19. VII. 1929) wurden die Tiere alle 1—3 Tage gefüttert und je einmal beobachtet. Auf jede Arbeiterin kamen 20 Beobachtungen. In den Protokollen wurde notiert, ob die Arbeiterinnen mit der Brut beschäftigt waren, in der Nähe saßen oder sich entfernt von ihr aufhielten.

Während des Versuchs starben in

Serie I: von 40 Arbeiterinnen 4 = 10% (am 6., am 15., am 17., am 23. Tage),

Serie II: von 40 Arbeiterinnen 2 = 5%¹ (in verschiedenen Kammern) (am 17. und 28. Tage).

Für die Brutpflege ergab sich für

Serie I: von 36 Arbeiterinnen pflegten alle ihre Brut,

„ 31 „ schlüpften die Jungen in 3—4 Wochen,

1 Arbeiterin bekam 4mal eine neue Larve². Am 5. Mai 1930 schlüpfte das Junge (nach über 10 Monaten),

bei 3 Arbeiterinnen entwickelten sich die Larven nicht³, sie starben oder wurden aufgefressen⁴.

Serie II: in den 20 Kammern wurden alle Larven gepflegt,

„ „ 20 „ schlüpften alle Jungen in 3—4 Wochen.

¹ Die Sterblichkeit war bei den einzeln gehaltenen Arbeiterinnen größer als bei den zu zweien gehaltenen. Vgl. S. 803.

² 27. IX. 1929: Larve aufgefressen, bekommt neue Larve,

5. XI. 1929: „ tot, „ „ „

8. XI. 1929: „ aufgefressen, „ „ „

22. XI. 1929: „ tot, „ „ „

³ Von den 3 Arbeiterinnen starben:

1 am 24. XI. 1929, nach 168 Tagen (vom 9. VI. 1929),

1 im Dezember 1929, nach etwa 6 Monaten (vom 9. VI. 1929),

1 lebte noch nach Abschluß dieser Untersuchung (Juli 1930).

⁴ Arbeiterin a:

19. X. 1929: Larve aufgefressen, bekommt neue Larve,

5. XI. 1929: „ „ „ „ „

18. XI. 1929: „ „ „ „ „

23. XI. 1929: „ „ Arbeiterin krank,

24. XI. 1929: Arbeiterin tot.

Arbeiterin b:

27. IX. 1929: Larve aufgefressen, bekommt neue Larve,

XII. 1929: Arbeiterin tot.

Arbeiterin c:

18. XI. 1929: Larve aufgefressen, bekommt neue Larve,

22. XI. 1929: „ „ „ „ „

28. XI. 1929: „ tot, „ „ „

1. V. 1930: Larve aufgefressen, bekommt neue Larve.

Aus den Versuchen ersieht man, daß jede Arbeiterin von den 36 einzeln gehaltenen Tieren und zum mindesten 20 von zu zweien gehaltenen Brut pflegen konnten. Von den 56 Larven schlüpften in 3—4 Wochen 52 junge Arbeiterinnen aus, eine schlüpfte nach etwa 10 Monaten. 4 von den einzeln gehaltenen Tieren pflegten ihre Larven schlecht, fraßen sie auf oder ließen sie sterben. Daß sie überhaupt die Larven gepflegt hatten, kann ich dadurch bestätigen, daß ich alle 3 Tage die Nester kontrollierte. Larven, die man allein ohne Arbeiterinnen hält, sterben. Die Arbeiterinnen in der Serie II zogen alle ihre Larven auf; vielleicht war bei je zwei Tieren die Wahrscheinlichkeit größer, daß eine gute Brutpflegerin dabei war.

Meine Vermutung, daß auch alle jungen Arbeiterinnen die Fähigkeit zur Brutpflege haben, konnte ein analoger Versuch bestätigen. Ich hielt 32 junge Arbeiterinnen im Alter von 1 Stunde bis zu 5 Tagen einzeln in einer Gipskammer mit Brut (in den meisten Fällen eine Larve), mit (16 Arbeiterinnen) oder ohne Erde (16 Arbeiterinnen). Gefüttert wurden die Ameisen in einem Seitenrohr, so, daß sie sich ihr Futter selbst holen mußten. In Tabelle 6 gebe ich die Protokolle zu diesem Versuch.

Es zeigte sich folgendes: von den 8 jüngsten Arbeiterinnen (1—6 Stunden alt) starb eine ohne sich um ihre Larve zu kümmern am 2. Tage; die anderen pflegten alle ihre Brut. Im ganzen starben jedoch von den jüngsten in den ersten Tagen weitere 4 Arbeiterinnen. (Die anderen 3 jungen Arbeiterinnen wurden nach etwa 20 Tagen zu weiteren Versuchen verwandt.) Von den älteren Arbeiterinnen starb eine am 4., eine am 9. und eine am 89. Tage. (Auch die älteren Arbeiter wurden nach einer Zeit zu anderen Versuchen verwandt.) Eine 4 Tage alte Arbeiterin brachte ihre Larve zur Verpuppung und am 60. Tage zum Schlüpfen. Bei den anderen Ameisen wurde der Versuch nach etwa 10 Tagen unterbrochen. Die Arbeiterinnen hatten jedoch alle ihre Larven gepflegt, wie auch aus den beistehenden Beobachtungszahlen zu ersehen ist.

Der Versuch zeigt also, daß junge Ameisen in den ersten Tagen ihres Imaginallebens schwer selbständig leben können. Es haben aber trotzdem 7 von 8 Arbeiterinnen ihre Larve gepflegt. Von etwa 10 Stunden an sind alle Ameisen fähig, die wichtigste Lebensaufgabe zu erfüllen, die Pflege und Aufzucht der Brut. Jeder Anreiz zu einer anderen Arbeit tritt vor dem Brutpflegeinstinkt bei der Ameise mehr oder weniger zurück.

Es fragt sich weiter, ob eine junge Arbeiterin überhaupt alle Arbeiten tun kann. Das Chitin einer frisch geschlüpften Ameise ist noch zart und erhärtet erst in einigen Tagen. In dieser Zeit bleiben alle jungen Ameisen, die in Nestern mit alten zusammen gehalten werden, in der Brutkammer und pflegen die Brut. Dieses ist wiederholt in der Literatur angegeben; ich konnte es bestätigen. Erst in 10—14 Tagen verlassen sie die Brutkammer. In dieser Zeit tritt der Kampfinstinkt ein. Junge Arbeiterinnen, die ich zum Kampf reizte, suchten in den ersten Tagen ausnahmslos die Flucht. Am 4. Tage zeigten einige Arbeiterinnen schon einen schwa-

chen Angriff. Der Bauinstinkt tritt bei jungen einzeln gehaltenen Arbeiterinnen schon in den ersten Tagen auf. Arbeiterinnen, die etwa 1 Tag alt waren und die ich einzeln in Gipskammern mit Erde hielt, konnten am 2. und 3. Tage beim Bauen beobachtet werden.

Es muß hier noch eine Erscheinung Beachtung finden, die man bei jungen Ameisen beobachten kann. Ich habe auf S. 774 geschrieben, daß ich bei *Myrmica rubra* keine bestimmten Wächter beobachten konnte. Werkdiensttiere fungieren als Wächter, wenn sie keinen Werkdienst tun, wenn sie sich „ausruhen“. Auch Bruttiere können gelegentlich als Wäch-

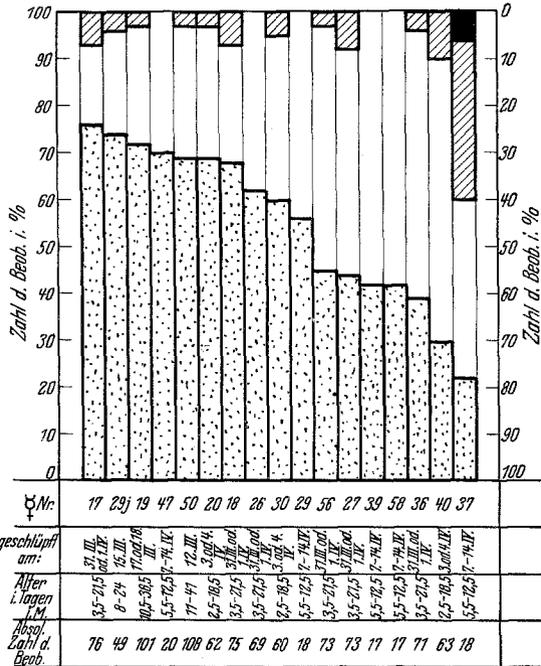


Abb. 7. *Myrmica rubra* (Nest kz). Die Arbeitsverteilung von 17 jungen Arbeiterinnen in Gemeinschaft mit alten. [stippled] Bruttienst, [white] „in der Nähe der Brut sitzen“, [hatched] Werkdienst, [black] bauen.

ter gesehen werden. Junge Arbeiterinnen, die zum erstenmal die Brutkammer und das Nest verlassen, geben auch solche Wächter ab; da ihnen die neue Umgebung noch unbekannt ist, stocken sie öfter und bleiben eine Zeitlang still sitzen.

Es wäre nun an dieser Stelle zu zeigen,

1. ob sich junge Arbeiterinnen in einem Nest in Gemeinschaft mit alten anders verhalten, als wenn sie einzeln und ganz allein auf sich angewiesen sind,
2. ob auch junge Arbeiterinnen eine Individualität in Bezug auf ihre Arbeit zeigen,

3. welche Arbeitsverteilung in einer Gemeinschaft von nur jungen Ameisen vorliegt im Vergleich mit einem Nest mit nur alten.

Um die zwei ersten Fragen zu beantworten, beobachtete ich 17 junge Arbeiterinnen im Alter von 1—11 Tagen in einer Gemeinschaft mit alten. Die Tiere waren im selben Nest geschlüpft. Zum Vergleich beobachtete ich 13 junge Ameisen im Alter von 2—5 Tagen einzeln in Gipskammern

mit Erde und Brut (je einer Larve). Die Arbeiterinnen waren bis 19 Stunden alt, als ich sie allein setzte. Sie konnten wohl bis dahin von alten Arbeiterinnen nicht unterrichtet sein! Abb. 7 und 8 zeigen die Ergebnisse. Für jede Ameise ist angegeben, wann sie geschlüpft ist, ihr Alter während der Beobachtung in Tagen und die absolute Beobachtungszahl. Die Abbildungen sind analog der Abb. 6 (S. 774) gezeichnet, nur mit dem Unterschied, daß die Beobachtungen für das Bauen getrennt vom Werkdienst eingetragen sind.

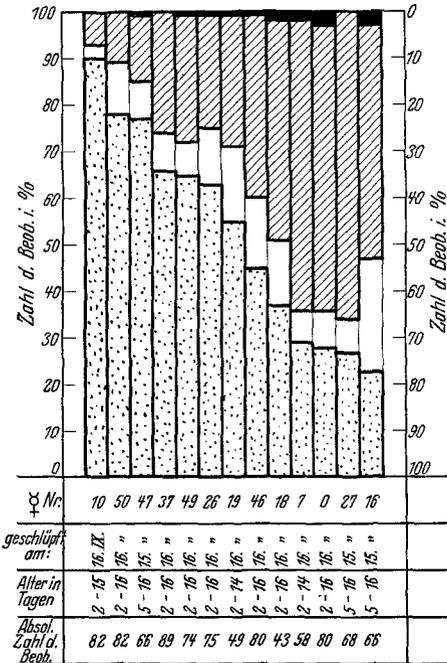


Abb. 8. *Myrmica rubra*. Die Arbeitsverteilung von 13 jungen Arbeiterinnen in Einzelhaft. [▨] Brutdienst, [□], „in der Nähe der Brut sitzen“, [▩] Werkdienst, [■] bauen.

auf die Gesamtarbeit und für die Verteilung der verschiedenen Arbeiten auf die einzelnen Arbeiterinnen.

Die Verteilung der verschiedenen Arbeiten auf die Gesamtarbeit.

Mit Brutdienst sind die Tiere in beiden Versuchen annähernd gleich viel beschäftigt. In der Nähe der Brut sitzend konnten die Tiere in der Gemeinschaft mit alten Arbeiterinnen häufiger gesehen werden als diejenigen, die allein waren. Werkdienst taten die Tiere, die allein waren, bei weitem mehr als die anderen; auch konnte eine Reihe von Tieren bei Bauarbeit beobachtet werden. Von den Arbeiterinnen, die in Gemeinschaft mit alten zusammen waren, baute nur eine.

Das Ergebnis findet eine biologische Erklärung. Junge Arbeiterin-

nen, die in einem Nest mit alten Tieren schlüpfen, werden von den alten sofort wie Brut weiter gepflegt. Sie werden gefüttert und auf den Bruthaufen getragen, wenn sie sich von der Brut entfernen. Letzteres beobachteten schon GOETSCH und EISNER in Nestern mit jungen Arbeiterinnen von *Messor*. Es besteht für junge Ameisen gar nicht die Notwendigkeit andere Arbeiten außer der Brutpflege zu tun. Daß sie die Brut wirklich pflegten und nicht nur arbeitslos neben ihr saßen, nehme ich an, da ich zeigen konnte, daß junge Arbeiterinnen von der 10. Stunde ihres Imaginallebens fähig sind, Brut allein zu pflegen. Ist eine junge Arbeiterin aber allein und nur auf sich angewiesen, so treten außer der Brutpflege auch andere Arbeiten an sie heran. So muß die Arbeiterin sich das Futter selbst holen. Dadurch lernt sie schon eher eine neue Umgebung kennen und findet auch eher einen Anreiz zu Werkdienstarbeiten. Auch beim Bauen konnte eine Reihe von Arbeiterinnen beobachtet werden, während von den jungen Ameisen im Nest k_2 nur eine sich am Bauen beteiligte.

*Die Verteilung der verschiedenen Arbeiten
auf die einzelnen Arbeiterinnen.*

In beiden Versuchen zeigte sich bei den einzelnen Ameisen für die Beteiligung am Brutdienst, in der Nähe der Brut sitzen, Werkdienst und Bauen dieselbe individuelle Verschiedenheit, wie ich sie schon für eine Kolonie alter Ameisen in Abb. 6 (S. 774) zeigen konnte. Einige Tiere fand ich fast stets beim Brutdienst, dieselben Tiere taten auch wenig Werkdienst; andere Tiere taten sehr wenig Brutdienst, beschäftigten sich dafür mehr mit Werkdienst. Zwischen den Extremen fanden sich alle Übergänge. Also zeigte sich schon bei ganz jungen Arbeiterinnen eine Spezialisierung für die eine oder andere Arbeit, die aber nur bei einzelnen Tieren ausgeprägt war. Alle anderen Arbeiterinnen zeigten aber ein individuell verschiedenes Verhalten ganz unabhängig davon, ob die Arbeiterin allein war oder in Gemeinschaft mit anderen. Da auf jede Arbeiterin etwa 67 Beobachtungen entfielen, die zu ganz verschiedenen Tageszeiten gemacht wurden, glaube ich, daß sich hier die vollkommen natürlichen Verhältnisse widerspiegeln. Das Verhalten der Arbeiterinnen konnte nur durch einen inneren Impuls geleitet werden. Alle Instinkte sind der Ameise angeboren. KOLOSVANY spricht z. B. von einer „intra-individuellen“ psychologischen Anlage der Ameisen. Die Instinkte kommen bei den einzelnen Ameisen in verschiedenem Grade zur Ausbildung.

Es muß erwähnt werden, daß die Arbeiterinnen, die einzeln gehalten wurden, alle etwa gleichaltrig waren (zu Beginn der Beobachtung 2 bis 5 Tage, zum Schluß der Beobachtung 14—16 Tage alt). Die jungen Arbeiterinnen, die im Nest mit alten beobachtet wurden, waren verschieden alt (zu Beginn der Beobachtung 1—11 Tage alt, zum Schluß der Beobachtung 12—41 Tage). In Abb. 9 bringe ich die Zusammenstellung der

Arbeitsverteilung dieser Arbeiterinnen, geordnet nach dem Alter der Tiere. Im übrigen ist diese Abbildung eine Wiederholung der Abb. 7.

Die jüngsten Arbeiterinnen Nr. 58—37 zeigen bis auf Nr. 37 keinen Werkdienst, sie pflegten die Brut oder saßen in ihrer Nähe. Die drei ältesten Arbeiterinnen pflegten alle viel Brut. Diese Zusammenstellung ist nur ein Hinweis dafür, daß sich die Arbeitsverteilung in den ersten Wochen zu ändern scheint. Ich habe vorhin gesagt, daß junge Arbeiter-

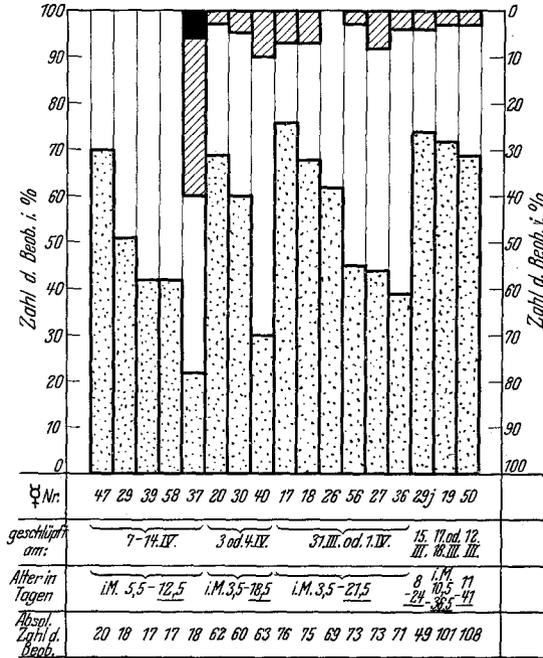


Abb. 9. *Myrmica rubra* (Nest K₂). Die Arbeitsverteilung von 17 jungen Arbeiterinnen in Gemeinschaft mit alten. Arbeiterinnen geordnet nach ihrem Alter. ▨ Brutdienst, □ „in der Nähe der Brut sitzen“, ▩ Werkdienst, ■ bauen.

rinnen im Nest mit alten zuerst Brut pflegen und auch häufig in der Nähe der Brut sitzen und erst allmählich zu anderen Arbeiten übergehen. Dieser Brutdienst scheint sich in den ersten Wochen zu verstärken. Das Alter der Arbeiterin ist somit ein Faktor für die Arbeitsteilung bei *Myrmica rubra*, scheint aber andererseits mit der Individualität einzelner Arbeiter eng zusammenzuhängen. Später komme ich noch näher darauf zu sprechen und beantworte erst den dritten Punkt meiner Fragestellung.

Die Arbeitsverteilung bei jungen und alten Arbeiterinnen, die getrennt unter gleichen Bedingungen gehalten wurden.

Ich erwähne erst kurz das Protokoll zweier Versuche.

Versuch 1. Ich beobachtete an 15 Tagen (in der Zeit vom 8. bis 24. VIII. 1929) eine Kolonie von 20 alten und eine Kolonie von 20 jungen Arbeiterinnen. Die

alten Arbeiterinnen waren seit Juni 1929 in Gefangenschaft, die jungen Arbeiterinnen (zu Beginn des Versuchs 14 Tage alt) waren in meinen Nestern geschlüpft. Jede Kolonie hatte eine Königin und 15 Stück Brut (9 Larven und Puppen). Die Tiere waren gezeichnet.

Der Versuch zeigte, daß fast immer einige ganz bestimmte Arbeiterinnen von der Brut und Brutkammer entfernt waren. Bei der Kolonie alter Arbeiterinnen waren es meist 4 Tiere (89 Beobachtungen an den 15 Tagen), bei der Kolonie junger Arbeiterinnen meist 3 (87 Beobachtungen an den 15 Beobachtungstagen). Die anderen Arbeiter waren mit Brut beschäftigt oder saßen in der Nähe oder um die Königin herum. Nur 2—3mal waren in beiden Kolonien alle Arbeiterinnen bei der Brut zu sehen. Auch bei den jungen Arbeiterinnen zeigten sich ausgesprochene Werkdiensttiere.

Versuch 2. Im September 1929 (vom 19.—25. IX.) wiederholte ich den gleichen Versuch mit anderen Ameisen derselben Art. Die Versuchsanordnung war die gleiche wie in Versuch 1, nur waren die Arbeiterinnen nicht gezeichnet. Aus 38 Beobachtungen für jedes Nest zeigte sich:

alte Arbeiterinnen

Die Arbeiterinnen waren im ganzen nicht lebhaft; trotzdem waren fast immer einige Arbeiterinnen von der Brutkammer entfernt. Bei der Brut saßen meist 17 oder 18 Tiere. In 6 Fällen waren alle Arbeiterinnen bei der Brut.

junge Arbeiterinnen

Die Arbeiterinnen waren sehr lebhaft; fast immer waren einige Tiere außerhalb der Brutkammer. Bei der Brut saßen meist 17 Arbeiterinnen. In 5 Fällen waren alle Tiere bei der Brut.

Beide Versuche zeigen, daß für alte und junge Arbeiterinnen die Arbeitsverteilung die gleiche ist. Ob bei diesen Tieren auch die Art zu arbeiten die gleiche ist, kann allerdings hier nicht gezeigt werden. Es fragt sich auch noch, ob Arbeiterinnen, die jünger sind, etwa einige Tage alt, dasselbe Resultat ergeben.

Aus vorausgegangenen Versuchen habe ich zeigen können, daß die Verteilung der Arbeiten bei den einzelnen Ameisen, sowohl jungen als auch alten, ein individuell verschiedenes Verhalten der Arbeiter zeigt.

Es wäre noch die Möglichkeit zu erwägen, daß meine Beobachtungen Zufallserscheinungen zeigen. Zeitlich früher oder später ändert sich vielleicht die Arbeitsverteilung derart, daß eine Arbeiterin, die bis dahin eifrig Brut pflegte, plötzlich diese Arbeit aufgibt und nun Werkdienst tut? In einer zeitlich späteren Beobachtung könnte dieses Tier vielleicht als extremes Werkdiensttier erscheinen?

GOETSCH und EISNER sprechen von einer zufälligen Einstellung und Arbeitsstetigkeit bei *Messor*. Auf S. 413 liest man: „Aus irgend einem äußeren Grunde ist die Ameise vielleicht von Anfang an gerade auf diese eine Arbeit *eingestellt*, daß eine andere gar nicht in Betracht kommt. Solange diese bevorzugte Tätigkeit ausgeübt werden kann, besteht ja gar kein Grund, sie aufzugeben; nur wenn es längere Zeit keine gewohnte Arbeit mehr gibt, wird schließlich eine neue Tätigkeit aufgenommen.“ Für *Messor* habe ich S. 771 die Vermutung ausgesprochen, daß bei der einzelnen Ameise die Neigung zu der einen oder anderen Tätigkeit zeit-

lich im wesentlichen die gleiche bleibt. Diese Ameise kann sich gegebenen Verhältnissen anpassen, doch geschieht dieses nur bis zu einem gewissen Grade und dem Artcharakter der Ameise entsprechend (z. B. große Arbeiterinnen in einer kleinen weiselosen Kolonie bei der Brutpflege! siehe S. 765). Ein Beweis dafür, daß die Arbeitsart der einzelnen *Messor*-Ameise zeitlebens die gleiche bleibt, steht jedoch noch aus.

Wie liegen nun die Verhältnisse bei *Myrmica rubra*?

1. Ist die Individualität der einzelnen Arbeiterinnen und die ausgeprägte Spezialisierung nur eine scheinbare und ist die zufällige Einstellung und Arbeitsstetigkeit für die Arbeit der einzelnen Tiere maßgebend?

2. Auf wie lange Zeit kann sich eine Arbeitsstetigkeit, wenn sie vorliegt, erstrecken?

Da eine Ameisenarbeiterin viele Jahre leben kann, meiner Beobachtung aber zeitliche Schranken gesetzt sind, bleibt die zweite Frage hier unentschieden.

Der Beantwortung der ersten Frage versuchte ich auf verschiedenem Wege näherzukommen.

Versuch 1. In einer Reihe von Versuchen habe ich zeigen können, daß Spezialarbeiter auf eine andere Arbeit umstellbar sind. Es war nun interessant, zu prüfen, wie sich diese Arbeiter nach der Umstellung, ins alte Nest unter die früheren Bedingungen zurückgebracht, verhielten. Tabelle 5 (S. 777) zeigt die Ergebnisse im Nest nach der Umstellung kurz zusammengefaßt. Von den sieben Werkdiensttieren, die im Nest wieder beobachtet werden konnten, gingen alle sofort oder nach einigen Stunden zu ihrer alten Tätigkeit, dem Werkdienst, über. Die Tiere wurden im Nest mindestens 3—4 Tage beobachtet, einige noch wochenlang. Die zehn Bruttier verhielten sich, ins alte Nest zurückgebracht, analog. Die Umstellung konnte auch hier erst nach längerer Zeit erfolgen, doch erfolgte sie stets¹. Dieses spricht für einen besonderen Artcharakter, eine Individualität der einzelnen Ameisen. Das Ergebnis steht im Gegensatz zu den Beobachtungen von GOETSCH und EISNER an *Messor* (siehe S. 771).

Es fragt sich aber noch, ob eine längere Einwirkung, etwa 1—2 Monate, ein anderes Resultat ergäbe. Diesbezügliche Beobachtungen fehlen meinerseits.

Ich möchte erwähnen, daß die Frage für ein Bruttier nicht mit Sicherheit entschieden werden kann. Wie ich schon sagte, ändert sich die Arbeit der Arbeiterin mit ihrem Alter. Dieses erfolgt derart, daß mit steigendem Alter der Werkdienst zunimmt. Ich komme auf diese Frage später eingehend zu sprechen und möchte nur vorgeifend sagen, daß die Änderung bei den einzelnen Tieren zu ganz verschiedenen Zeiten erfolgt. Verrichtet nun ein Bruttier nach Umstellung auf Werkdienst, ins alte Nest zurückgebracht, Werkdienstarbeit, so ist damit nicht gesagt, das dies nicht durch das Alter bedingt ist.

¹ Auf die Nachwirkung einer Umstellung komme ich auf S. 800 zu sprechen.

Versuch 2. Ich möchte nun einen Versuch an *Myrmica rubida* einfügen, der das Verhalten von Brut- und Außendiensttieren (ich bezeichne alle Ameisen, die ich draußen außerhalb des Nestes beobachten konnte, als Außendiensttiere) aus der Freiheit im Kunstnest zeigt.

Im Juli 1929 fing ich 50 Arbeiterinnen dieser Ameise und setzte sie in ein Nest mit Erde und Brut. Tiere, die ich beim Außendienst fing, wurden gezeichnet, desgleichen die, die ich Brutkammern entnahm.

An den folgenden 5 Versuchstagen konnte ich beim Brutdienst die Arbeiterinnen beobachten, die ich im Freien aus den Nestkammern herausgeholt hatte, Außendienst oder Werkdienst taten die Tiere, die draußen außerhalb des Nestes waren. Da die Tiere ihre Farbflecke verloren, konnte ich den Versuch leider nicht weiterführen.

Versuch 3. In einem weiteren Versuch beobachtete ich Tiere in einer kleinen Gemeinschaft (zu zweien und dreien); setzte sie dann alle in ein gemeinsames Nest, um zu sehen, ob sie ihre individuelle Arbeitsart auch unter den neuen Bedingungen beibehalten.

Zu diesem Zwecke hielt ich alte Arbeiterinnen 35 Tage (in der Zeit vom 19. VII.—22. VIII. 1929) zu zweien mit einer Larve und einer Puppe. Die Tiere wurden an 12 Tagen (in der Zeit vom 19. VII.—2. VIII.) beobachtet. Junge Arbeiterinnen schlüpfen Ende Juli. In den Einzelnestern wurden beobachtet:

		mit Brut beschäftigt:	in der Nähe:	entfernt:
Arbeiterin	{ Nr. 7	8 mal	} zum Brut- dienst gezählt	{ 2 mal
„	{ „ 9	4 „		{ 9 „
„	{ „ 27 (juv.)	9 „		{ 3 „
„	{ „ 50	7 „		{ 5 „
„	{ „ 29	6 „		{ 5 „
„	{ „ 8 (juv.)	24 „		{ 6 „
„	{ „ 59	19 „		{ 5 „
„	{ „ 15	5 „		{ 19 „
„	{ „ X (juv.)	10 „		{ 2 „
„	{ „ 10	40 „		{ 4 „
„	{ „ 17	4 „	{ 11 „	
„	{ „ 20	15 „	{ 9 „	
„	{ „ 46	16 „	{ 8 „	
„	{ „ b9	8 „	{ 4 „	
„	{ „ bb	15 „	{ 1 „	
„	{ „ 49	0 „	{ 7 „	
„	{ „ 1	10 „	{ 0 „	
„	{ „ 34	4 „	{ 0 „	
„	{ „ 8a	15 „	{ 6 „	
				{ 11 „

Die Klammern fassen die Tiere zusammen, die gemeinsam in einem Nest lebten.

Der Versuch zeigte wieder eine individuell verschiedene Arbeitsteilung bei den einzelnen Ameisen.

Am 22. VIII. setzte ich alle Tiere zusammen in ein Nest (Nest VI). Es waren 19 Arbeiterinnen (16 alte, 3 junge), Brut und eine Königin. Im gemeinsamen Nest

konnten die Arbeiterinnen 5 Tage beobachtet werden. Die meisten Tiere saßen bei der Brut oder in ihrer Nähe. Entfernt von der Brut wurden beobachtet Nr. 9, 5, 17, 49 und 8a. Diese waren auch in der Einzelhaft Werkdiensttiere bis auf das Junge Nr. 8. Alle übrigen 5 jungen Ameisen saßen bei der Brut. Bis zum 22. VIII. war Nr. 8 mit Nr. 58 und 29 zusammen, Arbeiterinnen, die selbst keine ausgesprochenen Bruttiere waren. Im gemeinsamen Nest, wo viel Arbeiterinnen Brut pflegten, war für Nr. 8 das Brutpflegen keine Notwendigkeit und sie konnten anderen Arbeiten nachgehen.

Es zeigte sich also im gemeinschaftlichen Nest, daß die Tiere beim Werkdienst beobachtet wurden, die auch in Einzelhaft den meisten Werkdienst taten. Nur Arbeiterin Nr. b 9, die in Einzelhaft ebensoviel Brutdienst wie Werkdienst tat, wurde im gemeinsamen Nest bei keiner Arbeit besonders tätig gesehen. Das Junge Nr. 8, in Einzelhaft mit Brut beschäftigt, tut im gemeinsamen Nest viel Werkdienst.

In Versuch 1 habe ich gezeigt, wie sich Spezialarbeiter nach der Arbeitsumstellung, zurückversetzt ins alte Nest, verhalten, in Versuch 2 und 3 das Verhalten von Brut- und Werkdiensttieren aus der Freiheit oder aus kleinen Gemeinschaften im Kunstnest in Gemeinschaft mit anderen Arbeitern. Die Versuche sprechen für eine angeborene Neigung zu bestimmten Arbeiten.

Der nächste Versuch soll das Verhalten einer Reihe junger Arbeiterinnen, die einzeln zu einer bestimmten Arbeit gezwungen wurden, in einem gemeinsamen Nest zeigen.

Zur allgemeinen Orientierung machte ich einen Vorversuch:

Ich setzte in der Zeit vom 16.—28. VIII. 1929 15 Arbeiterinnen im Alter von 1—19 Stunden nach dem Schlüpfen einzeln in Gipskammern:

- 1 Arbeiterin mit Brut (eine Larve), mit Erde,
- 9 Arbeiterinnen mit Brut (je eine Larve), ohne Erde,
- 2 „ ohne Brut, mit Erde,
- 3 „ ohne Brut, ohne Erde.

Die Arbeiterinnen blieben etwa 3 Wochen in Einzelhaft. In dieser Zeit sind sie nicht alle beobachtet worden. Am 10. IX. wurden alle Arbeiterinnen in ein Nest gebracht (Nest XI), wo sie 6 Tage beobachtet wurden.

Im gemeinsamen Nest zeigte sich bei den Arbeiterinnen betreffs Brut- und Werkdienst ein vollkommen verschiedenes Verhalten, unbeeinflußt von der Arbeit, zu der ich die Tiere die ersten 3 Wochen gezwungen hatte. Eine von den Arbeiterinnen, die in der Einzelhaft nur Brut zu pflegen hatte, tat im kombinierten Nest nur Werkdienst. Eine andere Arbeiterin, die in der Einzelhaft weder Brut pflegen, noch bauen konnte, saß im gemeinschaftlichen Nest nur bei der Brut.

Ich komme zu dem eigentlichen Versuch; dieser zeigt die Verhältnisse noch eingehender. Ich setzte am 15. und 16. IX. 1929 22 Ameisen am 1. Tag ihres Imaginallebens einzeln in Gipskammern:

- 13 Arbeiterinnen mit Brut (je eine Larve), mit Erde,
- 5 „ ohne Brut, mit Erde,
- 4 „ ohne Brut, ohne Erde.

Die Arbeiterinnen, die Brut zu pflegen hatten, wurden etwa 2 Wochen (in der Zeit vom 17.—30. IX.) tagsüber von 8—22 Uhr beobachtet. Auf jede Arbeiterin entfielen etwa 70 Beobachtungen. Arbeiterinnen ohne Brut mit Erde wurden unregelmäßig und selten beobachtet. Für die Ameisen ohne Brut, ohne Erde fiel die Beobachtung ganz fort.

Das Ergebnis für die Arbeiterinnen in Einzelhaft mit Brut ist in Abb. 8 wiedergegeben und auf S. 782 eingehend besprochen. Zusammenfassend sei hier kurz gesagt, daß sich für jede Ameise eine individuelle Verteilung der Arbeiten zeigte. Arbeiterinnen, die ohne Brut mit Erde gehalten wurden, sind alle beim Bauen beobachtet worden.

Nach dem Versuch der Einzelhaft setzte ich am 1. X. alle Arbeiterinnen zusammen und gab ihnen Erde und Brut (16 Larven) ins Nest (Nest k₂). Nach etwa 2 Wochen gab ich ihnen eine Königin, die sie jedoch nicht annahm. Ich möchte darauf hinweisen, daß die Anwesenheit einer Königin in einer Kolonie nur dann ein lebenswichtiger Faktor ist, wenn die Arbeiterinnen ohne Brut bleiben. Gibt man ihnen genügend Brut zum Pflegen, so ist das Fehlen einer Königin in der Kolonie von keinem Nachteil.

Die Beobachtungen im Nest erstreckten sich zuerst auf eine Zeitdauer von etwa 2¹/₂ Monaten. Im Nest waren nicht immer die ganz gleichen Bedingungen, es kamen Eier und Larven dazu, zwei Arbeiterinnen schlüpfen. Diese ungleichen Bedingungen entsprechen sicher natürlichen Verhältnissen, meine Ameisen sollten auch zeigen, wie sie sich in verschiedener Lebenslage anstellen. In Abb. 10 vergleiche ich die Tätigkeit der Arbeiterinnen in den ersten 2 Wochen (einzeln gehalten siehe Horizontalreihe 1) und in den nächsten 2¹/₂ Monaten im gemeinsamen Nest (siehe Horizontalreihe 2). Jeder Kreis gibt prozentual die verschiedenen Arbeiten der betreffenden Ameise an. In Tabelle 7 sind die Beobachtungszahlen in absoluten Werten in Prozenten der Gesamtbeobachtung jeder Ameise und in Graden für jede Arbeiterin zusammengestellt (siehe nur die Zahlen für die Beobachtungen im Herbst 1929). Die Arbeiterinnen 0—37 konnten im gemeinschaftlichen Nest nur 7—8 Tage beobachtet werden, da einige Tiere starben, andere ihre Farbflecke verloren, eine Arbeiterin entkam.

Ich möchte erwähnen, daß die Beobachtungen im Herbst gemacht wurden. Dieses spielt jedoch für die Arbeitsteilung im Nest nur insofern eine Rolle, daß im Herbst weniger Brut herangezogen wird als in den warmen Monaten oder im Frühling. Im Kunstnest waren alle Möglichkeiten zur Arbeit gegeben, an der sich die Arbeiterinnen auch beteiligt haben.

Wie verhielten sich nun die Ameisen, insbesondere die Spezialarbeiter, im Nest?

Alle zeigten ein ganz verschiedenes Verhalten. Zum Vergleich beider Versuchsreihen miteinander greife ich einige Beispiele heraus. Von den

den meisten Brutdienst, Nr. 50 saß im gemeinsamen Nest meist in der Nähe der Brut, Brut pflegte sie wenig, andere Arbeiten tat sie häufiger, jedoch nicht auffallend viel (sie wurde nur 6 Tage beobachtet). Andere eifrig Brut pflegende Arbeiterinnen waren Nr. 48 und 40, Tiere, die die ersten Wochen keine Brut pflegen konnten.

Von den drei Arbeiterinnen Nr. 7, 0, 16, die in Einzelhaft bei geringster Brutpflege viel Werkdienst taten, zeigten Nr. 0 und 16 auch im gemeinsamen Nest etwa ebensoviel Werkdienst wie vorher, ihre Brutpflege nahm ab. Nr. 7 war in Nest k_2 meist in der Nähe der Brut, Brut pflegte sie wenig (sie wurde nur 8 Tage beobachtet). Andere Arbeiterinnen, die im gemeinsamen Nest viel Werkdienst taten, waren: Nr. 18, 19, 46, 49 und 29. Davon zeigten Nr. 18, 19 und 46 in Einzelhaft annähernd gleich viel Werkdienst, bei Nr. 49 hatte der Werkdienst zugenommen. Nr. 29 konnte die ersten 15 Tage keine Brut pflegen.

Alle übrigen Arbeiterinnen zeigten in Nest k_2 keine besondere Bevorzugung zu Brut oder Werkdienst.

Die beiden Arbeiterinnen Nr. 50 und 7 verhielten sich im gemeinsamen Nest fast gleich, sie saßen meist in der Nähe der Brut. Diese Arbeiterinnen waren in Einzelhaft Gegensätze. Sie konnten im gemeinsamen Nest nur 6 bzw. 8 Tage beobachtet werden. Ob sie sich zu einer speziellen Arbeit noch nicht entschlossen hatten, bleibt uns leider verschlossen.

Aus diesem Versuch ziehe ich folgende Schlüsse:

Arbeiterinnen, die in Einzelhaft unter verschiedenen Bedingungen leben mußten, zeigten in Gemeinschaft ein ganz verschiedenes Verhalten, unbeeinflußt von der Arbeit, zu der ich sie gezwungen hatte.

Arbeiterinnen, die in Einzelhaft, mit Brut gehalten, spontan eine Bevorzugung zu einer Arbeit, Brutdienst oder Werkdienst, gezeigt hatten, blieben im gemeinsamen Nest dieser Arbeit treu. Nr. 50 und 7 geben keinen Gegenbeweis.

Arbeiterinnen, die in Einzelhaft keine Bevorzugung zu einer speziellen Arbeit gezeigt hatten, verhielten sich im gemeinsamen Nest ebenso.

Ich möchte hier eine interessante Beobachtung von WEYER einfügen, die auf den Zusammenhang von physiologischem Zustand der Arbeiterin und ihrer Arbeitsart ein Licht werfen soll.

WEYER schreibt, daß Innendiensttiere (Tiere, die im Nest hauptsächlich mit Brut beschäftigt sind) in der Regel mehr Eier haben als Sammelameisen (Außendiensttiere, Tiere, die sich außerhalb des Nestes aufhalten).

Ich kann hierzu einige Beobachtungen an meinen Ameisen hinzufügen. Eine mittelgroße Arbeiterin von *Messor minor* (Nr. 58 aus Nest NJ), die ich vom Oktober 1928 bis November 1929 im Nest NJ mit Brutdienst häufig beschäftigt sah, traf ich im Juni 1929 beim Eierlegen. Die große Arbeiterin Nr. 16, ein extremes Bruttier, tat das gleiche. Desgleichen fand ich eine Arbeiterin aus einer *Myrmica rubra*-Kolonie (Nr. 9 aus Nest I), die auch häufiger Brutdienst pflegte, beim Eierlegen.

Tabelle 7. *Myrmica rubra*. B = Brutdienst, N = „in der Nähe der Brut sitzen“, W = Werkdienst, b = bauen.

§ Nr.	Geschlüpf am	September 1929 Beobachtungen		Oktober-Dezember 1929 Beobachtungen		März-April 1930 Beobachtungen					
		abs.	in Proz.	abs.	in Graden	abs.	in Graden				
10	16. IX.	Beob. v. 17.-30. IX. (81)						Beob. v. 7. III.-20. IV. (157)			
		B	= 73	= 90,1	= 324,4	45	= 31,3	= 112,7	83	= 52,9	= 190,4
		N	= 2	= 2,5	= 9,0	85	= 59,0	= 212,4	41	= 26,1	= 94,0
		W	= 6	= 7,4	= 26,6	14	= 9,7	= 34,9	28	= 17,8	= 64,1
		b	= 0		0		0		5	= 3,2	= 11,5
16	15. IX.	Beob. v. 19.-30. IX. (66)						Beob. v. 7. III.-20. IV. (158)			
		B	= 15	= 22,7	= 81,7	20	= 6,6	= 23,8	15	= 9,5	= 34,2
		N	= 16	= 24,2	= 87,1	149	= 49,3	= 177,5	50	= 31,6	= 113,8
		W	= 33	= 50,0	= 180,0	129	= 42,7	= 153,7	92	= 58,2	= 209,5
		b	= 2	= 3,3	= 11,9	4	= 1,3	= 4,7	1	= 0,6	= 2,2
18	16. IX.	Beob. v. 17.-30. IX. (43)						Beob. v. 7. III.-20. IV. (158)			
		B	= 16	= 37,2	= 134,3	23	= 8,9	= 33,1			
		N	= 6	= 14,0	= 50,4	131	= 50,6	= 182,2			
		W	= 20	= 46,5	= 167,4	97	= 37,5	= 135,0			
		b	= 1	= 2,3	= 8,3	8	= 3,1	= 11,1			
19	16. IX.	Beob. v. 17.-28. IX. (40)						Beob. v. 1. X.-13. XII. (305)			
		B	= 27	= 55,1	= 198,4	32	= 10,4	= 37,4			
		N	= 8	= 16,3	= 58,7	166	= 54,4	= 195,8			
		W	= 13	= 26,5	= 95,4	93	= 30,5	= 109,8			
		b	= 1	= 2,0	= 7,2	14	= 4,6	= 16,6			

† am 27. XI.

Hat im II. 1930 Farbfleck verloren.

46	16. IX.	Beob. v. 17.-30. IX. (80)		Beob. v. 1. X.-17. XI. u. 29. XI.-13. XII. (284)		Beob. v. 7. III.-20. IV. (141)	
		B = 36 = 45,0 = 162,0 N = 12 = 15,0 = 54,0 W = 31 = 38,8 = 139,7 b = 1 = 1,2 = 4,3	22 = 7,8 = 28,1 142 = 50,0 = 180,0 106 = 37,3 = 134,3 14 = 4,9 = 17,6	12 = 8,5 = 30,6 41 = 29,1 = 104,8 86 = 61,0 = 219,6 2 = 1,4 = 5,0			
47	15. IX.	Beob. v. 19.-30. IX. (66)		Beob. v. 12. X.-17. XI. (166)			
		B = 51 = 77,3 = 278,3 N = 5 = 7,6 = 27,4 W = 9 = 13,6 = 49,0 b = 1 = 1,5 = 5,4	81 = 48,8 = 175,5 78 = 47,0 = 169,2 7 = 4,2 = 15,1 0	† am 18. XI.			
0	16. IX.	Beob. v. 17.-30. IX. (80)		Beob. v. 1.-6. X. (34)			
		B = 22 = 27,5 = 99,0 N = 7 = 8,8 = 31,7 W = 49 = 61,9 = 220,7 b = 2 = 2,5 = 9,0	1 = 2,9 = 10,4 5 = 14,8 = 53,3 28 = 82,4 = 296,6 0	† am 7. X.			
49	16. IX.	Beob. v. 17.-30. IX. (74)		Beob. v. 1.-8. X. (39)			
		B = 48 = 64,9 = 233,6 N = 5 = 6,8 = 24,5 W = 20 = 27,0 = 97,2 b = 1 = 1,4 = 5,0	3 = 7,7 = 27,7 16 = 41,0 = 147,6 20 = 51,4 = 185,0 0	† am 9. X.			
50	16. IX.	Beob. v. 17.-30. IX. (82)		Beob. v. 1.-6. X. (26)			
		B = 64 = 78,4 = 282,2 N = 9 = 11,0 = 39,6 W = 9 = 11,0 = 39,6 b = 0	2 = 7,7 = 27,7 18 = 69,2 = 249,1 6 = 23,1 = 83,2 0	† am 7. X.			

Tabelle 7 (Fortsetzung).

§ Nr.	Geschlüpft am	September 1929 Beobachtungen		Oktober—Dezember 1929 Beobachtungen		März—April 1930 Beobachtungen		
		abs. in Proz.	in Graden	abs. in Proz.	in Graden	abs. in Proz.	in Graden	
7	16. IX.	Beob. v. 17.—28. IX. (58)		Beob. v. 1.—8. X. (50)		Hat am 9. X. 1929 Farbfleck verloren		
		B = 17	= 29,3	= 105,5	4 = 8,0	= 28,8		
		N = 4	= 6,9	= 24,8	38 = 76,0	= 273,6		
		W = 36	= 62,1	= 223,6	8 = 16,0	= 57,6		
		b = 1	= 1,7	= 6,1	0			
26	16. IX.	Beob. v. 17.—30. IX. (76)		Beob. v. 1.—7. X. (88)		Hat am 8. X. 1929 Farbfleck verloren		
		B = 47	= 62,7	= 225,7	2 = 6,1	= 22,0		
		N = 9	= 12,0	= 43,2	26 = 78,7	= 283,3		
		W = 18	= 24,0	= 86,4	5 = 15,2	= 54,7		
		b = 1	= 1,3	= 4,7	0			
27	15. IX.	Beob. v. 19.—30. IX. (68)		Beob. v. 1.—7. IX. (32)		Hat am 8. X. 1929 Farbfleck verloren		
		B = 18	= 26,5	= 95,4	4 = 12,5	= 45,0		
		N = 5	= 7,4	= 26,2	26 = 81,3	= 292,7		
		W = 45	= 66,2	= 238,3	2 = 6,3	= 22,7		
		b = 0			0			
37	16. IX.	Beob. v. 17.—30. IX. (89)		Beob. v. 1.—7. X. (34)		Hat am 8. X. 1929 Farbfleck verloren		
		B = 59	= 66,3	= 238,7	1 = 2,9	= 10,4		
		N = 7	= 7,9	= 28,4	25 = 73,5	= 264,6		
		W = 23	= 25,8	= 92,9	8 = 23,5	= 84,6		
		b = 0			0			

17	15. od. 16. IX.	Einzeln ohne Brut	<p>Beob. v. 1. X.—13. XII. (291)</p> <p>B = 74 = 25,4 = 91,4 N = 190 = 65,3 = 235,1 W = 27 = 9,3 = 33,5 b = 0</p>	<p>Beob. v. 7. III.—20. IV. 1930 (129)</p> <p>7 = 5,4 = 19,4 40 = 31,0 = 111,6 81 = 62,7 = 225,7 1 = 0,8 = 2,9</p>
56	15. od. 16. IX.	„	<p>Beob. v. 1. X.—13. XII. (288)</p> <p>B = 72 = 25,0 = 90,0 N = 187 = 64,9 = 233,6 W = 28 = 9,7 = 34,9 b = 1 = 0,3 = 1,1</p>	<p>Hat im II. 1930 Farbfleck verloren</p>
57	15. od. 16. IX.	„	<p>Beob. v. 1. X.—13. XII. (303)</p> <p>B = 59 = 19,5 = 70,2 N = 170 = 56,1 = 202,0 W = 64 = 21,1 = 76,0 b = 10 = 3,3 = 11,9</p>	<p>Hat im II. 1930 Farbfleck verloren</p>
29	15. od. 16. IX.	„	<p>Beob. v. 1.—17. X. (80)</p> <p>B = 2 = 2,5 = 9,0 N = 32 = 40,0 = 144,0 W = 44 = 55,0 = 198,0 b = 2 = 2,5 = 9,0</p>	<p>† am 18. X.</p>
bb	15. od. 16. IX.	„	<p>Beob. v. 1.—6. X. (19)</p> <p>B = 3 = 15,8 = 56,9 N = 11 = 57,9 = 208,4 W = 5 = 26,3 = 94,7 b = 0</p>	<p>† am 7. X.</p>

Tabelle 7 (Fortsetzung).

§ Nr.	Geschlüpft am	September 1929 Beobachtungen	Oktober—Dezember 1929 Beobachtungen		März—April 1930 Beobachtungen			
			abs.	in Proz.	abs.	in Proz.	abs.	in Graden
48	15. IX.	Einzeln ohne Brut	Beob. v. 1. X.—13. XII. (299)				Beob. v. 7. III.—20. IV. (168)	
			B = 111	= 37,1	= 133,6	135	= 82,8	= 298,1
			N = 174	= 58,2	= 209,5	18	= 11,0	= 39,6
			W = 14	= 4,7	= 16,9	10	= 6,1	= 22,0
b = 0			0					
20	19. IX.	"	Beob. v. 12. X.—13. XII. (207)				Hat im II. 1930 Farbfleck verloren	
			B = 34	= 16,4	= 59,0			
			N = 153	= 73,9	= 266,0			
			W = 19	= 9,1	= 32,8			
b = 1	= 0,5	= 1,8						
40	19. IX.	"	Beob. v. 12. X.—20. XI. u. 2.—13. XII. (185)				Hat im II. 1930 Farbfleck verloren	
			B = 63	= 34,1	= 122,8			
			N = 109	= 58,9	= 212,0			
			W = 13	= 7,0	= 25,2			
b = 0								
59	19. IX.	"	Beob. v. 12. X.—13. XII. (220)				Beob. v. 7. III.—20. IV. (157)	
			B = 19	= 8,6	= 31,0	8	= 5,1	= 18,4
			N = 144	= 65,5	= 235,8	76	= 48,4	= 174,2
			W = 53	= 24,0	= 86,4	69	= 43,9	= 158,0
b = 4	= 1,8	= 6,5	4	= 2,5	= 9,0			
38	19. X.	"	Beob. v. 20. X.—13. XII. (193)				Beob. v. 7. III.—20. IV. (169)	
			B = 36	= 18,7	= 67,3	106	= 62,7	= 225,7
			N = 145	= 75,1	= 270,4	39	= 23,1	= 83,2
			W = 12	= 6,2	= 22,3	21	= 12,4	= 44,6
b = 0			3	= 1,8	= 6,5			

WEYER vermutet, daß die Keimdrüse der Arbeiterin mit steigendem Alter einem Funktionswechsel unterliegt und zu einem innersekretorischen Organ wird, wobei mit der Degeneration der Eier die Aktivität der Arbeiterin zunehmen soll.

Diese Beobachtung von WEYER steht im Gegensatz zu der Annahme von GOETSCH u. EISNER, daß die entwickelten Ovarien großer Arbeiterinnen von *Messor* durch einen Reiz auf die Bauchganglien Nervosität und Ruhelosigkeit auslösen. Ich konnte dies Verhalten bei eierlegenden Arbeiterinnen, wie schon beschrieben, nicht beobachten, sondern im Gegenteil Brutstetigkeit dieser Tiere (S. 766).

Die Individualität einzelner Arbeiterinnen, von der ich in meinen Beobachtungen gesprochen habe, ist letzten Endes sicher auch physiologisch bedingt.

Es galt nun noch eine weitere Frage zu beantworten: *Das Arbeiten der Ameisen im Verlauf ihres ganzen Lebens und in den ersten Monaten.*

Schon seit LUBBOCK ist es bekannt, daß Ameisenarbeiterinnen ein hohes Alter (nach LUBBOCK bis zu 7 Jahren, nach WHEELER 3—4 Jahre) erreichen können. Da meiner Arbeit zeitliche Schranken gesetzt sind, konnten sich die Beobachtungen an den Kolonien nur auf bestimmte Zeitabschnitte erstrecken. Arbeiterinnen, die ich in einer Kolonie 2 Jahre in Gefangenschaft hielt, zeigten, daß die Ameisen im Lauf dieser Zeit individuelle Neigungen zu der einen oder anderen Arbeit beibehielten. Ich habe leider zu wenig Zahlenmaterial, als daß ich diese Beobachtungen als Beweis bringen könnte.

Arbeiterinnen einer anderen Kolonie konnte ich 7 Monate vom Beginn ihres Imaginallebens beobachten. Da ich von diesen Ameisen ausführliche Protokolle habe, möchte ich auf diesen Versuch näher eingehen. Es waren sieben Arbeiterinnen aus dem Nest k_2 . Dieses Nest wurde im Herbst 1929 näher beobachtet. Die Ergebnisse der Beobachtung habe ich auf S. 791 zusammengefaßt. Im April 1930 konnten nur sieben Ameisen an dem Farbfleck wiedererkannt werden; von ihnen waren sechs Arbeiterinnen im September geschlüpft und wurden die ersten 2 Wochen ihres Imaginallebens einzeln gehalten, eine Arbeiterin (Nr. 38) schlüpfte im Oktober im Nest k_2 . In Abb. 11 vergleiche ich die Tätigkeit der Arbeiterinnen in den ersten 14 Lebenstagen (dieses gilt nur für die sechs Ameisen, die in Einzelhaft waren), die Tätigkeit derselben Ameisen in den nächsten $2\frac{1}{2}$ Monaten (bei Nr. 38 sind es nur 2 Monate) und ihre Tätigkeit für etwa 6 Wochen im März und April 1930. Die Abbildung ist in gleicher Weise angeordnet wie Abb. 10. Die genauen Beobachtungszahlen siehe in Tabelle 7. Ich möchte jede Ameise einzeln besprechen.

Nr. 10 zeigte in Einzelhaft die meiste Brutpflege, war im Oktober bis Dezember auch relativ viel bei der Brut (vgl. Abb. 10). Im März und April 1930 zeigte sie ebenfalls viel Brutpflege. Der Werkdienst nimmt ständig zu.

Nr. 48 war in Einzelhaft ohne Brut und Erde, zeigte im gemeinsamen Nest im Oktober—Dezember relativ viel Brutpflege und sehr wenig Werkdienst. Im

März und April 1930 nahm die Brutpflege stark zu¹, ebenfalls der Werkdienst, jedoch unbedeutend.

Nr. 38 schlüpfte am 20. X. im Nest k_2 . Im November, Dezember zeigte sie sich sehr indifferent. Im März und April 1930 tat sie besonders viel Brutdienst; der Werkdienst nahm etwas zu.

Nr. 16 und 46 taten in Einzelhaft recht viel Werkdienst. Im Oktober bis Dezember und März bis April 1930 nahm dieser zu, während der Brutdienst unbedeutend zunahm.

Nr. 17 und 59 zeigten im gemeinsamen Nest ebenfalls Zunahme von Werkdienst, Abnahme von Brutdienst.

Es zeigten sich also im März und April 1930: für alle 7 Arbeiterinnen Zunahme von Werkdienst, für 2 Arbeiterinnen gleichzeitig bedeutende Zunahme von Brutdienst (Nr. 10 und 48).

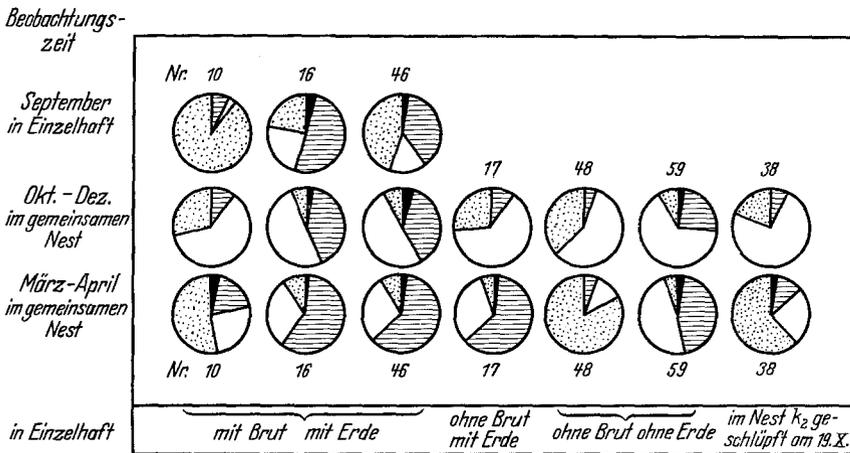


Abb. 11. *Myrmica rubra* (Nest k_2). Die Arbeitsverteilung bei 7 Arbeiterinnen in Einzelhaft (Horizontalreihe 1) und im gemeinsamen Nest (Horizontalreihe 2). Brutdienst, „in der Nähe der Brut sitzen“, Werkdienst, bauen.

Zusammenfassend kann festgestellt werden:

1. daß bei allen sieben Arbeiterinnen im Verlauf der Beobachtungszeit (6—7 Monate), trotz der verschiedenen Bedingungen im Nest, eine *Individualität* bewahrt blieb, die bei der einen stärker, bei der anderen schwächer zum Ausdruck kam.

2. daß bei allen sieben Arbeiterinnen im Verlauf der Beobachtungszeit eine Zunahme von Werkdienst zu verzeichnen war, die bei den einzelnen Ameisen in verschiedenem Grade erfolgte.

Die Zunahme von Werkdienst bei allen Arbeiterinnen führe ich auf das zunehmende Alter zurück.

Für die Arbeitsteilung von *Myrmica rubra* spielen also zwei Faktoren

¹ Am 20. IV. 1930 konnte ich beobachten, daß Nr. 48 von einer jüngeren Arbeiterin auf den Bruthaufen getragen wurde. Vielleicht haftete an ihr Brutgeruch und sie wurde daher wie Brut behandelt.

eine entscheidende Rolle: das *Alter* und die *Individualität*. Beide greifen untrennbar ineinander.

Es fragt sich nun noch, ob die Arbeitsart der einzelnen Ameisen im Lauf der 7 Monate kontinuierlich verläuft oder ob sie zeitlichen Schwankungen unterlegen ist.

In dem Versuch, in dem ich die Arbeiten der einzelnen Ameisen in verschiedenen Zeitabschnitten verglichen habe, stellte ich ungleiche Zeiträume nebeneinander: die Arbeit von etwa 14 Tagen, die von 2¹/₂ Monaten und die von 6 Wochen. Um nun genau zu wissen, ob die Arbeit stets gleichmäßig verteilt ist oder nicht, teilte ich für jede Arbeiterin (im ganzen sieb-

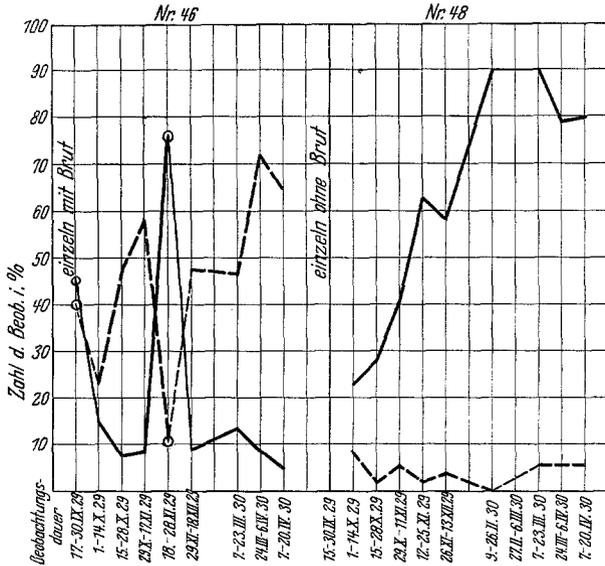


Abb. 12. *Myrmica rubra* (Nest K₂). Die Arbeitsverteilung bei 12 Arbeiterinnen in Zeitabschnitten von je etwa 14 Tagen. Erklärung siehe im Text.

zehn) die Ergebnisse der Gesamtarbeit (14 Tage + 2¹/₂ Monate + 6 Wochen) in Zeitabschnitte von je etwa 14 Tagen¹ und bringe sie in Abb. 12 für zwei Arbeiterinnen zur Darstellung. Ich will die Abbildung kurz erklären.

Die Punkte geben die Beobachtungszahlen für die einzelnen Zeitabschnitte in Prozenten an. Die ausgezogene Linie verbindet die Punkte für den Brutdienst, die gestrichelte Linie die für den Werkdienst (+ Bauen). Die Beobachtungen für das „in der Nähe der Brut sitzen“ sind der Übersicht wegen fortgelassen, sie stellen die Ergänzung der beiden genannten Werte zu 100 dar. Einige Arbeiterinnen wurden während der Beobachtungszeit zum Zweck der Umstellung einzeln gehalten.

¹ Die Zeitabschnitte umfassen zuweilen einige Tage mehr, zuweilen einige Tage weniger, doch spielt dieses keine wesentliche Rolle und beeinflusst das Ergebnis in keiner Weise.

Die Punkte mit dem Kreis geben die Beobachtungszahlen in Einzelhaft an, die dünnen Striche die ersten 14 Tage nach der Einzelhaft im gemeinsamen Nest oder die Zeit, in der die Arbeiterin nicht im Nest war. Die genauen Beobachtungszahlen sind in der Abbildung eingetragen.

Ausführlich kann ich hier zeigen, ob die Arbeitsart der einzelnen Ameisen zeitlich immer die gleiche bleibt oder ob sie zeitlichen Schwankungen unterlegen ist. Ferner, ob eine Umstellung nachwirken kann.

Zuerst möchte ich eingehender besprechen, wie sich Arbeiterinnen nach einer Umstellung im gemeinsamen Nest verhalten. Die ersten 15 Tage lebten die Arbeiterinnen, die später in das Nest k_2 gesetzt wurden, einzeln unter besonderen Bedingungen (mit oder ohne Brut und Erde). Im gemeinsamen Nest konnten sie ihre Arbeit wählen; hier fanden sie neue Bedingungen vor. Dieses war in gewissem Sinn auch eine Umstellung. Hier mußte es sich zeigen, ob die Arbeiterin ihre Individualität bewahrt oder ob die Umstellung eine neue Arbeitsart veranlaßt. Auf S. 791 konnte diese Frage dahin beantwortet werden, daß eine Umstellung die individuelle Arbeitsart einzelner Arbeiterinnen im allgemeinen nicht beeinflußt. Aus dem Verlauf der Kurven ersieht man, daß die Arbeitsart zeitlichen Schwankungen unterlegen ist. Diese beziehen sich auch auf die ersten Wochen nach der Einzelhaft im gemeinsamen Nest und könnten als Nachwirkung der früheren Tätigkeit angesehen werden. Die individuelle Arbeitsart bleibt jedoch bei den einzelnen Arbeiterinnen die gleiche.

Ich will auf die zwei Einzelfälle (siehe Abb. 12) näher eingehen.

Nr. 46 war in Einzelhaft mit Brut und Erde; sie zeigte in Einzelhaft und im gemeinsamen Nest wenig Brutdienst und relativ viel Werkdienst. Bei der Umstellung auf Brutdienst (vom 18.—28. XI.) übernahm sie sofort die Brutpflege. Nach der Umstellung ging die Ameise wieder auf die alte Tätigkeit, den Werkdienst, über.

Nr. 48 war in Einzelhaft ohne Brut und Erde; sie wurde im gemeinsamen Nest allmählich zum extremen Bruttier. Werkdienst tat Nr. 48 fast gar nicht. Die Umstellung auf Werkdienst im Februar und März 1930 war nahezu ohne Einfluß auf die gewohnte Arbeit.

Die anderen 15 Ameisen verhielten sich ähnlich.

Aus vorliegenden Fällen ziehe ich den Schluß:

1. daß die Versuchstiere — abgesehen von zeitlichen Schwankungen — ihrer gewohnten Arbeit dauernd treu bleiben. Dadurch beweisen sie eine individuelle Neigung zu der einen oder anderen Arbeit. Diese kann durch die Umstellung im wesentlichen nicht geändert werden und ist der Ameise von Anfang an eigen.

2. daß eine Umstellung verschieden lang nachwirken kann.

Zum Schluß der Beobachtungszeit zeigte sich für 13 Arbeiterinnen

(von 17) im allgemeinen ein *Sinken von Brutdienst* und ein *gleichzeitiges Steigen von Werkdienst*. Dieses Ergebnis führe ich auf das zunehmende Alter der Ameisen zurück. Der Übergang vom Brutdienst zum Werkdienst erfolgt bei den einzelnen Ameisen zu ganz verschiedenen Zeiten. Als auslösenden Faktor für den Übergang zum Werkdienst könnte man den physiologischen Zustand des Tieres (siehe S. 797 die Annahme von WEYER) und äußere Bedingungen, z. B. Zunahme von jungen Ameisen im Nest, annehmen.

Im März und April 1930 schlüpfte eine große Zahl von jungen Arbeiterinnen im Nest k_2 . Da junge Ameisen in Nestern mit alten Brut pflegen oder in der Nähe der Brut sitzen, werden alte Arbeiterinnen für Brutpflege entlastet. Es zeigte sich auch, daß von den alten Arbeiterinnen im März und April 1930 viele im Brutdienst nachließen. Andere taten dies jedoch schon früher.

Der Übergang zum Werkdienst ist an keine Stunde streng gebunden; er kann vielmehr nach Wochen, Monaten, vielleicht noch viel später eintreten. So zeigte die Arbeiterin Nr. 48 vom 1. X. 1929—20. IV. 1930 viel Brutdienst. 22 junge Ameisen waren in dieser Zeit im Nest geschlüpft, von denen einige schon in den ersten Wochen mehr Werkdienst taten als Nr. 48 im Alter von 7 Monaten.

Aus allen Versuchen geht hervor, daß *Myrmica rubra* sehr anpassungsfähig ist. Die ihr angeborenen Instinkte sind nicht in eine harte Schale gefaßt, sondern ihre Psyche ist ungeheuer plastisch und vermag sich jeder Lebenslage anzupassen. Trotzdem bewahrt die Ameise ihre Individualität. Diese wird nur bei einzelnen Ameisen eine ausgeprägte Spezialisierung. Und auch dann behält das Tier die Fähigkeit zu allen anderen Arbeiten bei. Nach FOREL ist das soziale Pflichtgefühl bei den Ameisen instinktiv, es zeigt große individuelle zeitliche und gelegentliche Schwankungen, die eine große Plastizität verraten.

Zum Schluß möchte ich noch kurz erwähnen, daß auch die Arbeitsstetigkeit für einzelne Arbeiterinnen verschieden ist. Für *Myrmica rubra* läßt sich bei der Arbeitsstetigkeit genau dasselbe sagen wie bei *Messor*. Die Arbeiterinnen gehen oft stundenlang ein und derselben Arbeit nach, worauf sie eine Ruhepause einschalten und ruhig dasitzen, andere wechseln ihre Arbeit häufiger.

Eine besondere Aktivitätsperiode innerhalb 24 Stunden konnte ich nicht beobachten. *Myrmica rubra* ist in den frühen Morgenstunden und mittags weniger aktiv (siehe Abb. 13). Gegen Kälte ist diese Ameise außerordentlich empfindlich. Auch draußen findet man sie morgens, erst wenn es warm geworden ist, außerhalb des Nestes. Wenn man ein Nest an einem frühen Sommermorgen oder an einem kühlen Herbsttag öffnet, sind die Tiere meist in Kältestarre. An warmen Sommerabenden und -nächten kann man diese Ameise dagegen häufig draußen treffen.

Im Winter sind die Lebenstätigkeiten der Ameisen herabgesetzt. In Gefangenschaft hält die *Myrmica rubra*, wenn sie nicht gestört wird, eine Art Winterschlaf. In Nestern, die ich dauernd beobachtete, waren die Ameisen den ganzen Winter lebhaft. Ein anderes Nest, das ich wenig störte, hielt einen Winterschlaf, doch nahmen die Tiere hin und wieder Futter zu sich. Im Dezember 1928 hielt ich die Brutkammer dieses Nestes über $\frac{1}{2}$ Stunde in hellem Licht. Die Tiere verharrten in derselben Stellung und rührten ihre Larven nicht an, um sie ins Dunkle zu schaffen.

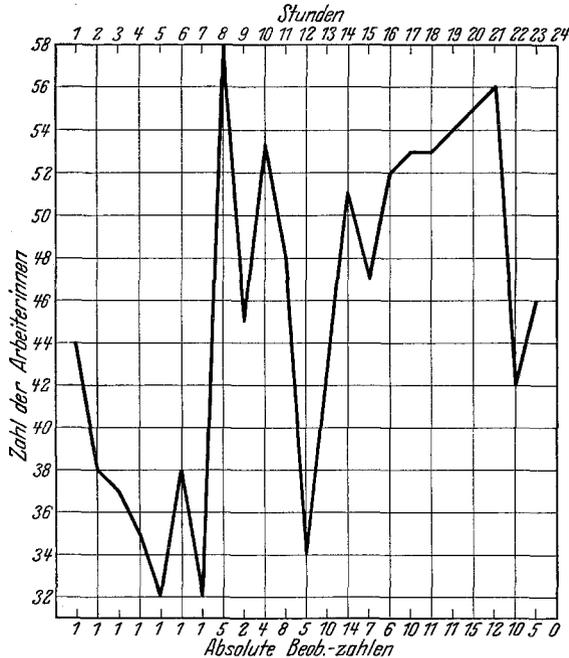


Abb. 13. *Myrmica rubra*. Das Erscheinen von Arbeiterinnen in der Arena im Lauf von 24^h an 29 Beobachtungstagen in der Zeit vom 30. V.—30. VI. 1929. Etwa 150 Arbeiterinnen, viel Brut, 3 Königinnen.

Im allgemeinen fressen die Ameisen in der Gefangenschaft im Winter wenig, doch kommen sie ohne Nahrung nicht aus. Tiere, die ich bei Zimmertemperatur einzeln ohne Futter hielt, hungerten allerdings bis zu 4 Monaten (1. Dezember 1929—1. März 1930).

Draußen verschwindet die *Myrmica rubra* schon früh im Herbst. Mitte September 1929 haben wir ein Loch von 1 m graben müssen, um erst ans Nest zu kommen. Der September 1929 war mild und zeigte eine Temperaturanomalie von $+3,3^{\circ}$.

Ob die Arbeit und die Gemeinschaft für die Ameisen ein lebenswichtiger Faktor ist, prüfte ich an einer größeren Reihe von Versuchstieren

von *Myrmica rubra*. Zum gleichen Zweck hielt ich ferner Arbeiterinnen von *Myrmica rubida*, *Messor structor*, *Tetramorium caespitum*, *Formica fusca*, die ich hier zusammen behandeln möchte. Ich hielt die Arbeiterinnen einzeln in einer Gipskammer ohne Brut und Erde. Die Tiere konnten Gips nagen, Futter ein- und austragen und sich selbst putzen, sonst war ihnen jede Arbeit genommen. Einzelne von den Arbeiterinnen trugen auch jedesmal nach der Fütterung ihr Futter in die Wohnkammer (*M. rubida*), aus der ich es immer wieder entfernte.

Als Vergleich stellte ich Nester, wo je zwei Arbeiterinnen zusammen gehalten wurden, und Nester mit vielen Arbeiterinnen zusammen. Hier hatten sie die Möglichkeit, sich gegenseitig zu füttern und zu putzen.

In der Literatur findet man über die Lebensdauer einzeln gehaltener Ameisen nur die Angaben von FIEDE und GOETSCH. FIEDE beobachtete eine Arbeiterin einzeln $\frac{1}{2}$ Jahr lang. Sie hielt dieselbe in einer Petrischale. Leider ist die Art der Ameise nicht angegeben. Die Versuchstiere von GOETSCH, *Myrmica rubra*, *Lasius*, *Formica* und *Camponotus*, zeigten eine auffallend frühe Sterblichkeit selbst der Tiere, die einzeln Brut zum Pflegen hatten. So starben von 15 Arbeiterinnen von *Myrmica*, die einzeln ohne Erde mit Brut gehalten wurden, alle Tiere in 4 Tagen. GOETSCH hielt alle Versuchstiere in Glasschälchen.

Von *Myrmica rubra* hielt ich 148 Arbeiterinnen einzeln. Tabelle 8 zeigt die Lebensdauer der Versuchstiere. Die Tiere stammten in den Einzelversuchen immer aus je einer Kolonie. Die überlebenden Ameisen sind in Prozenten der jeweiligen Gesamtzahl ausgedrückt. Für alle jungen bzw. alten Arbeiterinnen habe ich das Mittel ihrer Lebensdauer berechnet. Zum Schluß der Tabelle bringe ich das Ergebnis für *Myrmica rubida*, *Messor structor*, *Tetramorium caespitum* und *Formica fusca*.

Von 148 Arbeiterinnen von *Myrmica rubra* überlebten den 1. Monat 116 = 78,3%, den 3. Monat 83 = 56,1%. den 6. Monat 61 = 41,2%; von 63 Arbeiterinnen lebten noch nach 1 Jahr 7 = 11,1%.

Junge Arbeiterinnen zeigen keinen wesentlichen Unterschied gegenüber alten, nur daß im 1. Monat die Sterblichkeit der jungen Tiere etwas geringer war¹.

In einem weiteren Versuch hielt ich 20 Arbeiterinnen von *Myrmica rubra* einzeln und 20 Arbeiterinnen zu zweien und ein Nest mit 50 Tieren zusammen. Die Arbeiterinnen waren von draußen gefangen und waren alle ausgefärbt. Nach 4 Monaten lebten in den Nestern mit je einer Ameise 55,6%, in den Nestern mit je zwei Arbeiterinnen 75%, im Nest mit 50 Arbeiterinnen 90%. Aus diesem Versuch ersieht man, daß die

¹ Auch beim Einsetzen und Überführen von Ameisen in Kunstnester sterben regelmäßig einige Tiere am Shocktod. Ältere Arbeiterinnen sind empfindlicher als junge (Beobachtungen an *Messor*).

Tabelle 8. Die Lebensdauer einzeln gehaltener Arbeiterinnen.

	Beginn des Versuches	Zahl d. Arbeiter- innen	Alter	Zahl d. überlebenden Tiere in Prozenten				
				1. Monat	3. Monat	6. Monat	1 Jahr	1½ Jahr
<i>Myrmica rubra.</i>								
Junge Arbeiterinnen	19. VIII. 1929	5	bis 12 Std.	80	60	60	20	
	16. IX. 1929	4	„ 19 „	75	50	25	25	
	4. VIII. 1929	5	1—2 Tage	100	100	100	40	
	7. VII. 1929	5	2—3 „	80	60	40	20	
	19. IX. 1929	11	4 „	54,5	18,2	9,1	0	
	16. IX. 1929	10	etwa 1 Woche	80	40	30		Vers. unter- brochen
	9. VIII. 1929	18	nicht ausgefärbt (draußen gefang.)	88,9	83,3	44,4		„
			58	im Mittel:	79,3	58,6	39,6	
Alte Arbeiterinnen	19. III. 1930	20	ausgefärbt teils im Nest ge- schlüpft	85	70	40		
	14. IV. 1929	10	ausgefärbt	70	70	20	10	10
	9. V. 1929	1	(draußen gefang.)	100	0			
	11. V. 1929	10	„	60	10	10	0	
	19. V. 1929	10	„	70	60	50	10	
	19. V. 1929	2	„	50	50	50	0	
	9. VIII. 1929	17	„	88,2	64,7	52,9		Vers. unter- brochen
	22. IX. 1929	20	„	80	60	60		„
		90	im Mittel:	77,7	54,4	42,2		
<i>Myrmica rubida.</i>								
	11. VI. 1929	15	ausgefärbt	33,3	0			
	5. X. 1929	5	(draußen gefang.)	60	0			
	6. X. 1929	40	„	62,5	17,5	12,5	0	
		60	im Mittel:	55,0	11,6	6,3	0	
<i>Messor structor.</i>								
	VIII. 1928	1	ausgefärbt	100	100	100	0	
	14. IV. 1929	5	„ (draußen gefang.)	20	0			
<i>Tetramorium caespitum.</i>								
	10. V. 1929	8	ausgefärbt (draußen gefang.)	37,5	0			
<i>Formica fusca.</i>								
	28. IV. 1929	5	ausgefärbt (draußen gefang.)	20	0			

Lebensdauer der Arbeiterinnen, die einzeln lebten, verkürzt war. Wenn auch nur zwei Arbeiterinnen zusammen sind, sterben in den ersten Monaten viel weniger Tiere.

Ich habe den Versuch unterbrochen, weil ich die Eier, die von den Ameisen gelegt wurden, zur Aufzucht haben wollte.

Anmerkung bei der Korrektur: Auch in Glasdosen hält sich *Myrmica rubra* einzeln monatelang. Von den zwei Arbeiterinnen, die ich am 9. X. 1930 in Glasdosen setzte, lebten beide noch am 25. XII. 1930. Wasser bekamen die Tiere in einer kleinen Glasröhre.

Die Arbeiterinnen von *Myrmica rubida*, *Messor structor*, *Tetramorium caespitum* und *Formica fusca* zeigten alle eine kürzere Lebensdauer als *Myrmica rubra*. Trotzdem ich wenig Ameisen dieser Arten einzeln gehalten habe, glaube ich annehmen zu können, daß ihre größere Lebhaftigkeit den frühen Tod verursacht hat.

Das Wesentliche vom Ergebnis ist, daß das soziale Zusammenleben der Ameisen nicht in dem Sinn lebensnotwendig ist, wie behauptet wird, und daß Ameisen in Einzelhaft monatelang leben können.

Aus Versuchen von Fräulein B. VOGEL im Zoologischen Institut München (Z. f. vergl. Phys. Bd. 14 1931) über Zuckerverdauung bei Bienen ist zu ersehen, daß einzeln gehaltene Arbeiterinnen über 14 Tage gelebt haben. Für eine Biene ist die Zeit von 14 Tagen Alleinsein schon sehr viel. Wenn man das viel höhere Alter der Ameisen in Betracht zieht, so darf man die längere Lebensdauer einer allein gehaltenen Ameise nicht zu hoch bewerten. Es ist noch zu beachten, wie leicht sich eine Ameisenarbeiterin verschiedenen Lebensbedingungen anpassen kann.

II. Über die Funktionen der Königin.

In den Nestern von *Myrmica rubra* und *M. rubida* findet man zahlreiche Königinnen, die sich auch im Kunstnest in kleiner Kolonie gut vertragen. Bei der unabhängigen Gründung einer neuen Kolonie, wie sie bei *Myrmica rubra* und *Messor* vorkommt, ist das Ameisenweibchen auf sich allein angewiesen; es muß alle Arbeiten verrichten. Wenn die erste Arbeiterin aus der Puppe schlüpft, tritt bei der Königin eine Instinktänderung ein. Sie sitzt jetzt nur noch bei der Brut und tut meist gar nichts oder wird von den Arbeiterinnen gefüttert. Im Notfall schleppt sie Larven und Puppen hilflos umher, bisweilen trägt sie sie auch in eine dunkle Ecke; die Königin kann aber auch ab und zu beim Bauen helfen. Im Nest verhält sie sich gegen Angriffe sehr passiv. Königinnen von *Myrmica rubra*, die ich in ein fremdes Nest einsetzte, verteidigten sich kaum gegen die Stiche und Bisse der Arbeiterinnen, sondern suchten, wenn möglich, durch Flucht zu entkommen.

Nach JANET können Ameisenweibchen zum zweitenmal eine Kolonie gründen. Hierbei erwachen alle Instinkte, die bis dahin latent geruht

haben. Nach EIDMANN ist eine zweimalige unabhängige Koloniegründung bei *Myrmica rubra* nicht möglich. Die Königin schreitet in der Gefangenschaft dann nur noch in Gesellschaft von Arbeiterinnen zur Eiablage. Daß bei der Nestgründung individuelle Verschiedenheiten der Weibchen von Bedeutung sind, zeigt BUTTEL-REEPEN an zwei *Lasius*-Weibchen, von denen das eine Tier nur eine sehr schlechte Wohnkammer zu bauen verstand und mit ihrem Eierpaket in die Wohnkammer einer zweiten Königin eindrang.

Wie sich Arbeiterinnen zu der Königin stellen, beobachtete ich an einer Kolonie von *Myrmica rubra* (Nest M) vom 11.—28. VI. 1929. Im Nest waren 33 Arbeiterinnen (22 alte, 11 junge), die gezeichnet waren, 17 Larven und 2 Königinnen. Dieses Nest zeigte, wie alle übrigen Versuchsnester, unter den alten und jungen (etwa 2 Wochen alt) Arbeiterinnen Brut- und Werkdiensttiere und eine Reihe solcher, die keiner Arbeit speziell angepaßt waren und meist in der Nähe der Brut saßen. Die beiden Königinnen waren nur bei der Brut zu sehen, oft dicht beisammen. Ständig waren einige Arbeiterinnen um sie, die sie putzten und leckten. Dieses waren aber keine bestimmten Arbeiter, sondern bald diese, bald jene, die gerade in der Nähe der Königin saßen. Von einem „Hofstaatsdienst“ ausgewählter Arbeiter kann nicht die Rede sein. Da hauptsächlich junge Tiere bei der Brut saßen, waren auch diese meist bei den Königinnen. In 49 Beobachtungen saßen bei der Königin 1 41mal junge und 19mal alte Arbeiterinnen, bei Königin 2 39mal junge und 21mal alte Arbeiterinnen. Das waren doppelt so oft junge wie alte Arbeiterinnen.

Wie sich unbefruchtete Königinnen im Nest verhalten, ist schon mehrfach beobachtet worden. ESCHERICH erkennt unbefruchtete Königinnen an ihrem Verhalten zu den Arbeiterinnen, das gewöhnlich dem gleichgestellter Genossen entspricht. Dasselbe beobachtet HUBER. (BUTTEL-REEPEN und CRAWLEY schreiben über unbefruchtete *Lasius*-Königinnen im künstlichen Nest, die von den Arbeiterinnen als Königinnen respektiert wurden.)

Ich habe zwei Fälle von unbefruchteten Königinnen von *Myrmica rubra* im Kunstnest beobachten können. Eine Königin schlüpfte im Sommer 1928 im Nest I. Ich ließ sie im Nest bei den Arbeiterinnen. Sie kam mit keinem Männchen zusammen. Die Königin benahm sich im Nest wie eine Werkdienstarbeiterin; sie saß meist abseits von der Brut. Mitte September wurden die Arbeiterinnen träge und gingen nicht mehr zum Futtersuchen, was ausschließlich von der Königin besorgt wurde. Anfang Oktober wurde die Wohnkammer vermauert, nur eine kleine Öffnung erlaubte der Königin den Ausgang, so daß sie Futter holen konnte. Am 20. XII. bemerkte ich, daß die Königin eine kleine Delle seitlich am Abdomen hatte. Es ist anzunehmen, daß von Anfang an

diese Schädigung vorhanden war, die vielleicht das eigenartige Benehmen der Königin bedingte. Im Frühjahr 1929 und den kommenden Sommer verhielt sich die Königin in gleicher Art. Am 4. VIII. 1929 starb sie.

GOETSCH und EISNER schreiben, daß Arbeiterinnen, die eine Delle am Abdomen haben, besonders lebhaft sind und dieses durch einen Reiz auf die Ganglien des Bauchmarks ausgelöst wird.

Eine zweite junge Königin schlüpfte bei mir im gleichen Nest im Sommer 1928. Nach etwa 1 Woche isolierte ich sie. Bis zum 29. X. lebte die Königin allein. Dann setzte ich sie in eine Kolonie (Nest XII) von drei Arbeiterinnen, denen eine andere Königin gestorben war. Die ersten 2 Tage wurde die neue Königin nicht angenommen. Sobald sie aus dem Seitenglas, wo sie sich befand, ins Nest kommen wollte, wurde sie bekämpft. Nach einigen Tagen (Anfang November) wurde sie endlich angenommen, und die Flügel wurden ihr abgebissen.

Was das Abwerfen der Flügel betrifft, so können dies auch unbefruchtete Königinnen bisweilen selbst tun. Dieses konnte ich an einer Königin, die im Sommer 1928 in einem meiner Nester geschlüpft war, beobachten;

13. Juli: Königin im Nest geschlüpft.

13. August: wirft rechten Flügel ab.

16. August: wirft linken Flügel ab.

Ein selbständiges Abstoßen der Flügel haben GOETSCH und EISNER bei unbefruchteten *Messor*-Königinnen beobachtet. Unbefruchtete Königinnen von *Myrmica rubida* werfen ihre Flügel nicht selbst ab.

Myrmica rubida schwärmt von Mai bis September. Am 25. August 1929 grub ich ein Nest dieser Ameise aus und fand in den Seitenkammern, die einen halben bis einen Meter tief lagen, eine große Zahl Königinnen, die alle geflügelt waren. Ich nahm die Tiere mit. Im Frühjahr 1930 hatten die Königinnen ihre Flügel noch nicht abgeworfen, was den Verhältnissen im Freien entsprechen dürfte. Die Annahme von EIDMANN, daß die im Frühjahr stattfindenden Hochzeitszüge von Geschlechtstieren ausgeführt werden, die in ihrer Kolonie überwintern, findet hierin eine Unterstützung.

D. Zusammenfassung und Ergebnisse:

Für Messor.

Die Arbeitsteilung von *Messor* beruht auf einem morphologischen, physiologischen und psychologischen Faktor. Dieses Ergebnis von GOETSCH und EISNER konnte ich bestätigen und füge daher nur ergänzende und abweichende Punkte hinzu.

Ergänzend:

1. Das Kauen von Körnern wird von denjenigen Arbeiterinnen vorgenommen, die meist in der Nähe der Brut sitzen und sich nicht viel oder

gar nicht mit Brutpflege abgeben. Dieses betrifft Tiere aller Größenklassen.

2. Für das Erscheinen außerhalb des Nestes besteht innerhalb 24 Stunden eine gewisse Aktivitätsperiode. Diese erreicht ihren Höhepunkt spät abends oder nachts; die Kurve sinkt morgens um etwa 5—7 Uhr steil ab.

Abweichend:

3. Große Arbeiterinnen können in weiselosen Kolonien Brutstetigkeit zeigen.

4. Spezialarbeiter können nach der Arbeitsumstellung, ins alte Nest zurückversetzt, ihre alte Tätigkeit wieder aufnehmen.

5. Ob die individuelle Arbeitsart bei einzelnen Ameisen auf einer zufälligen Einstellung beruht, ist meines Erachtens noch nicht bewiesen.

6. Arbeiterinnen können, einzeln ohne Brut und Erde gehalten, Monate leben.

Für Myrmica rubra.

1. Die Arbeitsteilung der monomorphen Ameise *Myrmica rubra* beruht auf der *Individualität* und dem *Alter* der Arbeiterinnen. Beide sind untrennbar miteinander verbunden.

2. Die Individualität äußert sich bei einzelnen Arbeiterinnen in der verschiedenen Neigung zu der einen oder anderen Arbeit. Dieses betrifft alle jungen und alten Arbeiterinnen. Nur bei einzelnen Arbeiterinnen zeigt sich eine ausgeprägte Spezialisierung.

3. Spezialarbeiter lassen sich auf neue Arbeiten umstellen.

4. Arbeiter, die man nach dem Versuch der Arbeitsumstellung wieder ins alte Nest zurücksetzt, nehmen ihre alte Tätigkeit wieder auf.

5. Eine Umstellung kann bei verschiedenen Arbeitern verschieden lange nachwirken.

6. Die Individualität einzelner Arbeiter bleibt im Lauf der ersten 7 Monate bewahrt und scheint sich jahrelang zu erhalten.

7. Junge Arbeiterinnen mit alten zusammen halten sich zuerst in der Brutkammer auf; sie pflegen Brut oder sitzen in ihrer Nähe. Die Notwendigkeit, andere Arbeiten zu tun, fehlt im Nest mit alten Brutpflegerinnen.

8. Ein weiteres Altersmerkmal ist der allmähliche Übergang vom Brutdienst zum Werkdienst. Dieser Übergang ist an keine Stunde gebunden und kann in Wochen und Monaten, vielleicht noch später, erfolgen.

9. Einen ausgesprochenen Wächterdienst konnte ich bei *M. rubra* im Kunstnest nicht feststellen.

10. *M. rubra* hält im Winter, im Zimmer ungestört, einen Winterschlaf.

11. Die Arbeit und die Gemeinschaft ist für die Arbeiterin ein lebenswichtiger Faktor.

12. In Gemeinschaft ohne Brut und Erde leben die Arbeiterinnen von *M. rubra* länger als zu zweien, zu zweien länger als allein. Einzeln können Arbeiterinnen jedoch über 1 Jahr leben.

Literaturverzeichnis.

- Beling, I.:** Über das Zeitgedächtnis der Bienen. Z. vergl. Physiol. **9**, H. 2/3 (1929). — **Bönnner, W. S. I.:** Die Überwinterung von *Formica picea* und andere biologische Beobachtungen. Biol. Zbl. **35** (1915). — **Brun, R.:** Zur Biologie und Psychologie von *Formica rufa* und anderen Ameisen. Ebenda **30** (1910). — Beobachtungen im Kempthaler Ameisengebiete. Ebenda **33** (1913). — Die moderne Ameisenpsychologie — ein anthropomorphistischer Irrtum? Ebenda **36** (1916). — Das Leben der Ameisen. Bd. 31 von „Teubners naturwiss. Bibliothek“. Leipzig-Berlin 1924. — **Buckingham, E. N.:** Division of Labor among Ants. Proc. amer. Acad. Arts and Sci. **46**. Boston 1912. — **v. Buttler-Reepen, H.:** Soziologisches und Biologisches vom Ameisen- und Bienenstaat. Wie entsteht eine Ameisenkolonie? Arch. Rassenbiol. **2** (1905). — **Buxton, P. A.:** Physical Factors Controlling Harvesting in an Ant. Trans. Entomol. Soc. Lond. **1923**. Ref. in Zool. Ber. **7** (1925 u. 1926). — **Buytendijk, F. J. Z.:** Die Weisheit der Ameisen. Aus dem Holländischen übersetzt mit stellenweiser Ergänzung aus anderen Werken des Verfassers von **ANDRÉ** (1926). Habelschwerdt: Franke. Ref. in Zool. Ber. **12** (1927). — **Cambes, M.:** Les fourmis jettent-elles les objets volontairement. Ann. des Sci. natur. (Zool.). Paris 1925. Ref. in Zool. Ber. **13** (1927). — **Comstock, Mrs.:** Quoted by **WHEELER** in „Some New Gynandromorph Ants“. Bull. amer. Mus. Nat. Hist. **1903**. — **Cook, Me.:** The Honey Ants of the Garden of the Gods and the Occid Ants of the American Plains. Philadelphia 1882. Ref. in Biol. Zbl. **2** (1882/83). — **Crawley, W. C.:** „Alien Queen Ant“, „Science Gossip“ **6**, Nr 7, May 1900. — „Queens of *Lasius umbratus*“, **NYL.**, Accepted by Colonies of *Lasius niger* L. Ent. Mo. Mag., 2. Ser., **20** (1909). — Parthenogenesis in Worker Ants, with Special Reference to Colonies of *Lasius niger*. Linnean Trans. Entomol. Soc. London 1911. — **Crawley, W. C. and Baylis, H. A.:** Mermis Parasitic on Ants of the genus *Lasius*. J. roy. microsc. Soc. London 1921. Ref. in Zool. Ber. **12** (1927). — **Dofflein, F.:** Beobachtungen an den Weberameisen. Biol. Zbl. **25** (1905). — Mazedonische Ameisen. Jena 1920. — **Eidmann, H.:** Mitteilungsvermögen bei Ameisen. Naturwiss. **13**, H. 7 (1925). — Koloniegründung bei Ameisen. III. Internat. Entomol.-Kongreß. Zürich, Juli 1926. — Die Ameisenfauna der Balearen. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **6**, H. 4 (1926). — Die Koloniegründung der einheimischen Ameisen. Z. vergl. Physiol. **3**, H. 6 (1926). — Psychologie und Biologie der Ameisen. Dtsch. med. Wschr. **1926**, Nr 9. — Die wirtschaftliche Bedeutung der Ameisen. Verh. dtsh. Ges. angew. Entomol. Wien 1926. Ref. in Zool. Ber. **13** (1927). — Die Sprache der Ameisen. Rev. Zool. russe **7** (1927). — Ameisen und Blattläuse. Biol. Zbl. **47**, H. 9 (1927). — Weitere Beobachtungen über die Koloniegründung einheimischer Ameisen. Z. vergl. Physiol. **7**, H. 1 (1928). — Zur Kenntnis der Biologie der Roßameise *Camponotus herculeanus* L. Z. angew. Entomol. Berlin. — Die Koloniegründung von *Formica fusca* L. nebst Untersuchungen über den Brutpflegeinstinkt von *Formica rufa* L. Zool. Anz. **82** (1929). — **Emery, C.:** Zur Biologie der Ameisen. Biol. Zbl. **11** (1891). — Intelligenz und Instinkt der Tiere. Ebenda **13** (1893). — Über Entstehung des Soziallebens bei Hymenopteren. Ebenda

14 (1894). — Die Entstehung und Ausbildung des Arbeiterstandes bei den Ameisen. Ebenda 14 (1894). — Können weisellose Ameisenvölker die fehlende Mutter aus eigenen Mitteln ersetzen? Ebenda 35 (1915). — Osservazioni in formicai artificiali su *Formica fusco glebaria* NYL. e *Tetramorium caespitum* L. R. R. Accad. Soc. Bologna, Cl. Sci. fis., N. S. 27 (1923). Ref. in Zool. Ber. 9 (1926). — Emmellius, C.: Beiträge zur Biologie einiger Ameisenarten. Biol. Zbl. 39 (1919). — Escherich, K.: Zwei Beiträge zum Kapitel „Ameisen und Pflanzen“. Ebenda 31 (1911). — Die Ameise. Braunschweig 1917. — Ewers, H. H.: Ameisen. G. Müller, München 1925. — Ezikov, J.: Über den Charakter der Variabilität der Ameisenovarien. (Zur Frage über die Entstehung des Arbeiterstandes bei den sozialen Insekten.) Ref. zool. Russe 3, H. 3/4. Ref. in Zool. Ber. 3 (1924). — Fiede, A.: Notes on the Ant. Proc. Acad. Sci. Philadelphia 1902. — Forel, A.: Les Fourmis de la Suisse. 1874. — Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen und einiger anderer Insekten. München 1901. — Das Sinnesleben der Insekten. München 1910. — Mensch und Ameise. Ein Beitrag zur Frage der Vererbung und Fortschrittsfähigkeit. Wien, Berlin u. Leipzig: Rikola-Verlag 1922. Ref. in Ber. Physiol. 20 (1922). — v. Frisch, K.: Aus dem Leben der Bienen. Berlin 1931. — v. Ihering, H.: Die Ameisen von Rio Grande do Sul. Berl. entomol. Z. 1894. — Janet, C.: Sur la parthénogénèse Arrhénotique de la Fourmi Ouvrière. Mém. Soc. Acad. Oise 1909. — Jezikov, J. J. u. Novikov, P. A.: Über die polymorphe Variabilität des Arbeiterstandes bei den Ameisen. Ref. in Zool. Ber. 13 (1927). — Goetsch, W.: Die Abhängigkeit sozialer Insekten vom Nest. Sitzgsber. Morph. u. Physiol. Münch. 34 (1923). — Beiträge zur Psychologie der Ameisen. Münchn. med. Wochenschrift Nr 19. 1928. — Beiträge zur Biologie körnersammelnder Ameisen. Z. Morph. u. Ökol. Tiere 10, H. 2/3 (1928). — Goetsch, W. u. Eisner, H.: Beiträge zur Biologie körnersammelnder Ameisen. Ebenda 16, H. 3/4 (1930). — Gotz, W.: Zur Bionomie der Insekten. III. Die Geistesfähigkeiten der Ameisen. Societas entomol. 35, 10. Ref. in Ber. Physiol. 20 (1923). — Guggisberg, H.: Die Arbeitsteilung im Eierstock. Zbl. Gynäk. 46, Nr 11 (1922). Ref. in Zool. Ber. 2 (1923). — Haeckel, E.: Über Arbeitsteilung in Natur- und Menschenleben. 1868. In: Gemeinverständliche Vorträge u. Abhandl. aus dem Gebiete der Entwicklungslehre. Bonn 1902. — Haskins, C. P.: Notes on the Behavior and Habits of *Stigmatomma pallipes* HALDEMANN. J. New York. entomol. Soc. 3 (1928). Ref. in Zool. Ber. 19 (1929). — Hesse u. Dofflein: Tierbau und Tierleben 2 (1914). — van derHeyde, H. C.: Einige Beobachtungen über die Psychologie der Ameisen. Physiol. Laborat. Univ. Amsterdam. Arch. néerl. Physiol. 19 (1920). Ref. in Ber. Physiol. 29 (1925). — Heyde, K.: Die Entwicklung der psychischen Fähigkeiten bei Ameisen und ihr Verhalten bei abgeänderten biologischen Bedingungen. Biol. Zbl. 44 (1924). — Holmquist, A. M.: Notes on the Life History and Habits of the Mooned-building Ant *Formica ulkei*. Ecology 9, H. 1. Ref. in Ber. Biol. 7 (1928). — Studies in Arthropod Hibernation. II. The Hibernation of the Ant *Formica ulkei* EMBERY. (Studien über Insektenüberwinterung. II. Die Überwinterung der Ameise *Formica ulkei* EMBERY. Zool. Laborat. Univ. Chicago.) Physiol. Zool. 1 (1928). Ref. in Ber. Biol. 9 (1929). — Kolosvany, G.: Psychologische Versuche mit der Ameise *Tetramorium caespitum*. Allat. Közlem 24, H. 3/4 (1927). (Ungar. mit dtsh. Zusammenfassung.) Ref. in Zool. Ber. 16 (1928). — Krancher, O.: Entomol. Jahrg., 31, Kalender für alle Insektensammler auf das Jahr 1922. Leipzig: Franckenstein & Wagner 1922. Ref. in Biol. Zbl. 19. — Krausse, A.: Ein neues Formicarium. Folia myrmecol. et termitol. 1, Nr 1 (1926). Ref. in Ber. Biol. 5 (1928). — Ameisenkunde. Eine Einführung in Systematik und Biologie der Ameisen. Stuttgart 1929. — Kusnezov-Ugamskij, N.: Über den Hochzeitsflug der Ameisen. Russk. zool. Z. 7 (1927) (russ.). Ref. in Ber. Biol. 7 (1928). — Kutter, H.: „Gehe hin zur Ameise“. Anleitung zur selbständigen Ameisenforschung. Bern u. Leipzig 1920. — Legewie,

H.: Zur Theorie der Staatenbildung. I. Die Biologie der Furchenbiene *Halictus malachurus* K. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **3** (1925). — **Lespes, C. H.:** Conference sur les Fourmis. In: Rev. des cours scientifiques (1866). — **Lubbock, J.:** Ameisen, Bienen und Wespen. Beobachtungen über die Lebensweise der geselligen Hymenopteren. Leipzig 1883. — Lebensdauer der Ameisen. Biol. Zbl. **6** (1886/87). — **Marschall, W.:** Das Leben und Treiben der Ameisen. Leipzig 1889. — **Mayr, G.:** Die Europäischen Formiciden (Ameisen). Wien 1861. — **Meyer, E.:** Die Ernährung der Mutterameise und ihrer Brut während der solitären Koloniegründung. Biol. Zbl. **47**, H. 5 (1927). — **Meyer:** Beobachtungen und Versuche an paläarktischen Honigameisen. Ebenda **43** (1923). — **Mordvico, A.:** Die Ameisen und Blattläuse in ihren gegenseitigen Beziehungen und das Zusammenleben von Lebewesen überhaupt. Ebenda **27** (1907). — **Neger, F. W.:** Neue Beobachtungen an körnersammelnden Ameisen. Ebenda **30** (1920). — **Ökland, F.:** Studien über die Arbeitsteilung und die Teilung des Arbeitsgebietes bei der roten Waldameise (*Formica rufa* L.). Mit 7 Textabbildungen. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **20**, H. 1 (1930). — **Palenitschko, Z. G.:** Zur vergleichenden Variabilität der Arten und Kasten bei den Ameisen. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **9**, H. 3/4 (1927). — **Pearl u. Parker, S. L.:** Experimental studies on the Duration of Life. IX. New Life Tables for *Drosophila*. Amer. Naturalist **58** (1924). Ref. in Ber. Physiol. **20** (1923). — **Peckman:** Instinkte und Gewohnheiten der solitären Wespen. (Aus dem Englischen übersetzt von W. Schoenichen). Berlin 1904. — **Ramon y Cajal, S.:** Die Sinne der Ameisen. Arch. de Neur. **2**, Nr 4 (1921) (spanisch). Ref. in Ber. Physiol. **14** (1922). — **Reichenbach, H.:** Über Parthenogenese bei Ameisen und andere Beobachtungen an Ameisenkolonien in künstlichen Nestern. Biol. Zbl. **22** (1902). — **Rösch, G. A.:** Die Bautätigkeit und Arbeitsteilung im Bienenstaat. Z. vergl. Physiol. **24**, H. 6 (1925). — Über die Bautätigkeit im Bienenvolk und das Alter der Baubienen. Sonderabdr. aus: Z. vergl. Physiol. **6**, H. 2 (1927). — **Rüschkamp, F.:** Wheelers Trophylaxis und Ursprung der Insektenstaaten. Biol. Zbl. **41** (1921) — **Sajó, K.:** Krieg und Frieden im Ameisenstaat. Kosmos, Stuttgart 1908. — **Seymansky, J. S.:** Die Haupttiertypen im Bezug auf die Verteilung der Ruhe und Aktivitätsperioden im 24stündigen Zyklus. Z. Bot. **36** (1916). — Aktivität und Ruhe bei Tieren und Menschen. Z. allg. Physiol. **18** (1918—1920). — **Schmiedeknecht, O.:** Die Hymenopteren Mitteleuropas (1907). — **Seemann, E.:** The Working Hours of Ants. Psyche (Lond.) **35**, H. 2 (1928). Ref. in Zool. Ber. **18** (1929). — **Stäger, R.:** Beobachtungen an Ameisen. Mitt. Schweiz. entomol. Ges. **13**, H. 9 (1926). Ref. in Zool. Ber. **12** (1927). — **Messor barbatus** als Ersteller gemauerter Obernester oder Nestkuppeln. Fol. myrmecol. et termitol. **1**, Nr 2/3 (1926). Ref. in Ber. Biol. **5** (1928). — Beiträge zur Biologie von *Messor barbatus* L., *M. instabilis* var. *bowvieri* Boudroit und *Pheidole pallidula* Nyl. Z. Insektenbiol. **23**, H. 3/4 (1928). Ref. in Zool. Ber. **18** (1929). — *Tetramorium caespitum* als Ernteameise. Ref. in Zool. Anz. **83** (1929). — Weitere Beiträge zur Biologie mediterraner Ameisen. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **15** (1929). — **Steiner, A.:** Über den sozialen Wärmehaushalt der Waldameise (*Formica rufa* var. *rufo-pratensis* For.). Z. vergl. Physiol. **2** (1924). — Temperaturuntersuchungen in Ameisenestern mit Erdkuppeln im Nest von *Formica execta* Nyl. und in Nestern unter Steinen. Z. vergl. Physiol. **9**, H. 1 (1929). — **Stitz, H.:** Die Ameisen (Formicidae) Mitteleuropas, insbesondere Deutschlands **2**, Hymenopteren, II. Teil. Stuttgart 1914. — **Tanner:** *Oecodoma cephalotes*. Second. paper. In: Trinidad Field Naturalist's Club **1892**. — **Viehmeier, H.:** Ontogenetische und phylogenetische Betrachtungen über die parasitische Koloniegründung von *Formica sanguinea*. Biol. Zbl. **30** (1920). — Bilder aus dem Ameisenleben. Auflage von H. Stritz'. Naturwiss. Bibliothek. Leipzig 1926. — **Wasmann, E.:** Parthenogenese bei Ameisen durch künstliche Temperaturverhältnisse. Ebenda **11** (1891). — Die internationalen Beziehungen der *Lomechusa*. Ebenda **12** (1892). — Die er-

gatogynen Formen bei den Ameisen und ihre Erklärung. Ebenda **15** (1895). — Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen mit einem Ausblick auf die vergleichende Tierpsychologie. Stuttgart. — Das Gesellschaftsleben der Ameisen. 1. Münster 1915. — Nachtrag zum Mendelismus bei Ameisen. Biol. Zbl. **35** (1915). — Eine interessante Instinktregulation bei Ameisen (*Lasius mixtus* Nyl.). Atti R. Accad. Lincei Rend. Roma, 76 sess. **7a** (1923). Ref. in Zool. Ber. **4** (1924). — Die Larvenernährung der Ameisen. Mem. Pont. Accad. Rom. Lincei (2) **6** (1923). Ref. in Zool. Ber. **4** (1924). — **Wellenstein, G.**: Die Ameisenkolonie (Neue Beobachtungen an Ameisen). Umschau **33**, H. **38** (1929). — **Wheeler, W. M.**: Ants, their Structure, Development and Behavior. New York 1909. — Social Life among the Insects. IV. Ants, their Development, Castes, Nesting and Feeding Habits. Scient. Monthly **15**, H. 5/6 (1922). Ref. in Zool. Ber. **2** (1923). — Social Life among the Insects. V. Parasitic Ants and Ant Guests. Ebenda **16**, H. 1 (1923). Ref. in Zool. Ber. **2** (1923). — Mermis Parasitism and Intercastes among Ants. J. of exper. Zool. **50**, H. 2 (1928). Ref. in Zool. Ber. **17** (1928). — **Weyer, F.**: Die rudimentären Keimdrüsen im Lebensablauf der Arbeiter von *Formica rufa* L. und *Camponotus ligniperda* LATR. mit Berücksichtigung der übrigen sozialen Hymenopteren (Zool. Inst. Univ. Tübingen.) Zool. Anz. **74**, H. 7—10 (1927). — Die Eiabgabe bei *Formica rufa*-Arbeiterinnen (Bemerkungen zu der Arbeit von H. EIDMANN über „Koloniegründung von *Formica rufa*“). Wasmann-Festband des Zool. Anz. **84** (1929).
