

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität München.)

ÜBER DIE RELATIVE AUSBILDUNG DER GEHIRNZENTREN BEI BIOLOGISCH VERSCHIEDENEN AMEISENARTEN.

Von

GEORG PANDAZIS.

Mit 24 Textabbildungen.

(Eingegangen am 22. Dezember 1929.)

Inhaltsübersicht.

	Seite
1. Einleitung	114
2. Historische Übersicht	116
3. Bau und Physiologie des Ameisengehirnes	118
4. Material und Methoden	129
5. Die absolute Größe der Ameisengehirne	133
6. Die relative Größe der Gehirnzentren	133
7. Zusammenfassender Vergleich der Gehirnzentren der verschiedenen Ameisenarten	154
8. Geschlechtsdimorphismus und Gehirnzentren	158
9. Messungsergebnisse hinsichtlich des Arbeiterpolymorphismus	162
10. Zusammenfassung	167
11. Literaturverzeichnis	168

1. Einleitung.

Über die Biologie der sozialen Hymenopteren ist schon unendlich viel geschrieben worden. Der große Instinktreichtum und der Besitz einer durch Konvergenz bedingten eigentümlichen Verwandtschaft mit dem Menschen, des sozialen Zusammenlebens, lenkten die Aufmerksamkeit vieler Forscher auf diese Insekten.

Die anatomische, physiologische und pathologische Betrachtung des menschlichen und tierischen Gehirns haben uns aber gezeigt, daß Instinktreichtum und sonstige Seeleneigenschaften vom lebenden Gehirn abhängig und mit demselben eins sind. Diese Tatsache führte viele Forscher zum eingehenden Studium des Baues und der Anordnung der verschiedenen Gehirnteile bei den sozialen Hymenopteren. Am genauesten ist das Bienenhirn untersucht worden, da ja dieses Insekt seit uralter Zeit ein Haustier geworden und seine Biologie am allerbesten bekannt ist. Demgegenüber ist das Gehirn der Ameisen verhältnismäßig weniger studiert, die darüber gemachten Erfahrungen zeigen aber eine große Übereinstimmung seiner inneren Organisation mit der des Bienenhirns.

Alle bisher darüber erschienenen Arbeiten behandelten den Bau des

Gehirns oder versuchten die verschiedene Umgestaltung einzelner Gehirnteile bei Geschlechtsdimorphismus durch entsprechende Veränderungen der Instinktbetätigung zu erklären.

Es schien mir nun von Interesse zu sein, einmal auf die Beziehungen des Ameisengehirns zu der Lebensweise einzugehen und dabei gleichzeitig festzustellen, ob und in welchem Maße die Ausbildung der verschiedenen Gehirnzentren vom biologischen Verhalten abhängig ist. Zu diesem Zwecke verglich ich die relative Größe der Gehirnzentren von biologisch verschiedenen Ameisenarten und versuchte aus den Befunden Beziehungen zwischen Ausbildung der zugehörigen nervösen Zentren und der Lebensweise festzustellen.

Es fragt sich nun ob man wirklich berechtigt ist, quantitative Messungen der Gehirnzentren als einen Maßstab für die Funktion derselben zu verwenden. Was die Nervenzentren niedriger Funktionen vor allem diejenigen, welche der direkten Muskelinnervation und den Sinnesorganen als Zentren dienen, betrifft, so wissen wir, daß der Umfang ihrer Neuronenkomplexe von der Zahl der zugehörigen Muskelfasern und der Entfaltung der Sinnesorgane abhängig ist und mit diesen in Wechselwirkung steht. Anders ist es mit den höheren assoziativen Zentren; hier ist die Größe allein nicht maßgebend für die Beurteilung der Funktion, es muß zugleich in erster Linie auch die Struktur der Zentren berücksichtigt werden. Ein großer Wert ist auf die guten Verbindungen mit den anderen Gehirnzentren und auf die engen Beziehungen der assoziativen Elemente unter sich zu legen. Die Untersuchungen an verschiedenen Arthropodengehirnen erwiesen, daß die innere Organisation der Assoziationszentren oft bei fast gleichem äußeren Aussehen eine verschiedenartige ist, mit anderen Worten, daß ein Vergleich solcher Zentren nur dann zulässig ist, wenn die betreffenden Zentren histologisch und strukturell vergleichbar sind. Wir können also mit HOLMGREN (21) den Satz aufstellen: „Die relative Größe der assoziativen Zentren kann nur innerhalb nahe verwandter Arthropodengruppen als ein Kriterium für die Höhe des Seelenlebens verwendet werden.“

Da nun die Organisation des Hymenoptereengehirns große Übereinstimmung unter den verschiedenen Familien aufweist und außerdem der Bereich der vorliegenden Arbeit nicht über die Grenze der Familie der Formiciden hinausgeht, will ich versuchen, quantitative Bestimmungen der verschiedenen Gehirnzentren der Ameisen auszuführen und daraus Schlußfolgerungen für den Grad der Abhängigkeit der Entwicklung derselben vom biologischen Moment zu ziehen.

Ich unternahm diese Arbeit im Zoologischen Institut in München auf Anregung meiner hochgeschätzten Lehrer, Herren Prof. Dr. K. v. FRISCH und Prof. J. SEILER, denen ich an dieser Stelle meinen herzlichen Dank aussprechen möchte. Auch den Herren Prof. Dr. H. EIDMANN und Prof.

Dr. W. GOËTSCH möchte ich hier für die lebenswürdige Überreichung vom wertvollen Material herzlich danken.

2. Historische Übersicht.

Die Betrachtung der von früheren Autoren über das Hymenoptergehirn angestellten Untersuchungen läßt sich folgendermaßen zusammenfassen: Nach den Arbeiten der älteren Autoren SCHWAMMERDAM 1737 (30), CUVIER 1809 (11) und TREVIRANUS 1818 (33) nahm DUJARDIN 1850 (13) die Arbeiten über das Bienenhirn wieder auf und machte die ersten genauen Angaben darüber. Er beschrieb als erster die *Corpora pedunculata* und betrachtete sie als Organe der Intelligenz. LEYDIG 1864 (25) erweiterte die Gehirnuntersuchungen indem er auch andere Hymenopteren in bezug auf den Bau ihres Gehirns untersuchte (Ameise, Wespe). Er bestätigte das Vorhandensein der von DUJARDIN beschriebenen Hirnteile und lieferte eine genauere Beschreibung derselben. FOREL 1874 (17a) verglich als erster die Gehirne der drei Ameisenkasten in bezug auf die Größenverhältnisse der verschiedenen Hirnteile, ohne jedoch Messungen auszuführen. RABL-RÜCKHARD 1875 (28) studierte die Anatomie des *Camponotus*-Gehirns und vervollständigte die über die Morphologie des Ameisenhirns vorhandenen Kenntnisse. FLÖGEL 1878 (15) machte Schnitte durch das Gehirn von *Formica rufa* und beschrieb die grobe Histologie des oberen Schlundganglions. Bei seinen Untersuchungen fiel ihm auf, daß die Gehirne des Männchens und des Weibchens in ihrer inneren Organisation etwas verschieden waren. BRANDT 1876 (6a) beschrieb die Metamorphose des Nervensystems bei *Formica rufa*. VIALLANES 1893 (35) machte genaue histologische Untersuchungen an Insektengehirnen und beschrieb die verschiedenen Zellen- und Nervenkomplexe. Drei Jahre später veröffentlichte KENYON (24) seine in histologischer Hinsicht wertvollste Arbeit über das Bienenhirn, wodurch er die beste Klarheit über den Zusammenhang der Nervenfasern mit den Ganglienzellen und über deren Verlauf schaffte. JANET 1899 (22a) gab wertvolle Aufschlüsse über die Gehirnnerven und ihre Funktionen und stellte seine Theorie über die Zusammensetzung des Ameisenhirns auf. JONESCU 1909 (23) beschäftigte sich eingehend mit den *Corpora pedunculata* der drei Bienenwespen, sowie mit dem feineren Bau der verschiedenen Hirnteile. ZIEGLER 1910 (39b) studierte weiter das Insektengehirn und verglich die *Corpora pedunculata* der drei Ameisenkasten. Sein Schüler PIETSCHKER 1911 (27) führte als erster Messungen der *Corpora pedunculata* bei *Lasius*, *Camponotus* und *Formica* aus. Er bestimmte dabei die erforderlichen Maße an Schnitten und berechnete danach auf Grund ihrer Gestalt das Volumen der *Corpora pedunculata* mittels der Formel eines Rotationsellipsoids, sowie das Volumen der *Lobi olfactorii* mittels der Formel eines Drehungsparaboloids. So fand er Volumen-

verhältnisse der Corpora pedunculata bei Männchen, Weibchen und Arbeiterin = 1 : 4 : 8.

Fast im gleichen Jahre erschien die Arbeit v. ALTENS (1) über die Phylogenie des Hymenoptergehirns. v. ALTEN verglich die Größe der Corpora pedunculata mit der Größe des Gesamthirns, dadurch daß er gleichgelegte Querschnitte durch die Gehirne führte, auf diesen Querschnitten gewisse entsprechende Strecken maß und verglich. v. ALTEN nahm an jedem Gehirn vier Maße ab: a) die Breite der beiden Corpora pedunculata, b) die Breite der Protocerebralloben, c) den größten Abstand der Medullae externae des beiderseitigen Lobus opticus und h) die Höhe der Corpora pedunculata. Um relative Werte zu bekommen, verglich er die Höhe der Corpora pedunculata sowie ihre Gesamtbreite je mit der Breite der Sehlappen und Protocerebralloben und bildete somit vier Quotienten: a/b , a/c , h/b , h/c . Diese Untersuchungen v. ALTENS stützten sich auf die Annahme, daß die Corpora pedunculata der Sitz der psychischen Fähigkeiten sind; je größer die Corpora pedunculata im Verhältnis zu den anderen Hirnteilen, um so höher steht das betreffende Insekt im phylogenetischen Stammbaum der Hymenopteren. Leider ist bei diesen Untersuchungen die Familie der Formiciden nicht berücksichtigt worden. BRETSCHNEIDER 1913 (7) verfolgte die Entwicklungsstufen der Corpora pedunculata und des Zentralkörpers durch die meisten Insektenordnungen und fand die höchste Stufe bei den sozialen Hymenopteren. Im gleichen Jahre untersuchte THOMPSON (32) das Gehirn dreier verschiedener Ameisenarten und stellte fest, daß die Arbeiterinnen die größten, die Weibchen die zweitgrößten und die Männchen die kleinsten Corpora pedunculata haben. ARMBRUSTER 1919 (2) veröffentlichte als Fortsetzung und Vervollständigung der ALTENSchen Arbeit ähnliche Messungen an Bienen- und Wespengehirnen. Er ergänzte die vier Quotienten v. ALTENS auf einen, indem er sie addierte und somit aus dem Breiten- und Höhenindex einen durchschnittlichen Gehirnindex bildete. Dadurch wurde nach ARMBRUSTER die Empfindlichkeit des Index erhöht, indem der Gehirnindex nichts anderes ist als die zahlenmäßig ausgedrückte Beziehung zwischen den beiden jeweiligen Pilzkörperdimensionen und einer Konstanten des betreffenden Gesamthirns, also ein zahlenmäßiger Ausdruck für die relative Entwicklung der Intelligenz-sphäre von Gehirn zu Gehirn (HALLER). ARMBRUSTER verglich seine Ergebnisse mit der Instinktbiologie, der Phylogenie und der Vererbung und gab neue Aufschlüsse über die Verwandtschaftsbeziehungen der Bienen und Wespen.

BRUN 1923 (8) verglich abermals die Insektengehirne und glaubte unter anderem in den kleinen Zellen der Corpora pedunculata mnemisch-psychische Elemente von geringer histologischer und funktioneller Spezifität zu sehen, die mit den Körnerzellen der oberflächlichen Schichten

der Großhirnrinde der Wirbeltiere vergleichbar sein sollten. Außerdem verglich er die großen Ganglienzellen der Pars intercerebralis mit den Pyramidenzellen des Vertebratengehirns. Diese Ansichten BRUNS wurden später von HANSTRÖM (19 b) bestritten und widerlegt. SNODGRASS 1926 (31) studierte die Histologie des sensorischen Nervensystems der Insekten und schaffte Klarheit über den Ursprung und Verlauf der sensorischen Bahnen. Schließlich veröffentlichte HANSTRÖM 1926 (19a) eine Arbeit über quantitative Messungen der Gehirnzentren verschiedener Arthropoden, wobei er eine neue Messungsmethode anwendete. Er vergrößert die Gehirnschnitte in einem bestimmten Maßstab, zeichnet sie ab und mißt danach die Oberfläche der Gehirnzentren mit Hilfe eines Polarplanimeters. Nachdem er so die ganze Schnittserie (80—120 Stück) gemessen hat, bestimmt er durch Addition und prozentuale Berechnung der bei den Messungen der Schnitte erhaltenen Zahlen, den relativen Anteil eines jeden Gehirnzentrums; so erhält HANSTRÖM einen approximativen Wert des Volumens der Seh-, Riech- und Assoziationszentren. Er gibt in Tabellen die relativen Größen der Gehirnzentren verschiedener Arthropodengruppen, ist aber sehr vorsichtig beim Vergleichen der Ergebnisse, da ja wie gesagt Schlußfolgerungen nur bei nahe verwandten Gruppen zulässig sind. Unter anderen fand er die größten Corpora pedunculata (abgesehen von *Limulus* und *Neophrynus*, bei denen die Funktion dieser Gebilde nicht derjenigen höheren Insekten entspricht) bei den sozialen Hymenopteren (*Formica fusca*), wo sie 40% des ganzen Gehirns ausmachen sollen.

3. Bau und Physiologie des Ameisengehirnes.

Die embryonale Entwicklung des Nervensystems der Hymenopteren verläuft nach den Untersuchungen von BRANDT (6 b) folgendermaßen: Beim Embryo verdickt sich das Ektoderm des mittleren ventralen Teiles eines jeden Segmentes (mit Ausnahme des letzteren) und bildet ein Paar Ganglien, welche sich dann von der Haut ablösen und in die Tiefe sinken. Jedes Ganglion verbindet sich mit seinem benachbarten durch Kommissuren und außerdem werden die Ganglien eines jeden Segmentes durch longitudinal verlaufende Fasern miteinander verbunden. Im Laufe der Entwicklung erfolgt eine Verschmelzung einiger Segmentalganglien, so daß das Nervensystem einer erwachsenen Ameise aus 11 Ganglienmassen (statt der ursprünglich 19) besteht. Das eigentliche Gehirn entsteht durch Verschmelzung der Ganglien des ersten, zweiten und dritten Segmentes; obwohl die Verschmelzung eine sehr innige ist, kann man die drei primitiven Ganglien voneinander unterscheiden. Das erste Ganglienpaar bildet das Protocerebrum, das zweite das Deutocerebrum und das dritte das Tritocerebrum.

Das *Protocerebrum* bildet die Hauptmasse des Gehirns (Abb. 1) und

besteht aus einer mittleren Fasermasse, den Protocerebrallobi (Abb. 1 *Pr.*), aus zwei von jener durch eine Ganglienzellschicht getrennten Seitenfasermassen, den Lobi optici (Abb. 1 *Al.*) und aus den nach vorn gerichteten Frontallobi, welche die Corpora pedunculata enthalten (Abb. 1 *Cp.*).

Histologisch kann man am Protocerebrum folgende Teile unterscheiden: a) Die *Protocerebrallobi*. Diese werden als zwei Lappen angelegt, die an der Medianebene zusammenhängen; später verschmelzen sie jedoch zu einem einheitlichen Gebilde. An der Vorderseite eines jeden Lobus kann man ein rundes Gebilde unterscheiden (Abb. 1 *VW*), welches den

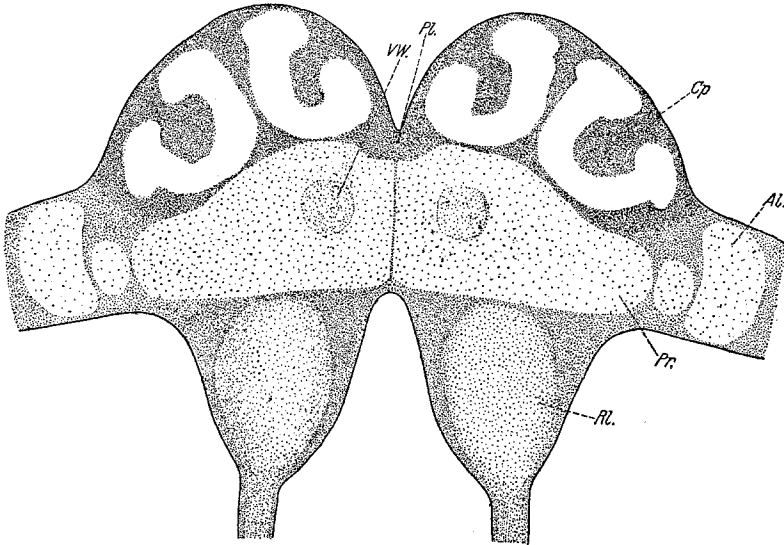


Abb. 1. Totalpräparat eines herauspräparierten Gehirns von *Camponotus japonicus* MAYR. ♂; *Cp* Corpora pedunculata; *Pr* Protocerebrallobi; *Al* Augenlappen; *Rl* Riechlappen; *VW* vordere Wurzel; *Pl* Pars intercerebralis. 72× vergr.

optischen Querschnitt der vorderen Wurzel des Corpus pedunculatum darstellt, die an der Vorderwand des Gehirns endet. Die Protocerebralloben bestehen hauptsächlich aus Fasersubstanz.

b) Die *Protocerebralbrücke*. Sie befindet sich in der Medianebene, und zwar oberhalb des hinteren Teiles der Protocerebralloben. Sie besteht aus Fasersubstanz und verbindet brückenartig die beiden Lappen der Protocerebralloben. Sie funktioniert höchstwahrscheinlich als untergeordnetes Assoziationsorgan.

c) Den *Zentralkörper*. Er ist ein unpaares Gebilde, welches in der Medianlinie oberhalb der Protocerebralloben liegt. Er besteht aus Fasersubstanz und hat eine halbkugelige Form, deren konkave Seite nach unten zu gerichtet ist. An Schnitten erkennt man, daß er aus zwei Teilen besteht, einem oberen größeren, welcher dem unteren kleineren kuppel-

förmig aufsitzt (Abb. 2 *cK*). Der Zentralkörper steht mit allen wichtigen Teilen des Gehirns in enger Beziehung und dürfte demnach als Assoziationsorgan funktionieren.

d) Die *Pars intercerebralis*. Sie wird von den Protocerebralloben und den Corpora pedunculata begrenzt und liegt am Grunde des Frontallobeinschnittes (Abb. 1 und 2 *Pi.*). Sie enthält große Ganglienzellen, welche Nervenfasern zu den Stirn- und Augen aussenden; man betrachtet daher die *Pars intercerebralis* als das primäre Zentrum für die Leitungsbahnen der Ocellen. Das zweite Zentrum der Stirn- und Augen liegt oberhalb des Ösophagus, dort enden die gekreuzten Leitungsbahnen derselben und treten in Verbindung mit Nervenfasern, welche aus den Komplexaugen kom-

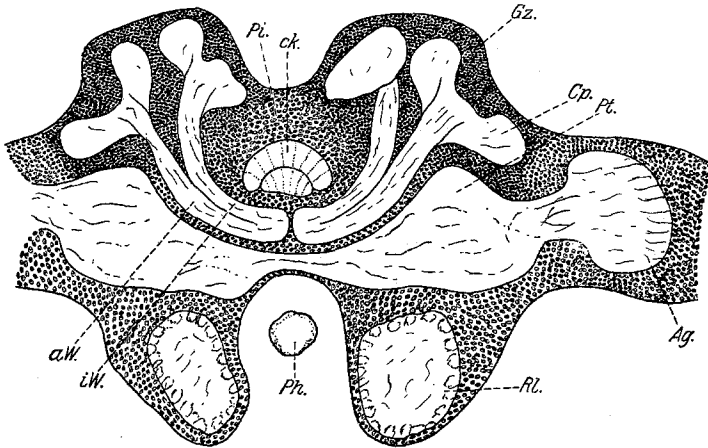


Abb. 2. Frontalschnitt durch das Gehirn von *Myrmica rubida* ♀. *Ck* Zentralkörper; *Pi* Pars intercerebralis; *Gz* Globulizellen; *aW* und *iW* äußerer und innerer Stiel; *Cp* Corpora pedunculata; *Pt* Protocerebralloben; *Ag* Augenlappen; *Rl* Riechlappen; *Ph* Ösophagus. 90× vergr.

men, so daß hier eine Kombination von allen optischen Bahnen stattfindet.

e) *Lobus opticus*. Er besteht aus einer in drei Teilen differenzierten Fasermasse, deren jeder von einer Zellschicht umgeben ist (Abb. 3). Wir unterscheiden drei gesonderte ganglienartige Massen, die zwischen dem Facettenauge und den Protocerebralloben liegen: 1. die *Lamina ganglionaris* (äußere Fibrillärmasse) hat die Gestalt einer konkav-konvexen Linse, mit der konkaven Seite nach innen. Sie wird durch eine Reihe von Ganglienzellen, welche in ihrer Mitte liegen und parallel zur Oberfläche angeordnet sind, in zwei Zonen eingeteilt (Abb. 3 *lg.*). Die zum Sehorgan abgehenden Fasern sammeln sich bei ihrem Austritt aus der *Lamina ganglionaris* zu Bündeln, die sich wiederum gruppenweise zusammenschließen um größere Bündel zu bilden, die dann in das Facettenauge eindringen. Man bezeichnet diese Bündel als die *subretinale Bündel-*

schrift. Die Fasern, welche die äußere mit der mittleren Fibrillärmasse verbinden, kreuzen sich beim Austritt aus der ersteren mehrfach und bilden die sogenannte *äußere Kreuzung* (Chiasma externum). 2. Die *Medulla externa* (mittlere Fibrillärmasse) ist die am besten entwickelte und besitzt ebenfalls die Form einer konkav-konvexen Linse mit der konvexen Seite nach außen (Abb. 3 *Me.*). Sie steht durch die *innere Kreuzung* (Chiasma internum) mit der inneren Fasermasse in Verbindung. Außerdem aber verbindet sie sich durch ein ansehnliches Nervenbündel direkt mit den Protocerebralloben. 3. Die *Medulla interna* (innere Fibrillärmasse) besitzt eine kugelige Gestalt und ist um so besser ausgebildet, je größer die Augen sind (Abb. 3 *Mi.*). Sie nimmt die innere

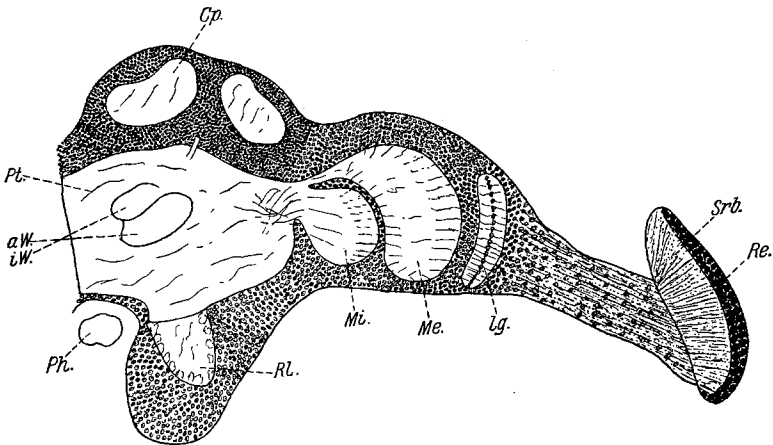


Abb. 3. Frontalschnitt durch das Gehirn von *Myrmica rubida* ♀. *Mi* Medulla interna; *Me* Medulla externa; *lg* Lamina ganglionaris; *Srb* subretinale Bündelschicht; *Re* Retina. Andere Buchstaben wie in Abb. 2. 90× vergr.

Kreuzung auf und verbindet sich durch zwei Nervenbündel mit den Protocerebrallobi. Für histologische Einzelheiten vergleiche CAJAL (10).

f) *Lobi frontales*. Diese stellen zwei an der Dorsalseite des Protocerebrums liegende Anschwellungen dar, welche durch einen mehr oder weniger tiefen Einschnitt voneinander getrennt sind. Man pflegt heutzutage diese Anschwellungen wegen der in ihnen enthaltenen pilzförmigen Gebilde als *Corpora pedunculata* zu bezeichnen. Jedes pilzförmige Körperchen besteht aus einer becherförmigen Masse von Nervenfasern, dem Calyx, und aus einem Bündel von gleichen Fasern, dem Pedunculus (Stiel), welcher die Verbindung mit den Protocerebralloben herstellt. Die Calyces oder Glomeruli sind in einer dichten Schicht chromatinreicher Ganglienzellen eingelagert; letztere bilden hauptsächlich die Peripherie der Frontallobi und unterscheiden sich von den anderen Ganglienzellen des Gehirns durch ihre Kleinheit (Abb. 2 *Gz.*).

Die Becher werden in innere, d. h. der Medianlinie am nächsten

liegende, und äußere unterschieden. Form, Dicke und Gesamtvolumen der Becher variieren bei den verschiedenen Arten und Kasten. Auch die Höhlung der Becher und die Zahl der sie ausfüllenden Zellen sind sehr verschieden und stehen höchstwahrscheinlich mit der Höhe der psychischen Fähigkeiten des betreffenden Insektes in Wechselwirkung. Jedem inneren und äußeren Becher entspricht ein innerer und äußerer Stiel (Abb. 2 *aW.* und *iW.*). Beide laufen eine kurze Strecke ventromedianwärts nebeneinander her, bis an die Stelle, die JONËSCU als Kreuzung der Stämme beschrieben hat, wo sie sich vereinigen. Hier teilen sich die Fasern der beiden Stiele dichotomisch, indem sie Bündel bilden, die einander durchdringen. Ein Teil der Bündel verläuft frontalwärts, der andere ventral- und medianwärts. Ersterer bildet die vordere Wurzel

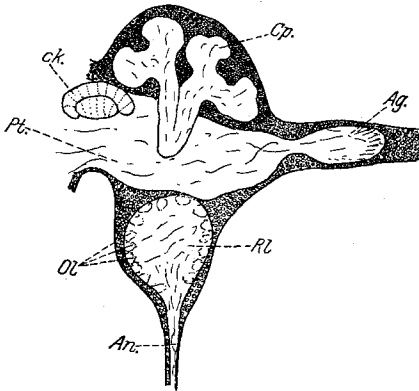


Abb. 4. Frontalschnitt durch das Gehirn von *Messor minor* ♂. *Ol* Olfactivglomeruli; *An* Antennalnerv. Andere Buchstaben wie in Abb. 2. 90× vergr.

der Corpora pedunculata, welche an der Frontalwand der Protocerebrallobestumpf endet, letzterer die innere Wurzel, welche unterhalb des Zentralkörpers bis zur Medianlinie verläuft und dort ebenfalls stumpf endigt.

Das *Deutocerebrum* besteht aus ein paar runden Auswölbungen, den *Lobi olfactorii* oder *Antennalgomeruli*, welche auf der vorderen unteren Seite des Gesamthirns, beiderseits des Ösophagus liegen. Im Innern enthalten sie eine Fasermasse von annähernd kugeliger Gestalt, an

der Peripherie befindet sich eine aus Ganglienzellen bestehende Rinde (Abb. 4 *RL.*). Ein Stiel stellt die Verbindungen mit den Protocerebrallobes her. An der Fibrillärmasse kann man eine innere und eine äußere Schicht unterscheiden; in der letzteren liegen Glomeruli, in die sich die Achsenzylinder der Antennalnerven verzweigen. Die Glomeruli sind ziemlich gleichmäßig auf die Peripherie verteilt (Morulaform der Lobuli). Die beiden Antennalgomeruli werden durch die Antennalkommissur vereinigt.

Das *Tritocerebrum* wird durch ein Paar ganglionärer Massen dargestellt, welche unterhalb der *Lobi olfactorii* liegen und den Pharynx innervieren.

Mit diesem eigentlichen Gehirn oder *Oberschlundganglion* steht durch enge Konnektiven das sogenannte *Unterschlundganglion* in Verbindung. Es ist durch Verschmelzung der Maxillar-, Mandibular- und Labialganglien entstanden und liegt, wie sein Name besagt, unterhalb des Öso-

phagus. Trotz der innigen Verschmelzung kann man im erwachsenen Zustande die drei primitiven Ganglienpaare unterscheiden; sie sind als die Innervationszentren der Mandibeln, Maxillen und der Speicheldrüsen aufzufassen.

Die in den Protocerebralloben enthaltenen zahllosen Nervenfasern stellen folgende Verbindungen her: 1. Zwischen den beiden Lobi optici (Sehkommissur), 2. zwischen den beiden Antennalloben (Antennalkommissur), 3. zwischen Lobus opticus und den Glomeruli der Corpora pedunculata (Tractus optico-globularis, HANSTRÖM), 4. zwischen dem Stiel der Corpora pedunculata und dem Zentralkörper, 5. zwischen der Sehkommissur und dem Zentralkörper, 6. zwischen Protocerebralbrücke und Zentralkörper, 7. zwischen Protocerebralbrücke und den Antennallobi, 8. zwischen den Antennallobi der einen Seite mit den Bechern der Corpora pedunculata der gleichen, sowie der entgegengesetzten Seite (Tractus olfactorio-globularis, HANSTRÖM), 9. gekreuzte Verbindung zwischen Antennal- und Protocerebrallobi und 10. gekreuzte Verbindung zwischen den Protocerebrallobi und dem Tritocerebrum.

Das Gehirn der Ameise füllt einen großen Teil der Kopfhöhlung aus; der übrige Teil wird hauptsächlich von Muskeln und Drüsen eingenommen. Die Größe des Gehirns steht in keinerlei direkter Beziehung zur Kopfgröße, welche hauptsächlich durch die mächtige Entwicklung der Kopfmuskeln bedingt ist. So findet man bei den winzigen Arbeiterinnen der Gattung *Pheidole* den Kopf fast ausschließlich vom Gehirn ausgefüllt, während der mächtige Kopf der Soldaten derselben Gattung von dichten Muskelbündeln, die das relativ kleinere Gehirn umgeben, eingenommen wird (Abb. 5).

Hinsichtlich der Lage des Gehirns im Kopfe fand PIETSCHKE, daß bei den Arbeiterinnen das Gehirn vorn im Kopf, dicht hinter der vorderen Wand liegt, während es beim Weibchen und noch mehr beim Männchen weiter nach hinten gerückt ist. Ich untersuchte auch eine Anzahl von Arten (*Messor*, *Myrmica* u. a.) und fand ähnliche Verhältnisse vor. Ich schließe mich seiner Meinung an und kann diese Funde nur so deuten, daß die Verlagerung des Gehirns nach vorn bei der Arbeiterin eine Folge der größeren Entfaltung der Lobi olfactorii ist, während die zentrale Lage des Männchengehirns durch die mächtige Entwicklung der Lobi optici bedingt ist, wobei natürlich das Weibchenhirn zwischen beiden eine Mittelstellung einnimmt.

Die Kenntnis der vom Gehirn abgehenden Nerven verdanken wir JANET (22 b). Er unterscheidet folgende Nervenkomplexe:

1. Das *Eingeweidenervensystem*. Dieses entspringt vom Tritocerebrum und innerviert durch Übermittlung des Frontalganglions den Pharynx und Ösophagus. Motorisch und sekretorisch. 2. Die *Labralnerven*, welche ebenfalls vom Tritocerebrum entspringen und das Labrum sensibel und

motorisch innervieren. Ein Ast davon versorgt die Organe des unteren Teiles des Pharynx, die man als Organe des Geschmackes ansieht. 3. Die *Ocellar-* und *Ocularnerven*. Erstere entspringen von den Protocerebralloben und den großen Ganglienzellen der Pars intercerebralis und innervieren die Ocellen. Die beiden Ocellarnerven teilen sich unmittelbar nach ihrem Austritt aus dem Gehirn in zwei Äste, der eine begibt sich zu dem Ocellus der entsprechenden Seite, während der andere zum medianen Ocellus seinen Weg nimmt; letzterer bekommt also zwei Nerven, d. h. er wird von beiden Protocerebralloben innerviert. Über den Verlauf der Komplexaugennerven haben wir schon bei der Schilderung des Lobus opticus kurz berichtet. 4. Die *Antennalnerven* entspringen von den Antennalglomeruli (Deutocerebrum)

und sind größtenteils sensorisch. Ihre Zahl ist fünf, doch teilen sie sich in zahlreiche kleinere Äste auf. Die beiden ersten besitzen eine gemeinsame Wurzel und innervieren die An-

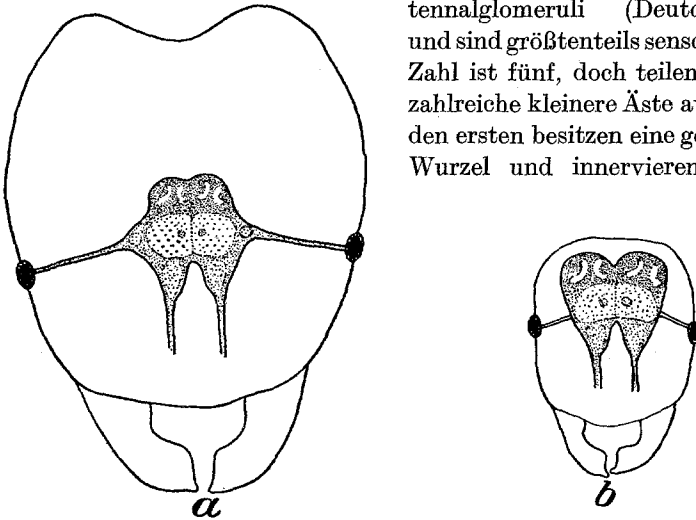


Abb 5. Kopfumrisse von *Pheidole pallidula* mit eingezeichneten Gehirnen. a Soldat; b Arbeiterin. 33× vergr.

tennen sensorisch (eigentliche *Geruchsnerven*), ihre Anfangsfasern zeigen eine charakteristische Verteilung zwischen den Olfactifglomeruli, welche die Peripherie der Antennallobifasermasse bilden. Der dritte Nerv innerviert das Chordotonalorgan des Prothorax und da dieses Gebilde die Gehörfunktion zu erfüllen scheint, hat man diesen Nerven als *Gehörnerven* bezeichnet. Dieser Nerv verschmilzt teilweise mit dem oberen äußeren Geruchsnerven. Der vierte und fünfte Nerv sind motorisch und innervieren die Muskeln der Antennen. 5. Die *postcerebralen sympathischen Nerven* entspringen vom Deutocerebrum unmittelbar über der hinteren Ösophagusöffnung. Sie bilden das sympathische Cervicalganglion, sowie das Ganglion des Nervus recurrens und folgen dem Eingeweidenervensystem bis zum Magen. 6. Der *Tritocerebralnerv* entspringt vom Tritocerebrum und versorgt motorisch den *M. dilatator inferior*

pharyngis. 7. Die *Unterschlundganglionnerven* entspringen aus den zugehörigen Mandibular-, Maxillar- und Labialganglien und versorgen teils motorisch, teils sensibel die Organe der Mandibeln, Maxillen und Labien.

Außer diesen von JANET beschriebenen Nerven muß ich noch zwei von PRIETSCHKER gefundene Nerven erwähnen, nämlich den Nervus accessorius, welcher die Sinnesorgane der Unterlippe besorgt und den Speicheldrüsenerv, welcher die zugehörigen Drüsen motorisch innerviert.

Physiologie des Gehirns. Die Untersuchungen von KENYON zeigten, daß alle oben beschriebenen Hirnteile durch enge Konnektive miteinander in Verbindung stehen und daß man auf Grund von anatomischen und vergleichend-anatomischen Befunden im Gehirn der Hymenopteren physiologisch spezialisierte Elemente unterscheiden kann. So sprechen wir von: a) *Sensiblen Fasern*, welche den Zellkörper in den peripherischen Sinnesorganen haben, während der Neurit nach dem Gehirn geht und dort mit einem Glomerulus endet. b) *Verbindungsfasern*. Diese haben den Zellkörper außerhalb der Faser Masse, der Dendrit setzt sich in Verbindung mit den Endbäumchen der sensiblen Fasern, während der Neurit den aufgenommenen Reiz zum Zentralorgan weiter leitet. c) *Motorischen Fasern*, welche den Zellkörper in der Gehirnrinde haben; der Dendrit dringt in die Fibrillärmasse ein, während der Neurit in den motorischen Nerv übergeht. d) *Kommissural-Elementen*, welche die verschiedenen Kommissuren des Gehirns bilden. e) *Assoziations-Elementen*, welche die oben genannten Elemente verbinden. f) *Elementen der Corpora pedunculata*. Diese Zellen weisen eine gewisse Ähnlichkeit mit den PURKINJE-schen Zellen der höheren Wirbeltiere auf. Der Zellkörper liegt in der Rindenschicht der Frontallobi und sendet einen feinen Dendrit in die Fibrillärmasse der Glomeruli der Corpora pedunculata aus; dieser gibt kurz vor seinem Eintritt in den Becher einen langen Neurit ab, der sich zum Stiele begibt, in welchem er bis zum Ursprung der äußeren und inneren Wurzel fortzieht, dort sich dichotomisch teilt (Kreuzung der Stiele) und je einen Zweig in jede Wurzel entsendet (Abb. 6). Nach dem oben Gesagten ist die *Physiologie der Reizleitung* im Gehirn der Hymenopteren folgendermaßen zu verstehen: Die sensiblen Reize werden zum Gehirn durch die langen Neuriten der sensiblen Bahnen geleitet; dort werden sie von den Dendriten der Verbindungszellen aufgenommen und mit den Neuriten der letzteren in die Corpora pedunculata weitergeleitet. Die Dendriten der Pilzkörperzellen übertragen dann den Reiz auf die verschiedenen Assoziationselemente, die ihn bearbeiten und durch ihre Neuriten als motorischen Impuls auf die motorischen Zellen überführen. Außer diesem indirekten Wege können die sensiblen Reize einen direkten Weg nehmen, indem sie sofort auf eine motorische Zelle überspringen können, wodurch eine Verbindung zustande kommt analog dem Reflexbogen höherer Tiere. Vom Gehirn vollständig abhängige Reflexe sind

alle Bewegungen der von den Hirnzentren selbst innervierten Körperanhänge, also hauptsächlich der Antennen; auch zahlreiche mit dem Geschlechtsleben und der Nahrungsaufnahme in Zusammenhang stehende Reflexe sind bei den Hymenopteren an das Gehirn gebunden.

Zusammenfassend kann man die Funktionen des Hymenopterenhirnes folgendermaßen charakterisieren: „Das Gehirn dient als Zentrum der von ihm innervierten Sinnesorgane und Kopfanhänge. Es übt zugleich einen Tonus auf den Körper aus und dirigiert auch die Be-

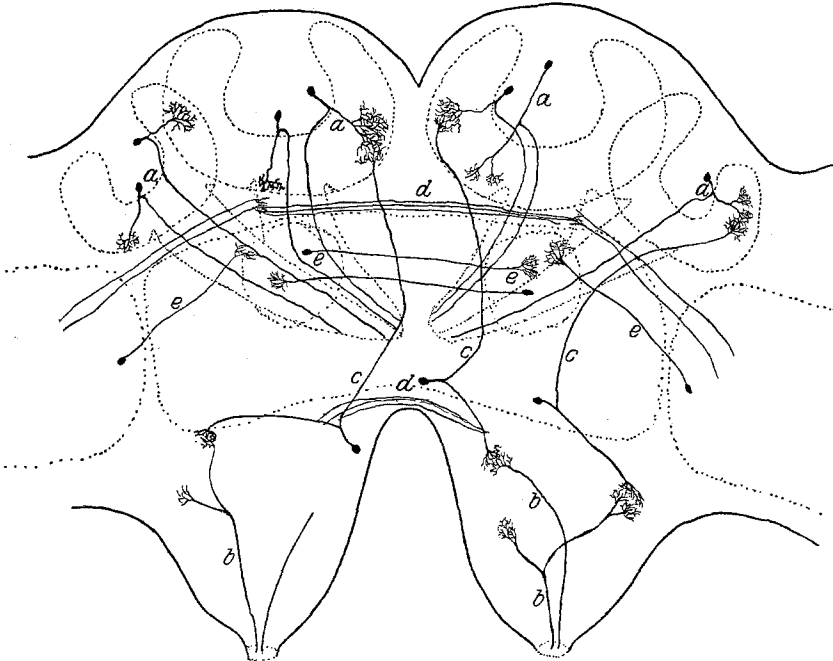


Abb. 6. Schema der nervösen Bahnen im Gehirn der Hymenopteren. *a* Elemente der Corpora pedunculata; *b* sensible Elemente; *c* Verbindungselemente; *d* Kommissuralelemente; *e* Assoziations-elemente. (Abgeändert nach KENYON).

wegungen des Tieres in seinem Sinne, d. h. gemäß den von ihm perzipierten Reizen, aber alle Bewegungen sind direkt von den Thorakal- und Abdominalganglien abhängig und können von diesen allein geleitet werden“ (HANSTRÖM).

Die Tatsache, daß die Zellen der Corpora pedunculata mit allen wichtigen Zentren des Gehirns in enger Beziehung stehen, führte KENYON zu dem Schlusse, daß diese Gebilde Träger der intellektuellen Vorgänge (intellectiv-cells) sein müssen. Dieser von DUJARDIN ausgesprochenen Ansicht schlossen sich später mehrere Forscher, wie z. B. RABL-RÜCKHARD, BRANDT, HALLER, FLÖGEL, FOREL, JONESCU, v. ALTEN u. a. an, während DIETL (12) eine intellektuelle Funktion der Corpora pedunculata

nicht annimmt. TURNER (34) fand bei seinen Untersuchungen die größten Corpora pedunculata bei einem Xiphosuren (*Limulus*) und erhob Einwand gegen die Annahme DUJARDINS, da ja das Seelenleben von *Limulus* auf keiner besonders hohen Stufe steht. Wie aber oben hervorgehoben wurde, ist die Größe der Corpora pedunculata als solche für ihre Funktion nicht maßgebend, dagegen ist die Struktur von der allergrößten Bedeutung für die Funktion, und zwar das Vorhandensein von reichlichen Dendritenverzweigungen und zahlreichen Verbindungen mit den übrigen Gehirnzentren. Gerade in dieser Beziehung sind die Corpora pedunculata bei *Limulus* sehr niedrig organisiert (HANSTRÖM).

Daß die Funktion der Corpora pedunculata bei den verschiedenen, nicht näher verwandten, Arthropodengruppen keine einheitliche ist, ergibt sich aus folgenden vergleichend-anatomischen Beobachtungen: Bei Crustaceen erfolgt nach Verkümmern der primären Seh- und Riechzentren (z. B. bei *Fabia subquadrata*) gleichzeitig eine Reduktion der Corpora pedunculata, während bei Arachnoiden diese Gebilde gleichzeitig mit den primären Sehzentren degenerieren. Bei den Ameisen aber bestehen die Corpora pedunculata auch nach vollständiger Verkümmern der Sehzentren (Typhloponen) in fast unveränderter Gestalt fort. Diese Tatsachen sprechen dafür, daß die Corpora pedunculata bei Crustaceen als Assoziationszentren für Geruchs- und Sehsinn dienen, während sie bei Arachnoiden die Funktion eines sekundären Sehentrums erfüllen. Bei den Hymenopteren deutet die Unabhängigkeit dieser Gebilde von der Entfaltung der primären Sinneszentren einerseits und die hohe histologische Organisation andererseits darauf hin, daß bei dieser Insektenordnung die Corpora pedunculata kompliziertere Funktionen zu erfüllen haben.

BINET (5) hat durch Experimente zu zeigen versucht, daß bei Zerstörung der Verbindungen zwischen dorsalem und ventralem Gehirn, ähnliche Erscheinungen auftreten wie bei Zerstörung der Großhirnrinde eines Wirbeltieres (Tauben); das Tier lebt noch monatelang, frißt, wenn man das Futter unmittelbar zwischen die Antennen plaziert, ist aber unfähig zu dem Futter zu gehen, selbst wenn es nur ganz wenig von seiner Stellung entfernt ist. Diese Resultate aber sind nicht ganz einwandfrei, da bei den erwähnten Experimenten weder Riech- noch Sehreize in motorische Impulse verwandelt werden können. Ob sich das Insekt ebenso verhalten würde, wenn Lobi optici und olfactorii intakt gelassen und nur die Corpora pedunculata zerstört würden, ist eine Frage, die damit noch nicht beantwortet ist und deren Lösung auf erhebliche technische Schwierigkeiten stößt.

Obwohl uns nun darüber beweiskräftige Experimente fehlen, machen es Vergleiche zwischen Größe und Struktur der Corpora pedunculata bei den verschiedenen Hymenopterengruppen sowie bei den verschiedenen

Kasten der Bienen und Ameisen sehr wahrscheinlich, daß diese Gehirnteile Sitz des komplizierten Instinktlebens sind. Bei den Crustaceen kommen auch Instinkthandlungen vor, sie sind aber im allgemeinen nicht vom Gehirn abhängig und können deshalb nicht auf die Corpora pedunculata lokalisiert werden (HANSTRÖM). Bei den Insekten und besonders bei den sozialen Hymenopteren kommen außer den zweckmäßigen Instinkthandlungen höhere psychische Eigenschaften vor. Das Kennzeichen für psychische Qualitäten ist das Erinnerungsvermögen und die Möglichkeit der individuellen Erfahrung, also die plastische Fähigkeit nach FOREL oder die Bildung embiontischer Bahnen nach ZIEGLER. Bei den sozialen Hymenopteren kommen nun unzweifelhaft neben den einfachen und den zusammengesetzten Reflexen (letztere müssen als Instinkthandlungen gelten) Handlungen vor, die für das Vorhandensein eines assoziativen Gedächtnisses und einer Lernfähigkeit aufs deutlichste sprechen. Diese durch individuelle Erfahrung erworbene Fähigkeit, auf alte wohlbekannte Reize in einer neuen Weise zu reagieren, können wir nur den Corpora pedunculata zuschreiben, da ja diese Funktion mit ihrer ursprünglichen assoziativen Aufgabe in engem Zusammenhang steht. Wir dürfen also mit ZIEGLER annehmen, daß die Entfaltung von höheren psychischen Fähigkeiten durch Ausbildung neuer, zahlreicher Assoziationsbahnen zwischen den Zellen der Corpora pedunculata begünstigt wird.

Auf Grund dieser physiologischen, anatomischen und vergleichend-anatomischen Befunde, sowie auf Grund meiner nachfolgenden Feststellungen, dürfen wir wohl die Corpora pedunculata als hauptsächlichste Reflex- und Assoziationszentren des Hymenoptergehirns ansprechen. Ich glaube auch, daß wir nicht zu weit gehen würden, wenn wir diese Gebilde als Sitz der psychischen Fähigkeiten bezeichnen, zumal ja die meisten Autoren wie v. BUTTEL-REEPEN (9), FOREL (17 b), WASMANN (37), HEYDE (20), WHEELER (38 a) u. a., den Bienen und Ameisen psychischen Qualitäten im Sinne BETHES zugeschrieben haben, während BETHE selbst sie lebhaft bestreitet (4). Auch die Größe der Corpora pedunculata scheint in direkter Wechselwirkung mit der Höhe des Seelenlebens zu stehen, so daß wir ihre Größenverhältnisse zu den anderen Hirnteilen, innerhalb der Gruppe der sozialen Hymenopteren, als Kriterium der Instinktbilogie der einzelnen Genera, Arten und Kasten verwenden können, was auch durch meine nachstehenden Untersuchungen eine Bestätigung findet.

Die Physiologie der übrigen Gehirnteile wollen wir kurz streifen, da ja die physiologische Funktion der einzelnen Zentren aus der vorangegangenen Schilderung deutlich hervorgeht.

Dem optischen Auffassungsvermögen der Ameisen dienen die Facettenaugen und die Ocellen. Die optischen Zentren der Facettenaugen

bilden die Lobi optici, während zu den Ocellen die Pars intercerebralis und die Ocellarglomeruli gehören. Die drei Fibrillärmasse des Lobus opticus dienen in physiologischer Hinsicht der Verarbeitung der optischen Eindrücke.

Die Ocellen spielen hinsichtlich ihrer optischen Brauchbarkeit eine sehr untergeordnete Rolle. DUGÈS, RÉAUMUR und MARCAL DE SERRES fanden, daß ihr Verlust fast ohne Folgen bleibt. FOREL u. J. MÜLLER neigen zu der Ansicht, daß sie für das deutliche Sehen in nächster Nähe eingerichtet sind. Über Lichtperzeption bei Ameisen vergleiche FOREL (17 c).

Von weit größerer Bedeutung für das Ameisenleben ist der Geruchssinn. FOREL hat als fundamentale Tatsache festgestellt, daß die Ameisen ohne Antennen verloren sind, während sie ohne Augen ihren Weg noch so ziemlich finden, vorausgesetzt, daß die ihnen gestellte Aufgabe keine zu schwierige ist. Man nimmt einstimmig an, daß das eigentliche Zentrum für Tast-, Geschmack- und Geruchsempfindungen die Lobi olfactorii sind.

Was die Protocerebralloben betrifft, so erfüllen sie außer der Aufgabe der Verbindung der einzelnen Gehirnteile wahrscheinlich die Funktion der motorischen Zentren (Viallanes).

4. Material und Methoden.

Einen großen Teil des Materials und seltene Arten von Ponerinen und Dorylinen stellte mir Herr Prof. Dr. EIDMANN, Hannoverisch-Münden, in liebenswürdigster Weise zur Verfügung. Einen anderen Teil bekam ich vom Herrn Prof. W. GOETSCH, München, und den Rest fing ich selbst im Laufe des Sommers 1929 in der Umgebung von München.

Ein großer Teil des Materials war nur in 70%igem Alkohol fixiert und konserviert, wobei noch die allgemeinen Größen- und Lageverhältnisse der Gehirnteile gut erhalten, für feinere Strukturuntersuchungen jedoch nicht allzusehr geeignet waren.

Ein geringer Teil des Materials sowie alle frisch gefangenen Tiere wurden in CARNOY fixiert. Es zeigte sich, daß diese Fixierungsart die beste ist, da sie minimale Schrumpfung des Gehirns bedingt und außerdem von sehr kurzer Dauer ist. Das noch lebende Material wurde in die Flüssigkeit geworfen bis die Bewegungen aufgehört haben; dann wurde der Kopf vom Leib abgetrennt, bei größeren Tieren außerdem vorsichtig eingestochen, damit das Eindringen der Fixierungsflüssigkeit befördert wird. Fixierungsdauer 15 Minuten (nicht länger!). Dann wurde das Material über absoluten 95%igen, 80%igen, 70%igen Alkohol ins Diaphanol (Chlordioxydessigsäure) übertragen, wo es zur Erweichung des Chitins verschieden lang verweilen muß (für kleinere Objekte 24 Stunden, für größere 48 Stunden und mehr). Nach genügender Aufhellung des

Chitins muß das Material mindestens 12 Stunden in 70%igem Alkohol ausgewaschen werden, damit das die Färbbarkeit stark herabsetzende Chlor entfernt wird.

Nun kamen die Köpfe, die für Totalpräparate bestimmt waren, in Boraxkarmin, wo sie verschieden lange verbleiben müssen (mindestens 24 Stunden), um danach sehr lange differenziert zu werden. Diese Art der Färbung erwies sich als sehr geeignet, besonders in Fällen, wo der große Pigmentreichtum der Chitindecke der Diaphanolbehandlung einen Widerstand leistet und so die Durchsichtigkeit des Kopfes beeinträchtigt. Der Vorteil dieser Färbungsmethode liegt darin, daß bei der Differenzierung nur die Ganglienzellen gefärbt bleiben, während die Muskeln und die Nervenfasern sich vollständig entfärben. Allerdings dringt der Farbstoff bei Köpfen, die größer als 2 mm sind, ziemlich schwer ein, man muß in solchen Fällen länger als 3 Tage färben und danach ebensolange differenzieren. Bei Köpfen, die über 2,5 mm groß waren, wurde unter der Binokularlupe das Gehirn herauspräpariert und demselben Färbungsverfahren unterworfen.

Nach vollendeter Färbung und Differenzierung muß das Material allmählich (um Schrumpfung zu vermeiden) über die Alkoholreihe in ein Gemisch von Alkohol-Benzol und von dort in reines Benzol übergeführt werden. Xylol wurde tunlichst vermieden, da es äußerst unangenehme Gehirnschrumpfung verursacht. Schließlich wurden die Köpfe (bzw. die herauspräparierten Gehirne) in Kanadabalsam mit der Frontalseite nach oben eingebettet und die Gehirne in situ bei einer 180fachen Vergrößerung mit dem ABBÉschen Zeichenapparat gezeichnet und gemessen.

Das für Schnitte bestimmte Material wurde nach Überführung über die Alkohol- und Benzolreihe in ein Gemisch von Benzol + hartem Paraffin bei 35° über Nacht gelassen und dann 2 Stunden in absolutem Paraffin eingebettet. Für einfache topographische Feststellungen wurde 10 μ dick, für feinere histologische Studien 7 μ dick geschnitten.

Ein Teil der Schnitte wurde mit Hämalaun-Erythrosin gefärbt, wobei sehr schöne Übersichtsbilder erzielt wurden. Gute Resultate gab auch das Hämatoxylin MALLORY-KENYON bei vorheriger Behandlung mit Formol und Imprägnation mit Kupfersulfat. Für die Färbung der Nervenfasern habe ich die rasche Silbermethode nach CAJAL-KENYON angewendet. Die Nachfärbung geschah mit 1%iger Goldchloridlösung, wonach eine Differenzierung mit 5%iger Ameisensäure erfolgte.

Bei der Messung der Gehirnzentren benutzte ich eine Methode, die bereits von PIETSCHKER für die Berechnung der Volumina der Corpora pedunculata und der Lobi olfactorii der drei Kasten von *Camponotus* angewendet wurde; während aber PIETSCHKER diese Messungen an Schnitten ausführte, benutzte ich dazu Totalpräparate von Gehirnen, die in der vorhin erwähnten Weise vorbehandelt wurden.

Das Prinzip dieser Methode beruht auf der Tatsache, daß die Gehirnzentren der verschiedenen Formiciden eine annähernd gleiche geometrische Gestalt haben. So besitzen die Corpora pedunculata die Gestalt von Rotationsellipsoiden, die Lobi olfactorii die von Rotationsparaboloiden. Demnach kann man das Volumen eines jeden pilzförmigen Körpers nach der Formel: $\frac{4}{3} \cdot \pi \cdot r_1^2 \cdot r^2$, mit aproximativer Genauigkeit berechnen, während andererseits das Volumen eines jeden Lobus olfactorius nach der Formel: $\frac{1}{2} \cdot \pi \cdot h \cdot r^2$ bestimmt werden kann. Bei der Berechnung des annähernden Volumens des undifferenzierten Protocerebrums

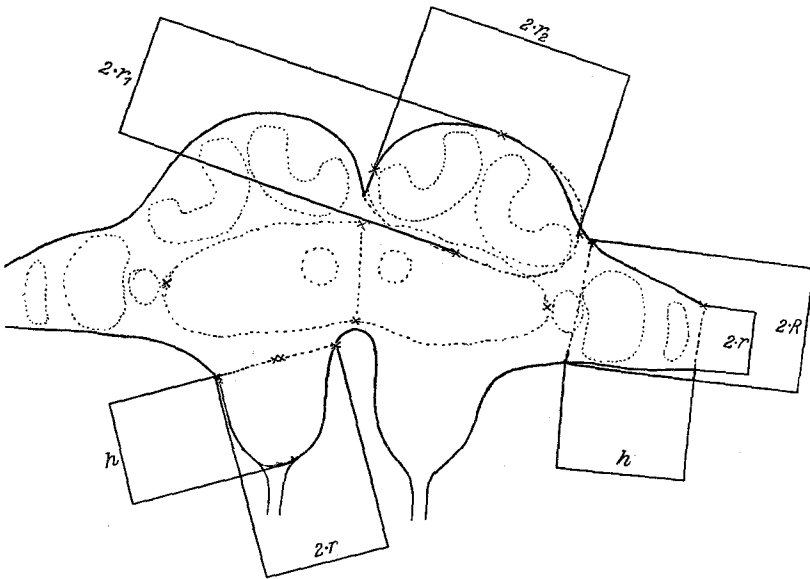


Abb. 7. Schema eines Ameisengehirnes, um die bei der Messung der Gehirnzentren berücksichtigten Maße zu veranschaulichen.

nahm ich die erforderlichen Maße von den Protocerebralloben ab; entsprechend der Form letzterer, welche der eines großen Rotationsellipsoids entspricht, benutzte ich auch hier die für die pilzförmigen Körper oben angegebene Formel. Größere Schwierigkeiten erwiesen sich bei der Messung der Lobi optici. Während nämlich bei den Geschlechtstieren und den gut sehenden Arten jeder Sehlappen als abgestumpfter Kegel nach der Formel $\frac{4}{3} \cdot \pi \cdot h \cdot (Rr + r^2)$, leicht berechnet werden kann (Abb. 7), ist dies bei kleineren, weniger gut sehenden Arten wegen der teilweisen Verschmelzung der Medulla interna mit den Protocerebralloben und der schwierigen Abgrenzung der Medulla externa von den letzteren, sehr erschwert. Ich wußte mir dabei so zu helfen, daß ich bei der Messung

solcher Schlappen wiederum die Formel des abgestumpften Kegels verwendete, wobei ich als R die größte Länge der Medulla externa, als r die Breite der Austrittsstelle des Sehnerven vom Gehirn und als h den Abstand vom inneren Rand der Medulla externa bis zum Austrittsort des Sehstranges nahm. In den Fällen, wo die Medulla interna mit den Protocerebralloben nicht verschmolzen war, berechnete ich natürlich bei der h -Bewertung den Abstand von ihrem inneren Rande bis zur Austrittsstelle des Sehnerven.

Als untere Abgrenzung der Corpora pedunculata nahm ich den oberen Rand der Protocerebralloben, wobei natürlich ein Teil der Stiele und der Zentralkörper zum undifferenzierten Protocerebrum gerechnet wurden. Ebenso ist bei der Messung das Tritocerebrum unberücksichtigt gelassen.

Da ich hauptsächlich relative Werte der Volumina der einzelnen Gehirnzentren erhalten wollte, habe ich die gewonnenen absoluten Werte addiert und so das approximative Volumen des Gesamthirns berechnet. Dann bestimmte ich den Anteil eines jeden Gehirnzentrums in Prozenten des Gesamthirns. Die so gewonnenen relativen Werte können aber keine übersichtlichen sein, weil starke Entwicklung oder Verkümmern der primären Sinneszentren eine Verschiebung des Vergleichsbildes leicht herbeiführen können; aus diesem Grunde mußte ich die Volumina der einzelnen Zentren mit dem Volumen eines integrierenden Gehirnteiles vergleichen. Als solcher erwies sich das undifferenzierte Protocerebrum, welches bei Entwicklung oder Zurückbildung der primären Sinneszentren sein Volumen annähernd konstant behält. So berechnete ich auch die absoluten Werte der Gehirnzentren in Prozente des undifferenzierten Protocerebrums.

Bei der Schwierigkeit der Abgrenzung einzelner Gehirnteile bei kleineren Arten entstehen oft Fehlerquellen, welche die gewonnenen Messungsergebnisse beeinträchtigen. Ich versuchte nun die bei der Messung entstandenen Fehler auf ein Minimum herabzusetzen, indem ich: a) bei sehr starker Vergrößerung (180mal) die Gehirne zeichnete und maß, b) ein und dasselbe Gehirn mehrmals maß, c) von einer Art mehrere Exemplare untersuchte und d) bei relativ größeren Species das Gehirn erst in situ und dann herauspräpariert zeichnete und maß.

Es muß außerdem betont werden, daß der Zweck der vorliegenden Arbeit nicht die Wiedergabe exakter Zahlen über die Größe der einzelnen Gehirnzentren, sondern vielmehr der zahlenmäßige Vergleich der relativen Ausbildung dieser Zentren bei möglichst vielen, biologisch verschiedenen Ameisenarten ist.

In den nachfolgenden Kapiteln 5 und 6 wird vorerst das Gehirn der Arbeiterinnen behandelt, während Kapitel 8 die Messungsergebnisse hinsichtlich des Geschlechtsdimorphismus umfaßt.

5. Die absolute Größe der Ameisengehirne.

Um eine Vorstellung über die Größenordnung der Gehirne und der Gehirnzentren der von mir untersuchten Ameisenarten zu erhalten, habe ich die absoluten Werte der Volumina derselben in der Tabelle 1 zusammengestellt. Das größte Gehirnvolumen weist *Camponotus japonicus* ♀ MAYR., Peking, auf; die absolute Gehirngröße erreicht hier 0,1316 cmm. Die zweitgrößten Gehirne findet man bei den Ponerinenarten: *Diacamma rugosum* var. *vagans* F. SM., Singapur, und *Ectatomma opaciventris* ♀ ROG., Brasilien. Beim ersteren beträgt das Gehirnvolumen 0,0946 cmm, beim letzteren 0,0921 cmm. Nach den Ponerinen folgen wiederum die Camponotinenvertreter: *Camponotus herculeanus vagus* ♀ SCOP., Bayern (0,0798 cmm), *Formica sanguinea* ♀ LATR., Bayern (0,0657 cmm) und *Cataglyphis bicolor* var. *orientalis* ♀ FOR., Mazedonien (0,0613 cmm). Unter den Myrmicinen besitzt *Atta sexdens* ♀ LINN., Brasilien (mittelgroße Arbeiterin) das größte Gehirnvolumen (0,0487 cmm).

Die mittleren Gehirnvolumenwerte schwanken zwischen 0,0597 cmm und 0,0037 cmm und sind bei allen Unterfamilien (am meisten bei den Myrmicinen) reichlich vertreten.

Das kleinste Gehirn von allen von mir untersuchten Arten weist *Solenopsis fugax* ♀ LATR., Italien, auf; sein Volumen beträgt 0,00197 cmm. Etwas größer sind die Gehirne von *Plagiolepis pygmaea* ♀ LATR., Mallorca (0,0023 cmm) und *Solenopsis molesta* ♀ SAX., Ithaka U.S.A. (0,0025 cmm).

Das absolute Volumen der Corpora pedunculata schwankt zwischen 0,0552 cmm und 0,0006 cmm, das der Lobi olfactorii zwischen 0,0250 cmm und 0,0004 cmm. Bei den Lobi optici sind die Schwankungen der Volumenwerte erheblich größer; so variiert die absolute Größe der Sehklappen bei den untersuchten Arten von 0,02946 (*Ectatomma*) bis 0,00001 cmm (*Solenopsis*).

Was schließlich das undifferenzierte Protocerebrum betrifft, so weist sein Volumen die geringeren Schwankungen von allen anderen Gehirnzentren: 0,0319—0,0008 cmm, auf.

6. Die relative Größe der Gehirnzentren.

Wie oben hervorgehoben wurde, betreffen die in diesem Kapitel angegebenen Zahlen nur die Gehirnzentren der Arbeiterinnen einer jeden Art. Bei polymorphen Arten wurden hierbei nur die mittelgroßen Arbeiterinnen berücksichtigt, während die anderen Unterkasten in einem besonderen Kapitel behandelt werden.

I. Ponerinae.

Die Subfamilie der Ponerinen umfaßt mehr oder weniger primitive Formen, welche für die Myrmikologie von doppeltem Interesse sind, da

Tabelle 1.

Familie	Genus	Species	Gesamthirn cmm	Cornua pedunculata cmm	Lobi olfactorii cmm	Lobi optici cmm	Undiff. Procoer. cmm
<i>Ponerinae</i>	<i>Ectatomma</i>	<i>opaciventris</i>	0,09214	0,02758	0,01357	0,02946	0,02153
"	<i>Holcopenera</i>	<i>curtula</i>	0,00549	0,00248	0,00100	0,00021	0,00180
"	<i>Diacamma</i>	<i>rugosum</i> var. <i>vagans</i>	0,09468	0,03452	0,01620	0,02154	0,02242
"	<i>Ponera</i>	<i>eduardi</i>	0,00385	0,00113	0,00087	0,00003	0,00182
"	<i>Leptogenys</i>	<i>ocellifera</i>	0,01460	0,00600	0,00289	0,00027	0,00544
<i>Dorylinae</i>	<i>Anomma</i>	<i>nigricans</i> var. <i>molesta</i>	0,02655	0,00774	0,00952	—	0,00929
"	<i>Ecton</i>	<i>burchelli</i>	0,03499	0,01513	0,00798	0,00006	0,01182
<i>Myrmicinae</i>	<i>Monomorium</i>	<i>salomonis</i> var. <i>obscurata</i>	0,00741	0,00313	0,00131	0,00012	0,00285
"	<i>Anergates</i>	<i>atratalus</i>	0,00375	0,00082	0,00122	0,00007	0,00164
"	<i>Pheidole</i>	<i>pallidula</i>	0,00687	0,00305	0,00125	0,00005	0,00252
"	<i>Aphaenogaster</i>	<i>testaceopilosa</i> subsp. <i>gemella</i>	0,01742	0,00903	0,00244	0,00036	0,00559
"	<i>Messor</i>	<i>minor</i>	0,02105	0,01103	0,00333	0,00064	0,00605
"	<i>Myrmica</i>	<i>rubra laevinotidis</i>	0,02448	0,01114	0,00416	0,00169	0,00749
"	"	<i>rubida</i>	0,03185	0,01573	0,00531	0,00101	0,00980
"	<i>Ephedomyrmex</i>	<i>naegeli</i>	0,00973	0,00498	0,00174	0,00026	0,00275
"	<i>Pogonomyrmex</i>	<i>coarctatus</i>	0,01539	0,00602	0,00281	0,00178	0,00478
"	<i>Crematogaster</i>	<i>scutellaris</i>	0,01547	0,00726	0,00283	0,00107	0,00431
"	"	<i>auberti</i> var. <i>submaura</i>	0,01119	0,00442	0,00228	0,00065	0,00382
"	<i>Solenopsis</i>	<i>fugar</i>	0,00197	0,00065	0,00044	0,00001	0,00086
"	"	<i>molesta</i>	0,00251	0,00099	0,00047	0,00001	0,00103
"	"	<i>saevissima</i> var. <i>richleri</i>	0,00946	0,00531	0,00122	0,00004	0,00287
"	<i>Tetramorium</i>	<i>caespitum</i> subsp. <i>semilaevis</i>	0,00637	0,00321	0,00110	0,00027	0,00178
"	<i>Atta</i>	<i>sexdens</i>	0,04871	0,02512	0,00866	0,00180	0,01311
"	<i>Acromyrmex</i>	<i>muticimodis</i>	0,02800	0,01469	0,00458	0,00108	0,00765

Tabelle I (Fortsetzung).

Familie	Genus	Species	Gesanthirn emmm	Corpora pedunculata emmm	Lobi olfactorii emmm	Lobi optici emmm	Undiff. Protoeer. emmm
<i>Dolichoderinae</i>	<i>Dolichoderus</i>	<i>bituberculatus</i>	0,01130	0,00576	0,00213	0,00011	0,00330
"	<i>Liometopum</i>	<i>sinense</i> var. <i>sericata</i>	0,01231	0,00606	0,00211	0,00042	0,00372
"	<i>Azteca</i>	<i>mülleri</i>	0,00928	0,00457	0,00181	0,00019	0,00271
<i>Camponotinae</i>	<i>Plagiolepis</i>	<i>pygmaea</i>	0,00230	0,00101	0,00050	0,00002	0,00077
"	<i>Acantholepis</i>	<i>frauenfeldi</i>	0,00798	0,00375	0,00140	0,00041	0,00242
"	<i>Oecophylla</i>	<i>smaragdina</i>	0,05977	0,02480	0,00981	0,01044	0,01472
"	<i>Lasius</i>	<i>brevicornis</i>	0,01128	0,00620	0,00183	0,00011	0,00314
"	<i>Formica</i>	<i>sanguinea</i>	0,06573	0,02356	0,00760	0,02299	0,01158
"	<i>Camponotus</i>	<i>herculeanus</i> var. <i>vagus</i>	0,07980	0,03313	0,01395	0,01402	0,01870
"	"	<i>japonicus</i>	0,13167	0,05521	0,02501	0,01951	0,03194
"	<i>Colobopsis</i>	<i>truncata</i>	0,02185	0,01133	0,00370	0,00080	0,00602
"	<i>Cataglyphis</i>	<i>bicolor</i> var. <i>orientalis</i>	0,06134	0,01861	0,00952	0,02063	0,01258

einerseits von ihnen die anderen höheren Unterfamilien abgeleitet werden und sie andererseits der älteste Ausdruck sozialen Zusammenlebens unter den Formiciden sind. Leider wissen wir über die Biologie der meisten Ponerinenarten sehr wenig, da sie selten geworden sind oder in unerreichbaren Tropengebieten leben. Alle Ponerinenarten bilden kleine Kolonien von ein paar Dutzend Individuen (verminderte Fruchtbarkeit der Weibchen). Die Art des Nestbaues ist sehr einfach; die Nester bestehen lediglich nur aus Gängen, die ziemlich oberflächlich in die Erde gegraben sind. Alle Arten sind im hohen Maße entomophag; sogar die Larven werden mit Insektenstücken gefüttert. Die Weibchen sind schwer von den Arbeiterinnen zu unterscheiden, letztere sind oft fruchtbar und immer monomorph.

Im allgemeinen ergibt sich die Lebensweise der Ponerinen als ein Gemisch von primitiven und spezialisierten Zügen; beide sind von großer Bedeutung, denn die primitiven Eigenschaften werfen Licht über die komplizierten ethologischen Verhältnisse der höheren Ameisen, während die spezialisierten Züge das hohe Alter mancher Ameiseninstinkte,

welche vom Mesozoikum bis heute erhalten geblieben sind, angeben (WHEELER).

Man teilt heute die Ponerinenarten vom biologischen sowie vom morphologischen Standpunkt aus in drei Kategorien: a) in Arten, welche noch sehr primitiv sind (Myrmecii), b) in Arten, die ein Gemisch von primitiven und degenerativen Merkmalen aufweisen (Amblyoponii, Proceratii, Cerapachysii und manche Ponera-Arten) und c) in Arten, bei welchen die primitiven Merkmale durch mehr oder weniger höher spezialisierte verdrängt sind (Ectatommi, Ponerii, Odontomachii).

Von den Ponerinen wurden folgende Arten untersucht: *Ectatomma opaciventris* ROG., Brasilien. Diese Art gehört zu der dritten Gruppe der

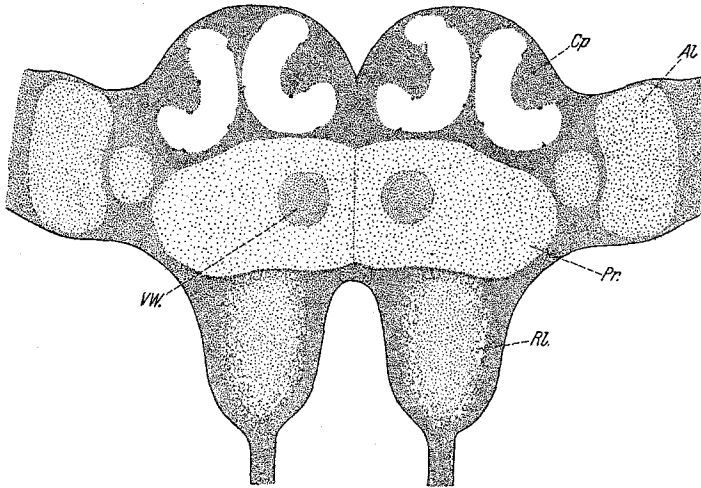


Abb. 8. Das Gehirn von *Ectatomma opaciventris* ROG. (total) ♂; Cp Corpora pedunculata; AL Augenlappen; Pr Protocerebralloben; RL Riechlappen; VW vordere Wurzel. 72× vergr.

Ponerinen, indem sie neben einer niedrigen Organisation hoch spezialisierte Merkmale aufweist. Sie bildet im Gegensatz zu den meisten anderen Ponerinen polydome Staaten (d. h. ein Staat erstreckt sich über eine große Anzahl von Nestern, die mit dem Stammnest durch Wege in Verbindung stehen).

Das Gehirn von *Ectatomma* zeichnet sich durch die starke Ausbildung der Lobi optici (Abb. 8) und große, feinfacettierte Augen aus. Auffallend ist die Größe der Medullae externae, welche die Form einer leicht konkav-konvexen Linse haben. Die Corpora pedunculata sind gut entwickelt, die Globuli weisen eine Becherform auf. Die Riechlappen zeigen mehr ein Längen- als ein Breitenwachstum.

Holcoponera curtula EM., Costarica. Bei dieser Art tritt die Entwicklung der Augenlappen in den Hintergrund, wodurch die relative Größe des undifferenzierten Protocerebrums scheinbar zunimmt. Die Medullae

internae sind teilweise mit den Protocerebralloben verschmolzen, so daß bei einem Totalpräparat des Gehirns die Medullae externae wie seitliche Ausbuchtungen der Protocerebralloben aussehen (Abb. 9). Aber auch die relative Größe der Riechlappen hat hier abgenommen, so daß hier von einer vikariierenden Korrelation der Seh- und Riechzentren nicht die Rede sein kann.

Ponera eduardi FOR., Italien. Diese Species weist ein Gemisch von primitiven und degenerativen Zügen auf. Sie führt ein unterirdisches Leben und baut minierte Erdnester mit verzweigten Gängen, um in ihnen unterirdisch Jagd auf Erdinsekten zu machen. Im Zusammenhang mit dem unterirdischen Leben steht die Rückbildung der Komplexaugen, deren Facettenzahl 4—8 beträgt. Dementsprechend sind auch die Augenhäute stark reduziert und als kleine Anschwellungen (Medullae externae) seitlich der Protocerebralloben zu erkennen (Abb. 10). Die Augennerven

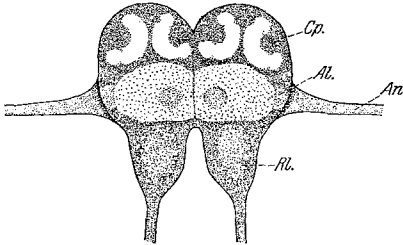


Abb. 9. Totalpräparat des Gehirnes von *Holcopenera curtula* Em. ♂; An Augennerv; sonst Buchstaben wie in Abb. 8. 72× vergr.

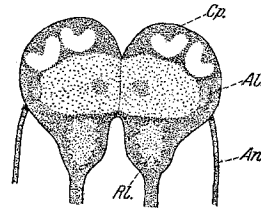


Abb. 10. Totalpräparat des Gehirnes von *Ponera eduardi* FOR. ♂; Buchstaben wie in Abb. 8. 72× vergr.

sind zu einem dünnen Strang degeneriert. Man sollte erwarten, daß diese optisch-sensorische Armut durch bessere Entwicklung der Riechlappen kompensiert wird, in Wirklichkeit aber steht die Ausbildung der Lobi olfactorii weit hinter der der anderen Ponerinen. Die größte Rückbildung aber weisen die Corpora pedunculata auf, indem *Ponera* die relativ kleinsten pilzförmigen Körper von sämtlichen untersuchten Formiciden (mit Ausnahme von *Anergates*) besitzt. Die Globuli sind klein und besitzen fast eine Schalenform. Diese schwache Ausbildung der assoziativen Zentren ist wahrscheinlich darauf zurückzuführen, daß bei dieser Art neben den degenerativen noch primitive Züge vorhanden sind. Der große Anteil des undifferenzierten Protocerebrums ist wohl ein scheinbarer und hängt mit der Rückbildung der primären Sinneszentren zusammen.

Diacamma rugosum var. *vagans* F. SM., Singapur. Über die Biologie dieser Art wissen wir nicht viel. Interessant ist die Tatsache, daß bei *Diacamma* geflügelte Weibchen noch nie gesehen worden sind. Man vermutet, daß hier, ähnlich wie bei *Leptogenys*, die Weibchenkaste verschwunden und durch eine eierlegende (gynäkoide) Arbeiterin ersetzt worden ist. *Diacamma* besitzt von allen untersuchten Ponerinen die best-

entwickelten Corpora pedunculata (Abb. 11). Die Lobi optici sind gut ausgebildet; bemerkenswert ist dabei die (im Vergleich zu *Ectatomma*) Dickenabnahme der Medulla externa, welche eine Bohnenform aufweist. Die Riechlappen sind mehr nach der Breite gewachsen.

Leptogenys ocellifera Rog., Ceylon. Obwohl die Gattung *Leptogenys* meistens Arten mit hoch spezialisierten Zügen umfaßt, weist diese von mir untersuchte Art keine besonders gute Entwicklung der assoziativen Zentren auf. Die längliche Gestalt des Kopfes bedingte hier ein Längenwachstum des Gehirns, welches hauptsächlich in der Gestalt der Corpora pedunculata zum Vorschein kommt. Die Augenlappen sind schwach ausgebildet, die Riechlappen dagegen zeigen einen relativ guten Größenindex.

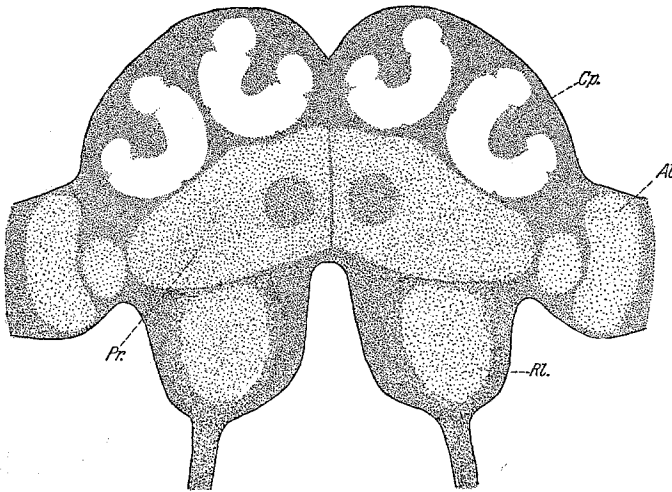


Abb. 11. Totalpräparat des Gehirnes von *Diacamma rugosum* F. Sm. ♀; Cp Corpora pedunculata; AL Augenlappen; Pr Protocerebralloben; Rl Riechlappen. 72× vergr.

Unsere Kenntnisse über die Biologie dieser Art sind auch sehr dürftig. Das einzige von ihr Bekannte ist, daß diese Species in Übereinstimmung mit den anderen *Leptogenys*-Arten in geschlossenen Heeren zu jagen pflegt (nach Termiten).

Die Analyse der quantitativen Zusammensetzung der Gehirne der Ponerinen gab die folgenden Resultate:

Species	Corpora pedunculata		Lobi olfactorii		Lobi optici		Undiff. Protocebrum in % des Hirns
	Hirn %	Prot. %	Hirn %	Prot. %	Hirn %	Prot. %	
<i>Ectatomma opaciventris</i> . . .	29,9	128	14,8	63	31,9	135	23,4
<i>Holcoponera curtula</i>	45,2	137	18,2	55,6	3,8	11,7	32,8
<i>Ponera eduardi</i>	29,3	62	22,5	47,8	1,0	2,2	47,2
<i>Diacamma rugosum vagans</i> . . .	36,5	153	17,1	72,2	22,7	96,1	23,7
<i>Leptogenys ocellifera</i>	41,1	110	19,8	53,1	1,9	5,1	37,2

Aus dieser Tabelle wird ersichtlich, wie notwendig die Berechnung des relativen Anteils der Gehirnzentren in Prozenten des undifferenzierten Protocerebrums ist; während nämlich die relative Größe der Corpora pedunculata bei *Ectatomma* (in Prozenten des undifferenzierten Protocerebrums) die von *Leptogenys* ziemlich übertrifft, weist der Anteil ersterer in Prozenten des Gesamthirns einen niedrigeren Wert als bei *Leptogenys* auf. Der Grund dieser Verschiebung des Vergleichsbildes ist die starke Ausbildung der Sehzentren bei *Ectatomma*, wobei natürlich der prozentuale Anteil der übrigen Gehirnzentren scheinbar abnimmt.

II. Dorylinae.

Diese Unterfamilie umfaßt die berüchtigten Treiberameisen, oder, wie WHEELER sie nennt, die Hunnen und Tataren der Insektenwelt. Der größte Teil des Lebens dieser Ameisen spielt sich auf Wanderungen ab. Es sind Arten, die einen hohen Polymorphismus aufweisen; die Arbeiterinnen sind meistens vollständig blind oder besitzen Augentummel. Man findet allerlei Übergänge von riesigen Soldaten (etwa 12 mm langer Kopf) bis zu winzigen Arbeiterinnen (etwa 2 mm langer Kopf). Die Weibchen sind riesige Gebilde, flügel- und augenlos, mit einem kolossalen Abdomen; die Männchen besitzen Flügel, Augen und Ocellen.

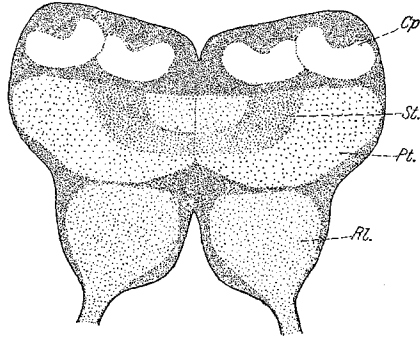


Abb. 12. Das Gehirn von *Anomma nigricans* var. *molesta* GERST. ♂; St Stiele der Corpora pedunculata; andere Buchstaben wie oben. 72× vergr.

Die Dorylinen kennen keine Heimat, sie ziehen von einem Ort zum anderen und bleiben überall kurze Zeit. Ist die Nahrung in einer Gegend erschöpft, so ziehen sie in ein anderes Terrain, wo es noch etwas zu jagen gibt (ESCHERICH). Ist nun dieser Wanderzug mit der Wahl eines zutreffenden Ortes beendet, so beginnen die Beutezüge in der Umgebung. Nicht nur kleine Insekten, sondern sogar größere Tiere (Hühner u. a.) werden von dem aus Hunderttausenden von Individuen bestehenden Heere angegriffen und getötet (VOSSELER). Bei den Beutezügen nehmen gewöhnlich nur die mittleren Arbeiterinnen teil, während die Soldaten das Nest bewachen und die kleinen Arbeiterinnen die Brut pflegen.

Die temporären Nester sind einfach, ohne Kammern und Gänge, und werden in präformierten Höhlen angelegt. Die blinden Arten wandern vielfach bei Nacht oder unter besonderen Erdgewölben, welche sie selbst mit erstaunlicher Schnelligkeit während des Vorrückens errichten (SAVAGE).

Von den Dorylinen wurden nur zwei Arten untersucht:

Anomma nigricans var. *molesta* GERST., Zentralafrika. Diese Art entbehrt gänzlich die Seitenaugen; sie ist äußerst sonnenlichtscheu, und wandert hauptsächlich bei Nacht in Heeren.

Das Gehirn von *Anomma* weicht etwas vom Grundtypus des Ameisengehirns ab; die Augenlappen sind vollständig verschwunden, von Augennerven ist keine Spur vorhanden. Die Riechlappen weisen eine äußerst starke Entwicklung auf; besonders auffallend ist der große Reichtum der Lobi olfactorii an Olfactivglomeruli.

Die Frontallobi sind oben fast abgeflacht (Abb. 12), die Form der Globuli nähert sich mehr dem Schalentypus (weit abstehende Schenkel).

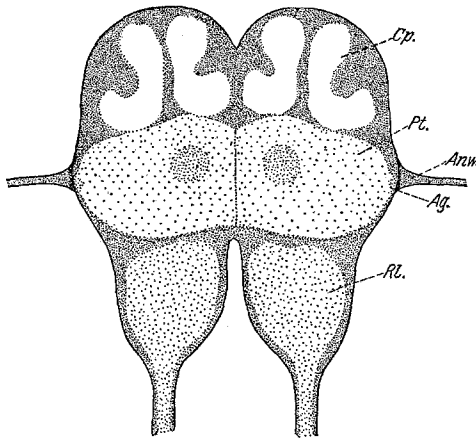


Abb. 13. Das Gehirn von *Eciton burchelli* WESTW. ♂; Anw Augennervenzusatz; Ag der äußerst reduzierte Augenlappen. 72 × vergr.

Die relative Abnahme des Volumens der Corpora pedunculata hängt wahrscheinlich hier mit dem vollständigen Schwund der Sehzentren zusammen. Die dadurch entstehende sensorische Armut wird durch die starke Ausbildung der Riechzentren kompensiert.

Eciton burchelli WESTW., Costarica. Diese Art ist biologisch verwandt mit der vorigen. Unter ihr gibt es blinde und sehende Individuen, wobei jedoch erstere Augenrudimente besitzen.

Das Gehirn ist von dem von *Anomma* insofern verschieden, als die Corpora pedunculata die normale abgerundete Form haben. Bei den sehenden Individuen sind die Augenlappen äußerst klein, die Augennerven äußerst dünn. Im Zusammenhang mit der noch vorhandenen Möglichkeit schwachen Sehens sind die Riechlappen nicht so stark ausgebildet wie bei den blinden Individuen (Abb. 13), doch fällt auch hier die Größe der Olfactivfasermasse auf.

Als Resultate der quantitativen Bestimmung der Gehirnzentren der Dorylinen wurde erhalten:

Species	Corpora pedunculata		Lobi olfactorii		Lobi optici		Undiff. Protoocerebrum in % des Hirns
	Hirn %	Prot. %	Hirn %	Prot. %	Hirn %	Prot. %	
<i>Anomma nigricans</i>	29,2	83,3	35,8	102	—	—	35,0
<i>Eciton burchelli</i>	43,1	128	21,7	67,5	1,8	5,7	33,4

Obwohl die beiden Arten biologisch verwandt sind, ist der Unterschied in der relativen Ausbildung der assoziativen Zentren ziemlich groß. Dieser Umstand dürfte aber eher darauf zurückzuführen sein, daß bei *Anomma* der Wegfall der optischen Reize eine Beschränkung der assoziativen Elemente herbeigeführt hat, während die für *Eciton* oben angegebenen Zahlen ein mit Facettenaugen ausgerüstetes Individuum betreffen.

III. Myrmicinae.

Die Unterfamilie der Myrmicinen umfaßt Arten, deren Biologie äußerst variabel ist. Hierher gehören die körnersammelnden und die pilzzüchtenden Ameisen, ferner Arten, die mehr oder weniger unspezialisierte Züge aufweisen (*Myrmica*-Arten), sowie einige degenerierte Species (*Anergates*). Entsprechend dieser Variabilität der Lebensweise sind auch die verschiedenen Gehirnzentren mannigfaltig ausgebildet und ebenso schwankt auch der Grad der psychischen Fähigkeiten.

Monomorium salomonis var. *obscurata* MAYR., Balearen. Diese Art besitzt eine winzige Statur (1,8—2,5 mm lang) und nistet oft im Boden, wo sie minierte Nester gräbt und über diese Erdkuppeln baut. Meistens jedoch lebt sie in Häusern oder Siedlungen, wobei sie ihre Nester in Mauer- oder Holzspalten anlegt. Das Gehirn dieser Art weist keine Besonderheiten auf. Ein Fortschritt gegenüber den primitiveren Ponerinen ist das beginnende Unregelmäßigwerden der Globuliränder, welche zwecks Oberflächenvergrößerung stellenweise kleine Vertiefungen und Ausbuchtungen aufweisen.

Anergates atratulus ♀ SCHENK, Rumänien. Diese Species ist eine Degenerationsform *κατ' ἐξοχήν*. Die Arbeiterinnenkaste ist vollständig verschwunden, die beiden Geschlechtsformen weisen mehrere Degenerationserscheinungen auf. Die Männchen sind flügellos, beide Kasten besitzen rudimentäre Mundgliedmaßen. *Anergates* ist nicht fähig, ein unabhängiges, selbständiges Leben zu führen, sondern ist auf eine andere Myrmicinenart, *Tetramorium caespitum*, angewiesen und absolut abhängig. Er besitzt keine eigenen Nester, sondern lebt immer in Gesellschaft von *Tetramorium*, von dem das befruchtete *Anergates*-Weibchen adoptiert wird. Kurze Zeit nach dieser Adoption wird von *Tetramorium* die eigene Königin getötet, dagegen das parasitierende *Anergates*-Weibchen mit sehr großer Sorgfalt gepflegt. Das Ergebnis dieser Adoption ist das allmähliche Aussterben der *Tetramorium*-Kolonie, indem die eingehenden Arbeitskräfte nicht mehr ersetzt werden können. Gleichzeitig wächst in derselben Kolonie die *Anergates*-Nachkommenschaft heran und schließlich wird aus dem ursprünglichen *Tetramorium*-Staat eine *Anergates*-Kolonie. Letztere wird bald aufgelöst, indem sie nur aus Geschlechtern besteht; die Weibchen verlassen nach Befruchtung von ihren eige-

nen Brüdern das Nest, um eine neue *Tetramorium*-Kolonie aufzusuchen, während die Männchen bald nach der Begattung eingehen.

Die Wirkung dieser degenerierten Lebensweise auf das Gehirn ist äußerst prägnant. Die Corpora pedunculata sind stark reduziert, die Globuli klein, glattrandig, mit weit abstehenden Schenkeln. Die Augenlappen sind verkümmert; dies dürfte wohl in Zusammenhang mit dem Flügelverlust des Männchens stehen, denn, obwohl das Weibchen geflügelt ist, findet stets die Hochzeitsvereinigung im Mutternest statt (Geschwisterehe), wobei ein scharfes Sehen der Weibchen unnötig geworden ist. Daß das *Anergates*-Weibchen hauptsächlich mit dem Geruchssinn arbeitet, beweist die große Entwicklung der Riechlappen, welche einen (für die Myrmecinen ungewöhnlichen) hohen Größenindex aufweisen. Der relativ große Anteil des undifferenzierten Protocerebrums ist hier auf die Rückbildung der assoziativen und Sehzentren zurückzuführen (Abb. 14).

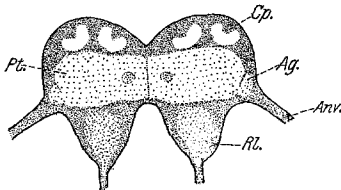


Abb. 14. Das Gehirn von *Anergates atratulus*
SCHENK ♀. 72 × vergr.

Pheidole pallidula NYL., Italien. Diese Art ist biologisch mit *Monomorium* verwandt. Sie ist öfters als erntende Ameise angetroffen worden, obwohl dieses Aufspeichern von pflanzlicher Nahrung im weiten nicht so spezialisiert ist wie bei den hochstehenden *Messor*-Arten. Die Corpora pedunculata sind gut ausgebildet und

auch voluminöser als bei *Monomorium*. Die Augenlappen sind schwach ausgebildet, da ja auch der Gesichtssinn im Leben von *Pheidole* eine sehr untergeordnete Rolle spielt.

Aphaenogaster testaceopilosa subsp. *gemella* ROG., Balearen. Diese Art weist intermittierende biologische Züge auf. Sie ist weder Räuber noch Ernter; sie lebt teils von Jagd, teils von pflanzlichen Substanzen (Blumenblätter und grüne Samenkörner), welche sie in ihrem Nest aufspeichert und nach Entzug jeglicher auszunützenden Nährsubstanz wieder auswirft. Dieses biologische Verhalten ist insofern interessant, als es die Anfangsstadien der körnersammelnden Tätigkeit höherstehender Ernter darstellt. Auch das Gehirn zeigt deutlich die Wirkung dieses halbspezialisierten Lebensmodus, indem die Corpora pedunculata einen relativ höheren Größenindex aufweisen.

Messor minor ROG., Italien. Diese sowie viele ihr verwandte Arten sind ausschließlich Vegetarier. Sie ernähren sich von eingesammelten Körnern, welche sie während der fruchtbaren Jahreszeit aufspeichern und in besonderen Vorratskammern für die kahle Saison aufbewahren. Da das Geschäft des Erntens kompliziertere Funktionen erfordert, findet man hier eine weitgehende Arbeitsteilung, verbunden mit einem großen Polymorphismus. Daß diese Spezialisierung in der Lebensweise ge-

steigerte Instinktbetätigung und höhere psychische Qualitäten mit sich bringt, liegt auf der Hand. Tatsächlich weist das Gehirn der körnersammelnden Ameisen eine besonders gute Ausbildung der Corpora pedunculata auf, welche innerhalb dieser Gruppe eine Vervollkommnung erfahren haben. Die Neigung der Globuli zur Oberflächenvergrößerung erreicht einen größeren Grad, ihre Ränder sind sehr unregelmäßig gestaltet. Die Riechlappen sind im allgemeinen gut ausgebildet, während die Augenlappen in den Hintergrund treten.

Die Resultate der quantitativen Bestimmung der Gehirnzentren der oben geschilderten fünf Myrmicinenarten sind folgende:

Species	Corpora pedunculata		Lobi olfactorii		Lobi optici		Undiff. Protocebrum in % des Hirns
	Hirn %	Prot. %	Hirn %	Prot. %	Hirn %	Prot. %	
<i>Monomorium salomonis</i> . . .	42,2	111	17,7	46	1,6	4,3	38,5
<i>Anergates atratulus</i>	21,9	50	32,5	74,5	1,9	4,4	43,7
<i>Pheidole pallidula</i>	44,4	121	18,3	49,8	0,7	2,0	36,6
<i>Aphaenogaster testaceopilosa</i> .	51,8	161	14,0	43,7	2,1	6,4	32,1
<i>Messor minor</i>	52,4	182	15,8	55,0	3,1	10,6	28,7

Myrmica rubra laevinodis NYL., Bayern. Sämtliche *Myrmica*-Arten stehen in der Mitte zwischen den psychisch relativ tiefstehenden Myrmicinen und den hochbegabten Erntern und Pilzzüchtern. Sie nisten in der Erde oder unter Steinen und errichten zuweilen auch einen Krater oder eine Kuppel aus Erde. Sie sind größtenteils carnivor, gelegentlich nähren sie sich auch von Blattlaussekrementen oder pflanzlichen Substanzen. Diese biologische Mittelstellung der *Myrmica*-Arten stimmt auch mit dem Grad der Ausbildung ihrer assoziativen Zentren, welche ebenfalls zwischen denen von primitiven und hochstehenden Arten einzureihen sind, überein. Bei *Myrmica laevinodis* sind die Augenlappen verhältnismäßig gut ausgebildet; die Riechlappen weisen auch einen normalen Größenindex auf.

Myrmica rubida LATR., Bayern. Sie ist die größte Art der Gattung und zugleich die gefürchtetste, weil ihr Stich selbst für Menschen sehr empfindlich ist. Biologisch verhält sie sich fast ähnlich wie *M. laevinodis*. Hier erreichen die Corpora pedunculata einen höheren Grad der Ausbildung, während gleichzeitig die relative Größe der Augenlappen abnimmt.

Ephebomyrmex naegeli FOR., Brasilien. Diese Species gehört ebenfalls zu den körnersammelnden Ameisen, eine Tatsache, die mit dem Grad der Ausbildung der assoziativen Zentren in Übereinstimmung steht. Wir finden hier, ebenso wie bei *Messor*, die unregelmäßigen Globuliränder mit

den keulenförmig angeschwollenen Schenkelenden. *Ephebomyrmex* besitzt aber besser ausgebildete Riechlappen.

Pogonomyrmex coarctatus MAYR., Montevideo. Die Biologie dieser südamerikanischen Art ist sehr wenig bekannt. Es scheint, daß innerhalb dieser Gattung Abweichungen im biologischen Verhalten vorkommen, denn während sämtliche nordamerikanische *Pogonomyrmex*-Arten einwandfreie Ernter sind, ist von vielen südamerikanischen Arten nichts Ähnliches bekannt. So berichtete BERG (3), daß der argentinische *P. cunicularis* kein Körnersammler ist, sondern (ähnlich wie *Myrmica*) vom Raub oder toten Insekten lebt. Ähnliche Befunde veröffentlichte FOREL über *Janeitia mayri*. Bei dem von mir untersuchten *P. coarctatus* erreicht die Ausbildung der Corpora pedunculata keinen so hohen Grad, wie dies bei allen Erntern der Fall ist; es scheint also mit anderen Worten, daß diese Art auch nicht zu den körnersammelnden Ameisen zu rechnen ist. Die Sehappen erreichen hier einen für die Myrmicinen ungewöhnlich großen Grad von Ausbildung; die Riechlappen sind auch gut entwickelt.

Crematogaster scutellaris MAYR., Dalmatien. Diese südeuropäische Art baut eigenartige Nester aus festem Karton, welchen die Ameisen aus Holzfasern oder feinem Holzmehl usf. und Leim herstellen. Der Leim wird von der Oberkieferdrüse der Ameise geliefert. Die Nester haben ein badeschwammähnliches Aussehen und werden gewöhnlich auf Bäumen oder Ästen hängend angelegt. Obwohl die übrigen Lebenszüge dieser Species keine besondere Spezialisierung aufweisen; so läßt die Art des Nestbaues, das Verhalten gegen Feinde und die Abwehrvorrichtungen im Neste auf höhere Eigenschaften hinweisen. Diese Tatsache steht in Übereinstimmung mit der guten Ausbildung der assoziativen Zentren; die Globuli sind massiv und unregelmäßig gerandet. Die primären Sinneszentren sind ebenfalls wohl entwickelt; *Crematogaster* besitzt die relativ zweitgrößten Augenlappen von allen untersuchten Myrmicinen.

Wie die Unterschiede in der Ausbildung der Corpora pedunculata innerhalb einer und derselben Gattung groß sein können, zeigt das Gehirn von *Crematogaster auberti* var. *submaura* LANN., Balearen. Während die Größenverhältnisse der primären Sinneszentren und der sonstige Gehirnbau mit dem von *C. scutellaris* annähernd übereinstimmen, sind hier die assoziativen Zentren bedeutend geringer ausgebildet und entsprechen denen von psychisch relativ tiefstehenden Myrmicinen. Leider sind wir über die Biologie dieser Art nicht unterrichtet und so muß ich auf biologische Vergleiche verzichten.

Die Resultate der Untersuchungen an den oben erwähnten sechs Arten sind folgende:

Species	Corpora pedunculata		Lobi olfactorii		Lobi optici		Undiff. Protoerebrum in % des Hirns
	Hirn %	Prot. %	Hirn %	Prot. %	Hirn %	Prot. %	
<i>Myrmica rubra laevinodis</i> . .	45,5	148	17,0	55,6	6,9	22,6	30,6
<i>Myrmica rubida</i>	49,4	160	16,7	54,2	3,2	10,3	30,7
<i>Ephebomyrmex naegeli</i> . . .	51,2	180	17,9	63,4	2,7	9,7	28,2
<i>Pogonomyrmex coarctatus</i> . .	39,1	126	18,3	58,8	11,9	37	31,1
<i>Crematogaster scutellaris</i> . .	46,9	168	18,3	65,6	6,9	24,8	27,9
<i>Crematogaster auberti</i>	39,7	116	20,2	59,8	5,9	17,1	34,2

Solenopsis fugax LATR., Italien. Diese winzige Ameise wählt als Wohnsitz die Scheidewände zwischen den Nestkammern größerer Ameisenarten (*Formica*), wo sie ein System so enger Gänge anlegt, daß keine fremde Ameise eindringen kann. Von diesen Schlupfwinkeln kommen zeitweilig diese Diebsameisen heraus und stehen Abfälle, Eier und junge Larven von den Nestkammern und Gängen ihrer großen Wirte (FOREL). Dieses Diebesgeschäft können sie ungestraft ausüben, weil sie ihrer winzigen Gestalt sowie ihres Stachels wegen von den anderen Ameisen unbeachtet bleiben. Durch den Überschuß des gestohlenen Materials ziehen die Diebsameisen große Geschlechtsiere auf. Die Arbeiterinnen sind alle monomorph (Mikrergaten), da die Soldatenkaste verschwunden ist. Es ist nun klar, daß diese in Lestobiosis lebenden

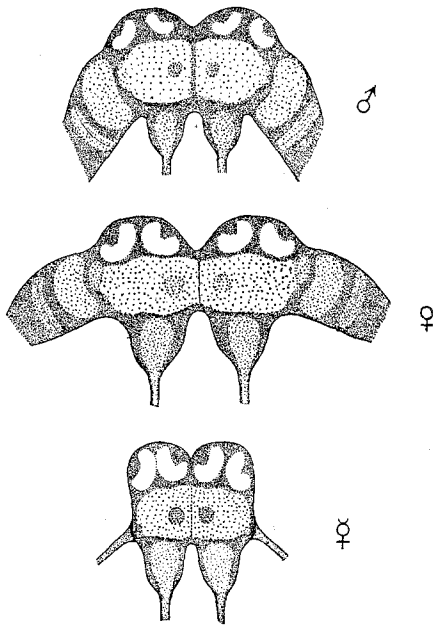


Abb. 15. Die Gehirne der drei Kasten von *Solenopsis fugax* LATR., bei gleicher Vergrößerung gezeichnet. 72 × vergr.

Ameisen keiner besonders hohen psychischen Qualitäten bedürfen, da sie ja alles Nährmaterial mühe- und gefahrlos bereit finden. In Übereinstimmung damit steht auch die geringe Ausbildung ihrer Corpora pedunculata; die Globuli sind zwar massig, aber glattrandig und mit weit abstehenden Schenkeln (Schalenform). Da die Arbeiterinnen dieser Art sich nie aus der Erde hervorwagen, sind ihre Augen stark verkümmert (Facettenzahl 6—9), die Tiere können nicht mehr als Hell und Dunkel

unterscheiden. Dementsprechend besitzt diese Art äußerst kleine Sehappen, die sich von den Protocerebralloben kaum abgrenzen lassen. Im Gegensatz dazu sind die Lobi olfactorii sehr gut entwickelt, denn Geruchssinn spielt im Leben dieser Diebe eine ausschlaggebende Rolle (Abb. 15).

Solenopsis molesta SAY., Ithaka U.S.A. Diese Species ist nicht viel größer als die vorige und lebt nur teilweise in Lestobiosis, denn es sind oft Staaten von ihr angetroffen worden, welche ein selbständiges Leben führen; in solchen Fällen ernähren sie sich von toten Insekten und keimenden Körnern oder sie sind in Wohnungen als Küchenplage anzutreffen (FORBES). Die assoziativen Zentren weisen hier eine relativ bessere Ausbildung als bei *S. fugax* auf. Die Augenlappen sind aber ebenso kümmerlich entwickelt. Eigentümlicherweise ist die relative Größe der Riechlappen eine geringere als bei *S. fugax*.

Solenopsis saevissima var. *richteri* FOR., Montevideo. Die Corpora pedunculata dieser Art weisen eine erstaunliche Ausbildung auf, wie man sie von einem Angehörigen der Solenopsidii nicht erwarten würde; denn dieser Tribus umfaßt biologisch recht primitive Arten mit Ausnahme von *Solenopsis geminata* FABR., welche als körnersammelnde Ameise bekannt ist. Obwohl es mir nicht gelang, irgendwelche Kenntnisse über die Biologie dieser untersuchten Art zu erwerben, so läßt jedoch der Grad der Ausbildung der assoziativen Zentren dieser Species auf die Möglichkeit schließen, daß *S. saevissima* gleichwie *S. geminata* eine spezialisierte Lebensweise führt. Der sonstige Gehirnbau (kümmerliche Sehappen, gut ausgebildete Riechlappen) stimmt im großen Ganzen mit dem der anderen Solenopsidii überein, nur weisen die Globuli der Corpora pedunculata eine an höherstehende Ameisen erinnernde Gestalt auf.

Tetramorium caespitum subsp. *semilaevis* ANDRÉ, Balearen. Diese kleine, varietäten- und rassenreiche Ameise ist fast über die ganze Erde verbreitet und nistet meistens in offenem Terrain; ihre Nester sind unterirdisch und häufig von einer Erdkuppel bedeckt. Im Süden sammelt sie regelmäßig Samenkörner, während sie dieses Verhalten in nördlicheren Breiten aufgibt. Der Bau des Gehirns stimmt mit dem der anderen Ernter insofern überein, als die Corpora pedunculata einen guten Ausbildungsgrad aufweisen. Die primären Sinneszentren sind wohl entwickelt mit überwiegender Größe der Riechlappen.

Atta sexdens LINN., Brasilien. Mit dieser Art sind wir nun bei der Gruppe der biologisch hochstehenden Ameisen, den Pilzzüchtern, angelangt. Die Attii leben in Symbiose mit niederen Pilzen; dieses Zusammenleben ist eine Symbiose im Sinne BUCHNERS, denn einerseits werden die Pilze von den Ameisen gepflegt und mit Nahrung (Blätterbrei, Exkremeute usw.) versorgt, andererseits aber haben auch die Ameisen einen Nutzen davon, indem sie sich fast ausschließlich von den Pilzen ernähren. Die Pilze werden in besonderen Nestkammern, den

sogenannten Pilzgärten, gezüchtet und äußerst vorsichtig gepflegt und bewacht (WHEELER). Entsprechend dieser komplizierten Lebensweise finden wir bei den Attii eine ziemlich fortgeschrittene Arbeitsteilung, welche durch einen inkompletten Polymorphismus der Arbeiterkaste

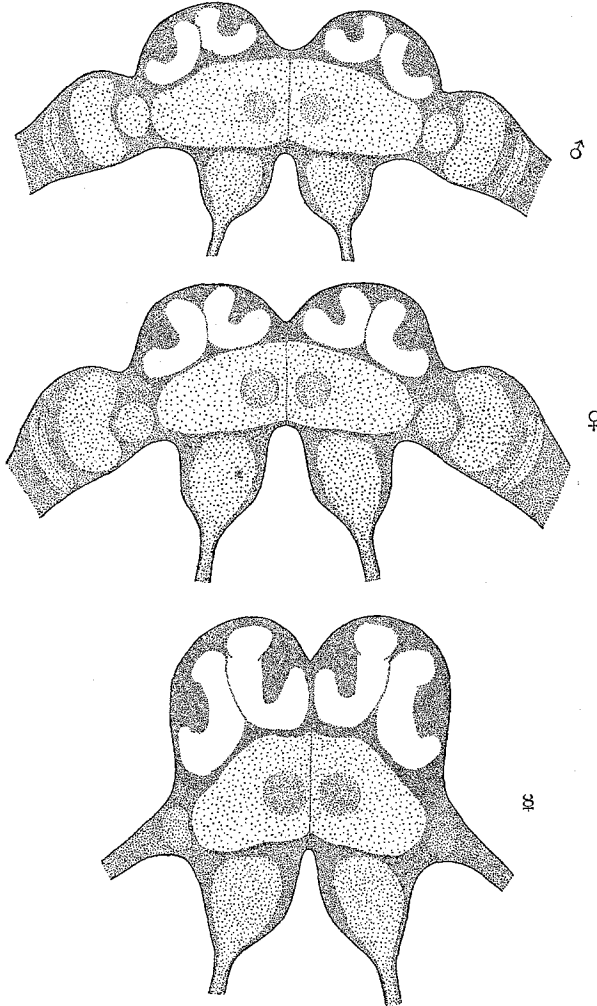


Abb. 16. Die Gehirne der drei Kasten von *Acromyrmex muticinodis* FOR., bei gleicher Vergrößerung gezeichnet. 72 \times vergr.

zur Auswirkung kommt. Die Weiterübertragung des Pilzes erfolgt durch das unbefruchtete Weibchen, welches beim Verlassen des Nestes zu ihrem Hochzeitsflug eine kleine Portion von Pilzsporen in ihren Mundtaschen mitnimmt und nach Befruchtung dieselben in der neuen Kolonie anlegt und kultiviert.

Bei der Betrachtung des herauspräparierten Gehirns einer mittelgroßen *Atta*-Arbeiterin ist man von der großen Ausbildung der Corpora pedunculata überrascht. Die riesigen Globuli legen sich übereinander, um den Raum möglichst auszunützen. Diese Erscheinung der Übereinanderlegung der Globuli tritt zwar schon bei körnersammelnden Ameisen auf, erreicht aber bei den Pilzzüchtern ein Maximum und hängt wahrscheinlich mit der äußerst feinen Organisation der assoziativen Gehirnelemente zusammen. Die primären Sinneszentren sind auch wohl ausgebildet, wobei natürlich wiederum die Größe der Riechlappen überwiegt.

Acromyrmex muticinodis FOR., Brasilien. Diese Art gehört ebenfalls zu den pilzzüchtenden Ameisen. Ihre Kolonien sind weniger individuenreich, der Polymorphismus nicht so markant wie bei *Atta*. Während die letztere Art mehrere Nestkammern, jede mit ihrem Pilzgarten versehen, baut, besitzt das *Acromyrmex*-Nest einen einzigen großen Pilzgarten. Das Gehirn von *Acromyrmex* weist ähnliche Bauverhältnisse wie das von *Atta* auf. Der Ausbildungsgrad der Corpora pedunculata gleicht dem von *Atta*; trotz dieser Übereinstimmung der relativen Größe der assoziativen Zentren dürfen wir die beiden Arten, die sich übrigens biologisch (wenn auch nicht viel) unterscheiden, nicht einander gleichstellen. Während bei *Atta* die Verrichtung der verschiedenen Arbeiten auf bestimmte Unterkasten verteilt ist (siehe Kapitel 9), herrscht im *Acromyrmex*-Nest keine so scharfe Arbeitsteilung, das soll bedeuten, daß der Aktionsradius einer *Acromyrmex*-Arbeiterin viel größer ist als der von einer *Atta*-Arbeiterin. Diesem Umstand ist auch die bessere Ausbildung der Corpora pedunculata bei *Acromyrmex* zuzuschreiben. Wäre nun auch der Polymorphismus bei *Atta* kein so großer, so würde bestimmt die Entwicklung der assoziativen Zentren der einzelnen Arbeiterinnen eine bessere sein als bei *Acromyrmex* (Abb. 16).

Die Ergebnisse der quantitativen Bestimmung dieser Arten sind folgende:

Species	Corpora pedunculata		Lobi olfactorii		Lobi optici		Undiff. Protocebrum in % des Hirns
	Hirn %	Prot. %	Hirn %	Prot. %	Hirn %	Prot. %	
<i>Solenopsis fugax</i>	33,2	75,5	22,6	51,7	0,4	1,1	40,9
„ <i>molesta</i>	40,0	95,8	18,7	45,8	0,4	0,9	30,2
„ <i>saevisima</i>	56,3	184	13,0	42,6	0,5	1,4	30,2
<i>Tetramorium caespitum</i>	50,3	179	17,4	62,0	4,2	15,0	28,1
<i>Atta sexdens</i>	51,6	192	17,8	66,0	3,7	13,7	26,9
<i>Acromyrmex muticinodis</i>	52,5	192	16,4	59,9	3,8	14,1	27,3

Wie man aus den Resultaten der quantitativen Bestimmung der Gehirnzentren ersieht, ist die Ausbildung der assoziativen Zentren sehr ver-

schieden, eine Tatsache, welche mit der Mannigfaltigkeit der Lebensweise der Myrmicinen in Übereinstimmung steht. Man kann demnach innerhalb dieser Unterfamilie drei Gruppen unterscheiden: a) Arten mit relativ geringer Ausbildung der assoziativen Zentren (*Anergates*, *Solenopsis fugax* und *molesta*, *Monomorium salomonis*, *Pheidole pallidula*, *Crematogaster auberti*, *Pogonomyrmex coarctatus*), b) Arten mit mittelmäßiger Ausbildung der assoziativen Zentren (*Myrmica laevinodis*, *Myrmica rubida*, *Aphaenogaster testaceopilosa*, *Crematogaster scutellaris*) und c) Arten mit sehr guter Ausbildung dieser Zentren (*Solenopsis saevissima*, *Ephedomyrmex naegeli*, *Tetramorium caespitum*, *Messor minor*, *Acromyrmex muticinodis* und *Atta sexdens*). Daß diese Einteilung quasi einer biologischen Einreihung der Arten entspricht, wird in einem anderen Kapitel eingehend besprochen.

IV. Dolichoderinae.

Diese Unterfamilie umfaßt Arten, deren Biologie bei weitem nicht so mannigfaltig ist wie die der Myrmicinen. Die Dolichoderinen sind größtenteils Vegetarier oder nähren sich von Blattlaussekrementen und Baumsäften. Überhaupt weist ihre Lebensweise große Beziehungen zu der Pflanzenwelt auf.

Dolichoderus bituberculatus MAYR., Holl. Indien. Diese Art baut Kartonnester auf Bäumen und nährt sich vom Nektar, welchen die neben den Blüten sitzenden Honigdrüsen (floralen Nektarien) sowie zahlreichen außerhalb der Blüten vorkommenden Drüsen (extrafloralen Nektarien) einer ganzen Reihe von Pflanzen produzieren. Gelegentlich ernährt er sich von Blattlaussekrementen.

Das Gehirn dieser Species weist wohlentwickelte Corpora pedunculata auf; die Augenlappen sind klein, die Riechlappen gut ausgebildet und zeigen mehr ein Breitenwachstum (Abb. 17).

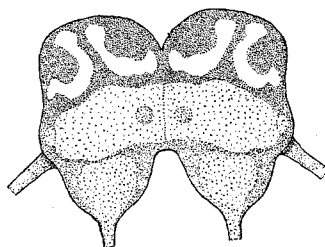


Abb. 17. Das Gehirn von *Dolichoderus bituberculatus* MAYR. $\times 72$ vergr.

Liomotopum sinense var. *sericata* WHEEL., China. Diese Art ist biologisch verwandt mit *Dolichoderus*. Auch das Gehirn zeigt Übereinstimmungen im Bau der einzelnen Zentren; hier hat aber im Vergleich zu *Dolichoderus* die relative Größe der Augenlappen zugenommen, während andererseits die Riechlappen einen geringeren Ausbildungsgrad aufweisen.

Azteca mülleri EM., Brasilien. *Azteca* nistet fast ausschließlich in den Stämmen und Ästen von *Cecropia adenopus* (Imbauwa), eines im tropischen Amerika häufigen Baumes; dort baut sie Kartonnester und er-

nährt sich von den sogenannten MÜLLERSchen Körperchen. Diese sind kleine, auf Stielen sitzende Körperchen, welche an bestimmten Stellen des Baumes wachsen und Eiweißstoffe und fette Öle enthalten. Das Gehirn dieser Art weist keine Besonderheiten auf; der Entwicklungsgrad der Corpora pedunculata und der Augenlappen nimmt eine Mittelstellung zwischen *Dolichoderus* und *Liometopum* ein, während die Lobi olfactorii am besten ausgebildet sind.

Die Resultate der Bestimmung sind:

Species	Corpora pedunculata		Lobi olfactorii		Lobi optici		Undiff. Proto-rebrum in % des Hirns
	Hirn %	Prot. %	Hirn %	Prot. %	Hirn %	Prot. %	
<i>Dolichoderus bituberculatus</i> .	51,0	174	18,8	64,5	1,0	3,3	29,2
<i>Liometopum sinense</i>	49,2	163	17,2	56,7	3,4	11,3	30,2
<i>Azteca mülleri</i>	49,3	168	19,5	66,7	2,0	7,0	29,2

Aus diesen Ergebnissen ersieht man, daß die Schwankungen der relativen Größe der assoziativen Zentren bei den Dolichoderinen keine großen sind; das hängt wohl damit zusammen, daß die verschiedenen Arten sich biologisch ähnlich verhalten.

V. Camponotinae.

Diese Unterfamilie umfaßt meist biologisch hochstehende Arten; sie führen zwar kein spezialisiertes Leben, aber ihr biologisches Verhalten läßt auf höhere psychische Qualitäten schließen. Von den Camponotinen wurden untersucht:

Plagiolepis pygmaea LATR., Balearen. Diese winzige Ameise bildet individuenreiche Kolonien; ihre Nester sind recht umfangreich und werden in Felsspalten angelegt. Im Vergleich

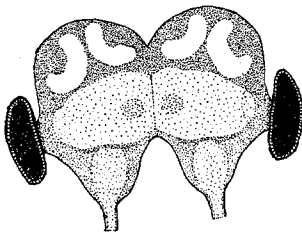


Abb. 18. Das Gehirn von *Acantholepis frauenfeldii* var. *nigra* EM. ♂, mit eingezeichneten Augen. 72 × vergr.

zu den anderen Camponotinen weist *Plagiolepis* die geringer entwickelten Corpora pedunculata auf. Von den primären Sinneszentren sind die Riechlappen gut ausgebildet, während die Augenlappen stark in den Hintergrund treten.

Acantholepis frauenfeldii var. *nigra* EM., Balearen. Sie baut minierte Erdnester; um die Öffnungen des Nestes bildet sie wallartige Erdanhäufungen (Kraternester).

Ihre Nahrung besteht aus toten Insekten sowie aus Aphidenexkrementen. Das Gehirn dieser Art weist insofern eine Besonderheit auf, als die Augennerven äußerst stark verkürzt sind, so daß der Abstand der Medullae

externae von den Augen ein minimaler ist. Die Augenlappen sind gut ausgebildet, die relative Größe der Corpora pedunculata übertrifft die von *Plagiolepis* ziemlich. Auffallend ist hier, daß mit dem Zunehmen des relativen Volumens der Sehzentren die Riechzentren an Größe abgenommen haben (Abb. 18).

Oecophylla smaragdina FABR., Ceylon. Sie hat ihr Heim in einem aus Blättern kunstvoll zusammengesponnenen Nest; beim Nestbau wissen diese Weberameisen ihrer spinnenden Larven als Werkzeuge sich zu bedienen. Die Arbeiterinnen streifen unermüdlich an Zweigen und Blättern von Büschen und Bäumen umher, um lebende oder tote Insekten als Beute einzutragen.

Das Gehirn dieser Art weist eine große Entwicklung der Augenlappen auf; es scheint somit, daß im Leben von *Oecophylla* nicht nur Geruchs-

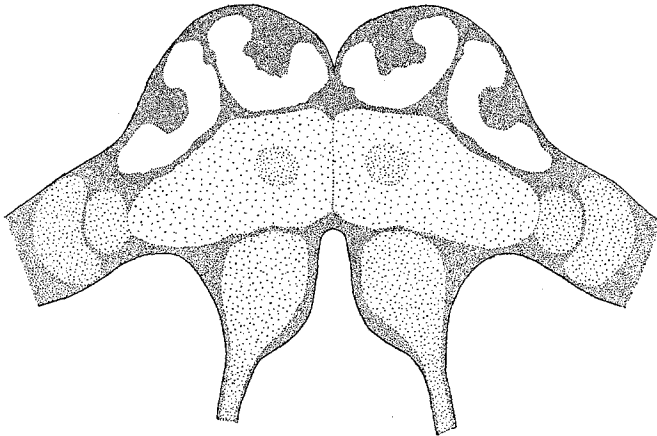


Abb. 19. Das Gehirn von *Oecophylla smaragdina* FABR. ♂. 72× vergr.

sondern auch Gesichtssinn eine Rolle spielt. Die assoziativen Zentren sind wohlausgebildet, die Globuli sind groß und nehmen den größten Teil der Lobi frontales ein (Abb. 19).

Lasius brevicornis EM., Ithaka U.S.A. Er ist ein geschickter Erdarbeiter und legt seine Nester unter Steinen, in alten Baumstrünken oder auch einfach im Erdboden an. Häufig findet man über den Nestern große Erdkuppeln. Alle *Lasius*-Arten sind mehr oder weniger eifrige Blattlausverehrer. Blattlaushonig bildet ihre Hauptkost, doch verschmähen sie daneben auch tierische Nahrung nicht. Die Corpora pedunculata weisen einen hohen Ausbildungsgrad auf und sind nach denen von *Formica sanguinea* die bestentwickelten von allen untersuchten Arten. Die Riechlappen sind massig und legen sich aneinander, so daß der zwischen ihnen vorhandene Einschnitt nur als eine schwache Rinne zu erkennen ist. Die Augenlappen sind recht klein, die zugehörigen Nerven sehr dünn.

Camponotus herculeanus vagus SCOP., Bayern. Er nistet in alten Baumstrünken, in die er Gänge usw. meißelt, manchmal auch in Pfählen oder sogar in Balken von Häusern. Seine Nahrung besteht aus lebenden und toten Insekten, gelegentlich widmet er sich auch der Blattlauskultur. Über das Gehirn von *Camponotus* ist viel geschrieben worden, da ja seine Größe es zu einem sehr geeigneten Untersuchungsobjekt macht. Auffallend ist hier die starke Entwicklung der primären Sinneszentren, denn sowohl Riech- wie Augenlappen weisen einen relativen großen Index auf.

Camponotus japonicus MAYR., Peking. Die Biologie dieser Art ist nicht näher bekannt, im großen Ganzen stimmt sie mit der der anderen *Camponotii* überein. Diese Übereinstimmung im biologischen Verhalten macht sich auch im Bau des Gehirns geltend. Die Unterschiede in der Ausbildung der verschiedenen Gehirnzentren sind gering; man findet aber hier eine gewisse Korrelation zwischen Seh- und Riechzentren, denn während die relative Größe der Augenlappen im Vergleich zum *C. vagus* abgenommen hat, ist der Ausbildungsgrad der Riechlappen ein höherer.

Formica sanguinea LATR., Bayern. Diese blutrote Raubameise errichtet kombinierte Nester, d. h. baut aus vegetabilischen Materialien Haufen; diese sind sehr unregelmäßig und werden nie sehr hoch. Bei dieser Art kennen wir auch einen periodischen Nestwechsel; während nämlich im Winter das Nest im Gebüsch unter den Wurzeln von Bäumen oder Strünken gelegen ist und einen tiefen warmen Schlupfwinkel für die kalte Jahreszeit bietet, liegt das Frühjahrsnest meist frei am Rande des Gebüsches. Eine andere Eigentümlichkeit dieser Art ist der Sklavenraub oder Dulosis. Er besteht darin, daß Puppen aus fremden Kolonien (*F. fusca*) geraubt und zum Teil, gleichwie die eigene Brut, aufgezogen werden. Auffallend ist, daß *F. sanguinea* auf die Puppen nur ganz bestimmter Ameisenarten angewiesen ist und daß wiederum von den geraubten Puppen nur die Arbeiterinnen aufgezogen werden. Letztere wohnen dann als Sklaven im Hause ihrer Herren und bilden mit diesen zusammen eine sogenannte gemischte Kolonie. Die Sklaven sind aber keineswegs geknechtete Wesen, sondern fühlen sich gleich mit ihren Herren, sie beteiligen sich an allen Nestarbeiten und verteidigen das *Sanguinea*-Nest mit dem gleichen Opfermute wie ihre Herren.

Das Gehirn von *Formica sanguinea* weist eine hohe Vervollkommnung auf; die assoziativen Zentren erreichen hier den höchsten Grad der Ausbildung. Die primären Sinneszentren sind auch hoch organisiert; *F. sanguinea* besitzt die relativ bestausgebildeten Augenlappen von sämtlichen untersuchten Formiciden. Die Corpora pedunculata nehmen etwa die Hälfte des Volumens des Gesamthirns ein, die große Ausbildung der Globuli läßt auf eine feine Organisation der assoziativen Elemente schließen (Abb. 20).

Colobopsis truncata SPIN., Balearen. Sie nistet ausschließlich im Holz,

das sie mit ihren kurzen, kräftigen Mandibeln sehr gut zu bearbeiten versteht. Eine besondere Vorliebe scheint sie für Nußbäume zu haben. Ihre Nahrung besteht ebenfalls aus Insekten.

Bei dieser Art haben nun die Sehzentren an Größe abgenommen, merkwürdigerweise aber stehen auch die Riechlappen denen der geschilderten *Camponotinen* nach. Doch sind hier die assoziativen Zentren wohlausgebildet, sie nehmen eine Mittelstellung zwischen denen von *Formica* und *Camponotus* ein.

Cataglyphis bicolor var. *orientalis* FOR., Macedonien. Sie ist ein Räuber und ernährt sich von allerlei tierischer Nahrung. Die für *Camponotinen* re-

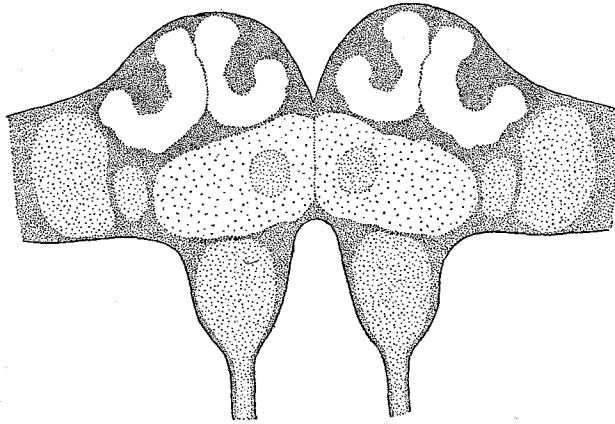


Abb. 20. Das Gehirn von *Formica sanguinea* LATR. ♂. 72 × vergr.

lativ niedrige Ausbildung der Corpora pedunculata geht hier mit einer sehr guten Entwicklung der primären Sinneszentren einher. Wie aus den unten angegebenen Vergleichszahlen hervorgeht, besitzt *Cataglyphis* die zweitgrößten Seh- und Riechzentren von allen untersuchten Formiciden.

Die Resultate der quantitativen Bestimmung der Gehirnzentren bei den verschiedenen *Camponotinen*arten lassen sich wie folgend zusammenfassen:

Species	Corpora pedunculata		Lobi olfactorii		Lobi optici		Undiff. Protoce-rebrum in % des Hirns
	Hirn %	Prot. %	Hirn %	Prot. %	Hirn %	Prot. %	
<i>Plagiolepis pygmaea</i>	43,9	131	21,7	64,9	0,9	2,5	33,5
<i>Acantholepis frauenfeldi</i> . . .	47,0	155	17,6	57,8	5,1	16,9	30,3
<i>Oecophylla smaragdina</i>	41,5	168	16,4	66,7	17,5	70,9	24,6
<i>Lasius brevicornis</i>	55,0	197	16,2	58,3	1,0	3,5	27,8
<i>Formica sanguinea</i>	35,8	203	11,6	65,6	35	198,0	17,6
<i>Camponotus vagus</i>	41,0	177	17,5	74,5	17,6	75,0	23,4
<i>Camponotus japonicus</i>	41,9	173	19,0	78,3	14,8	62,0	24,3
<i>Colobopsis truncata</i>	51,8	188	17,0	61,6	3,8	13,5	27,5
<i>Cataglyphis bicolor</i>	30,4	148	15,5	75,6	33,6	163,0	20,5

Wie aus dieser Tabelle ersichtlich wird, kann man auch unter den Camponotinen drei Kategorien unterscheiden: a) primitivere mit geringer Ausbildung der assoziativen Zentren (*Plagiolepsis*, *Cataglyphis*, *Acantholepis*), b) höherstehende mit mittelmäßiger Ausbildung dieser Zentren (*Oecophylla*, *Camponotus*, *Colobopsis*) und c) höchststehende Arten (*Lasius*, *Formica*).

7. Zusammenfassender Vergleich der Gehirnzentren der verschiedenen Ameisenarten.

Um einen zahlenmäßigen Überblick über die Größenverhältnisse der Gehirnzentren der verschiedenen Ameisenarten zu geben, stellen wir in Tabelle 2 die früheren Angaben nochmals zusammen.

Betreffs der Sehzentren weist die Unterfamilie der Camponotinen eine Überlegenheit gegenüber den anderen Subfamilien auf, indem die meisten von ihren Vertretern gut ausgebildete Augenlappen besitzen. So schwankt die relative Größe der *Lobi optici* bei den untersuchten Camponotinen zwischen 2,5 und 198% des undifferenzierten Protocerebrums, während bei den Myrmicinen der Anteil der Sehzentren ein erheblich kleinerer ist (0,9—37% des undifferenzierten Protocerebrums). Auffallend kleine Zahlen weist auch die Unterfamilie der Dolichoderinen (3,3—11,3%) auf, während bei den Dorylinen die meisten Individuen gar keine Sehzentren besitzen. Wie schon erwähnt, findet man die relativ am besten ausgebildeten Sehzentren bei *Formica sanguinea*, die kümmerlichsten bei *Solenopsis molesta* und *fugax*.

Der durchschnittlich höhere Ausbildungsgrad der Riechzentren ist wiederum bei Camponotinen anzutreffen (von 57,8—78,3% des undifferenzierten Protocerebrums). In zweiter Linie kommt die Unterfamilie der Dorylinen, bei der sogar ein Vertreter (*Anomma*) enorme Riechlappen besitzt. Bei den Myrmicinen schwankt der relative Anteil der *Lobi olfactorii* zwischen 42,6—74,5% des undifferenzierten Protocerebrums. Die Dolichoderinen nehmen eine Mittelstellung ein, ihre Riechzentren variieren zwischen 56,7—66,7%. Die größten Riechlappen von sämtlichen untersuchten Formiciden besitzt *Anomma nigricans* (102%!), die kleinsten *Solenopsis saevissima* (42,6%).

Bei den Ponerinen ist die Ausbildung der primären Sinneszentren eine mannigfaltige; die Sehzentren schwanken hier zwischen 136—2,2%, die Riechzentren zwischen 47,8—72,2%.

Daß die primären Sinneszentren von der Lebensweise direkt beeinflußt werden, ist eine Tatsache, die schon längst bekannt ist. So weisen die unterirdisch lebenden Arten, wie *Ponera*, *Solenopsis* u. a., verkümmerte Augen und dementsprechend zurückgebildete Sehzentren auf, während andere Arten, wie *Formica*, *Ectatomma* usw., bei denen neben dem Geruchs- auch der Gesichtssinn eine Rolle spielt, mit großen, fein facettier-

Tabelle 2.

Familie	Genus	Species	Corpora pedunculata		Lobi olfactorii		Lobi optici		Undiffer. Proto-cerebrum Hirns %
			Hirns %	Protoc. %	Hirns %	Protoc. %	Hirns %	Protoc. %	
<i>Ponerinae</i>	<i>Ectatomma</i>	<i>opaciventris</i>	29,9	128	14,8	63	31,9	136	23,4
"	<i>Holcoponera</i>	<i>curtula</i>	45,2	137	18,2	55,6	3,8	11,7	32,8
"	<i>Diacamma</i>	<i>rugosum</i> var. <i>vagans</i>	36,5	153	17,1	72,2	22,7	96,1	23,7
"	<i>Ponera</i>	<i>eduardi</i>	29,3	62	22,5	47,8	1,0	2,2	47,2
"	<i>Leptogenys</i>	<i>ocellifera</i>	41,1	110	19,8	53,1	1,9	5,1	37,2
<i>Dorylinae</i>	<i>Anomma</i>	<i>nigricans</i> var. <i>molesta</i>	29,2	83,3	35,8	102	—	—	35,0
"	<i>Ecton</i>	<i>burchelli</i>	43,1	128	21,7	67,5	1,8	5,7	33,4
<i>Myrmicinae</i>	<i>Monomorium</i>	<i>salomonis</i> var. <i>obscurata</i>	42,2	111	17,7	46	1,6	4,3	38,5
"	<i>Anergates</i>	<i>atratus</i>	21,9	50	32,5	74,5	1,9	4,4	43,7
"	<i>Pheidole</i>	<i>pallidula</i>	44,4	121	18,3	49,8	0,7	2,0	36,6
"	<i>Aphaenogaster</i>	<i>testaceopilosa</i> subsp. <i>gemella</i>	51,8	161	14,0	43,7	2,1	6,4	32,1
"	<i>Messor</i>	<i>minor</i>	52,4	182	15,8	55,0	3,1	10,6	28,7
"	<i>Myrmica</i>	<i>rubra laevinodis</i>	45,5	148	17,0	55,6	6,9	22,6	30,6
"	"	<i>rubida</i>	49,4	160	16,7	54,2	3,2	10,3	30,7
"	<i>Ephebomyrmex</i>	<i>naeveli</i>	51,2	180	17,9	63,4	2,7	9,7	28,2
"	<i>Pogonomyrmex</i>	<i>coarctatus</i>	39,1	126	18,3	58,8	11,5	37	31,1
"	<i>Crematogaster</i>	<i>scutellaris</i>	46,9	168	18,3	65,6	6,9	24,8	27,9
"	"	<i>auberti</i> var. <i>submaura</i>	39,7	116	20,2	59,8	5,9	17,1	34,2
"	<i>Solenopsis</i>	<i>fugax</i>	33,2	75,5	22,6	51,7	0,4	1,1	40,9
"	"	<i>molesta</i>	40,0	95,8	18,7	45,8	0,4	0,9	30,2
"	"	<i>saenissima</i> var. <i>richteri</i>	56,3	184	13,0	42,6	0,5	1,4	30,2
"	<i>Tetramorium</i>	<i>caespitium</i> subsp. <i>semilaevis</i>	50,3	179	17,4	62,0	4,2	15,0	28,1

Tabelle 2 (Fortsetzung).

Familie	Genus	Species	Corpora pedunculata		Lobi olfactorii		Lobi optici		Undiffer. Proto-cerebrum Hirns %
			Hirns %	Protoc. %	Hirns %	Protoc. %	Hirns %	Protoc. %	
Myrmicinae	<i>Atta</i>	<i>sexdens</i>	51,6	192	17,8	66,0	3,7	13,7	26,9
"	<i>Acromyrmex</i>	<i>muticimodis</i>	52,5	192	16,4	59,9	3,8	14,1	27,3
Dolichoderinae	<i>Dolichoderus</i>	<i>bituberculatus</i>	51,0	174	18,8	64,5	1,0	3,3	29,2
"	<i>Liometopum</i>	<i>sinense</i> var. <i>sericata</i>	49,2	163	17,2	56,7	3,4	11,3	30,2
"	<i>Azteca</i>	<i>mülleri</i>	49,3	168	19,5	66,7	2,0	7,0	29,2
Camponotinae	<i>Plagioclepis</i>	<i>pigmæa</i>	43,9	131	21,7	64,9	0,9	2,5	33,5
"	<i>Acantholepis</i>	<i>frauenfeldi</i>	47,0	155	17,6	57,8	5,1	16,9	30,3
"	<i>Oecophylla</i>	<i>smaragdina</i>	41,5	168	16,4	66,7	17,5	70,9	24,6
"	<i>Lasius</i>	<i>brevicornis</i>	55,0	197	16,2	58,3	1,0	3,5	27,8
"	<i>Formica</i>	<i>sanguinea</i>	35,8	203	11,6	65,6	35	198,0	17,6
"	<i>Camponotus</i>	<i>herculeanus</i> var. <i>vagus</i>	41,0	177	17,5	74,5	17,6	75,0	23,4
"	"	<i>japonicus</i>	41,9	173	19,0	78,3	14,8	62,0	24,3
"	<i>Colobopsis</i>	<i>truncata</i>	51,8	188	17,0	61,6	3,7	13,5	27,5
"	<i>Cataglyphis</i>	<i>bicolor</i> var. <i>orientalis</i>	30,4	148	15,5	75,6	33,6	163,0	20,5

ten Augen und mächtigen Schlappen ausgerüstet sind. Daß die Ausbildung der Riechzentren geringeren Schwankungen unterliegt, ist wohl darauf zurückzuführen, daß die Ameisen vorwiegend Geruchstiere sind.

Die assoziativen Zentren des Ameisengehirns werden nur indirekt von der Lebensweise beeinflusst, ihre Ausbildung ist unabhängig von der Beschaffenheit der primären Sinneszentren. Wenn wir die in der Tab. 2 angegebenen relativen Werte der Corpora pedunculata derartig umgruppieren, daß die verschiedenen Arten der Größe der assoziativen Zentren nach eingeordnet sind, so erhalten wir die Tab. 3. Wir ersehen aus ihr, daß die Arten, welche eine geringe Ausbildung der Corpora pedunculata aufweisen, auch biologisch recht primitiv sind, während die hohen Werte des prozentualen Anteiles dieser Zentren biologisch hochstehenden Arten ent-

Tabelle 3.

Species	Corpora pedunculata	
	Protocerebrum %	des Gesamthirns %
<i>Anergates atratulus</i>	50	21,9
<i>Ponera eduardi</i>	62	29,3
<i>Solenopsis fugax</i>	75,5	33,2
<i>Anomma nigricans</i> v. <i>molesta</i>	83,3	29,2
<i>Solenopsis molesta</i>	95,8	40,0
<i>Leptogenys ocellifera</i>	110	41,1
<i>Monomorium salomonis</i>	111	42,2
<i>Crematogaster auberti</i>	116	39,7
<i>Pheidole pallidula</i>	121	44,4
<i>Pogonomyrmex coarctatus</i>	126	39,1
<i>Eciton burchelli</i>	128	43,1
<i>Ectatomma opaciventris</i>	128	29,9
<i>Plagiolepis pygmaea</i>	131	43,9
<i>Holcoponera curtula</i>	137	45,2
<i>Myrmica laevinodis</i>	148	45,5
<i>Cataglyphis bicolor</i>	148	30,4
<i>Diacamma rugosum vagans</i>	153	36,5
<i>Acantholepis frauenfeldi</i>	155	47,0
<i>Myrmica rubida</i>	160	49,4
<i>Aphaenogaster testaceopilosa</i>	161	51,8
<i>Liometopum sinense</i>	163	49,2
<i>Crematogaster scutellaris</i>	168	46,9
<i>Azteca mülleri</i>	168	49,3
<i>Oecophylla smaragdina</i>	168	41,5
<i>Camponotus japonicus</i>	173	41,9
<i>Dolichoderus bituberculatus</i>	174	51,0
<i>Camponotus vagus</i>	177	41,0
<i>Tetramorium caespitum</i>	179	50,3
<i>Ephebomyrmex naegeli</i>	180	51,2
<i>Messor minor</i>	182	52,4
<i>Solenopsis saevissima</i>	184	56,3
<i>Colobopsis truncata</i>	188	51,8
<i>Acromyrmex muticinodis</i>	192	52,5
<i>Atta sexdens</i>	192	51,6
<i>Lasius brevicornis</i>	197	55,0
<i>Formica sanguinea</i>	203	35,8

sprechen. Die niedrigste Stufe nimmt *Anergates* ein, eine Art, welche den biologisch extremen Degenerationstypus darstellt. In etwas höherer Stufe kommt *Ponera eduardi*, eine Species, welche, wie oben erwähnt, primitive und degenerative Züge aufweist. Hiernach folgen in zu-

nehmender Höhenstufe die biologisch tiefstehenden Myrmicinen, sowie die untersuchten Dorylinenarten, dann die hochspezialisierten Ponerinen und die eine biologische Mittelstellung einnehmenden Myrmicinen. Endlich geht die Reihenfolge über die Dolichoderinen, die körnersammelnden und pilzzüchtenden Myrmicinen bis zu den höchststehenden Camponotinenarten (*Formica*).

Daraus ist nun ersichtlich, daß der Grad der Ausbildung der Corpora pedunculata mit der Höhe des biologischen Verhaltens in Wechselwirkung steht, mit anderen Worten, je größer diese Gebilde im Vergleich zu den anderen Teilen des Ameisengehirns sind, um so höher ist auch das Seelenleben der betreffenden Art einzuschätzen.

Beachtenswert ist dabei die Stellung der einzelnen Unterfamilien; so entsprechen, dem Grad der Ausbildung der assoziativen Zentren nach, die hochspezialisierten Ponerinen etwa den mittelmäßig begabten Myrmicinen, während die meisten Dolichoderinen und Camponotinenvertreter einen durchschnittlich gleichgroßen Index wie die höherstehenden Myrmicinen aufweisen. Dies entspricht auch der auf Grund von morphologischen sowie biologischen Merkmalen gemachten systematischen Einteilung der Formiciden, wonach die Ponerinen als die primitivste, die Camponotinen als die höchststehende Unterfamilie angesehen werden.

8. Geschlechtsdimorphismus und Gehirnzentren.

FOREL beobachtete als erster, daß die Gehirne der drei Ameisenkasten in bezug auf ihre Größe verschieden sind. Diese Tatsache bestätigten später mehrere Autoren, unter anderen ZIEGLER, THOMPSON und PIETSCHKER. Letzterer berechnete sogar das Volumen der Corpora pedunculata von *Camponotus* und fand, daß die Arbeiterinnen die größten, die Weibchen die zweitgrößten und die Männchen die kleinsten pilzförmigen Körper besitzen. Diese Ansichten wurden teilweise von WHEELER (38a) bestritten. Er fand nämlich bei den drei Kasten von *Formica glacialis* keine strengen Unterschiede in der Ausbildung der Corpora pedunculata. Auch bei *Pheidole instabilis* sollen nach ihm die Weibchen ebenso gut entwickelte pilzförmige Körper wie die Arbeiterinnen besitzen, während diese Gebilde bei den Männchen sehr klein sind. WHEELER betrachtet zwar das Männchengehirn als minderwertig, glaubt aber jedoch, daß man nicht berechtigt ist, das Weibchenhirn als unterlegen von dem der Arbeiterin einzuschätzen. Es ist wahr, sagt er, daß das Gehirn der Arbeiterin relativ größer ist, man könnte aber das größere Hirnvolumen als einen embryonalen Charakter auffassen. Er nimmt somit an, daß die Arbeiterinnen in ihrer Entwicklung gehemmte Weibchen sind und stützt sich auf die Tatsache, daß das Hirn beim Embryo größere Proportionen im Vergleich zum übrigen Körper aufweist.

Diese Ansicht WHEELERS über das Weibchengehirn scheint jedoch

nicht richtig zu sein. Erstens beruhen diese Vergleiche der Gehirne auf bloßen Schätzungen, wobei hauptsächlich die Größe der Stielglobuli berücksichtigt wurde; zweitens hat WHEELER die absoluten Größen der Corpora pedunculata der zwei Kasten zum Vergleich herangezogen, wäh-

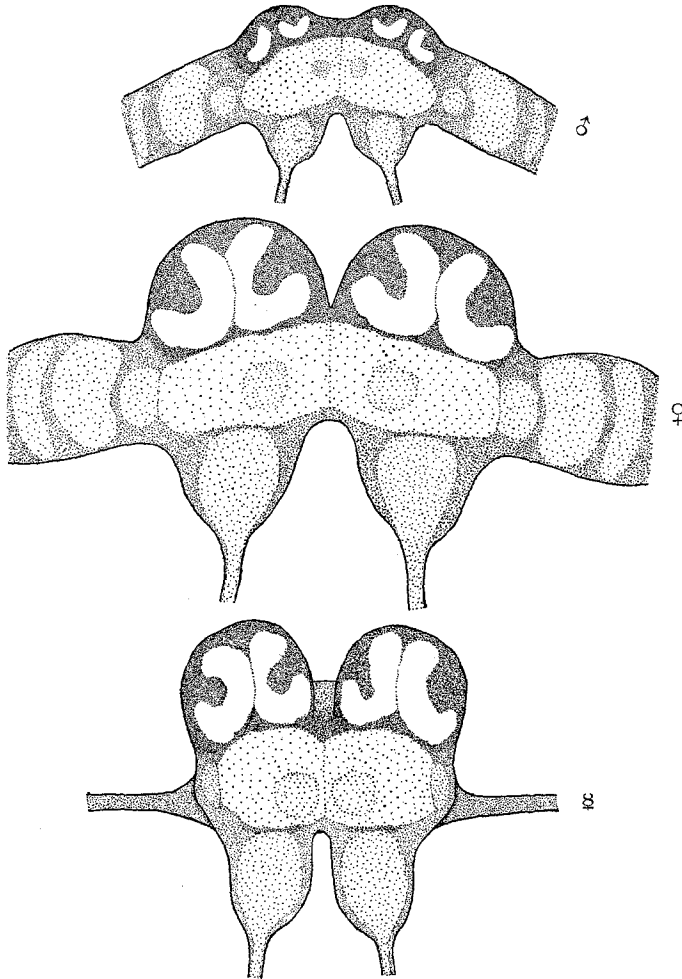


Abb. 21. Die Gehirne der drei Kasten von *Messor minor* Rog., bei gleicher Vergrößerung (72 X).

rend, wie schon erwähnt wurde, nur die relativen Werte der assoziativen Zentren zum Vergleich geeignet sind. Obwohl in den meisten Fällen die absolute Größe der Corpora pedunculata der Arbeiterin die des Weibchens übertrifft, so gibt es jedoch Arten, bei denen dieses Verhältnis umgekehrt ist (Abb. 21).

Um einen Überblick der Größenverhältnisse bei den Geschlechtstieren

verschiedener Ameisenarten zu gewinnen, habe ich eine Anzahl von Weibchen und Männchen untersucht und die Ergebnisse unten tabellarisch angegeben.

Wir ersehen aus dieser Tabelle, daß nicht immer die Arbeiterinnen die größeren Corpora pedunculata besitzen, sondern (wie dies bei *Messor*, *Solenopsis*, *Atta*, *Formica* und *Camponotus* der Fall ist) daß oft die absolute Größe der assoziativen Zentren beim Weibchen höher sein kann. Es ist nun klar, daß ein Vergleich dieser Zentren unter alleiniger Berücksichtigung der absoluten Werte zu Irrtümern führen kann; denn das Gesamthirn der Weibchen hat im allgemeinen einen größeren Volumenindex als das der Arbeiterinnen, wobei aber die Ausbildung der einzelnen Zentren, unter sich verglichen, nicht derjenigen einer ♀ entspricht. Richtiger ist also, die relativen Werte der einzelnen Zentren zum Vergleich heranzuziehen, wie dies in der unten angegebenen Tabelle geschehen ist.

Aus dem Vergleich dieser relativen Größen geht nun hervor, daß die assoziativen Zentren der Weibchen der untersuchten Arten stets einen geringeren Ausbildungsgrad als die der Arbeiterinnen aufweisen, während die Männchen die kleinsten Corpora pedunculata besitzen. Die Seh-

a) Die absolute Größe der Gehirnzentren.

Species	Corpora pedunculata emm	Lobi olfactorii emm	Lobi optici emm	Undiff. Protocerebrum emm	Gesamthirn emm
<i>Messor minor</i> ♂	0,01103	0,00333	0,00064	0,00605	0,02105
" " ♀	0,01621	0,00674	0,01929	0,01025	0,05249
" " ♂	0,00156	0,00105	0,00635	0,00295	0,01191
<i>Pheidole pallidula</i> ♂	0,00305	0,00125	0,00005	0,00252	0,00687
" " ♀	0,00195	0,00113	0,00217	0,00265	0,00790
<i>Myrmica laevinodis</i> ♂	0,01114	0,00416	0,00169	0,00749	0,02448
" " ♀	0,01207	0,00517	0,00400	0,01006	0,03130
<i>Solenopsis fugax</i> ♂	0,00065	0,00044	0,00001	0,00086	0,00197
" " ♀	0,00136	0,00093	0,00272	0,00203	0,00704
" " ♂	0,00058	0,00051	0,00339	0,00183	0,00631
<i>Atta sexdens</i> ♂	0,02512	0,00866	0,00180	0,01311	0,04871
" " ♀	0,03298	0,01618	0,02700	0,02141	0,09757
<i>Acromyrmex muticimodis</i> ♀	0,01469	0,00458	0,00108	0,00765	0,02800
" " ♀	0,00823	0,00288	0,01048	0,00531	0,02690
" " ♂	0,00589	0,00204	0,00781	0,00550	0,02124
<i>Formica sanguinea</i> ♂	0,02356	0,00760	0,02299	0,01158	0,06573
" " ♀	0,03212	0,00891	0,03970	0,01790	0,09863
" " ♂	0,01273	0,00624	0,05033	0,01409	0,08339
<i>Camponotus vagus</i> ♂ ¹	0,03313	0,01395	0,01402	0,01870	0,07980
" " ♀	0,03988	0,01556	0,02735	0,02693	0,10972

¹ Mittelgröße ♀.

b) Die relative Größe der Gehirnzentren.

Species	Corpora pedunculata		Lobi olfactorii		Lobi optici		Undiff. Proto-rebrum in % des Hirns
	Hirn %	Prot. %	Hirn %	Prot. %	Hirn %	Prot. %	
<i>Messor minor</i> ♂	52,4	182	15,8	55,0	3,1	10,6	28,7
" " ♀	30,9	158	12,8	65,8	36,8	188	19,5
" " ♂	13,4	52,9	10	35,6	52,9	214	24,7
<i>Pheidole pallidula</i> ♀	44,4	121	18,3	49,8	0,7	2,0	36,6
" " ♀	24,7	73,6	14,3	42,6	27,5	81,9	33,5
<i>Myrmica laevinodis</i> ♂	45,5	148	17,0	55,6	6,9	22,6	30,6
" " ♀	38,6	120	16,5	51,4	12,8	39,8	32,1
<i>Solenopsis fugax</i> ♀	33,2	75,5	22,6	51,7	0,4	1,1	40,9
" " ♀	20	67	13	45,6	38	136	29
" " ♂	9,2	31,8	8,1	28	53,7	185	29
<i>Atta sexdens</i> ♀	51,6	192	17,8	66,0	3,7	13,7	26,9
" " ♀	33,8	154	16,5	75,5	27,7	126	22
<i>Acromyrmex mutiginodis</i> ♀	52,5	192	16,4	59,9	3,8	14,1	27,3
" " ♀	30,6	155	10,7	54,2	39,0	197	19,7
" " ♂	27,7	107	9,6	37	36,7	142	26
<i>Formica sanguinea</i> ♀	35,8	203	11,6	65,6	35	198	17,6
" " ♀	32,4	179	9,3	49,8	40,2	222	18,1
" " ♂	15,2	90,4	7,6	44,3	60,3	357	16,9
<i>Camponotus vagus</i> ♀	41,0	177	17,5	74,5	17,6	75	23,4
" " ♀	36,6	148	14	57,8	25	101,6	24,4

zentren sind bei den Geschlechtstieren besser ausgebildet, wobei die Männchen stets die größten, die Weibchen die zweitgrößten Augenlappen besitzen. Eine Ausnahme davon macht das *Acromyrmex*-Männchen, dessen Schlappen geringer ausgebildet sind als beim Weibchen; auch die assoziativen Zentren dieser Kaste weisen keinen so niedrigen Entwicklungsgrad auf.

Betreffs der Riechzentren sind die Ergebnisse keine einheitlichen; während bei den meisten untersuchten Arten die Arbeiterinnen die besten Riechlappen besitzen, ist dies bei *Messor minor* und *Atta sexdens* nicht der Fall. Hier weisen die Weibchen relativ besser ausgebildete Riechzentren auf.

Wenn wir von diesen vereinzelt Ausnahmen absehen, so stimmen die übrigen Resultate mit der Biologie der einzelnen Kasten überein. Das Männchen stellt die niedrigste Stufe vom Seelenleben beim Ameisenstaat dar, der Zweck seines Lebens ist nur die Auffindung des Weibchens zur Befruchtung, und weil die Begattung meistens in der Luft stattfindet, ist es mit mächtigen Schlappen ausgerüstet, und da Geruchsempfindungen dabei eine geringe Rolle spielen, sind die Lobi olfactorii reduziert.

Das Weibchen braucht wohlentwickelte Schlappen, damit es sich beim

Hochzeitsflug zurechtfindet; ist nun die Befruchtung vollzogen, so beginnt ein neues Leben, die Koloniegründung. Dazu benötigt das ♀ gut ausgebildete Riechzentren, da ja Geruchsempfindungen bei der Brutpflege und den sonstigen Lebensbedingungen im Boden eine ausschlaggebende Rolle spielen. Es ist auch verständlich, daß zu dieser Lebensweise ein gewisses Quantum von Instinktbetätigung erforderlich ist, welches mit einer relativ besseren Ausbildung der Corpora pedunculata einhergeht.

Die höchste Stufe des Seelenlebens aber finden wir bei den Arbeiterinnen, welche sämtliche komplizierte Arbeiten im Staate zu verrichten haben. Hier werden die höchsten Nervenzentren alltäglich in Anspruch genommen und durch die Tätigkeit der individuellen Erfahrung in ihrer inneren Organisation verfeinert. Die Folge davon ist, daß diese Kaste des Ameisenstaates die bestentwickelten Corpora pedunculata besitzt. Die Hauptpforte für die für das Zustandekommen der plastischen Fähigkeit nötigen sensorischen Reize bilden bei der ♀ die Lobi olfactorii, welche dementsprechend hier am besten ausgebildet sind. Die Sehlappen stehen hier, was funktionelle Bedeutung betrifft, im Hintergrund.

9. Messungsergebnisse hinsichtlich des Arbeiterpolymorphismus.

Im Ameisenstaate existiert oft neben dem sexuellen Dimorphismus noch ein Polymorphismus der Arbeiterinnenkaste. Dieser kann ein streng dimorpher sein, wobei man zwischen großen Soldaten und kleinen Arbeiterinnen zu unterscheiden hat, ohne daß Übergangsformen vorhanden sind (*Pheidole pallidula* u. a.), oder er kann inkomplett sein, wobei zwischen den größeren und kleineren Formen allerlei Übergänge eingeschaltet sind (*Messor* u. a.). Der ursprüngliche Zustand ist natürlich ein Monomorphismus der Arbeiterinnenkaste, wie man ihn bei den primitiveren Ponerinen antrifft. Manche Arten (*Solenopsis*) sind nun dadurch wiederum monomorph geworden, daß die Soldatenkaste verschwunden ist.

Der Polymorphismus prägt sich nicht nur durch morphologische Unterschiede der einzelnen Unterkasten, sondern auch durch Besonderheiten im biologischen Verhalten aus. Betrachten wir eine *Pheidole*-Kolonie, so können wir feststellen, daß die Soldaten einen bestimmten Dienst im Staate erfüllen, und zwar als Nestwächter; außerdem helfen sie die erbeutete Nahrung zu zerstückeln, zumal ja ihre Mandibeln dazu sehr geeignet sind. Alle anderen Nestarbeiten werden von den kleinen Arbeiterinnen besorgt.

Bei *Atta* haben die riesigen Soldaten eine ähnliche Aufgabe, sie bewachen das Nest und zerkauen die eingesammelten Blätter zu einem Brei usw. Die größeren und mittelgroßen ♂ unternehmen hier von Zeit zu Zeit Plünderungszüge auf Bäume und Sträucher, um die zur Fütterung

der Pilzkulturen nötigen Blätter zu beschaffen. Sie sind außerdem mit der Brutpflege und der Pilzgartendüngung betraut. Die kleineren ♀ dagegen verlassen niemals das Nest und haben die Aufgabe, die Gärten zu reinigen und die Sporen von fremden Pilzen, welche die behaarten großen ♀ von außen mitschleppen, zu entfernen (MÖLLER) (Abb. 22).

Bei Arten, die einen inkompletten Polymorphismus aufweisen, sind die Makrergaten, wie GOETSCH an verschiedenen *Messor*-Arten festgestellt hat, viel träger und weniger lebhaft als die Mikrergaten; auch die wichtigsten Nestarbeiten werden hauptsächlich von letzteren ausgeführt. Damit soll nicht gesagt werden, daß die Makrergaten sich jeder Arbeit im Staate fernhalten, denn man kann sie stets an fast allen Arbeiten teilnehmen sehen; ihre Arbeitsleistung ist aber minimal, denn kaum haben sie etwas angefangen, so verlassen sie nach sehr kurzer Zeit die begonnene Arbeit und wenden sich einer neuen zu oder sie verharren an einer Stelle.

Es schien mir nun von Interesse zu sein, auf diese Unterschiede der einzelnen Unterkasten einzugehen und dabei festzustellen, ob sie mit dem Grad der Ausbildung der verschiedenen Gehirnzentren in Zusammenhang zu bringen sind. Es müßten also, nach den in den vorigen Kapiteln erwähnten

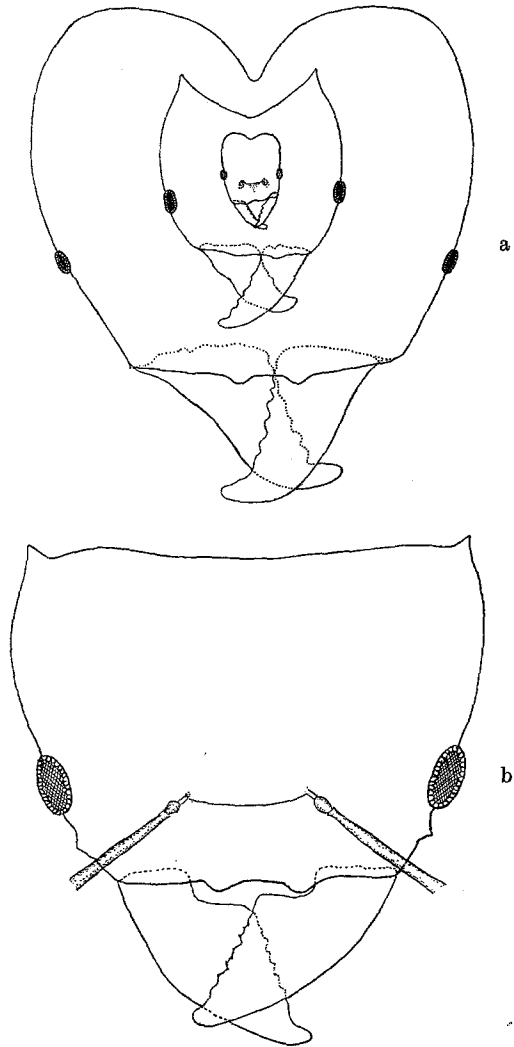


Abb. 22. Kopfmrisse von *Atta sexdens* LINNÉ; a die Köpfe der verschiedenen Arbeiterinnenunterkasten ineinander gezeichnet (Soldat, größerer und kleinerer Arbeiter); b der Kopf eines Weibchens von *Atta sexdens*. 12× vergr.

Befunden, die Soldaten und die größeren Arbeiterinnen, welche eine relativ geringere Instinktbetätigung aufweisen, auch einen niedrigeren Entwicklungsindex (als die begabteren kleineren Arbeiterinnen) der assoziativen Zentren haben. Bevor wir aber auf diese Vergleiche eingehen, müssen wir den Grad der individuellen Variation in der Ausbildung der Gehirnzentren berücksichtigen. Zu diesem Zwecke müßte man eigentlich eine streng monomorphe Art wählen und dann den prozentualen Anteil der einzelnen Gehirnzentren bei möglichst vielen Individuen bestimmen. Solche streng monomorphe Arten gibt es aber (abgesehen von solchen sekundär gewordenen monomorphen Myrmecinen) nur innerhalb der Familie der Ponerinen. Da ich nun das nötige Material

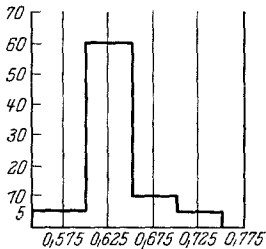


Abb. 23. Kopflängenkurve bei *Pheidole pallidula*.

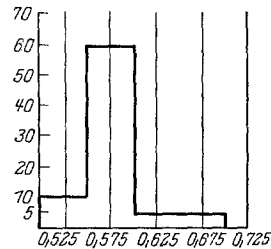


Abb. 24. Kopfbreitenkurve bei *Pheidole pallidula*.

davon nicht zur Verfügung hatte, führte ich diese Vergleiche bei der Unterkaste einer streng dimorphen Art, bei *Pheidole pallidula*, aus. Ich bin nun so vorgegangen, daß ich zuerst die Kopfdimensionen bei möglichst vielen Individuen (♂) eines Nestes maß und sie dann mit denen des Gehirns verglich.

Abb. 23 gibt die Variationskurve für die Kopflänge von 80 Arbeiterinnen von *Pheidole pallidula*, Abb. 24 die Kurve für die Kopfbreite an. Als Kopflängenmaß diente mir der Abstand vom oberen Rande des Kopfes bis zum Clypeus, für die Kopfbreite verwendete ich den Abstand zwischen den beiden Augen. Wie wir aus den Tabellen ersehen, beträgt die Kopflänge bei 75% der Arbeiterinnen 0,6—0,65 mm, die Kopfbreite 0,55—0,6 mm, mit anderen Worten herrscht unter den ♂ eines *Pheidole*-Staates ein ziemlicher Monomorphismus. Bei der Berechnung der Schwankungen in der Ausbildung der Gehirnzentren berücksichtigte ich nur die assoziativen Zentren, denn die relative Größe der primären Sinneszentren weist keine merklichen Unterschiede auf. Der prozentuale Anteil der Corpora pedunculata schwankt bei den *Pheidole*-Arbeiterinnen zwischen 120 und 123% des undifferenzierten Protocerebrums. Wenn wir nun aus den Kopf- und Assoziationszentrendimensionen eine Korrelationskurve zusammenstellen, so erhalten wir Tabelle 3. Wie aus ihr hervorgeht, entspricht den meisten Individuen ein Ausbildungsgrad der

Tabelle 3. Korrelationskurve der Kopffläche (Länge × Breite) und der assoziativen Zentren bei *Pheidole pallidula*.

%	2,75—3,30 mm	3,30—3,90 mm	3,90—4,55 mm	4,55—5,25 mm	5,25—6,0 mm
120	4	6			
121	2	34	1		
122	2	12	2	1	
123		7	3	2	
124		1	1	2	

Corpora pedunculata von 121—122% des undifferenzierten Protocerebrums. Die höheren Werte (123 und 124%) entsprechen Individuen, welche auch größere Kopfdimensionen besitzen, während die niedrigeren Assoziationszentrengößen mit den kleineren Kopfdimensionen zusammenfallen.

Wir können also sagen, daß die Schwankungen in der Ausbildung der Assoziationszentren bei den relativ monomorphen Arbeiterinnen sehr klein sind; dies ist insofern von Bedeutung, als wir sicher sein können, daß die bei der Untersuchung der biologisch verschiedenen Arten erhaltenen Vergleichszahlen, welche ziemlich große Unterschiede unter sich aufweisen, nicht von der individuellen Variation bedingt sind, sondern

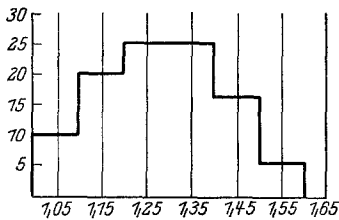


Abb. 25. Kopflängenkurve bei *Messor minor*.

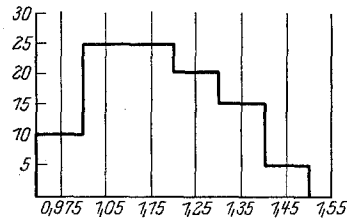


Abb. 26. Kopfbreitenkurve bei *Messor minor*.

daß es wirklich Zusammenhänge zwischen der Instinktbetätigung und der Ausbildung der assoziativen Zentren gibt.

Wie verhalten sich nun dazu die polymorphen Arten? Um einen Überblick über die Beziehungen zwischen Kopfdimensionen und Ausbildung der Corpora pedunculata zu gewinnen, habe ich ähnliche Messungen an *Messor minor* ausgeführt. Abb. 25 stellt eine Variationskurve der Kopflänge, Abb. 26 der Kopfbreite dar. Erstere schwankt zwischen 1,0—1,60 mm, letztere zwischen 0,95—1,50 mm. Beide Kurven sind bei weitem nicht so steil wie bei *Pheidole*, es herrscht also hier ein gradueller Polymorphismus. Versuchen wir also, diese Dimensionen mit denen der Assoziationszentren zu vergleichen, so erhalten wir die Korrelationskurve Nr. 4.

Tabelle 4. Korrelationskurve der Kopffläche (Länge × Breite) und der assoziativen Zentren bei *Messor minor*.

%	9,5—11 mm	11—13,2 mm	13,2—15,6 mm	15,6—18,2 mm	18,2—21 mm	21—24 mm
177						2
178	3	1	1		2	2
179	3	7	3	1	2	1
180	2	8	6	4	3	1
181		3	9	7	5	
182		1	5	10	3	
183			1	3		
184			1	1		

Aus dieser ersehen wir, daß hier andere Verhältnisse vorliegen. Die relativ größten Assoziationszentren gehören den mittelgroßen Individuen, während diese Indices mit Zunahme der Kopfdimensionen abnehmen. Auch bei abnehmender Kopfgröße bemerkt man eine Verminderung der Größenindices für die Corpora pedunculata, wobei aber diese keine so große wie bei den Makrergaten ist.

Die Makrergaten besitzen also entsprechend ihrem trägeren biologischen Verhalten geringer ausgebildete Corpora pedunculata; sie nähern sich insofern den Weibchen, als ihre Sehlappen einen besseren Ausbildungsgrad aufweisen. Ähnlich wie *Messor* verhalten sich die größeren Individuen bei *Myrmica rubida*, wo der Polymorphismus jedoch kein so ausgesprochener ist. Bei *Pogonomyrmex coarctatus* fand ich folgende Zahlen:

Mikrergate: Absolute Größe der Corpora pedunculata = 0,0060271 mm
 Makrergate: „ „ „ „ „ = 0,0119812 „
 Mikrergate: Relative „ „ „ „ „ = 126% d. undiff. Protoc.
 Makrergate: „ „ „ „ „ = 111% „ „ „

Etwas abweichende Verhältnisse liegen bei *Atta* vor; hier hat sich neben dem vorhandenen Polymorphismus eine Soldatenkaste herausgebildet. Über die Biologie der einzelnen Unterkasten sprachen wir bereits im Anfang dieses Kapitels. Die quantitative Bestimmung der Gehirnzentren gab die folgenden Resultate:

Unterkasten	Corpora pedunculata		Lobi olfactorii		Lobi optici		Undifferenziertes Protocerebrum in % d. Gesamthirns
	Hirn %	Prot. %	Hirn %	Prot. %	Hirn %	Prot. %	
Mikrergate	54,6	188	14,2	50	2,3	8,8	28,9
Makrergate	51,6	192	17,8	66	3,7	13,7	26,9
Soldat	45,1	184	18,0	74,5	12,7	52,4	24,2
Weibchen	33,8	154	16,5	75,5	27,7	126	22,0

Vergleichen wir diese Befunde mit dem biologischen Verhalten der einzelnen Unterkasten, so stellen wir eine große Übereinstimmung fest. Die Makrergaten erfüllen im *Atta*-Nest die meisten Arbeiten und sind auch diejenigen, die die Beziehungen mit der Außenwelt aufrecht erhalten; ihre Corpora pedunculata sind die bestentwickelten. Die Mikrergaten verlassen niemals das Nest, ihre Augenlappen sind klein; entsprechend dem mehr oder weniger beschränkten Aktionsradius besitzen sie kleinere assoziative Zentren. Am kleinsten sind schließlich diese Gebilde bei den Soldaten, welche meist geringe Arbeit im Staate leisten. Die Größe der primären Sinneszentren, sowie die riesige Ausbildung des Gesamthirns bei den Soldaten bringen diese dem Weibchen näher.

Bei den streng dimorphen Arten besitzen die Soldaten ebenfalls kleinere Corpora pedunculata. So schwankt die relative Größe dieser Gebilde bei den Soldaten von *Pheidole pallidula* zwischen 102—107% des undifferenzierten Protocerebrums, bei den von *Colobopsis truncata* zwischen 176—180%, während die Arbeiterinnen der letzteren Art eine Schwankung der Größe der Corpora pedunculata zwischen 186—190% aufweisen.

Wir können also die Ergebnisse folgendermaßen zusammenfassen: a) Bei monomorphen Arten schwankt die relative Größe der assoziativen Zentren um minimale Beträge. b) Bei Arten, die einen graduellen Polymorphismus aufweisen, entsprechen die höheren Assoziationszentrenwerte den mittelgroßen Individuen, während die Mikrergaten und in einem größeren Maße die Makrergaten relativ kleinere Zentren besitzen. c) Bei streng dimorphen Arten besitzen die Soldaten geringer ausgebildete pilzförmige Körper als die Arbeiterinnen. d) Bei polymorphen Arten, welche eine Soldatenkaste besitzen, ist diese mit kleineren Zentren versehen, während die anderen Unterkasten entsprechend ihrem biologischen Verhalten verschieden ausgebildete Corpora pedunculata aufweisen.

Wir dürfen natürlich diese Resultate nicht als eine Regel verallgemeinern, sondern müssen vielmehr von Form zu Form die Befunde mit dem biologischen Verhalten beurteilen.

10. Zusammenfassung.

Obwohl die Gehirne der verschiedenen Ameisenarten im Prinzip gleichartig gebaut sind, so zeigen doch die einzelnen Gehirnteile Unterschiede in ihren Größenverhältnissen. Die Ausbildung der verschiedenen Gehirnzentren ist von der Lebensweise abhängig; während die primären Sinneszentren von dieser direkt in ihrer Entwicklung beeinflußt werden, ist diese Abhängigkeit bei den assoziativen Zentren eine indirekte.

Die relative Größe der Corpora pedunculata nimmt bei steigender Höhe der Instinktbetätigung zu, diese Gebilde scheinen also wirklich ein Zentrum höherer psychischer Funktionen zu sein.

Von den drei Kasten des Ameisenstaates besitzen die Männchen die

kleinsten pilzförmigen Körper, die Arbeiterinnen die größten, während die Weibchen eine Mittelstellung einnehmen.

Bei polymorphen Arten besitzen die mittelgroßen Arbeiterinnen die bestentwickelten Corpora pedunculata, während Makrergaten und Mikrergaten eine geringere Ausbildung dieser Zentren aufweisen. Die Soldaten haben stets kleinere pilzförmige Körper als die Arbeiterinnen.

11. Literaturverzeichnis.

1. **v. Alten, H.:** Zur Phylogenie des Hymenoptereengehirnes. Z. Naturwiss. 46. Jena 1910. — 2. **Armbruster, L.:** Meßbare phänotypische und genotypische Instinktveränderungen. Arch. Bienenkde 1919, H. 5. — 3. **Berg, C.:** Enumeración sistemática de los Formicidos Argentinos, Chilenos y Uruguayos. Buenos Ayres Estr. Soc. Cient. Argent. 29 (1890). — 4. **Bethe, A.:** Dürfen wir den Ameisen und Bienen psychische Qualitäten zuschreiben? Arch. f. Physiol. 70. Bonn 1898. — Noch einmal über die psychischen Qualitäten der Ameisen. Ebenda 79 (1900). — 5. **Binet:** Contribution à l'étude du système nerveux sousintestinal des Insectes. J. d'Anat. et Physiol. 30 (1894). — 6. **Brandt, Ed.:** a) Anatomical and morphological researches on the nervous system of Hymenoptera insects. Ann. a. Mag. Nat. Hist. 18, Ser. 4 (1876). — b) Vergleichend-anatomische Untersuchungen über das Nervensystem der Hymenopteren. Horae Soc. Entomol. Ross. 15. Petersburg 1879. — 7. **Bretschneider:** Der Zentralkörper und die pilzförmigen Körper im Gehirn der Insekten. Zool. Anz. 41 (1913). — 8. **Brun:** Vergleichende Untersuchungen über Insektengehirne, mit besonderer Berücksichtigung der pilzförmigen Körper. Schweiz. Arch. Neur. 13 (1923). — 9. **v. Buttel-Reepen:** Sind die Bienen Reflexmaschinen? Biol. Zbl. 20 (1900). — Psychobiologische und biologische Beobachtungen an Ameisen, Bienen und Wespen. Naturwiss. Wschr. 22 (1907). — 10. **Cajal:** Observaciones sobre la estructura de los ocelos y vias nerviosas oculares de algunos insectos. Trab. Labor. Invest. biol. Univ. Madrid 16 (1918). — Sobre la estructura de los centros opticos de los insectos. Rev. Chilena hist. nat. 25 (1921). — Los sensaciones de las hormigas. Archivos de Neurobiol. 2 (1921). — 11. **Cuvier:** Vorlesungen über vergleichende Anatomie 1809. — 12. **Dietl, M. J.:** Die Organisation des Arthropodengehirnes. Z. wiss. Zool. 27 (1876). — 13. **Dujardin:** Mémoires sur le système nerveux des Insectes. Ann. Sc. Nat. (Zool.) 14 (1850). — 14. **Escherich, K.:** Die Ameise. Braunschweig 1917. — 15. **Flögel, J. H. L.:** Über den einheitlichen Bau des Gehirns in den verschiedenen Insektenordnungen. Z. wiss. Zool., Suppl. 30 (1878). — 16. **Forbes, S. A.:** The more important insect injuries to Indian corn. Rep. Nox. Benef. Insects 111, 23d (1905). — 17. **Forel, A.:** a) Les fourmis de la Suisse. Lyon 1874. — b) Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen und einiger anderer Insekten. München 1907. — c) Das Sinnesleben der Insekten. München 1910. — d) Observations sur les mœurs du *Solenopsis fugax*. Mitt. schweiz. entomol. Ges. 3 (1869). — 18. **Haller, B.:** Über den allgemeinen Bau des Tracheatensyncerebrums. Arch. mikrosk. Anat. 45 (1905). — 19. **Hanström, B.:** a) Untersuchungen über die relative Größe der Gehirnzentren verschiedener Arthropoden unter Berücksichtigung der Lebensweise. Z. mikrosk.-anat. Forschg 7 (1926). — b) Vergleichende Anatomie des Nervensystems der wirbellosen Tiere. Berlin 1928. — 20. **Heyde, K.:** Die Entwicklung der psychischen Fähigkeiten der Ameisen. Biol. Zbl. 45 (1924). — 21. **Holmgren:** Zur vergleichenden Anatomie des Gehirnes von Polychäten, Onychophoren usw. Kon. Sv. vet. Akad. Hdl. 56, Nr 1 (1916). — 22. **Janet, Ch.:** a) Essai sur la constitution de la

tête de l'insecte. Paris 1899. — b) Sur les nerfs céphaliques, les corpora alata et le tentorium de la fourmi (*Myrmica rubra*). Extrait des Mémoires de la Soc. Zool. de France. Paris 1899. — 23. **Jonescu, C. N.**: Vergleichende Untersuchungen über das Gehirn der Honigbiene. Z. Naturwiss. 45. Jena 1909. — 24. **Kenyon, F. C.**: The brain of the bee. J. comp. Neur. 6 (1895). — 25. **Leydig, Fr.**: Vom Bau des tierischen Körpers. 1, I. Hälfte. Tübingen 1864. — 26. **Möller, A.**: Die Pilzgärten einiger südamerikanischen Ameisen. Jena 1893. — 27. **Pietschker, H.**: Das Gehirn der Ameise. Z. Naturwiss. 47. Jena 1911. — 28. **Rabl-Rückhard**: Über Insektengehirne. Arch. f. Anat. 1875. — 29. **Savage, T. S.**: On the habits of the Drivers, or visiting Ants of Westafrika. Trans. Entomol. Soc. Lond. 5 (1847). — 30. **Schwammerdam**: Biblia naturae. Insecta insectorum 1737. — 31. **Snodgrass, R. E.**: The morphology of insect sense organs and the sensory nervous system. Smith. Miscellan. Collections 77, Nr 8. Washington 1926. — 32. **Thompson**: A comparative study of the brains of three genera of Ants with special reference to the mushroom bodies. J. comp. Neur. 23 (1913). — 33. **Treviranus**: Biologie 5 (1818). — 34. **Turner**: Notes on the mushroom bodies of the invertebrates. Zool. Bull. 2. Boston 1899. — 35. **Viallanes, H.**: Aperçu général de l'organisation du système nerveux des Articulés. Ann. Sc. Nat. (Zool.) 14, 6. sér. Paris 1893. — 36. **Vosseler, J.**: Die ostafrikanischen Treiberameisen (Siafu). Der Pflanzler 1905, Nr 19. — 37. **Wasmann, E. (S. J.)**: Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen. Stuttgart 1899. — 38. **Wheeler, W. M.**: a) Ants. New York 1910. — b) The fungus-growing Ants of North America. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 31 (1907). — 39. **Ziegler, H. E.**: Über den Begriff des Instinktes einst und jetzt. (Anhang: Die Gehirne der Bienen und Ameisen.) Jena 1910. — Die Gehirne der Insekten. Naturwiss. Wschr., N. F. 11 (1912).