

Aggressives Verhalten von *Formica*-Arbeiterinnen gegen frisch geschlüpfte Arbeiterinnen von *Polyergus rufescens* (LATREILLE, 1798) (Hymenoptera: Formicidae)

Gerhard HELLER

Abstract

Aggressive behaviour of *Formica* workers against freshly emerged workers of *Polyergus rufescens* (LATREILLE, 1798). – During a colony foundation of *Polyergus rufescens* (one *Polyergus* female and 200 - 300 *Formica fusca* workers) in the laboratory, all *Polyergus* callow workers were killed by their hosts immediately after emerging. The same was the case, when a new initial colony was constituted consisting of the female, the remaining *Polyergus* eggs and larvae and a mixed group with 200 - 300 *F. cunicularia* / *F. rufibarbis* workers. In contrast, in an isolated group of seven host workers no aggressions were observed following the emergence of the first *Polyergus* worker. No aggressions occurred also, when further *Polyergus* emerged and additional host workers were introduced by steps in the isolated group, and, finally, when the group was reunited with the colony. It can be assumed that the aggressions resulted from the particular conditions of the artificial nest: The *Polyergus* callow workers were exposed immediately after emergence to a large number of host workers, whereas in the narrow galleries of natural nests the contact possibilities might be more restricted. This might have prevented a success of the integration strategies (chemical insignificant cuticular profile, abdominal trophallaxis) of *Polyergus* workers.

Key words: *Polyergus rufescens*, *Formica*, colony foundation, integration strategies, nestmate recognition

Dr. Gerhard Heller, Stauferring 47, D-55218 Ingelheim, Deutschland (Germany).
E-mail: gerhard.heller@web.de

Einleitung

Ameisen der Gattung *Polyergus* sind obligat dulotisch. Als Wirte, bei denen Koloniegründung und Raubzüge erfolgen, dienen *Formica*-Arten. Bei der europäischen Amazonenameise, *P. rufescens*, sind dies i. d. R. *Formica* (*Serviformica*) *fusca*, *F. (S.) rufibarbis*, *F. (S.) cunicularia* und die mit den beiden letztgenannten nahe verwandte *F. (S.) lusatica*.

Zur Koloniegründung dringt ein begattetes Weibchen in ein Wirtsameisennest ein, tötet dessen Königin(nen) und lässt sich von dem Wirtsvolk adoptieren. Dies kann im Anschluss an den Hochzeitsflug geschehen oder aber auch nach Raubzügen der Mutterkolonie, bei denen junge begattete Weibchen in der Nachhut mitlaufen und im geplünderten Nest verbleiben (MORI & al. 1994, SEIFERT 1996), wobei allerdings nur eines die *Formica*-Kolonie übernimmt (D'ETTORRE & al. 1997).

Das Eindringen des *Polyergus*-Weibchens in ein Wirtsnest wird dadurch erleichtert, dass seine Cuticula zu diesem Zeitpunkt nur spurenweise die für das Duftprofil verantwortlichen Kohlenwasserstoffe

enthält. Das Weibchen ist daher geruchlich weitgehend inert und kann hierdurch Attacken der Wirtsameisen vorbeugen. Nach dem Töten der Wirtskönigin und der Adoption besitzt das *Polyergus*-Weibchen ein ähnliches Duftprofil wie die Wirtskönigin (D'ETTORRE & ERRARD 1998). Hierbei spielt der enge körperliche Kontakt mit der verletzten oder toten Wirtskönigin eine Rolle, wodurch offensichtlich deren Duft auf das *Polyergus*-Weibchen übertragen wird (D'ETTORRE & al. 1997).

Darüber hinaus kann es beim Eindringen in ein Wirtsnest zur Abwehr von Angriffen aus der enorm entwickelten Dufour-Drüse Substanzen abgeben, deren Hauptkomponente Decyl-Butanoat auf Arbeiterinnen von *F. cunicularia* im Labortest eine repellierende Wirkung ausübt (D'ETTORRE & al. 2000).

Vorbeugung von Angriffen durch geruchliche Unauffälligkeit einerseits und Abwehr von Angriffen durch Repellentien der Dufour-Drüse andererseits können als Teile einer Doppelstrategie angesehen werden, die die Chancen einer Kolonieüber-

nahme erhöht aber nicht garantiert (D'ETTORRE & al. 2000).

Als geglückt kann eine Koloniegründung generell erst dann gelten, wenn die ersten Arbeiterinnen geschlüpft sind. Bei sozialparasitischen Arten (soweit die Arbeiterinnenkaste nicht reduziert ist) gehört hierzu die Akzeptanz und Integration der jungen Arbeiterinnen des Sozialparasiten durch den Wirt. Bei einer dulotischen Art wie *P. rufescens* ist im weiteren Verlauf der Kolonieentwicklung allerdings auch die Integration der *Formica*-Arbeiterinnen erforderlich, die aus den geraubten Larven und Puppen hervorgehen.

Die Integration frisch geschlüpfter Arbeiterinnen in ein anderes Volk der gleichen Art erfolgt im Allgemeinen ohne Probleme. Auch Aufnahme bei einer anderen Art ist oft möglich. Mit jungen Arbeiterinnen können im Labor sogar Arten aus verschiedenen Unterfamilien zu Mischkolonien zusammengeführt werden, wie bereits die Versuche von Fielde gezeigt haben (zitiert nach FOREL 1948).

Natürliche Mischkolonien dulotischer Arten wie *P. rufescens* können entsprechend ihrem Wirtsspektrum mehrere Wirtsarten enthalten, die durch Brutraub erworben wurden. Auch bei der dulotischen Myrmicine *Harpagoxenus sublaevis* finden sich gelegentlich zwei oder alle drei *Leptothorax*-Arten (*L. acervorum*, *L. muscorum* und *L. gredleri*), die als Wirte fungieren (BUSCHINGER 1966).

Grundlage für die Integration frisch geschlüpfter Ameisen in fremde Nester der gleichen Art oder artfremde Nester ist ihre "cuticular-chemische Insignifikanz" (LENOIR & al. 1999). Diesem kurzen Stadium folgt die Ausprägung des Duftprofils durch Synthese der spezifischen Kohlenwasserstoffe und/oder ihre Aufnahme über Trophallaxis und gegenseitiges Pflegeverhalten.

Frisch geschlüpfte Arbeiterinnen von *P. rufescens*, die zuvor als Puppen aus der gleichen Mutterkolonie in Teilkolonien (ohne Königin) von verschiedenen *Formica*-Arten gebracht worden waren, wiesen innerhalb von fünf Tagen das Duftprofil der jeweiligen Wirtskolonie auf, auch von den Arten *F. gagates* und *F. selysi*, die unter natürlichen Bedingungen nur selten bzw. nie als Wirte in Frage kommen (D'ETTORRE & al. 2002).

Im Folgenden wird über eine eher zufällige Beobachtung berichtet, die nicht in dieses Bild passt und nahe legt, dass auch noch andere, zusätzliche Faktoren bei der Integration junger *Polyergus*-Arbeiterinnen beteiligt sein könnten.

Methoden und Beobachtungen

Von einem im Garten des Verfassers angesiedelten *Polyergus*-Volk, das auf eine im August 1996 gefangene Jungkönigin zurück ging, wurden während der Schwarmzeit Ende Juli und Anfang August 2001 an verschiedenen Tagen insgesamt vier abfliegende

Weibchen eingefangen und jeweils mit einem oder zwei Männchen in durchsichtige Kunststoffboxen (L 20 cm, B 20 cm, H 8,5 cm) gesetzt. Der Boden der Box war mit einer ca. 0,5 cm dicken Gipschicht ausgegossen, der Deckel zum Luftaustausch mit einem Gazeinsatz versehen. Die Box verblieb zur Beobachtung im Freien. Nach 15 bis 30 Minuten kam es zur Begattung. Keines der Weibchen paarte sich mit einem weiteren Männchen.

Die künstliche Koloniegründung erfolgte nach einer Methode, die bereits zur Entstehung der Mutterkolonie geführt hatte. Die Weibchen erhielten zunächst einige junge, unausgefärbte *Formica*-Arbeiterinnen. Nach und nach wurden die Völkchen mit 200 - 300 Jungarbeiterinnen und Puppen verstärkt.

Bei zwei Weibchen erfolgte der Ansatz mit *F. fusca*-Arbeiterinnen, bei den beiden anderen, wie bei der Mutterkolonie, mit einer Mischung aus *F. rufibarbis* und *F. cunicularia*. Der Versuch, Initialkolonien mit allen drei Arten zu erhalten, scheiterte daran, dass *F. fusca* zwar die Puppen der beiden anderen Arten akzeptierte, die ausschlüpfenden Arbeiterinnen jedoch sofort tötete. Das gleiche war in den Mischkolonien mit *F. rufibarbis* und *F. cunicularia* der Fall, wenn in diese *F. fusca*-Puppen eingebracht wurden. Dem entspricht, dass in der Mutterkolonie im Garten – trotz hunderter geraubter Puppen – nie *F. fusca*-Arbeiterinnen unter den *F. rufibarbis* und *F. cunicularia* gesichtet wurden.

Die Haltung der Ameisen erfolgte bei ca. 25 °C in vier- oder sechskammerigen Janet-Nestern (Gipsblöcke mit Nestkammern von ca. L 3 cm x B 3 cm, Tiefe ca. 1 cm), die in o.g. Boxen standen. Als Nahrung erhielten sie Honig und Insekten.

Überraschenderweise begann eines der mit *F. fusca* vergesellschafteten *Polyergus*-Weibchen bereits nach ca. einer Woche mit der Eiablage (i. d. R. Eiablage erst im folgenden Frühjahr) und wurde zur weiteren Beobachtung im Kunstnest gehalten. Die anderen Kolonien wurden, nachdem genügend *Formica*-Arbeiterinnen vorhanden waren, Mitte September in geeigneten Habitaten mit dichtem Wirtsartenbestand freigelassen.

Die Entwicklung der *Polyergus*-Brut im Kunstnest verlief bis zur Verpuppung normal. Als jedoch Anfang September die erste Arbeiterin schlüpfte, wurde sie unmittelbar danach von den *F. fusca*-Arbeiterinnen getötet. Auch die an den folgenden Tagen aus weiteren zwölf Puppen schlüpfenden *Polyergus* wurden sofort von ihren Wirten umhergezerrt, verstümmelt und getötet.

Aufgrund dieses Fehlschlages mit *F. fusca*, wurde die *Polyergus*-Königin mit der verbliebenen Brut (kleine Larven und Eier) zu jungen *F. rufibarbis*-Arbeiterinnen verbracht. Aus diesem Ansatz wurde nach obigem Verfahren ein weiteres Mischvolk mit zusätzlichen *F. rufibarbis* und *F. cunicularia* hergestellt. Auch dies verlief problemlos für Königin und

Brut. Mit Schlüpfbeginn der nächsten *Polyergus*-Arbeiterinnen wiederholte sich jedoch das gleiche Verhalten wie bei *F. fusca*. Keine von insgesamt elf geschlüpften *Polyergus* überlebte die ersten Stunden.

Anfang November bis Mitte Februar wurde das Volk mit den noch vorhandenen Larven bei Temperaturen von 5 - 10 °C überwintert. Wieder unter warmen Bedingungen, entwickelten sich die Larven rasch weiter. Die ersten vier nach der Winterpause schlüpfenden *Polyergus* wurden jedoch ebenfalls getötet.

Die Nestbox wurde nun über ein kurzes Schlauchstück mit einer weiteren Box verbunden, die ein weiteres Janet-Nest enthielt. Ein Teil der Ameisen zog in dieses um. Das Schlauchstück wurde nach einigen Tagen mit einem Wattebausch verschlossen. Die Königin verblieb mit dem Großteil des Volkes und der Brut (Puppen, Larven und mittlerweile wieder abgelegte Eier) in der einen Box. Aus der anderen Box wurden die *Formica*-Arbeiterinnen bis auf sieben herausgefangen. Diese erhielten drei schlüpfbereite *Polyergus*-Puppen. Das Verhalten der kleinen *Formica*-Gruppe gegenüber der ersten geschlüpften *Polyergus*-Arbeiterin unterschied sich nun deutlich: Es wurden keinerlei Anzeichen von Aggressivität sondern nur soziale Interaktionen beobachtet. Nachdem der zweite *Polyergus* geschlüpft war, wurden weitere fünf *Formica*-Arbeiterinnen und zusätzliche *Polyergus*-Puppen in die Box gesetzt. Auch jetzt war kein aggressives Verhalten zu beobachten. Mit jedem weiteren geschlüpften *Polyergus* wurde der Anteil der *Formica* in ungefähr gleichem Verhältnis erhöht, wobei jeweils auch die vorhandenen *Polyergus*-Puppen vom Nest mit der Königin in die andere Box eingebracht wurden. Nachdem zehn Amazonen geschlüpft waren, wurde durch vorübergehendes Öffnen des Verbindungsschlauches einer größeren Anzahl *Formica*-Arbeiterinnen ermöglicht, in die Box mit den *Polyergus*-Arbeiterinnen überzuwechseln. Auch in größerer Gruppe zeigten die *Formica*-Arbeiterinnen weder gegenüber den bereits vorhandenen noch gegenüber den in den Folgetagen schlüpfenden *Polyergus* aggressives Verhalten. Der Wattestopfen wurde daraufhin endgültig aus dem Verbindungsschlauch entfernt, so dass die beiden Kolonieteile wieder uneingeschränkter Kontakt hatten. Aggressionen blieben auch dann aus.

Von den drei ausgesetzten Initialvölkchen verblieben zwei an Ort und Stelle und konnten im folgenden Jahr weiter beobachtet werden. Die ersten geschlüpften *Polyergus*-Arbeiterinnen wurden Anfang Juni 2002 gesichtet. Eines der Völker produzierte bereits im Sommer 2003 Geschlechtstiere. Das dritte Volk (mit *F. fusca*-Ansatz) war unmittelbar nach dem Aussetzen umgezogen und konnte bisher nicht wiedergefunden werden.

Diskussion

Als Hintergrund für die Tötung der frisch geschlüpften *Polyergus* könnte man zunächst einen Abwehrmechanismus vermuten, gewissermaßen als zweite "Verteidigungslinie", wenn die erste, die Verhinderung der Usurpierung des Wirtsvolkes durch das *Polyergus*-Weibchen, durchbrochen ist. Durch fortgesetztes Töten der schlüpfenden *Polyergus* wäre die usurpierte Kolonie vorläufig auf diesem Status "eingefroren". Sie würde nach Verlust ihrer eigenen Königin(nen) hiervon allerdings nicht profitieren, da ihre Arbeiterinnen keinerlei weibliche sondern allenfalls männliche Nachkommen produzieren könnten. Eiablage und Aufzucht von Männchen bei *Formica*-Arbeiterinnen in *Polyergus*-Nestern wurde indessen nie beobachtet. Einen Nutzen könnten daher nur die umliegenden *Formica*-Kolonien ziehen, da die saisonalen Raubzüge auf sie entfallen würden.

Aus den künstlich gebildeten und im Freiland angesiedelten Kolonieansätzen (einschließlich der Mutterkolonie) waren erfolgreich *Polyergus*-Völker entstanden, ohne dass sich irgendwelche Hinweise auf das Töten frisch geschlüpfter Arbeiterinnen durch die vorhandenen Wirtsameisen ergaben. Insbesondere bei der Entstehung der Mutterkolonie konnten bei häufigen Kontrollen (Hochheben des Neststeines) nie direkte oder indirekte Anzeichen aggressiver Handlungen gegen die ersten, Anfang Juni 1997 geschlüpften *Polyergus*-Arbeiterinnen beobachtet werden.

Eine spezielle Disposition der lokalen *Formica*-Populationen zur Eliminierung von *Polyergus* auf diesem Wege scheidet somit aus, zumal diese Art in der Region extrem selten ist.

Als Ursache für das aggressive Verhalten der *Formica*-Arbeiterinnen gegen junge *Polyergus* können daher nur die speziellen Bedingungen im Kunstnest in Frage kommen. In der bisher vorliegenden Literatur finden sich keine vergleichbaren Beobachtungen bei Koloniegründungen von *P. rufescens* unter Laborbedingungen (s. z.B. D'ETTORRE & al. 1997). FOREL (1948) gibt eine Beobachtung Emery's wieder, die ein allerdings nur mäßiges Aggressionsverhalten der Wirtsameisen belegt: "... im Juli erschienen die ersten *Polyergus*-Arbeiterinnen. Eigentümlicherweise wurden letztere aber von den *fusca*-Arbeiterinnen nicht gerade freundlich behandelt, sondern an den Beinen und Fühlern herumgezerrt. Die Amazonen wehrten sich nicht dagegen und nachdem in den folgenden zwei Tagen viele weitere geschlüpft waren, hörte jede Feindseligkeit auf". Aktuell schildert jedoch ZWAHLEN (2004) ein identisches Verhalten bei einer letztlich erfolgreichen Koloniegründung im Kunstnest mit einem 2003 gefangenen *Polyergus*-Weibchen, das er von *F. fusca*-Ar-

beiterinnen adoptieren ließ. Vier noch im gleichen Jahr geschlüpfte *Polyergus* wurden unmittelbar getötet. Angaben, ob noch weitere Arbeiterinnen umgebracht wurden oder wieviele *Polyergus* an den Folgetagen schlüpften, fehlen.

Bei den o.g. Adoptionsversuchen mit *Polyergus*-Puppen bei verschiedenen *Formica*-Arten (D'ETTORRE & al. 2002) wurden ebenfalls einige der geschlüpfen *Polyergus*-Arbeiterinnen tot aufgefunden. Allerdings wurden bei den Tests nie aggressive Interaktionen beobachtet, und in der Überlebensrate der geschlüpfen Arbeiterinnen zeigten sich keine statistisch signifikanten Unterschiede zwischen den Versuchsvarianten. Die Akzeptanz der *Polyergus*-Puppen war jedoch in den fremden *Formica*-Koloniefragmenten (*F. cunicularia*, *F. rufibarbis*, *F. selysi* und *F. gagates*) gegenüber dem aus dem Stammvolk (*F. cunicularia* / *P. rufescens*) entnommenen Koloniefragment (= Kontrolle) deutlich reduziert.

Im grundsätzlichen Unterschied zu diesen Adoptionsversuchen wurde die *Polyergus*-Brut bei den hier beschriebenen Koloniegründungen unter Freiland- oder Laborbedingungen vom Ei an von den Wirtsameisen betreut.

Die im Labornest beobachteten Aggressionen der Wirtsameisen sind um so überraschender, als sie sich erst gegen die *Polyergus*-Imagines richteten, die Erkennung als "fremd" also erst zu diesem Zeitpunkt einsetzte. Daraus ist zu schließen, dass selbst Spuren eines eigenen Duftprofils genügte, die jungen *Polyergus* als "nicht zugehörig" zu identifizieren.

Entscheidend für die schließlich doch noch erfolgreiche Koloniegründung im Labornest war die Veränderung des Zahlenverhältnisses zwischen den Wirtsameisen und den schlüpfenden *Polyergus*. Die starke Verminderung des *Formica*-Anteils auf zunächst sieben Arbeiterinnen setzte das Aggressionspotential gegen die *Polyergus* offenbar vollständig herab. Zum einen war die Wahrscheinlichkeit geringer, dass sich individuell aggressivere *Formica*-Arbeiterinnen in der Gruppe befanden. Zum anderen könnte aber die für *P. rufescens* beschriebene Proctodealtrophallaxis (D'ETTORRE & ERRARD 1999) eine Rolle gespielt haben, die hier allerdings wohl aufgrund zu geringer Beobachtungsfrequenz nicht festgestellt werden konnte. Die jungen *Polyergus*-Arbeiterinnen sondern einen Flüssigkeitstropfen von der Abdominalspitze ab, der für die *Formica*-Arbeiterinnen sehr attraktiv ist. Die Proctodealtrophallaxis könnte nach Auffassung der Autorinnen die Integration der jungen *Polyergus* erleichtern, u.a. indem die abgesonderte Substanz eine befriedende Wirkung zeigt oder das Kennenlernen des *Polyergus*-Duftes seitens der Wirtsameisen fördert.

Warum gelang die Koloniegründung in den Freilandansätzen offensichtlich ohne Aggressionen der Wirte gegen die jungen *Polyergus* im Kunstnest aber nicht? Eine Erklärung hierfür könnte sein, dass in den

engen Galerien eines Freilandnestes die schlüpfenden *Polyergus* mit einer begrenzteren Anzahl von Wirtsarbeiterinnen als im weitkammerigen (aber nicht weitläufigen) Kunstnest kontaktieren. Sollte die Proctodealtrophallaxis tatsächlich von entscheidender Bedeutung sein, so könnte sie unter den Kunstnestbedingungen aufgrund der Kontakte mit sehr vielen Wirtsarbeiterinnen wirkungslos geblieben sein.

Dass die bereits geschlüpfen *Polyergus* bei der oben beschriebenen allmählichen Wiedervereinigung der beiden Kolonieteile nicht von den neu hinzugekommenen *Formica*-Arbeiterinnen attackiert wurden, kann mit der mittlerweile erfolgten Duftangleichung erklärt werden. Es bleibt jedoch die Frage, weshalb Aggressionen gegen die anschließend geschlüpfen *Polyergus* ausblieben. Denkbar ist, dass die Wirtsameisen sich an die vorhandenen *Polyergus*-Anteile im Kolonieduft gewöhnt hatten.

Die Hypothese, für die beobachteten Effekte ein Versagen der Integrationsstrategie unter bestimmten Bedingungen verantwortlich zu machen, erscheint somit weitaus plausibler als die Annahme eines Resistenzprozesses. ALLOWAY & DEL RIO PESADO (1983) beschreiben ein analoges Phänomen bei der dulotischen Myrmicine *Protomognathus americanus* und ihrem Wirt *Temnothorax* (= *Leptothorax* sg. *Myrafant*) *longispinosus*. Auch hier wurde in einer Initialkolonie die Brut des Sklavenhalters bis zum Puppenstadium gepflegt, die schlüpfenden Arbeiterinnen aber getötet. Zur Erklärung halten die Autoren ein Verständnis der Funktionsmechanismen bei der Nestgenossererkennung für erforderlich. Generell erscheint die Evolution eines "Meuter"-Verhaltens bei versklavten Ameisen unwahrscheinlich, da ein solches Merkmal kaum verbreitet werden könnte (GLADSTONE 1981).

Eine genauere und systematische Untersuchung wäre wünschenswert, insbesondere die Überprüfung, ob die Beobachtungen unter den beschriebenen Laborbedingungen reproduzierbar sind. Die o.g. Mitteilung ZWAHLEN's (2004) bestätigt, dass die beschriebenen Effekte kein Einzelfall sind.

Danksagung

Herrn Alfred Buschinger danke ich für wertvolle Hinweise und Diskussionen.

Zusammenfassung

Bei einer Koloniegründung von *Polyergus rufescens* (ein *Polyergus*-Weibchen mit 200 - 300 *Formica*-Arbeiterinnen) unter Laborbedingungen wurden alle *Polyergus*-Arbeiterinnen unmittelbar nach dem Schlüpfen von ihren *Formica*-Wirten getötet. Dies war sowohl bei *F. fusca* der Fall als auch nach der Umstellung auf eine Mischpopulation von *F. rufibarbis* / *F. cunicularia*. In einer isolierten Gruppe von zunächst sieben *Formica*-Arbeiterinnen unterblieben Aggressionen gegen die schlüpfenden *Polyergus*,

auch nach schrittweiser Verstärkung mit weiteren *Formica*-Arbeiterinnen und nach der Zusammenführung mit der Kolonie. Es ist zu vermuten, dass das feindselige Verhalten durch die besonderen räumlichen Verhältnisse im Kunstnest ausgelöst wurde, wobei die frisch geschlüpften *Polyergus*-Arbeiterinnen einer zu großen Zahl von Wirtsameisen ausgesetzt waren. Dadurch könnten die Integrationsstrategien (weitgehende chemische Insignifikanz, Proctodealtrophallaxis) der jungen *Polyergus* unterlaufen worden sein.

Literatur

- ALLOWAY, T.M. & DEL RIO PESADO, M.G. 1983: Behaviour of the slave-making ant, *Harpagoxenus americanus* (EMERY) and its host species under seminatural laboratory conditions. – *Psyche* 90: 425-436.
- BUSCHINGER, A. 1966: Untersuchungen an *Harpagoxenus sublaevis* NYL. (Hym. Formicidae) I. - Freilandbeobachtungen zur Verbreitung und Lebensweise. – *Insectes Sociaux* 13: 5-16.
- D'ETTORRE, P. & ERRARD, C. 1998: Chemical disguise during colony founding in the dulotic ant *Polyergus rufescens* LATR. (Hymenoptera, Formicidae). – *Insect Social Life* 2: 71-77.
- D'ETTORRE, P. & ERRARD, C. 1999: Trophallaxie proctodeale chez la fourmis esclavagiste *Polyergus rufescens*. – *Insectes Sociaux* 12: 61-64.
- D'ETTORRE, P., ERRARD, C., IBARRA, F., FRANCKE, W. & HEFETZ, A. 2000: Sneak in or repel your enemy: Dufour's gland repellent as a strategy for successful usurpation in the slave-maker *Polyergus rufescens*. – *Chemoecology* 10: 135-142.
- D'ETTORRE, P., MONDY, N., LENOIR, A. & ERRARD, C. 2002: Blending in with the crowd: social parasites integrate into their host colonies using a flexible chemical signature. – *Proceedings of the Royal Society London* 269: 1911-1918.
- D'ETTORRE, P. MORI, A. & LE MOLI, F. 1997: Haplometrotic founding by the slave-making ant *Polyergus rufescens* (Hymenoptera, Formicidae). – *Italian Journal of Zoology* 64: 49-53.
- FOREL, A. 1948: Die Welt der Ameisen. Ausgewählt und übersetzt von Heinrich Kutter. Rotapfel Verlag Zürich.
- GLADSTONE, D.E. 1981: Why there are no slave ant rebellions. – *American Naturalist* 117: 779-781.
- LENOIR, A., D'ETTORRE, P., ERRARD, C. & HEFETZ, A. 2001: Chemical ecology and social parasitism in ants. – *Annual Review of Entomology* 46: 573-99.
- MORI, A., D'ETTORRE, P. & LE MOLI, F. 1994: Mating and post-mating behaviour of the European Amazon ant, *Polyergus rufescens* (Hymenoptera Formicidae). – *Bolletino di Zoologia* 61: 203-206.
- SEIFERT, B. 1996: Ameisen: beobachten, bestimmen. – Naturbuch Verlag, Augsburg, 352 pp.
- ZWAHLEN, H. 2004: Erfolgreiche Koloniegründung einer Amazonenameisen-Königin im Gips-Beobachtungsnest. – *Ameisenschutz aktuell* 2/04: 50-52.