

Taxonomie, Funktionsmorphologie und Zoogeographie der saharischen Wüstenameise *Cataglyphis fortis* (FOREL 1902) stat. nov.

(Insecta: Hymenoptera: Formicidae).

Von

RÜDIGER WEHNER,
Zürich.

Mit 26 Abbildungen, 1 Farbtafel und 2 Tabellen.

Abstract: Taxonomy, functional morphology, and zoogeography of the Saharan desert ant, *Cataglyphis fortis* (FOREL 1902) stat. nov. (Insecta: Hymenoptera: Formicidae).

Cataglyphis fortis, the former *C. albicans* var. *fortis* (FOREL 1902), is separated from *C. albicans* (ROGER 1859) and established as a new species. ♂ and ♀ are described for the first time. The distinction between *albicans* and *fortis* is based on morphological characters of both ♂ and ♀. In ♀♀, diagnostic criteria are body size, lengths of femur, tibia and tarsus, lengths of 3rd and 4th segments of maxillary palps, lengths of 1st and 2nd funicular segments, and shape of petiole. In ♂♂, the genital armature strikingly differs between the two species in all its parts. The ecological niche filled by *fortis* is defined in terms of locomotor behaviour, foraging strategy, and type of habitat. Most probably, *fortis* is an endemic *Cataglyphis* species confined to the salty plains of the North African chotts and sebkhas which are flooded during the winter torpidity of the *fortis* colonies.

Inhalt.

1. Einleitung.	89
2. Taxonomie.	95
3. Funktionsmorphologie.	106
a) Bewegungsapparat und lokomotorisches Verhalten.	106
b) Sehfeldgröße.	116
4. Verhaltensökologie.	123
5. Zoogeographie.	124
6. Summary, Résumé, ملخص.	125
7. Schriften.	131

1. Einleitung.

Die langbeinigen Wüsten- und Steppenameisen der Gattung *Cataglyphis* FOERSTER 1850 gehören zu den auffälligsten Erscheinungen der Insektenfauna altweltlicher Trockengebiete. Dazu tragen eine Reihe von Verhaltensmerkmalen bei: Alle Arten der Gattung sind rein tagaktiv. Vor allem während der heißesten Stunden des Tages jagen sie mit hoher Geschwindigkeit und der für die meisten Arten charakteristischen

Körperhaltung — dem aufgestellten Metasoma — über die ausgetrockneten Sand- und Steinböden ihres nordafrikanischen, vorder- und zentralasiatischen Verbreitungsgebietes. Sie legen keine Pheromon-Spuren, zeigen kein Rekrutierungsverhalten, sondern begeben sich stets individuell auf Beutesuche. Bei einzelnen Arten können sie sich dabei mehr als hundert Meter weit vom Nest entfernen, bis zu zwei Stunden lang nach Beute suchen, d. h. Laufstrecken von mehr als einem Kilometer zurücklegen, bis sie schließlich auf dem Rückweg mit Hilfe optischer Navigationsverfahren geradlinig die oft unscheinbare Öffnung ihrer unterirdischen Nester ansteuern (zum Navigationsmechanismus siehe WEHNER 1981b, 1982; zur Beutesuchstrategie siehe WEHNER et al. 1983, SCHMID-HEMPEL 1983).

Trotz dieser auffälligen Verhaltensmerkmale und des markanten Erscheinungsbildes vieler ihrer Vertreter hat die Gattung in jüngster Zeit keine taxonomische Bearbeitung erfahren. Der einzige umfassende Bestimmungsschlüssel liegt mehr als 50 Jahre zurück (SANTSCHI 1929). Wegen seiner schwerfälligen und weithin unsystematischen Klassifizierung kleinster Struktur- und Farbvarianten ist er heute nur noch beschränkt brauchbar. Besonders nachteilig wirkt sich der Umstand aus, daß der männliche Genitalapparat, der — wie schon EMERY (1906) hervorhebt — gerade bei der Gattung *Cataglyphis* sehr auffällig und in allen seinen Teilen merkmalsreich ausgebildet ist, in keinem Fall als taxonomisches Merkmal herangezogen wird. Statt dessen gründet sich die Beschreibung zahlloser Subspecies und Varietäten auf geringfügige Variationen von ♀-Merkmalen, die jeweils nur an wenigen Typus-Exemplaren erhoben werden, bei kritischer Nachprüfung dagegen häufig innerhalb der Variationsbreite des betrachteten Merkmals liegen. "One looks in vain among the thousands of dubious names and useless descriptions . . . for a real sign of a developing critical approach, but all that meets the eye is 'sp. nov.', 'subsp. nov.', 'var. nov.', punctuated very occasionally by an irrelevant figure or an unworkable key" (BROWN 1955: 572).

In neuerer Zeit hat sich nur ARNOLDI (1964) ausführlicher mit der Taxonomie der Gattung *Cataglyphis* befaßt. Seine Studie, die sich auf den asiatischen Raum, vor allem die Südstaaten der Sowjetunion, bezieht, legt besonderen Wert auf die Struktur des männlichen Genitalapparates, ohne freilich auch hier die offensichtlich große Variationsbreite der einzelnen Teile dieses Organs in die Abgrenzung von Arten und Unterarten systematisch einzubeziehen. Sowohl die unterschiedlichen Bewertungskriterien (♀♀ bzw. ♂♂) als auch die unterschiedlichen geographischen Regionen, in denen SANTSCHI und ARNOLDI tätig waren (Nordafrika bzw. Zentralasien), erschweren einen Vergleich der von beiden Autoren beschriebenen Formen.

Besonders unübersichtlich gestalten sich die Verhältnisse bei der *Cataglyphis-albicans*-Gruppe. Einerseits hat SANTSCHI (1929) die von ROGER (1859) beschriebene *Cataglyphis albicans* so weit gefaßt, daß sie bei ihm eine Reihe zweifellos selbständiger Arten einschließt, andererseits jedoch aufgrund unbedeutender Merkmalsvariationen einiger weniger Individuen eine derartige Fülle nur unscharf abgegrenzter Unterarten und Varietäten beschrieben, daß eine Zuordnung neuen Fundmaterials zu diesen Taxa nicht möglich ist. Wie schon früher bemerkt (WEHNER 1981a), können z. B. die Subspecies *a. kaiouana* SANTSCHI 1912, *a. opaca* SANTSCHI 1912 und *a. semitonsa* SANTSCHI 1926 aufgrund der verwendeten, sehr variablen Merkmale alle der Nominatform *a. albicans* (ROGER 1859) unterstellt werden. Verbreitungsmäßig besiedeln sie dieselben Habitate der mitteltunesischen (und allgemein nordafrikanischen) Steppenregion.

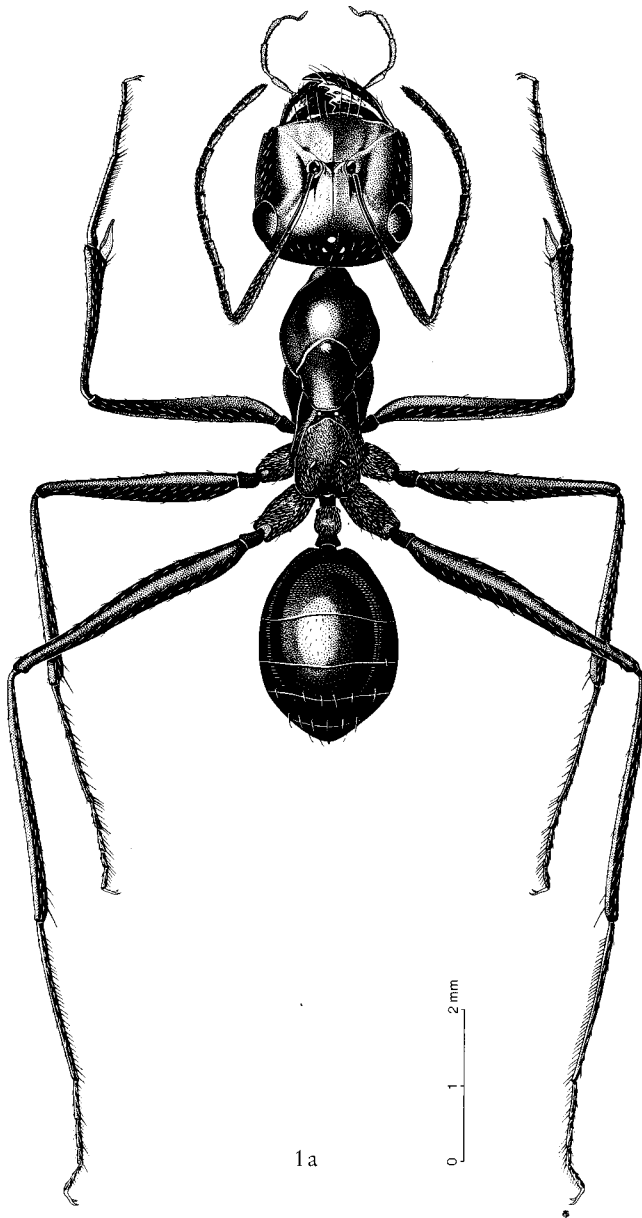
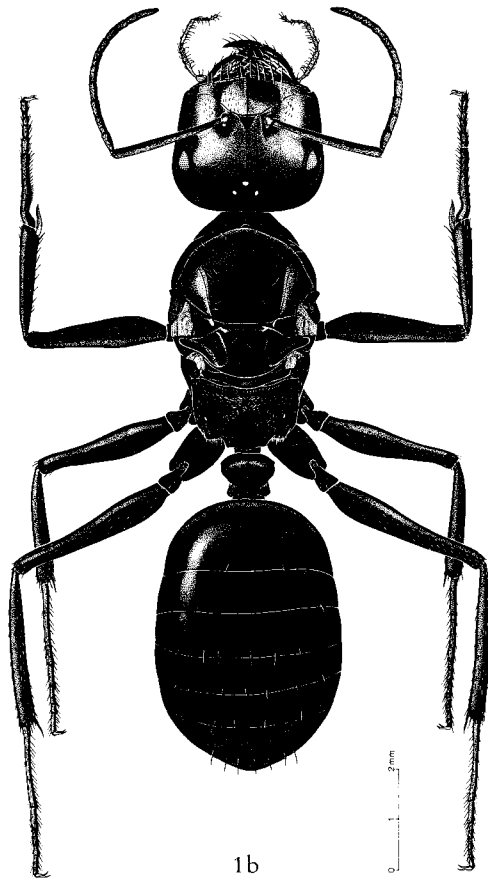
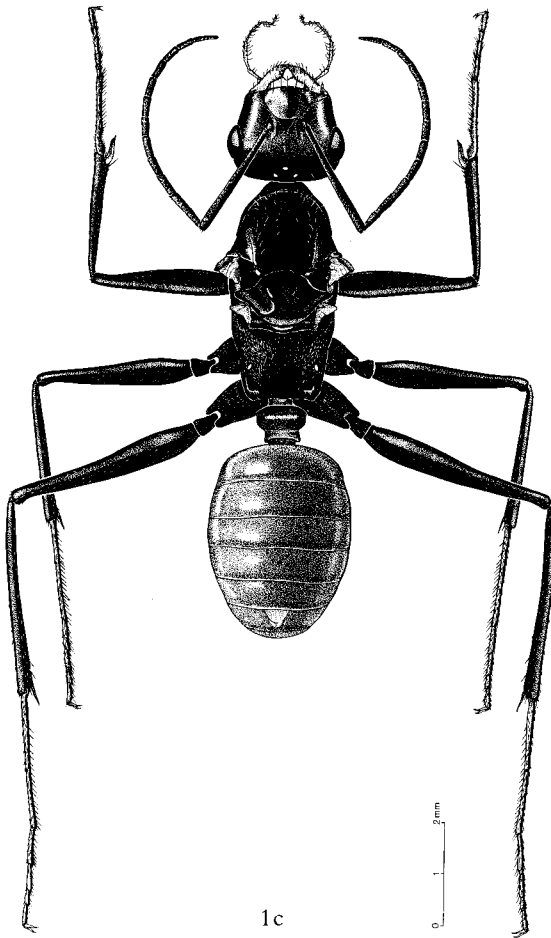


Abb. 1. *Cataglyphis fortis*; Dorsalansicht. — a) ♀; b) ♀; c) ♂.
Cataglyphis fortis; dorsal view. — a) ♀; b) ♀; c) ♂.



Bei dieser minutiösen Beschreibung zahlreicher Varianten muß erstaunen, daß innerhalb des Verbreitungsgebietes der oben genannten *albicans*-Formen eine von SANTSCHI nicht beobachtete *Cataglyphis*-Art auftritt, die zwar in ihrem allgemeinen Erscheinungsbild *albicans* äußerst ähnlich sieht, z. B. die gleiche metallisch glänzende, schwarze Körperoberfläche besitzt, sich jedoch in Körpergröße, Laufverhalten und einigen damit korrelierten funktionsmorphologieschen Merkmalen sowie im Bau des männlichen Genitalapparates eindeutig von letzterer Art unterscheidet. Auch ökologisch läßt sie sich von *albicans* deutlich abgrenzen, indem sie ein von allen anderen *Cataglyphis*-Arten gemiedenes Habitat besiedelt: relativ feuchte Standorte, wie sie im südtunesisch-nordalgerischen Raum in Chotts, Sebkhas und auf küstennahen Inundationsflächen auftreten. Sind solche oft von Salzausfällungen überzogenen Flächen als Mikrohabitate mosaikartig mit den angrenzenden Steppenböden verzahnt, können die Neststandorte beider Arten in engster räumlicher Nachbarschaft liegen (WEHNER 1981a).



Vom Südrand des algerischen Oued Rhir hat FOREL (1902) einige *Cataglyphis*-♀♀ als *Myrmecocystus* [= *Cataglyphis*] *albicans* var. *fortis* beschrieben und folgendermaßen charakterisiert: “De 6 à 9 mill. de long. Pubescence blanche du metanotum très apparente et forte, visible aussi au pronotum.” Wie eine Inspektion der entsprechenden Syntypus-Exemplare zeigt, stimmt FORELS *albicans* var. *fortis* jedoch in allen untersuchten Merkmalen mit der oben genannten Art überein (zur Kopffärbung siehe S. 96). Die neue Art ist daher als *C. fortis* (FOREL 1902) zu bezeichnen. Allerdings hat FOREL weder 1902 noch bei späterer Gelegenheit Geschlechtstiere beschrieben, so daß sich die hier getroffene Zuordnung allein auf die ♀♀ beziehen kann. ESCHERICH (1902), EMERY (1906) und SANTSCHI (1912) zitieren FORELS Angaben, steuern jedoch kein neues Datenmaterial bei. Die beiden einzigen weiteren in der Literatur beschriebenen Funde stammen von KARAWAJEW (1912) aus dem nördlichen Oued Rhir (Biskra) und von BERNARD (1953) aus dem Chott el Djerid. Letzterer Autor hat allerdings die Identität der fünf von ihm als *halophila* beschriebenen ♀♀ mit

FORELS *albicans* var. *fortis* nicht erkannt. Doch läßt sich im folgenden klar zeigen, daß BERNARDS *halophila* mit *fortis* zu synonymisieren ist.

Die vorliegende Arbeit versucht, *fortis* aufgrund von Merkmalen sowohl der ♂♂ als auch der hier erstmals beschriebenen ♂♂ und ♀♀ als eigenständige Art von *albicans* abzugrenzen. Über die taxonomische Charakterisierung (Kapitel 2) hinaus werden dabei besonders jene Merkmalskomplexe betrachtet und in ihrer funktionsmorphologischen Bedeutung diskutiert (Kapitel 3), die zur ökologischen Einnischung dieser neuen *Cataglyphis*-Art (Kapitel 4 und 5) geführt haben könnten. Da *fortis* und *albicans* oft sympatrisch mit *bicolor* (FABRICIUS 1793) auftreten, alle drei Arten über ähnliche Beutespektren und Beutesuchstrategien verfügen, *fortis* zudem größtenteils genau zwischen die kleinere *albicans* und größere *bicolor* fällt, wird *bicolor* an einigen Stellen in den Vergleich mit einbezogen.

Belegstücke der behandelten Taxa wurden in der Sammlung des Forschungsinstitutes Senckenberg hinterlegt.

Dank s a g u n g: Folgende Institutionen haben mir bereitwillig Untersuchungsmaterial ausgeliehen oder an Ort und Stelle die Durchsicht ihrer Sammlungen ermöglicht. Die Namen der betreffenden Kuratoren und Gewährspersonen, die mir die Arbeit an ihren Institutionen ermöglichten und Sammlungsmaterial überließen, sind in runden Klammern genannt. Ihnen allen sei für ihre Hilfe herzlich gedankt. Die betreffenden Institutionen werden im Text mit ihren Acronymen bezeichnet.

BMNH — British Museum, Natural History, London (B. BOLTON).

MSNG — Museo Civico di Storia Naturale „Giacomo Doria“, Genova (R. POGGI).

ZMHB — Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität, Berlin (E. KÖNIGSMANN)

MHNG — Muséum d'Histoire Naturelle, Genève (C. BESUCHET)

MHNP — Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris (J. CASEVITZ WEULERSSE)

NHMB — Naturhistorisches Museum, Basel (C. BARONI URBANI)

Für ihre Bemühungen bei der Beschaffung von Belegmaterial, für Diskussionen und Korrespondenzen danke ich ferner Dr. C. BARONI URBANI (Naturhistorisches Museum Basel), Prof. Dr. F. BERNARD (Nice), Dr. G. DELYE (Université de Marseille), Dr. B. GABRIEL (Technische Universität Berlin), Prof. Dr. J. KUGLER (University of Tel Aviv) und Dr. J. R. WALTHER (Freie Universität Berlin). Mein ganz besonderer Dank gilt dabei Herrn Dr. C. BARONI URBANI für seine stets stimulierende Hilfe in taxonomischen Fragen.

Gewidmet sei die Arbeit meiner Frau, dipl. nat. SYBILLE WEHNER-VON SEGESSER, die mich bei vielen Reisen in die Sahara begleitet und das Sammeln von Belegmaterial sowie Feldbeobachtungen und -experimente mit mir gemeinsam durchgeführt hat. Danken möchte ich Frau CHRISTIANE BORN, Herrn dipl. nat. CHRISTOPH ZOLLIKOFER und Herrn dipl. nat. FELIX SACHS für anatomische und optische Messungen, ganz besonders jedoch Frau BORN für ihre vielfältige Hilfe bei der Durchführung des vorliegenden Projekts und die sorgfältige Betreuung meiner *Cataglyphis*-Sammlung. Ein Teil des hier verarbeiteten *fortis*-Materials wurde von meinen Mitarbeitern Dr. PAUL SCHMID-HEMPEL, dipl. nat. REGULA SCHMID-HEMPEL und dipl. nat. KARL FENT in Tunesien und Algerien gesammelt. Die *Cataglyphis*-Abbildungen haben Frau EWA WEBER (Abb. 2-3, 9-10, 22) und Frau SABINE SCHRÖER (Tafel 1) nach Sammlungsexemplaren der entsprechenden Arten oder fotografischen Aufnahmen angefertigt.

Dank gilt auch allen, die uns bei unseren Fahrten in der algerischen Sahara geholfen haben, insbesondere M. MOKHTARI ABDELKRIM für seine spontane und selbstlose Hilfe im Mai 1982.

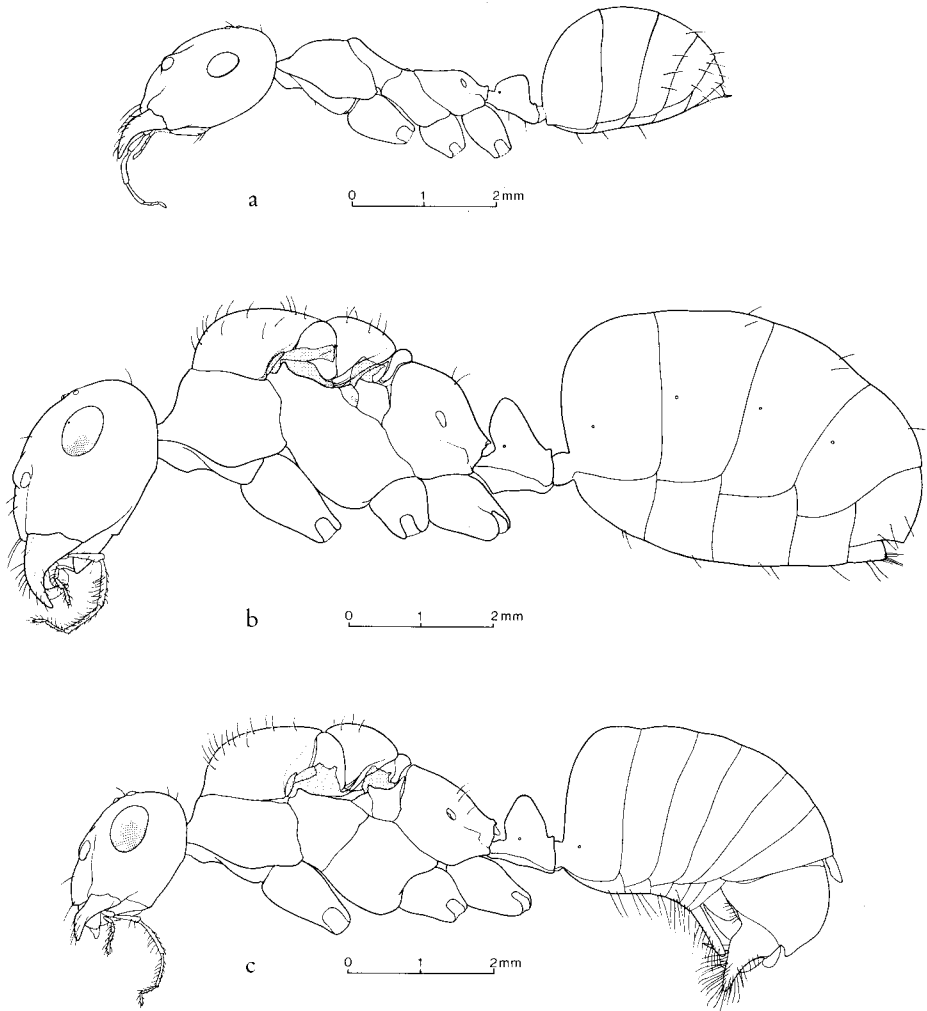


Abb. 2. *Cataglyphis fortis*; Seitenansicht. — a) ♂; b) ♀; c) ♂.
Cataglyphis fortis; lateral view. — a) ♂; b) ♀; c) ♂.

2. Taxonomie.

Cataglyphis fortis (FOREL 1902) stat. nov.

1902 *Myrmecocystus albicans*, var. *fortis* FOREL, Ann. Soc. ent. belgique, 46: 156, ♀.

1912 *Cataglyphis albicans*, var. *fortis* SANTSCHI, Bull. Soc. Hist. nat. Afr. Nord, 4: 149, ♀.

1953 *Cataglyphis halophila* BERNARD, Bull. Soc. Sci. nat. Tunisie, 6: 48, ♂, syn. nov.

Im folgenden werden bei den Meßdaten stets die Mittelwerte (\bar{x}) und in Klammern die Extremwerte, Standardabweichungen (s) sowie die Anzahl vermessener Individuen (n) angegeben. Wenn nicht anders vermerkt, beziehen sich die berechneten Unterschiedswahrscheinlichkeiten (p) auf Vergleiche mittels t -Test.

Beschreibung: ♀: Vgl. Abb. 1, 2a und 22.

Länge: $\bar{x} = 7.0$ mm (5.5-9.6 mm; $s = 0.04$ mm; $n = 202$). Vgl. Abb. 11.

Farbe: Ganzer Körper schwarz glänzend; der höchste Glanz liegt auf Hinterkopf und Metasoma. Wie bei *albicans* beruht er auf einer flach-schuppigen Cuticula-Textur (Abb. 4 und 5). Bei den Exemplaren des südlichen Oued Rhir, aus dem auch FÖRELS Belegexemplare stammen, erscheint der Kopf leuchtend rotbraun; Pro- und Mesonotum sind dunkler rotbraun getönt. Hinterer Alitrunk weiß behaart. Antennen sowie Tibia und Tarsus zumindest der Vorderbeine oft rotbraun bis gelblich.

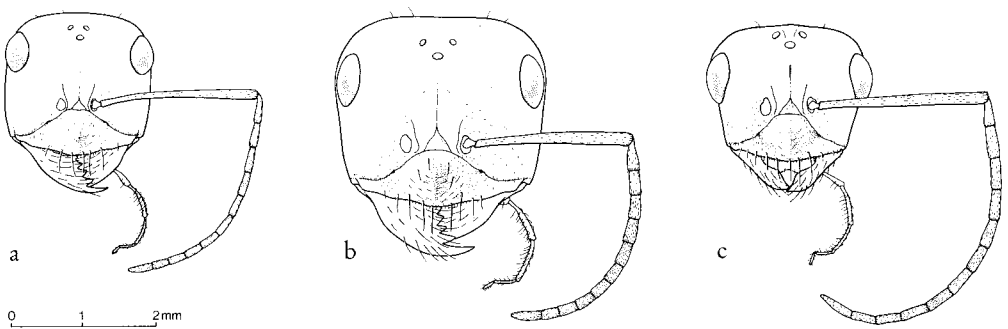


Abb. 3. *Cataglyphis fortis*; Kopf in Frontalansicht. — a) ♀; b) ♀; c) ♂.
Cataglyphis fortis; head in frontal view. — a) ♀; b) ♀; c) ♂.

Kopf: Vgl. Abb. 3a, 6, 7 und 20. Verhältnis Kopflänge (Entfernung zwischen Kopfberrand und Unterkante des Clypeus, gemessen auf Höhe des medianen Ocellus) zu Kopfbreite (auf Höhe des ventralen Augenrandes): $\bar{x} = 1.05$ (0.96-1.12; $s = 0.03$; $n = 50$). Verhältnis Augenlänge (längster Durchmesser) zu Kopflänge: $\bar{x} = 0.29$ (0.24-0.33; $s = 0.01$; $n = 20$). Kopfseitenränder fast parallel verlaufend; Kopfhinter- rand stark gerundet. Lange Borsten am ventralen Rand der Frons. Alle drei Ocelli voll ausgebildet. Verhältnis Scapus-Länge zu Kopfbreite: $\bar{x} = 1.09$ (1.07-1.13; $s = 0.03$; $n = 10$). Verhältnis Funiculus-Länge (Segmente I-XI) zu Kopfbreite: $\bar{x} = 1.65$ (1.57-1.75; $s = 0.05$; $n = 10$). Zur relativen Länge der Funiculus-Segmente I-XI siehe Abb. 6.

Nach BERNARDS (1953) Zeichnung der Funiculus-Segmente stehen bei den als *halophila* beschriebenen Exemplaren die ersten beiden Funiculus-Segmente im Verhältnis 1:0:0.9, was genau den *fortis*-Daten entspricht. Auch die in BERNARDS *halophila*-Antenne recht beträchtliche Länge des 3. Funiculus-Segments liegt innerhalb der Streubreite der *fortis*-Werte.

Mandibeln relativ schlank, stark längs gerippt, 5zählig; basale Zähne I-III am kürzesten und von gleicher Länge. Maxillarpalpen-Segmente III und IV mit langen weißen Borsten bestanden. Verhältnis der Längen von Maxillarpalpus-Segmenten III und IV: $\bar{x} = 1.17$ (1.01-1.39; $s = 0.12$; $n = 99$). Bei *albicans* besitzen beide Segmente gleiche Länge: Das Verhältnis der Maxillarpalpus-Segmente III und IV beträgt $\bar{x} = 1.00$ (0.78-1.22; $s = 0.10$; $n = 105$). Die *albicans*- und *fortis*-Werte sind mit $p < 0.001$ signifikant voneinander verschieden (Abb. 7).

Alitrunk: Vgl. Abb. 2a, 5a, 13-19 und 21. Verhältnis der Länge des Alitrunk zur Kopfbreite: $\bar{x} = 1.50$ (1.39-1.56; $s = 0.05$; $n = 20$). Dieser Wert gilt für mittelgroße Tiere (Kopfbreite 1.75-1.85 mm). Mesonotum konkav, rostral das Pronotum deutlich überwölbend. Dicht anliegende weiße Behaarung vor allem auf Mesosternum und Epinotum, aber auch auf Coxen II und III. Rostraler Saum des Mesonotum kahl, glänzend. Metathorax-Spirakeln erhöht. Bezogen auf die Körpergröße besitzt *fortis* bei allen drei Beinpaaren relativ längere Femora, Tibiae, Basitarsi und Tarsi II-V als *albicans* (und *bicolor*). Für Femur I-III sind diese Verhältnisse in Abb. 13-15 quantitativ belegt. Zur Länge der übrigen Beinlieder siehe Abb. 16-19.

Petiolus: Kubisch. Die Umrissprofile von 12 auf gleiche Größe projizierten Petioli werden in Abb. 8 mit dem Petiolus-Profil von *albicans* verglichen. Das Verhältnis Petiolus-Höhe (dorsoventrale Erstreckung) zu Petiolus-Länge (longitudinale Erstreckung) beträgt 1.09 (0.95-1.27; $s = 0.07$; $n = 48$). Oberkante und senkrecht abfallende Hinterkante schließen einen Winkel von ca. 70° ein. Dorsal leichte Behaarung in Längsrichtung.

In allen untersuchten Merkmalen stimmen die hier beschriebenen ♀♀ mit den Syntypen von FORELS (1902) *albicans* var. *fortis* [MHNG] überein (siehe z. B. die Längen der Funiculus-Segmente und der Femora in Abb. 6 und 15). Sie stammen von insgesamt 38 Fundorten der süd-tunesisch-nordalgerischen Chott-Region, u. a. von genau der Salzfläche bei Touggourt, der — nach einer handschriftlichen Eintragung zu schließen — auch FORELS Belegexemplare entnommen wurden. Leider sind die 5 ♀♀, die BERNARD (1953) als *halophila* beschrieben und offiziell dem MHNP als Syntypen übergeben hat, von ihm ausgeliehen und auf Anfrage nicht erhältlich (BERNARD, in litt.). Doch liegen alle vom Autor genannten Meßdaten im Streubereich der *fortis*-Werte (zum Funiculus siehe S. 96). Auch der Fundort stimmt mit mehreren eigenen *fortis*-Fundplätzen überein. Das gleiche gilt für jene ♀ der Pariser ANDRÉ-Sammlung, die BERNARD (1953) zum *halophila*-Cotypus erhoben hat (Fundort Biskra, ein Schwerpunkt der *fortis*-Verbreitung). Trotz intensiver Nachforschungen von Mme J. C. WEULERSSE (in litt.) ist dieser Cotypus nicht mehr auffindbar.

Metasoma: Seitlich nicht zusammengedrückt; Vorderfläche kugelig; stark glänzend.

♀: Vgl. Abb. 2c.

Länge: $\bar{x} = 11.7$ mm (11.5-11.9 mm; $s = 0.70$ mm; $n = 5$).

Farbe: Kopf, Pro-, Meso- und Metanotum rotbraun. Weiße, eng anliegende Behaarung auf Episternum, Mesosternum und Epinotum stark ausgebildet; schwächere Behaarung auf Pronotum, Coxen und Petiolus. Metasoma schwarz glänzend.

Kopf: Vgl. Abb. 3c. Verhältnis Kopflänge zu Kopfbreite (Definition siehe Beschreibung ♀): $\bar{x} = 0.92$ (0.84-0.98; $s = 0.05$; $n = 5$). Verhältnis Augenlänge zu Kopflänge: $\bar{x} = 0.28$ (0.22-0.35; $s = 0.03$; $n = 5$). Kopfseitenkanten parallel. Medianer Ocellus leicht oval und etwas größer als laterale Ocelli. Mandibeln 5zählig.

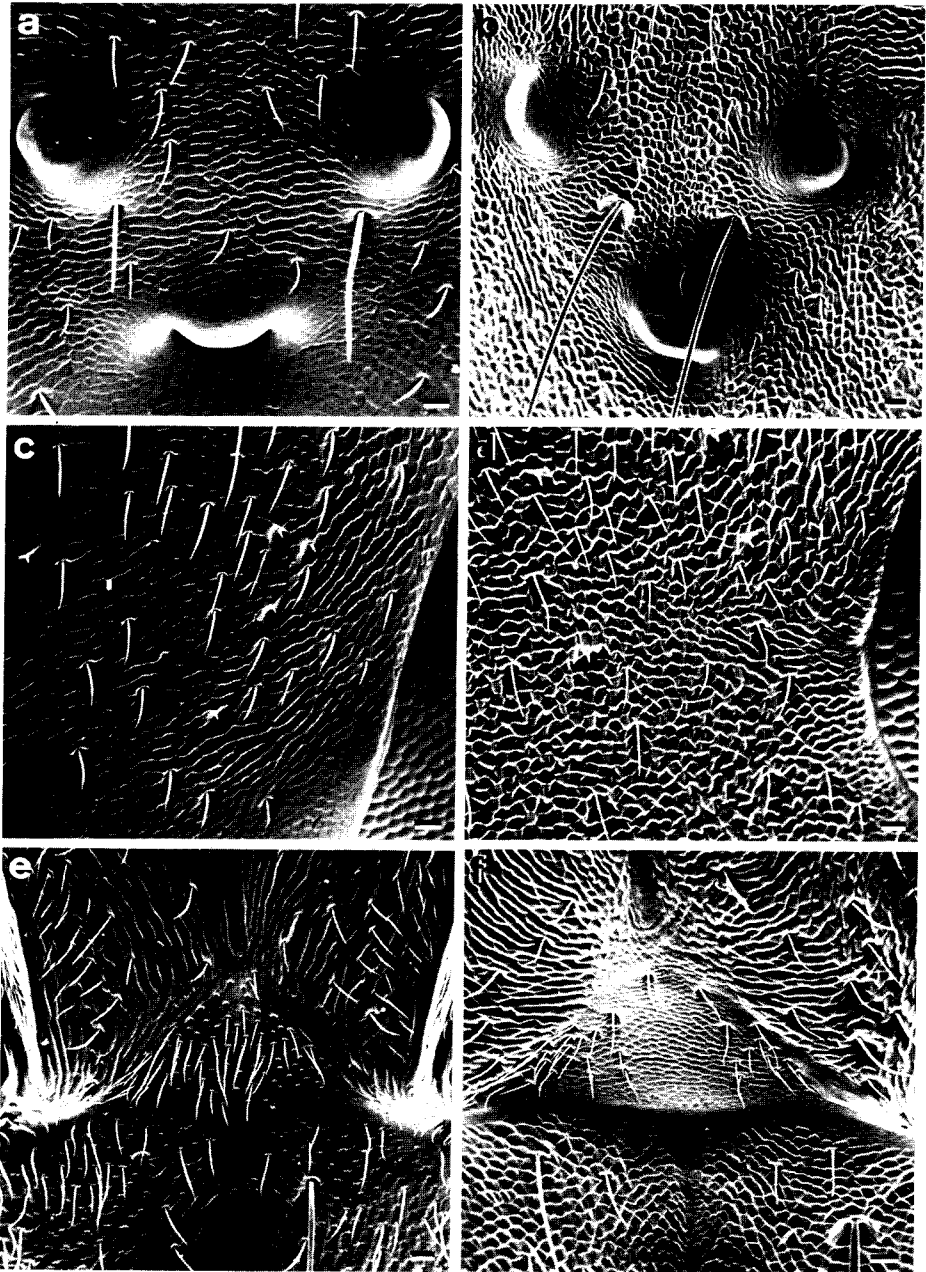


Abb. 4. Cuticula-Textur des Kopfes von *Cataglyphis fortis* (linke Reihe: a, c, e) und *Cataglyphis bicolor* (rechte Reihe: b, d, f). — a, b) Ocellenregion; c, d) medianer Augenrand; e, f) Stirnfeld. Die flach-schuppige Cuticula-Textur von *fortis* (und *albicans*), die bei diesen Arten den metalli-

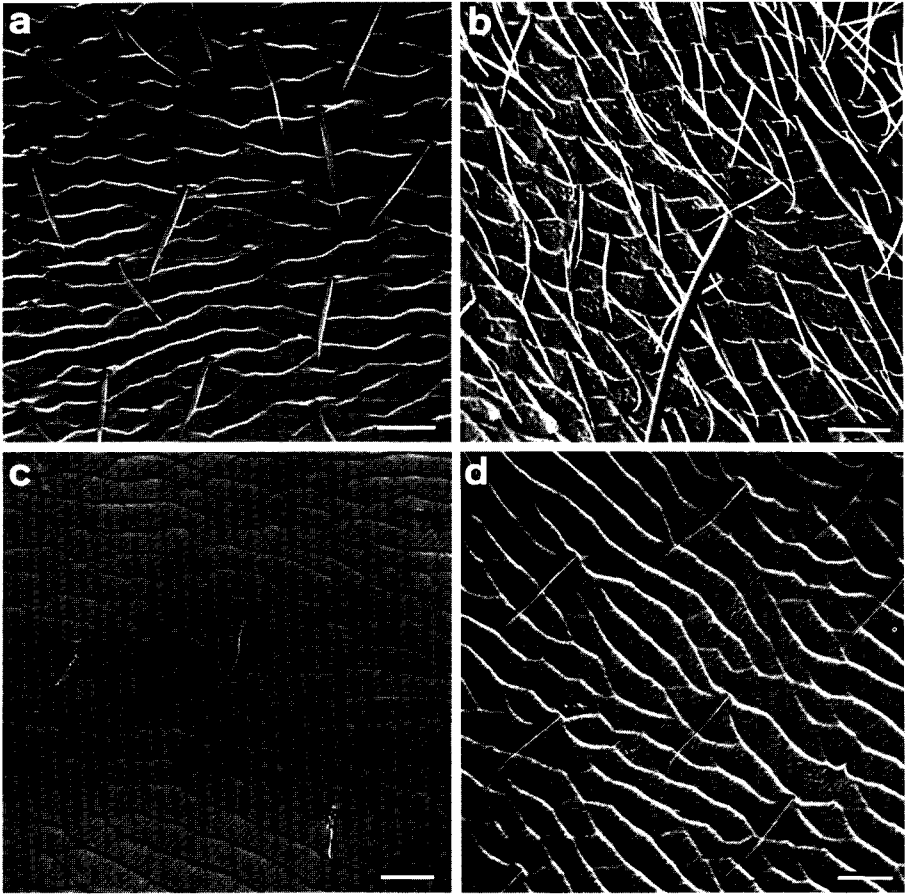


Abb. 5. Cuticula-Textur von Alitrunk und Metasoma bei *Cataglyphis fortis* (linke Reihe: a, c) und *Cataglyphis bicolor* (rechte Reihe: b, d). a, b: Pronotum, dorsal; c, d: Tergit 1, medianer Teil. —REM Aufnahmen. Alle Maßstäbe 20 μm .

Fine structure of the cuticle of alitrunk and metasoma in *Cataglyphis fortis* (left row: a, c) and *Cataglyphis bicolor* (right row: b, d). a, b: Pronotum, dorsal; c, d: tergite 1, medial part. — Scanning electron micrographs. Scale marks: 20 μm .

schon Glanz der Körperoberfläche bewirkt, unterscheidet sich deutlich von der tief gravierten, netzartigen Textur der matt erscheinenden Cuticula von *bicolor*. Siehe auch Abb. 5. — REM Aufnahme. Alle Maßstäbe: 20 μm .

Fine structure of the head cuticle of *Cataglyphis fortis* (left row: a, c, e) and *Cataglyphis bicolor* (right row: b, d, f). — a, b) Ocellar region; c, d) area near the medial border or the compound eye; e, f) frontal area. Obviously, it is the smooth, scaly fine structure of the *fortis* (as well as *albicans*) cuticle that accounts for the extremely shiny appearance of these two *Cataglyphis* species. In contrast, the mat surface of the *bicolor* head seems to be caused by the deeply engraved, reticulate structure of the cuticle. See also Fig. 5. — Scanning electron micrographs. Scale marks: 20 μm .

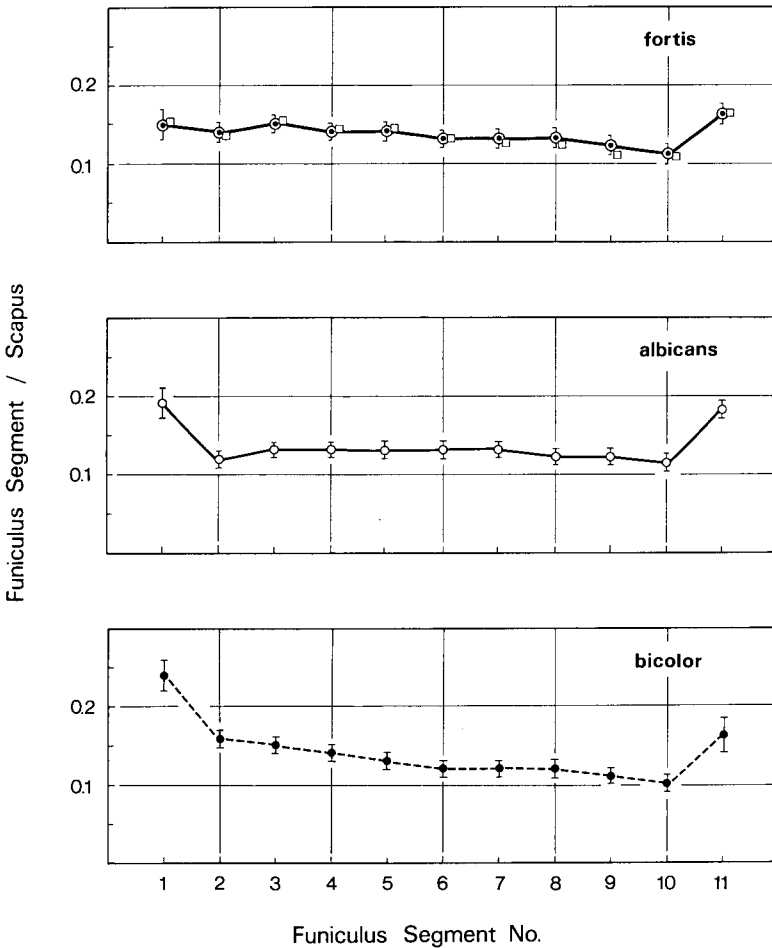


Abb. 6. Die relativen Längen der Funiculus-Segmente bei den *Cataglyphis*-Arten *fortis*, *albicans* und *bicolor*. Als Relativmaß dient das Verhältnis von Länge des betreffenden Funiculus-Segments zur Länge des Scapus. Jede Kreissignatur (\odot , \circ , \bullet) stellt den Mittelwert (\pm Standardabweichung) von 30 Einzelmessungen dar. In das *fortis*-Diagramm sind zusätzlich (\square) die Daten für *FOREL's albicans var. fortis* eingetragen, die anhand der 6 Syntypus-Exemplare (MHNG) ermittelt wurden. Die Standardabweichungen liegen in der gleichen Größenordnung wie jene der übrigen Werte.

The relative lengths of the funicular segments nos. 1-11 in three *Cataglyphis* species: *fortis*, *albicans*, and *bicolor*. The relative lengths (ordinate) are obtained by dividing the length of each funicular segment by the length of the scapus. In \odot , \circ , and \bullet the means and standard deviations ($n = 30$) are given. In the upper graph (*fortis*), data taken from the 6 syntype specimens of *FOREL's albicans var. fortis* (MHNG) are included (\square ; mean values).

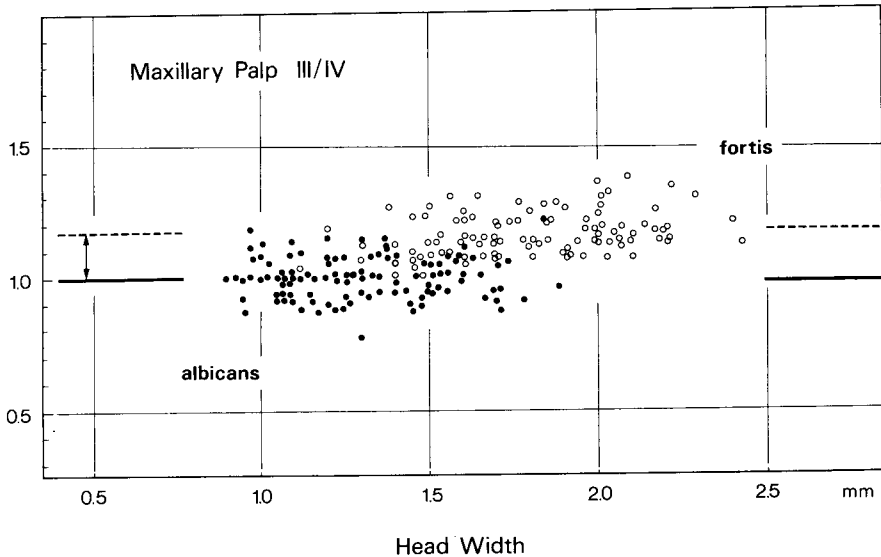


Abb. 7. Das Verhältnis der Längen von 3. zu 4. Maxillarpalpus-Segment bei verschiedenen großen Individuen von *Cataglyphis fortis* (○) und *C. albicans* (●). Als Maß der Körpergröße dient die Kopfbreite (Abszisse). Die Mittelwerte der Segmentverhältnisse III/IV sind durch horizontale Linien gekennzeichnet (unterbrochene Linie: *fortis*; stark ausgezogene Linie: *albicans*). Die Differenz zwischen den *fortis*- und *albicans*-Werten (siehe Doppelpfeil) ist mit $p < 0.001$ signifikant gesichert.

The ratio of the lengths of segments nos. III and IV of the maxillary palps in *Cataglyphis fortis* (○) and *C. albicans* (●). Data are presented for specimens varying over the whole range of body sizes as expressed in terms of head widths (abscissa). For both *fortis* and *albicans* the mean values are indicated by dashed and solid lines, respectively. The difference between the two sets of data (see double-pointed arrow) is highly significant ($p < 0.001$).

Alitrunk: Vgl. Abb. 2c und 21. Pronotum vorn leicht konkav. Scutum stark aufgewölbt; Scutellum flach konvex; beide stark glänzend. Vorderer Rand des Scutums mit einzelnen weißen Borsten bestanden.

Petiolus: Squamiform. Vorderseite leicht konvex, Hinterseite flach. Dorsale Kante median eingekerbt. Fein behaart.

Metasoma: Einzelne Borsten auf Sterna und hinteren Terga.

♂: Vgl. Abb. 2b.

Länge: $\bar{x} = 10.3$ mm (9.5-10.8 mm; $s = 0.43$ mm; $n = 20$).

Farbe: Kopf, Antennen, Alitrunk, Petiolus, Coxen und Femora schwarz, Metasoma gelb-braun.

Kopf: Vgl. Abb. 3b. Verhältnis Kopflänge zu Kopfbreite (Definitionen siehe Beschreibung ♀): $\bar{x} = 0.93$ (0.89-0.97; $s = 0.04$; $n = 10$). Verhältnis Augenlänge zu Kopflänge: $\bar{x} = 0.37$ (0.33-0.42; $s = 0.03$; $n = 10$). Kopf-Seitenkanten nach ventral

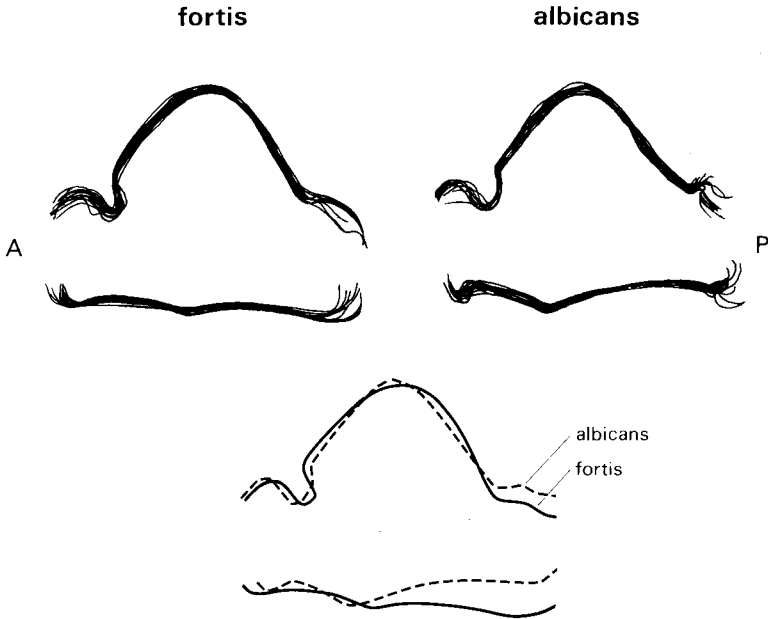


Abb. 8. Umrissformen des Petiolus (Seitenansicht) von *Cataglyphis fortis* und *C. albicans*. Die Petioli verschieden großer Individuen wurden herauspräpariert, fotografiert und dann auf gleiche Größe kopiert. Die oberen beiden Abbildungen zeigen die übereinander projizierten Umrissformen von jeweils 12 Petioli. Im unteren Bild sind die Mittelwertsprofile von *fortis* (ausgezogene Linie) und *albicans* (unterbrochene Linie) nach dem Prinzip maximaler Flächenüberlappung kombiniert. Die Unterschiede liegen vor allem in der bei *albicans* mehr kantig-kubischen Form des Petioluskopfes und der stärker profilierten Ventralseite. A: anterior; P: posterior.

Lateral view of the petiolus of *Cataglyphis fortis* and *C. albicans*. The line drawings are based on photographic pictures of isolated petioli. In both species, the line drawings taken from the petioli of 12 different sized specimens are superimposed in such a way that they all appear the same size (upper figures). In the lower figure, the mean profiles of the petioli of *fortis* (solid line) and *albicans* (dashed line) are combined so as to exhibit maximum overlap of the two areas. A: anterior; P: posterior.

konvergierend. Medianer Ocellus quer-oval, breiter als laterale Ocelli. Ocelli stärker ausgeprägt als bei ♀ und ♂. Mandibeln kurz; 1zählig; dunkelbraun; mit langen Borsten besetzt. Scapus ragt zu ca. $\frac{2}{3}$ über Kopf-Seitenrand hinaus.

Alitrunk: Vgl. Abb. 2b und 21. Pronotum schmal, mit Querrillen-Textur. Scutum, Scutellum und Metanotum stark glänzend. Einzelne stehende Borsten auf Vorderrand des Scutums. Mesosternum und Epinotum anliegend weiß behaart.

Petiolus: Form wie bei ♀, doch ohne dorsale Einkerbung.

Metasoma: Sterna mit Querreihen langer, abstehender Borsten. Genitalapparat (vgl. Abb. 9): Subgenitalplatte (Abb. 10a) mit zwei lateralen Zähnen, innen mit medianer Rippe, die distal in paarigen stumpfen Höckern endet. Mediane Höcker sehr

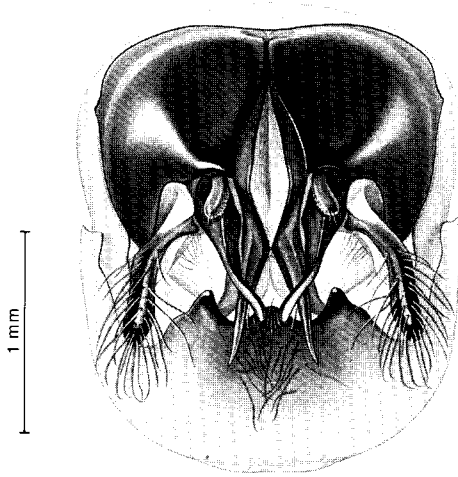
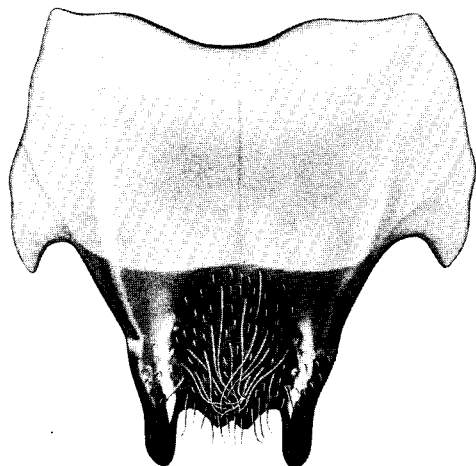


Abb. 9. *Cataglyphis fortis*, ♂ Genitalapparat. Gesamtansicht des Metasoma-Hinterendes.
Cataglyphis fortis, ♂ genitalia. Posterior view of the whole genital armature.

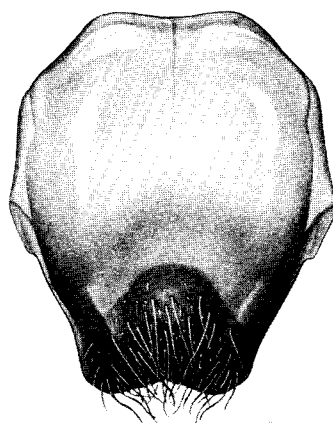
viel kürzer als laterale Zähne. Squamula (Abb. 10b) breitflächig nach außen vorgewölbt, mit leicht konkavem ventralen Rand; hinten eingekerbt und in kurzen Sporn auslaufend. Stipes (Abb. 10b) konisch, etwa gleich lang wie Squamula, dicht mit abstehenden Borsten besetzt. Lacinia kurz, innen mit feinen Zähnen bestanden. Volsella mehr als doppelt so lang wie Lacinia; scheidenförmig, distal (an der nach vorn weisenden Spitze) abgestumpft, nach vorn unten gekrümmt; an hinterer Konvexität mit Zähnenplatte (Abb. 10c). Sagitta (Abb. 10d) in drei nach vorn gerichtete Zähne auslaufend, von denen die beiden ventralen einen spitzen Winkel einschließen.

Aus allen Vergleichen geht klar hervor, daß es sich bei FORELS (1902) *albicans* var. *fortis*, BERNARDS (1953) *halophila* und unseren eigenen insgesamt > 500 ♀♀ um Angehörige des gleichen Taxons handelt. Wie zahlreiche diagnostische ♀-Merkmale (S. 103), vor allem aber auch der Bau der hier erstmals beschriebenen ♂ Genitalia (S. 102) eindeutig zeigen, ist diesem Taxon der Status einer von *albicans* klar abzugrenzenden Art zuzuweisen, die nach nomenklatorischen Regeln den Namen *Cataglyphis fortis* (FOREL 1902) tragen muß.

Differentialdiagnose: Aufgrund aller Teile des ♂-Genitalapparates läßt sich *fortis* eindeutig von *albicans* abgrenzen (Abb. 10). Die ♀♀ unterscheiden sich zudem signifikant in ihrer Körpergröße. Die Kopfbreite beträgt bei *fortis* \bar{x} = 1.92 mm (1.25-2.45 mm; s = 0.02 mm; n = 202), bei *albicans* \bar{x} = 1.25 mm (0.75-1.75 mm; s = 0.07 mm; n = 236) (Abb. 11). Neben der Körpergröße dienen zur Diskrimination der ♀♀ von *fortis* und *albicans* die relativen Beinlängen, insbesondere die Längen von Femur (Abb. 13-15) und Tibia (z. B. das Verhältnis Femur III/Kopfbreite: 1.72 bei *fortis*, 1.39 bei *albicans*; beide Werte gelten für Tiere derselben Körpergröße [Kopfbreite 1.50-1.70 mm]; vgl. Abb. 11), das Verhältnis des 3. zum 4. Segment des Maxillarpalpus (1.17 bei *fortis*, 1.00 bei *albicans*; Abb. 7), das Verhältnis des

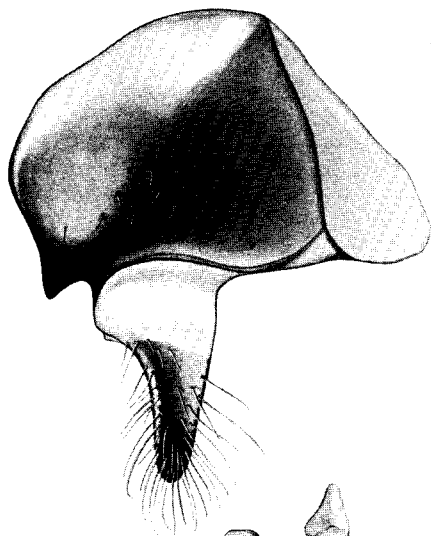


fortis

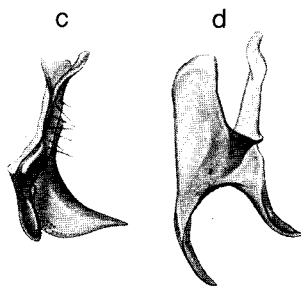
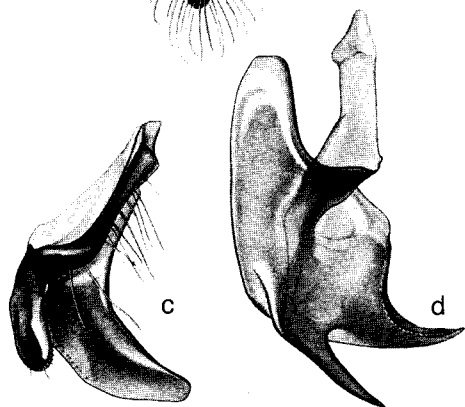
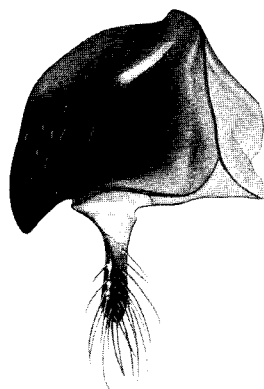


a

albicans



b



1 mm

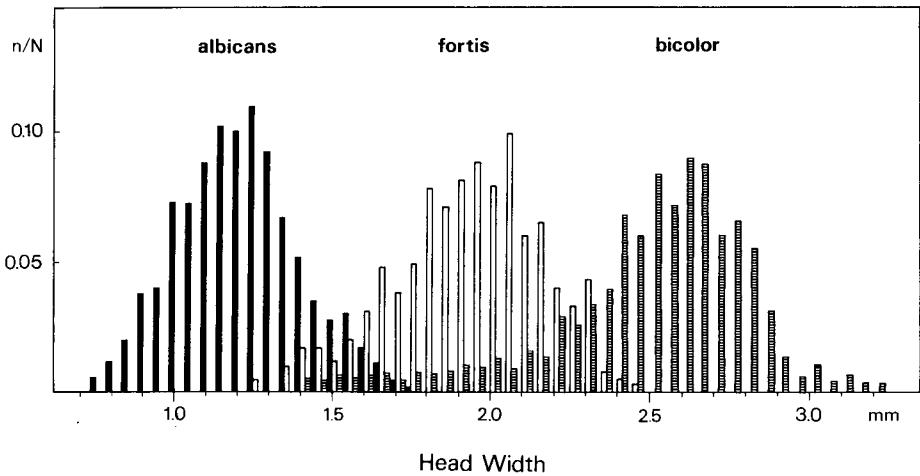


Abb. 11. Größenverteilung der ♂♂ von *Cataglyphis fortis* (weiße Säulen), *C. albicans* (schwarze Säulen) und *C. bicolor* (schraffierte Säulen). Als Maß der Körpergröße dient die Kopfbreite (zur Relation Kopfbreite/Thoraxlänge siehe Abb. 20). Die Intervallbreite der Histogramme beträgt 0,05 mm. Bei *fortis* (N = 604) und *albicans* (N = 1219) wurden alle ♂♂ je einer Kolonie, bei *bicolor* (N = 350) gleich große Stichproben von Innen- und Außendiensttieren mehrerer Kolonien vermessen. n bezeichnet die Zahl der Individuen pro Größenintervall.

Size distributions of the ♂♂ of *Cataglyphis fortis* (white bars), *C. albicans* (black bars) and *C. bicolor* (hatched bars). The body size is expressed in terms of head width (for the relation of head width to length of alitrunk see Fig. 20). Along the abscissa the length of each interval is 0,05 mm. In *fortis* (N = 604) and *albicans* (N = 1219) data were taken from all ♂♂ of one colony of either species. In *bicolor* (N = 350) equal sized samples of inside and outside workers were obtained from various colonies. n denotes the number of specimens per interval (size class).

1. zum 2. Segment des Funiculus (1,08 bei *fortis*, 1,59 bei *albicans*; vgl. Abb. 6) und — in weniger auffälligem Maße — die Form des Petiolus (Abb. 8). Alle diese Merkmale unterscheiden *fortis* eindeutig von *albicans*. Es handelt sich bei diesen beiden *Cataglyphis*-Arten also keinesfalls um zwei der für Ameisen so charakteristischen morphologisch schwer abgrenzbaren Zwillingsarten (CROZIER 1981).

Von *bicolor* unterscheiden sich *fortis* und *albicans* nicht nur anhand der Struktur des ♂-Genitalapparates, sondern auch aufgrund einer Reihe von Merkmalen, die die ♂♂ von *fortis* und *albicans* gemeinsam auszeichnen. Hierzu zählen der starke Kör-

◀ Abb. 10. Die einzelnen Segmente des ♂ Genitalapparates von *Cataglyphis fortis* (linke Reihe) und *C. albicans* (rechte Reihe). — a) Subgenitalplatte; b) Squamula [Gonocoxite] mit Stipes [Gonostylus]; c) Lacinia [Cuspis] und Volsella [Digitus]; d) Sagitta [Gonapophyse]. Terminologie nach DONISTHORPE (1927) [MICHENER (1956)].

Segments of the ♂ genitalia of *Cataglyphis fortis* (left row) and *C. albicans* (right row). — a) subgenital plate; b) squamula [gonocoxite] with stipes [gonostylus]; c) lacinia [volsellar cuspid] and volsella [volsellar digitus]; d) sagitta [gonapophyse]. Terminology according to DONISTHORPE (1927) [MICHENER (1956)].

perglanz, die kubische Form des Petiolus, der quadratische Kopfumriß und die mehr kugelige Form des Metasomas. Ferner lassen sich die ♂♂ aller drei Arten bereits aufgrund ihrer Körpergröße gegeneinander abgrenzen (Abb. 11).

3. Funktionsmorphologie.

a) Bewegungsapparat und lokomotorisches Verhalten.

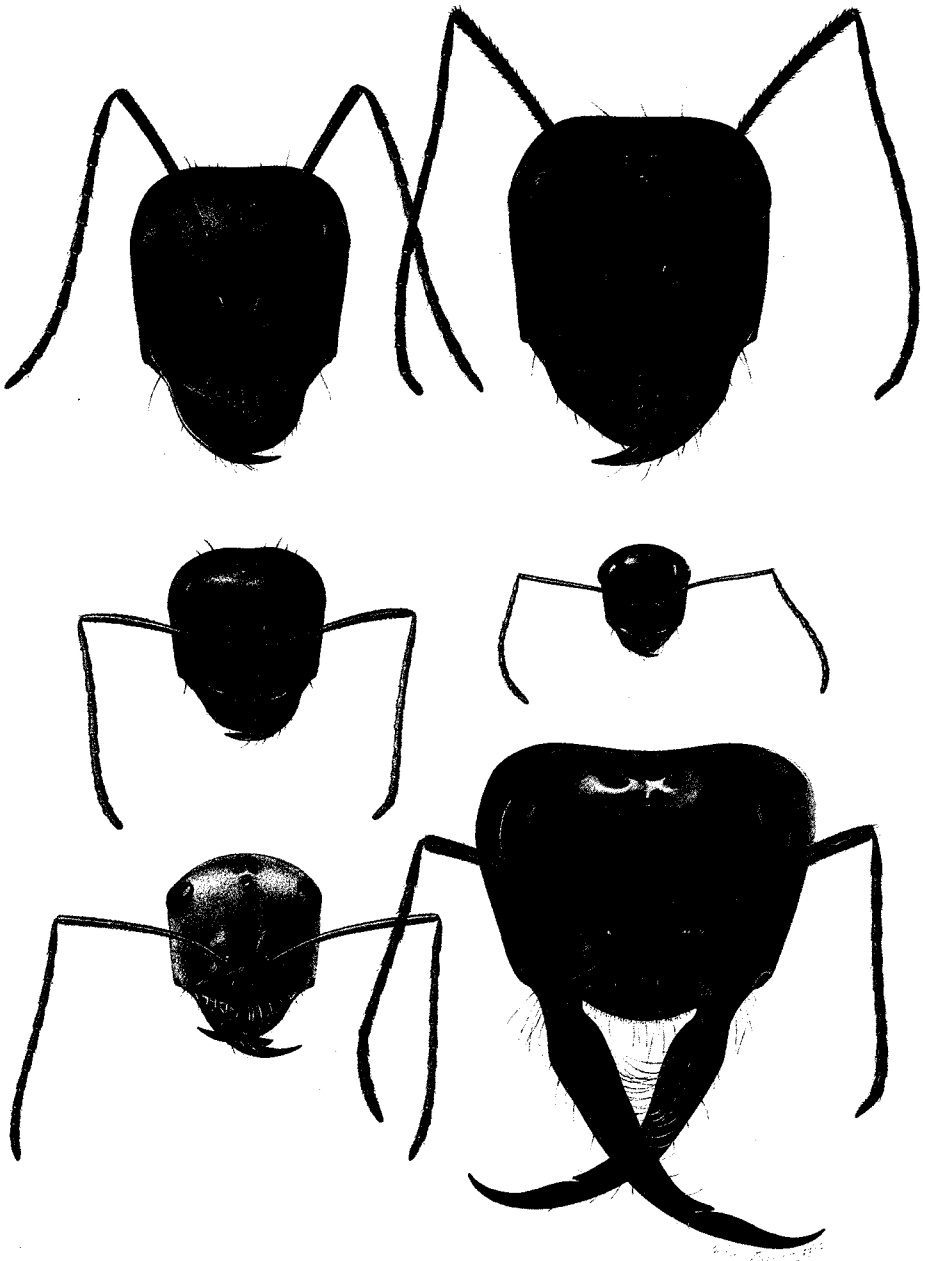
Die ersten Anzeichen dafür, daß es sich bei *fortis* um eine eigenständige Art handeln könnte, stammen von Beobachtungen des Laufverhaltens. Schon bei frühen Versuchen zur visuellen Navigation von *bicolor* und *albicans* fiel auf, daß sich einige „*albicans*“-Formen durch besonders hohe Translations- und Rotationsgeschwindigkeiten auszeichneten und hierin sogar die größere *bicolor* übertrafen. Nach Einzelbildanalysen von Filmaufnahmen (zeitliche Abtastbasis 40 ms) erreichen sie Rotationsgeschwindigkeiten von 4000°/sec und Translationsgeschwindigkeiten von 0,7 m/sec (Abb. 12), konkurrieren also in der Schnelligkeit ihrer Wendemanöver mit den fluggewandtesten Insekten (*Syrirta pipiens*, Syrphidae; COLLETT & LAND 1975). Dabei dürften die Daten der Abb. 12 noch nicht einmal Maximalgeschwindigkeiten darstellen. Es wurde lediglich darauf geachtet, daß die gefilmten Beutesuchläufe gleich großer Individuen von *fortis* und *albicans* unter gleichen experimentellen Bedingungen erfolgten.

Bei der Evolution von *fortis* scheint demnach ein Verhaltensmerkmal in ganz besonderem Masse prämiert worden zu sein, das die Gattung *Cataglyphis* generell auszeichnet und in funktionellem Zusammenhang mit der Suchstrategie eines tagaktiven, individuell jagenden "foragers" steht: hohe Lokomotionsgeschwindigkeit. Anatomisch entspricht diesem Merkmal die für *Cataglyphis* schon auf den ersten Blick so charakteristische extreme Beinlänge. Sie erreicht bei *fortis* ihr Maximum.

Anhand Abb. 13-15 lassen sich die Längen aller drei Beinpaare von *fortis*, *albicans* und *bicolor* vergleichen. Dabei ist jeweils die Femur-Länge (F) gegen die Länge des Alitrunk (AT) aufgetragen. Letztere dient als Maß der Körpergröße. Die Einzeldaten wurden zu Klassen der Intervallbreite $\Delta(AT) = 0,25$ mm gruppiert und die zugehörigen Mittelwerte (\bar{x}_{AT} ; \bar{x}_F), Standardfehler (\bar{s}_{AT} ; \bar{s}_F ; $\bar{s} = s/\sqrt{n}$) und Regressionsgeraden (Tab. 1) berechnet. Die Standardfehler längs der Abzisse sind so gering (0,021 \cong

Tafel 1. Vorderansicht des Kopfes von *Cataglyphis bicolor* (FABRICIUS 1793) ♂, Teboursouk, TN (oben links); *Cataglyphis bicolor* (FABRICIUS 1793) ♂, Maharès, TN (oben rechts); *Cataglyphis fortis* (FOREL 1902) ♂, Maharès, TN (Mitte links); *Cataglyphis albicans* (ROGER 1859) ♂, Maharès, TN (Mitte rechts); *Cataglyphis bombycina* (ROGER 1859) ♂ minor, Bou Azoua, TN/DZ (unten links); *Cataglyphis bombycina* (ROGER 1859) ♂ major, Bou Azoua, TN/DZ (unten rechts). ▶

Plate 1. Frontal view of head of *Cataglyphis bicolor* (FABRICIUS 1793) ♂, Teboursouk, TN (upper row left); *Cataglyphis bicolor* (FABRICIUS 1793) ♂, Maharès, TN (upper row right); *Cataglyphis fortis* (FOREL 1902) ♂, Maharès, TN (middle row left); *Cataglyphis albicans* (ROGER 1859) ♂, Maharès, TN (middle row right); *Cataglyphis bombycina* (ROGER 1859) ♂ minor, Bou Azoua, TN/DZ (lower row left); *Cataglyphis bombycina* (ROGER 1859) ♂ major, Bou Azoua, TN/DZ (lower row right).



R. WEHNER: Taxonomie, etc. der *Cataglyphis fortis*.

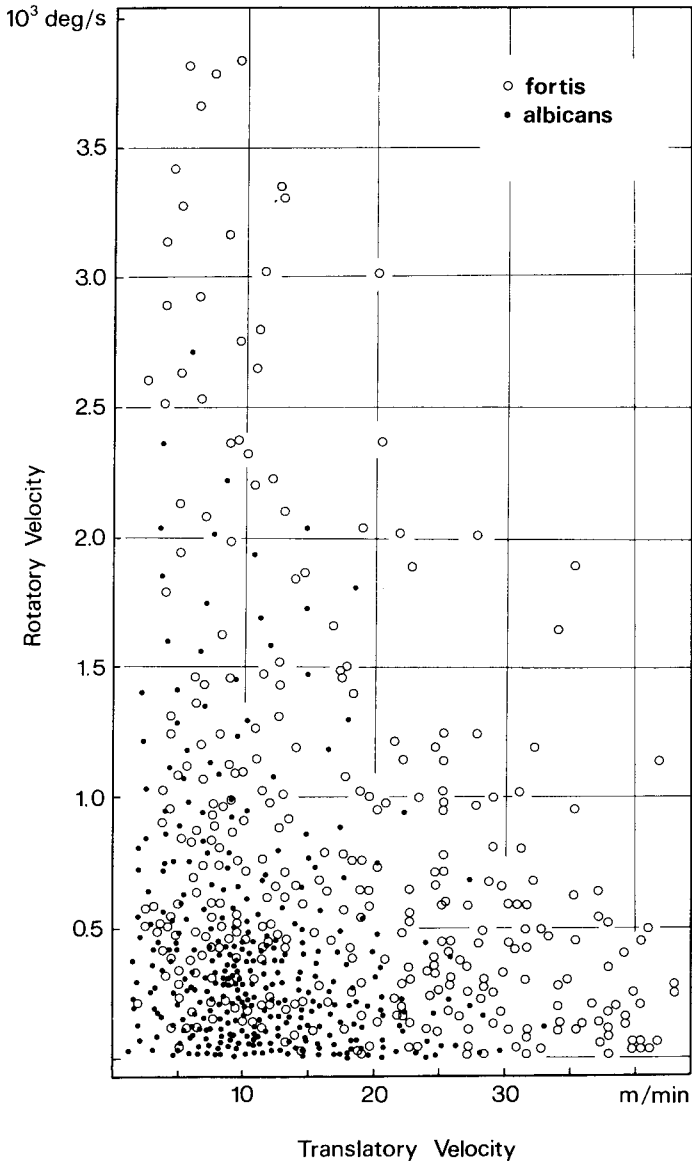
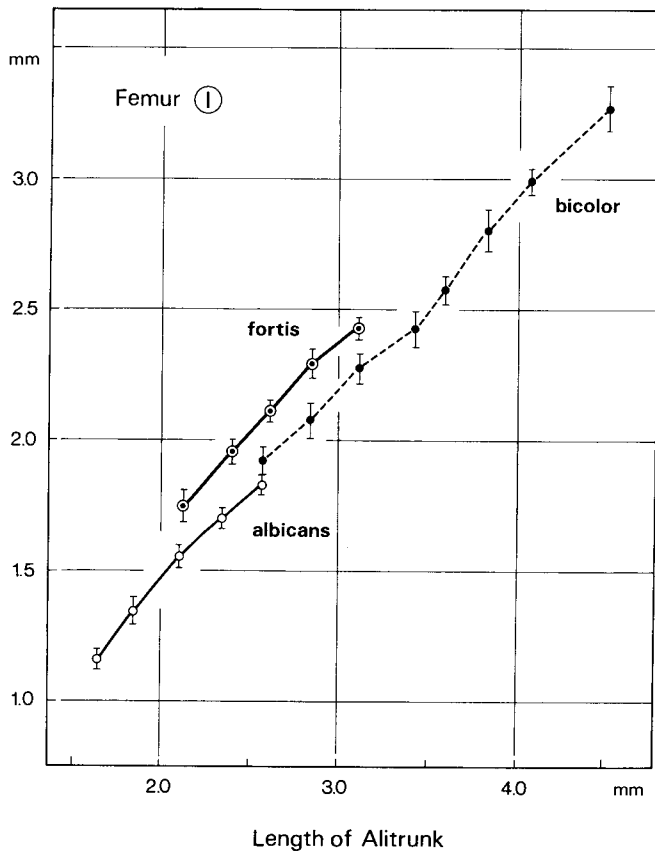


Abb. 12. Translations- und Rotationsgeschwindigkeiten von *Cataglyphis fortis* (○) und *C. albicans* (●). Zwei gleich große Individuen beider Arten wurden während der gleichen Tageszeit bei der Beutesuche gefilmt und die Lauftrajektorien in Einzelbildanalysen ausgewertet. Zeitliche Abtastbasis $\Delta t = 40 \text{ ms}$.

Translatory and rotatory velocities of *Cataglyphis fortis* (○) and *C. albicans* (●). The foraging paths of two equal sized specimens of *fortis* and *albicans* were recorded by motion pictures and examined by single frame analyses ($\Delta t = 40 \text{ ms}$).

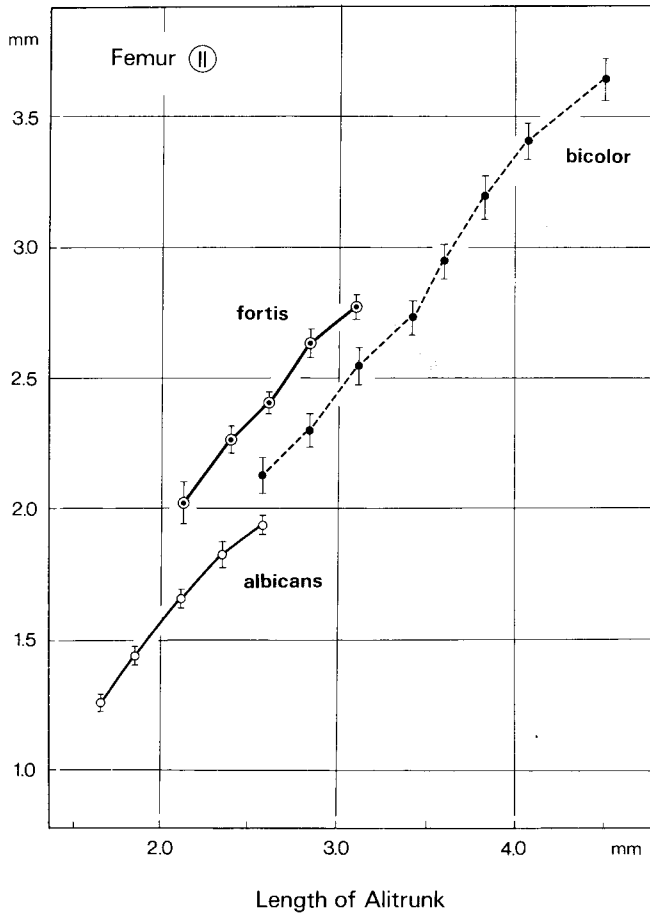


13

Length of Alitrunk

Abb. 13-15. Femur-Längen von Vorder- (I; Abb. 13), Mittel- (II; Abb. 14) und Hinterbeinen (III; Abb. 15) der drei *Cataglyphis*-Arten *fortis* (○), *albicans* (○) und *bicolor* (●). Die Daten (Mittelwerte \pm Standardfehler) sind gegen die Alitrunklänge (Abszisse) aufgetragen und längs der Abszisse zu Klassen der Intervallbreite 0.25 mm gruppiert. Gesamtzahl vermessener Individuen $N = 286$. Abb. 15 enthält zusätzlich die an den 6 Syntypus-Exemplaren von FOREL's *albicans* var. *fortis* (MHNG) vermessenen Femur-III-Werte (□; Mittelwerte der Femur-Längen von linkem und rechtem Hinterbein). Die zugehörigen linearen Regressionen sind in Tab. 1 angegeben.

Lengths of femora of forelegs (I; Fig. 13), middle legs (II; Fig. 14) and hind legs (III; Fig. 15) in three *Cataglyphis* species: *fortis* (○), *albicans* (○), and *bicolor* (●). Data are plotted against length of alitrunk which serves as a measure of body size. Along the abscissa data are grouped into classes each covering 0.25 mm. The bars mark standard errors. For linear regressions see Table 1. The total number of specimens included in the measurements is $N = 286$. In Fig. 15, additional information is provided for the 6 syntype specimens of FOREL's *albicans* var. *fortis* (MHNG) (□; mean of left and right femur III).



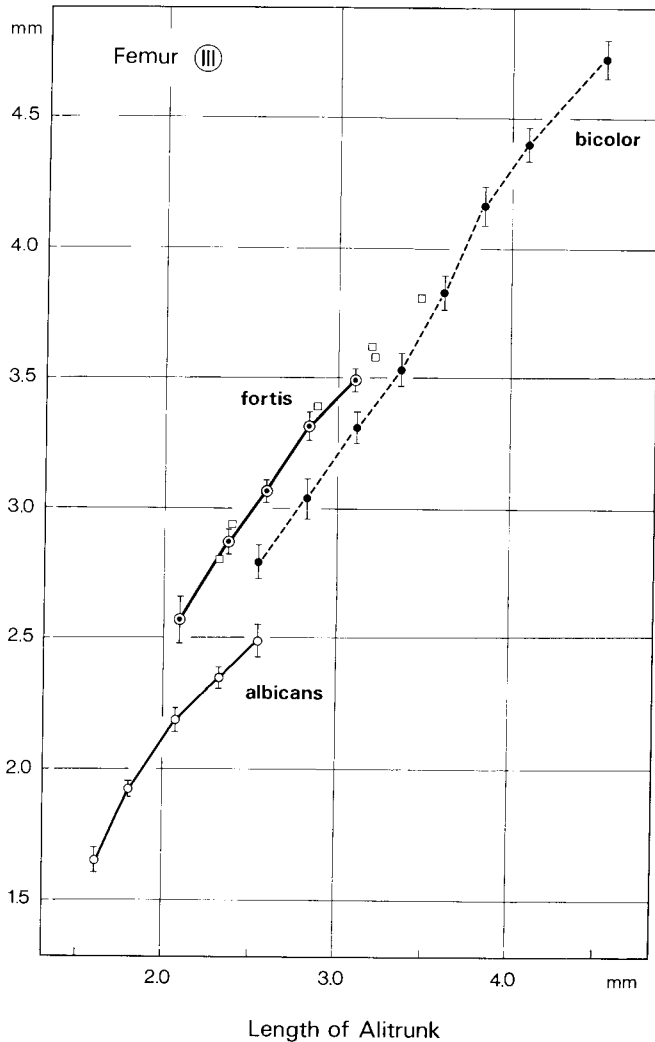
14

Length of Alitrunk

Tab. 1: Femur-Länge der *Cataglyphis*-Arten *fortis*, *albicans* und *bicolor*: Regressionsgleichungen $y = ax + b$ für Vorder-(I), Mittel-(II) und Hinterbein(III). y: Femur-Länge; x: Länge des Alitrunk. Vgl. Abb. 13-15.

Lengths of femora of three *Cataglyphis* species: *fortis*, *albicans*, *bicolor*. The linear regressions $y = ax + b$ are given for forelegs (I), middle legs (II) and hind legs (III). y: length of femur; x: length of alitrunk. See also Figs. 13-15.

	<i>fortis</i>	<i>albicans</i>	<i>bicolor</i>
Femur I	$y = 0.59x + 0.56$	$y = 0.72x + 0.03$	$y = 0.73x + 0.01$
Femur II	$y = 0.72x + 0.49$	$y = 0.74x + 0.08$	$y = 0.82x + 0.01$
Femur III	$y = 0.81x + 0.85$	$y = 0.90x + 0.25$	$y = 1.06x + 0.04$

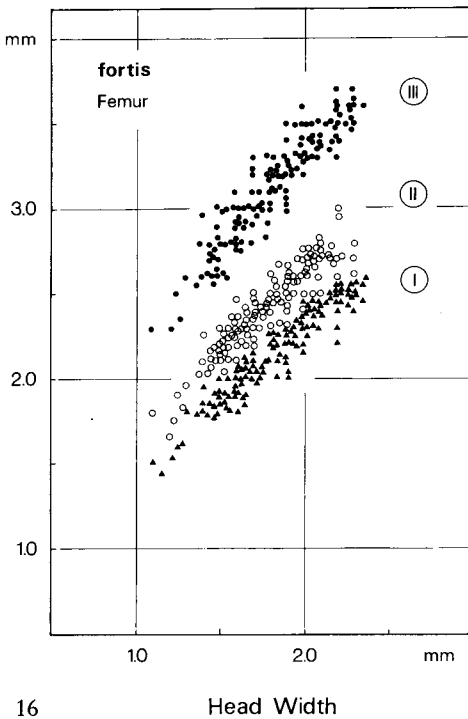


15

$\bar{s}_{AT} \cong 0.035$ mm), daß sie in den Abbildungen die Durchmesser der Symbole nicht überschreiten. Folgende Resultate seien hervorgehoben:

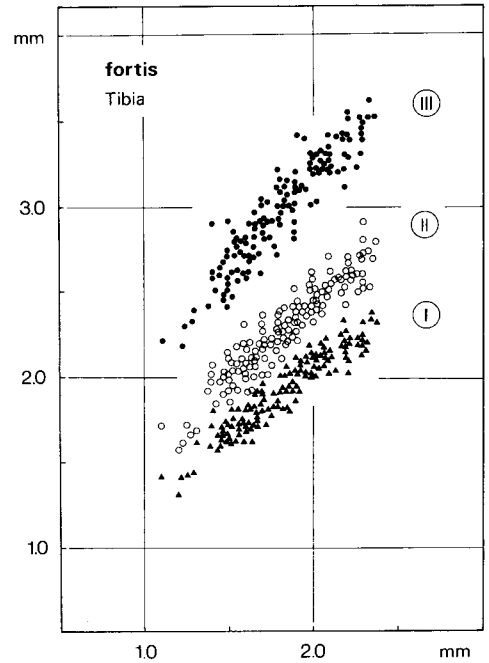
1. Bei allen 3 Beinpaaren übertrifft die relative Femurlänge $f = F/AT$ von *fortis* jene von *albicans* signifikant ($p < 0.001$). Im Überlappungsbereich der Regressionsgeraden ($2.00 < AT < 2.75$ mm) beträgt das Verhältnis $f(\text{fortis}) / f(\text{albicans})$ 1.14 (1. Beinpaar; I), 1.23 (2. Beinpaar; II) und 1.21 (3. Beinpaar; III).

2. Die relativen Femurlängen von *bicolor* liegen zwischen denen von *albicans* und *fortis*. Selbst bei den größten Individuen von *bicolor*, die zu den größten Individuen



16

Head Width



17

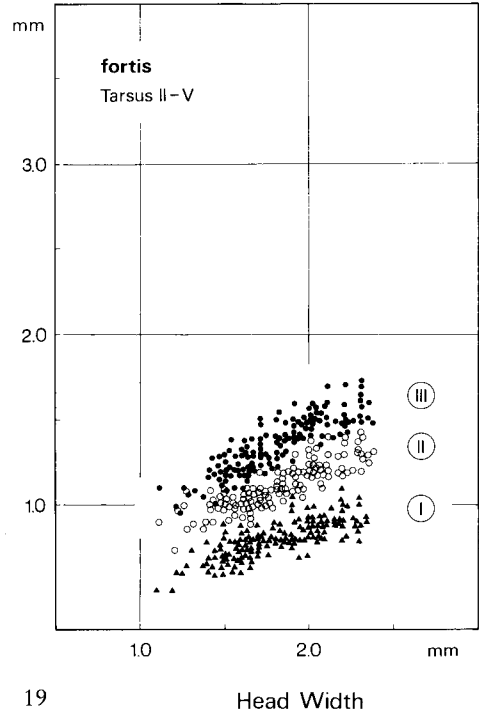
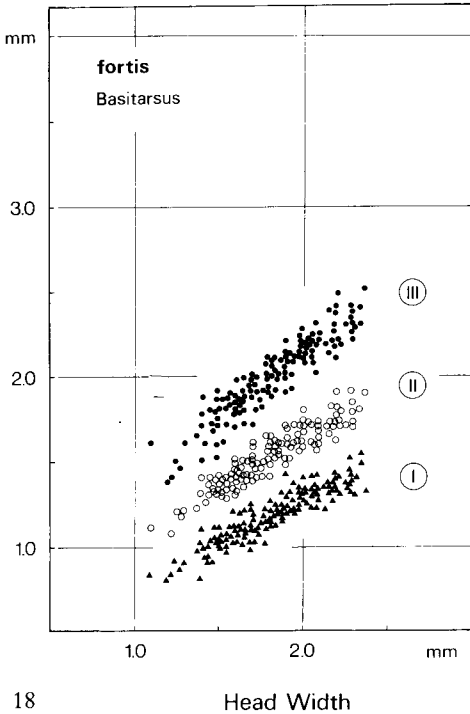
Head Width

Abb. 16-19. Länge von Femur (Abb. 16), Tibia (Abb. 17), Basitarsus (Abb. 18) und 2.-5. Tarsalglied (Abb. 19) von *Cataglyphis fortis*. I, II und III bezeichnen Vorder-, Mittel- und Hinterbein. Die Kopfbreite (Abszisse) dient als Maß der Körpergröße (zur Beziehung zwischen Kopfbreite und Alitrunklänge siehe Abb. 20).

der Gattung *Cataglyphis* überhaupt gehören, bleibt die relative Femurlänge hinter derjenigen von *fortis* zurück.

3. Die Femurlänge nimmt von den Hinter- über die Mittel- zu den Vorderbeinen ab. Die Werte für F (III), F (II) und F (I) verhalten sich bei *fortis* wie 1:00 : 0:79 : 0:68, bei *albicans* wie 1:00 : 0:77 : 0:72 (wiederum bestimmt für den Überlappungsbereich der Regressionsgeraden $2.00 < AT < 2.75$ mm). Für *fortis* belegen die Abb. 16-19, daß diese Unterschiede nicht nur für das Femur, sondern auch für die übrigen Bein-glieder gelten. Im Gegensatz zu Abb. 13-15 dient hier als Vergleichsmaß für die Körpergröße nicht die Länge des Alitrunk, sondern die auch am lebenden Tier leichter meßbare Kopfbreite. Die Beziehung zwischen Kopfbreite und Länge des Alitrunk ist aus Abb. 20 ersichtlich.

4. Die interspezifischen Unterschiede in den Beinlängen werden in dieser Arbeit zwar nur am Beispiel des Femurs dargestellt, doch gelten alle Signifikanzaussagen auch für Tibia, Basitarsus und die restlichen Tarsalglieder.



Length of femur (Fig. 16), tibia (Fig. 17), basitarsus (Fig. 18), and tarsal joints nos. 2-5 (Fig. 19) of *Cataglyphis fortis*. I, II, and III denote forelegs, middle legs, and hind legs, respectively. Head width (abscissa) is used as a measure of body size. The relation between head width and length of alitrunk is depicted in Fig. 20.

Man könnte vermuten, daß der nachgewiesene Anstieg der relativen Beinlänge von der kleineren *albicans* zur größeren *fortis* direkt mit der Körpergröße korreliert ist. Doch folgt schon aus der Tatsache, daß sich die Größenverteilungen von *fortis* und *albicans* überlappen und sich auch gleich große Individuen beider Arten in ihren Beinlängen unterscheiden, daß zwischen Beinlänge und Körpergröße keine über verschiedene *Cataglyphis*-Arten hinweg gültige Korrelation besteht. Wie zudem ein Vergleich mit *bicolor* zeigt, liegen die Relativmaße für die Längen aller Beinglieder bei der größeren *bicolor* sogar tiefer als bei der kleineren *fortis* (für Femur siehe Abb. 13-15). Die maximalen Beinlängen dürften bei *fortis* also unmittelbar mit dem für die Art charakteristischen Bewegungsmuster korreliert sein.

Worin dieser funktionelle Zusammenhang besteht, mag ein Vergleich mit *bombycina* — einer *Cataglyphis*-Art der reinen Sanddünen-Wüste — erhellen. Nach ersten Filmaufnahmen zu urteilen, erreicht *bombycina* maximale Translationsgeschwindigkeiten von 1 m/sec und übertrifft damit sogar den für *fortis* genannten Wert, doch lie-

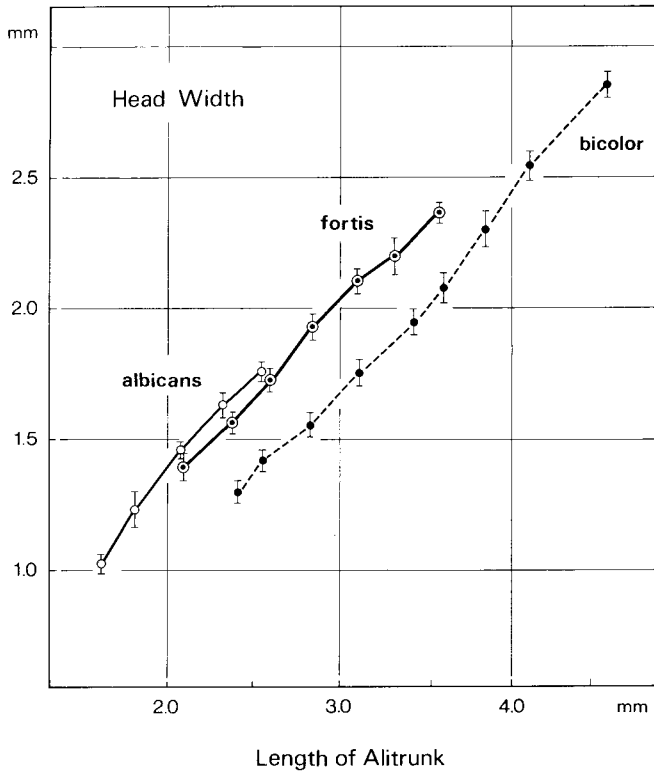


Abb. 20. Die Beziehung zwischen Kopfbreite (Ordinate) und Alitrunklänge (Abszisse) für die drei *Cataglyphis*-Arten *fortis* (○), *albicans* (◻) und *bicolor* (●). Längs der Abszisse wurden die Daten zu Klassen der Intervallbreite 0,25 mm gruppiert. Die Standardfehler sind nur für die Ordinatenwerte angegeben. Gesamtzahl vermessener Individuen: N = 286.

Relation between width of head (ordinate) and length of alitrunk (abscissa) in three *Cataglyphis* species: *fortis* (○), *albicans* (◻), and *bicolor* (●). Along the abscissa data are grouped into classes each covering 0,25 mm length of alitrunk. Standard errors are given for data of head width only. The total number of specimens included in the measurements is N = 286.

gen die relativen Beinlängen weit unter den *fortis*-Maßen. Andererseits zeigt *bombycina* ein eigenartiges Lokomotionsmuster, das vom Verhalten der übrigen hier genannten Arten (*fortis*, *albicans*, *bicolor*) völlig abweicht: Auf schnelle, ruckartig ausgeführte Vorwärtsphasen folgen Pausen (Standphasen), während derer das Tier regungslos am Boden verharrt oder die Richtung der nächsten Vorwärtsphase einnimmt. Auf diese Weise werden im Laufverhalten von *bombycina* Rotations- und Translationskomponenten zeitlich getrennt und Körperdrehungen praktisch aus dem Stand ausgeführt, während *bicolor*, *albicans* und *fortis* eine neue Translationsrichtung aus vollem Lauf heraus einstellen. Letztere Arten dürften dabei höhere Drehmomente

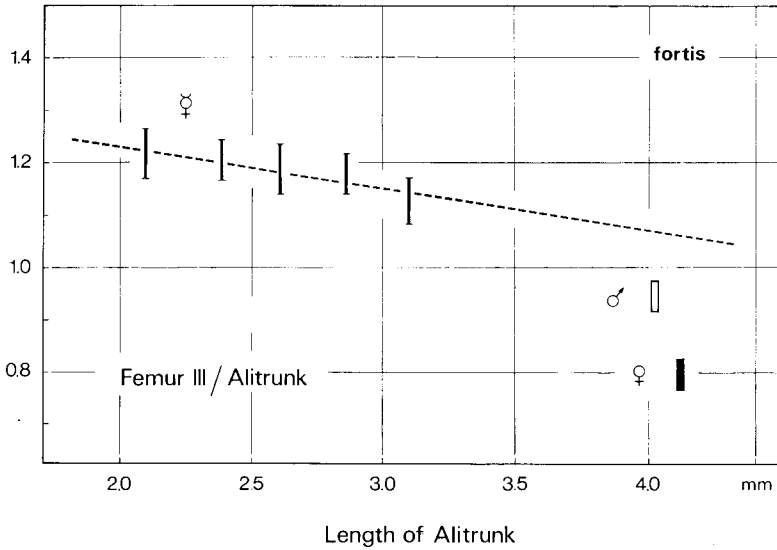


Abb. 21. Relative Femur-Länge der Hinterbeine (Femur III/Alitrunklänge; Ordinate) bei *Cataglyphis fortis* (♂, ♂ und ♀), aufgetragen gegen die Alitrunklängen (Abszisse). Für die ♀♀ sind die Standardabweichungen mit der zugehörigen Regressionsgeraden eingetragen. Da bei ♂♂ und ♀♀ die Körpergröße — und damit auch die Alitrunklänge — kaum variiert, lassen sich die Daten der Geschlechtstiere zu einem einzigen weißen bzw. schwarzen Balken zusammenfassen, dessen Länge wie im Falle der ♀♀ die Standardabweichungen repräsentiert. Die in dieser Darstellung für Femur III gezeigten Verhältnisse gelten ähnlich auch für die übrigen Beinglieder.

Relative lengths of femora of the hind legs of *Cataglyphis fortis* (♂, ♂, and ♀). The ratio of length of femur III to length of alitrunk (ordinate) is plotted against length of alitrunk (abscissa). For ♀♀ standard deviations are given in addition to the regression line. As ♂♂ and ♀♀ exhibit only slight variations in body size, single white and black bars, respectively, suffice to depict the relative lengths of the hind femora in the two sexual forms. The length of each bar represents the standard deviation. Relations similar to the ones shown here for femur III hold for the other joints of the legs.

als *bombycina* aufbringen, sollten also über entsprechend vergrößerte Antriebselemente verfügen. Der bei den ♀♀ von *fortis* extrem verlängerte Winkelarm der Hinterbeine könnte hier seine funktionelle Erklärung finden.

Die ♂♂ und vor allem die ♀♀ besitzen deutlich kürzere Beine; z. B. liegen die Relativmaße des längsten Beinelements, des Femurs der Hinterbeine, signifikant tiefer, als es nach der für die ♀♀ geltenden Regressionsgeraden zu erwarten ist (Abb. 21).

Die oben genannte Interpretation wird durch einen weiteren Befund gestützt: Das für eine Reihe von *Cataglyphis*-Arten typische Verhalten, das Metasoma während des Laufes aufzustellen, tritt bei *fortis* in besonders extremer Ausprägung in Erscheinung (Abb. 22). Oft wird das Metasoma beim Ausführen schneller Drehbewegungen nicht nur in senkrechte, sondern sogar in eine nach vorn überkippende Position gebracht.



Abb. 22. Laufhaltung bei *Cataglyphis fortis*. Man beachte die extrem langen Hinterbeine und das vor allem bei schnellen Drehungen steil aufgestellte Metasoma. Nach fotografischen Aufnahmen gezeichnet.

Body posture in walking ants, *Cataglyphis fortis*. Especially during rapid turns, the metasoma is put in an upright position. For functional significance see pp. 115 and 126. Note the extreme lengths of the hind legs. Drawn from photographic pictures.

Der funktionelle Vorteil dieser Metasoma-Aufstellung liegt zweifellos darin, daß auf diese Weise die träge Masse des Metasomas der Drehachse genähert und damit das für die Drehung nötige Drehmoment verringert wird. Die aus dem Stand drehende *bombycina* hebt auch während der schnellsten (geradlinigen) Laufphasen das Metasoma nicht an. Das gleiche gilt für *sabulosa*, die im Laufmuster mit *bombycina* übereinstimmt (KUGLER 1981). Sucht man nach einem möglichen morphologischen Korrelat dieses Verhaltens, wäre darauf hinzuweisen, daß sowohl *bombycina* und *sabulosa* als auch die das Metasoma ebenfalls nicht aufstellende *emmae* einen extrem squamiformen Petiolus, die Metasoma aufstellenden Arten *bicolor*, *albicans* und *fortis* dagegen einen konischen bzw. kubischen Petiolus (Abb. 8) aufweisen. Ohne dieser Entsprechung hier weiter nachgehen zu wollen, sei nur angefügt, daß die Beziehungen zwischen Petiolus-Form, Aufstellung des Metasomas, relativer Beinlänge, Drehgeschwindigkeit und damit Laufcharakteristik verschiedener *Cataglyphis*-Arten interessantes Material für eine nähere vergleichend-funktionsmorphologische Analyse abgeben. Histologische Arbeiten zum Muskelsystem des Petiolus befinden sich im Gange.

b) Sehfeldgröße.

Bei den sich visuell orientierenden, rein tagaktiven *Cataglyphis*-Arten steht zu erwarten, daß den eben geschilderten Artunterschieden in den motorischen Leistungen auch solche im visuellen Perzeptionsbereich entsprechen. Besonderes Interesse verdient in diesem Zusammenhang die Größe des von beiden Augen abgedeckten Sehfeldes. Sie läßt sich auf optischem Wege mit Hilfe der Pseudopupillen-Methode bestimmen.

Die Pseudopupillen-Methode erlaubt, die Blickrichtung der einzelnen Ommatidien eines Komplexauges relativ zu den Kopffachsen — und bei Kenntnis der natürlichen Raumlage des Kopfes auch relativ zu den Raumachsen — zu vermessen. Bei der hier angewendeten Methode der „leuchtenden Pseudopupille“ (STAVENGA 1979) wird die Spitze eines feinen Lichtleiters in einen isolierten (lebendfrischen) *Cataglyphis*-Kopf eingeführt. Das in die Kopfkapsel eingestrahlte Licht verläßt dann die Komplexaugen antidrom (von hinten) in Richtung der optischen Achsen der einzelnen Ommatidien. Betrachtet man das antidrom beleuchtete Komplexauge mit dem Mikroskop, leuchtet jeweils dasjenige Ommatidium als heller Punkt auf, dessen optische Achse mit der optischen Achse des Mikroskops und damit des Betrachters koaxial verläuft. Kennt man die Raumrichtung, aus der man auf das Auge schauen muß, um ein bestimmtes Ommatidium aufleuchten zu lassen, ist man gleichzeitig über die Richtung informiert, in die das betreffende Ommatidium blickt. Man muß lediglich über justierte sphärische Koordinatenskalen verfügen, um die erhaltenen Richtungen ablesen zu können (für weitere methodische Einzelheiten siehe WEHNER 1982a).

Im folgenden werden die räumlichen Grenzen des Sehfeldes der einzelnen *Cataglyphis*-Arten dadurch bestimmt, daß man den mit einem Lichtleiter bestückten *Cataglyphis*-Kopf im Zentrum eines Goniometers montiert und jeweils so um alle 3 Raumachsen bewegt, daß nacheinander die randständigen Ommatidien des Komplexauges aufleuchten. Ihre Blickrichtungen definieren die Grenzen des monokularen Sehfeldes. Um diese Richtungen direkt in Raumkoordinaten angeben zu können, muß natürlich die Nullstellung des Kopfes im Goniometer der natürlichen Kopfstellung entsprechen, die das Tier während des freien Laufes einstellt. Letztere wurde anhand von Filmaufnahmen laufender Ameisen ermittelt.

Von außen erscheinen die Augen der *Cataglyphis* ♂♂ als flach gewölbte, dem Kopf seitlich angelagerte Facettenraster, die nur einen relativ kleinen Teil der gesamten Kopfoberfläche einnehmen. Nach diesem anatomischen Befund zu schließen, sollte *Cataglyphis* ein räumlich eng begrenztes, vor allem seitlich gerichtetes Sehfeld besitzen. Wie geometrische Vermessungen des Komplexauges zeigen, wäre das tatsächlich der Fall, wenn die optische Achse jedes einzelnen Ommatidiums senkrecht zur zugehörigen Cornea-Oberfläche (d. h. parallel zur Cornea-Normalen) verlief. Durch asymmetrische Konstruktion des dioptrischen Apparates wird jedoch erreicht, daß die optischen Achsen der Ommatidien bis zu mehr als 40° von der Cornea-Normalen zum nächstliegenden Augenrand hin geneigt sind. Diese Schrägstellung der optischen Achsen („skewing“) hat bei *Cataglyphis* nahezu eine Verdoppelung der Größe des Gesamtsehfeldes zur Folge. In Abb. 23b ist nicht nur der wahre Sehfeldbereich (dick ausgezogene Linie), sondern auch derjenige Bereich (gerastert) eingetragen, auf den das Sehfeld ohne Neigung der optischen Ommatidienachsen relativ zur Cornea-Normalen beschränkt wäre. Anhand der „schrägen“ Blickrichtung ihrer Ommatidien kann sich *Cataglyphis* also eine flache und damit platzsparende Augenform leisten, ohne auf die Weitwinkeloptik des Komplexauges verzichten zu müssen. Darüber hinaus demonstriert Abb. 23 eindrucklich, daß sich allein mit optischen, nicht dagegen mit anatomischen Methoden die Blickrichtungen der einzelnen Ommatidien und damit auch die Sehfeldgrenzen des Auges bestimmen lassen.

Die optisch vermessenen Sehfeldgrenzen sind für *fortis* und *albicans* sowohl in dreidimensionaler Ansicht (Abb. 24a, b) als auch zweidimensional in Zenital- bzw. Frontalprojektion (Abb. 25 und 26) dargestellt. Darüber hinaus enthält Tab. 2 einige charakteristische Daten zur Sehraumstruktur beider Arten, wobei auch *bicolor* zum Vergleich mit herangezogen wird.

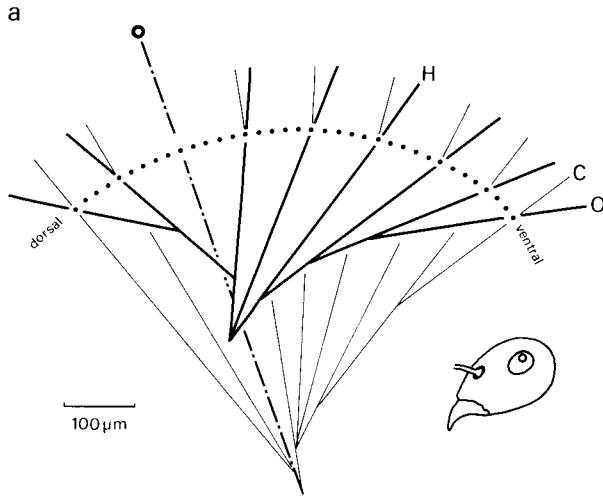
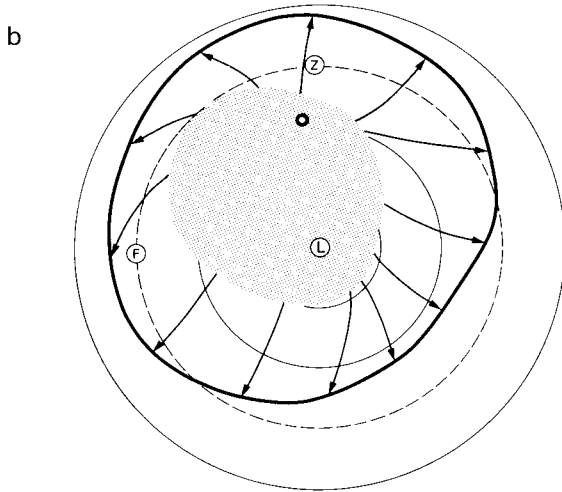


Abb. 23. Bestimmung der optischen Achsen und Sehfeldgrenzen im *Cataglyphis*-Auge. a) Optischer und anatomischer Dorsoventralschnitt durch das Auge. Die nach der optischen (Pseudopupillen-) Methode bestimmten Blickrichtungen der einzelnen Ommatidien (O; stark ausgezogene Linien) weichen meistens erheblich von der Cornea-Normalen (C; schwach ausgezogene Linien) in Richtung auf den Augenrand ab. Nur in einem einzigen Ommatidium des Auges stimmt die Blickrichtung mit der Cornea-Normalen überein (O; unterbrochene Linie). Jeder Punkt (●) repräsentiert ein Ommatidium. Zusätzlich ist die Blickrichtung des bei natürlicher Kopfhaltung auf den Horizont blickenden Ommatidiums angegeben (H). b) Sehfeld des linken Auges in Lateralansicht. Die Sehfeldbegrenzung ist durch die stark ausgezogene Linie markiert. Würden die optischen Achsen in Richtung der Cornea-Normalen verlaufen, wäre das Sehfeld auf den gerasterten Bereich beschränkt. Die Pfeile veranschaulichen die Vergrößerung des Sehfeldes, die durch die Schrägstellung der optischen Achse (siehe a) zustande kommt. F: Frontalpunkt; L: Lateralpunkt; Z: Zenit (zur Definition siehe Abb. 24). Die unterbrochene Kreislinie bezeichnet die Medianebene des Tieres. Die außerhalb dieser Linie liegenden Sehfeldbereiche blicken contralateral.

Dem Artenvergleich sei eine kurze Bemerkung zur Variabilität der Sehraumdaten bei den Individuen ein und derselben Art vorausgeschickt. Eine solche Vorbemerkung ist vor allem deshalb nötig, weil innerhalb der betrachteten Arten die Körpergröße und damit auch die Größe der Augen und die Zahl der Ommatidien beträchtlich — bis um den Faktor 2·5 — variieren (WEHNER 1982). Wie optische Messungen zeigen, besitzen jedoch innerhalb einer Art kleinere Tiere mit kleineren Augen und entsprechend geringerer Ommatidienzahl nicht auch kleinere Gesamtsehfelder. Unabhängig von Körper- und Augengröße bilden Gestalt, Ausdehnung und gegenseitige Lage der Sehfelder beider Augen artspezifisch konstante Merkmale. Gleiche Sehfeldgröße läßt sich bei unterschiedlicher Ommatidienzahl natürlich nur durch Variation der Ommatidiendichte, d. h. der Anzahl Ommatidien pro Raumwinkeleinheit, erreichen. Da die Ommatidiendichte ein direktes Maß für das Auflösungsvermögen eines Komplexauges liefert, verringert sich innerhalb einer Art das Auflösungsvermögen



Directions of view and total visual field of the *Cataglyphis* compound eye. a) Dorsoventral section through the eye. The optical axes of individual ommatidia (O; heavy lines), as determined by the pseudopupil method, deviate considerably from the anatomical axes that run at right angles to the corneal surfaces and thus to the envelope of the eye (C; thin lines). There is only one ommatidium within the eye in which both axes coincide (O; interrupted line). The small dots (●) represent individual ommatidia. H marks the ommatidium that, in freely walking ants, looks at the horizon. b) Visual field of the left eye shown in lateral view. The heavy line depicts the boundary of the monocular visual field. If optical and anatomical axes coincided, the visual field would be restricted to the area indicated in grey. The arrows mark that range by which the visual field of the ant's eye is increased because of the skewing of the optical axes. F: frontal point; L: lateral point; Z: zenith (for definitions see Fig. 24). The dashed circle marks the medial plane of the ant. Those parts of the visual field that extend beyond this circle look contralaterally.

mit abnehmender Körpergröße. Offenbar ist es für die visuelle Orientierung einer *Cataglyphis*-Art wichtiger, über ein konstant dimensioniertes Gesamtsehfeld zu verfügen, als ein konstantes optisches Auflösungsvermögen zu besitzen. Schon dieser Befund läßt vermuten, daß der artspezifischen Ausdehnung des Sehfeldes hohe funktionelle Bedeutung zukommt und damit nicht nur zur taxonomischen Charakterisierung dienen kann, sondern möglicherweise auch über die verhaltensökologische Einmischung der betreffenden Arten Aufschluß gibt.

Bei allen drei Arten überdeckt jedes der beiden Augen ziemlich genau eine Hemisphäre der Sehraumkugel (Tab. 2a). Die beiden monokularen Sehraumhemisphären sind dabei so gegeneinander geneigt, daß vorn-oben ein bis zu 50° breiter Binokularbereich, hinten-unten ein etwa ebenso großer Totbereich entsteht. Mit hoher Signifikanz weist *fortis* das größte Gesamtsehfeld (Summe aus monokularen und binokularen Sehfeldbereichen) auf. Mit einem Totbereich von 0·8 Steradian werden nur 6·8%

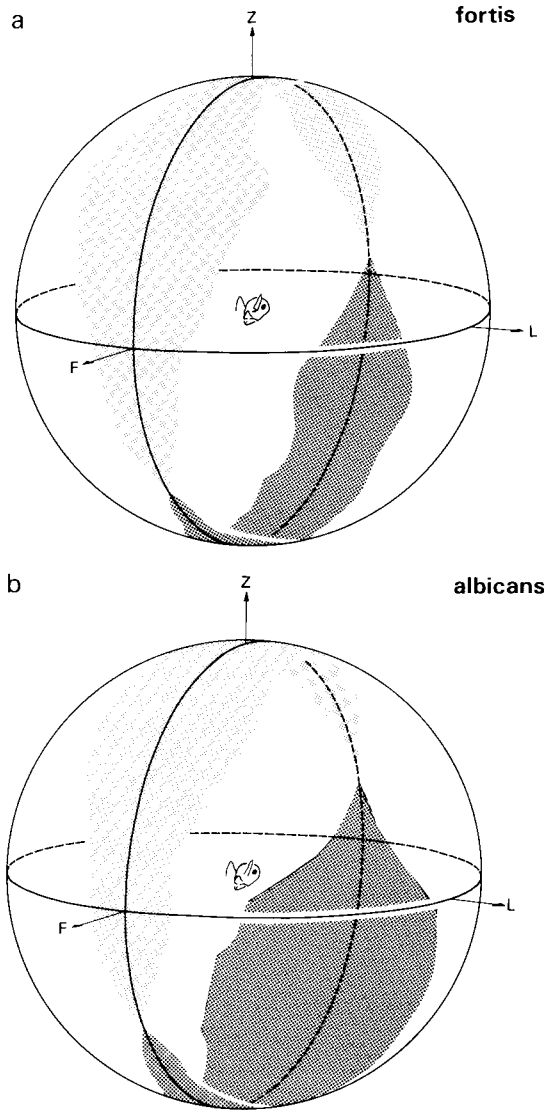


Abb. 24. Dreidimensionale Darstellung der Sehfelder von *Cataglyphis fortis* (a) und *C. albicans* (b). Der binokulare Sehfeldbereich ist hell, der Torbereich dunkel gerastert dargestellt. Die verbleibenden weißen Bereiche bilden die monokularen Sehfelder. F: Frontalpunkt; L: Lateralpunkt; Z: Zenit.

Three dimensional representation of the visual fields of *Cataglyphis fortis* (a) and *C. albicans* (b). The binocular range is shown in light grey shading. The dark areas represent those parts of the unit sphere that are viewed by neither eye. The remaining white parts constitute the monocular visual fields. F: frontal point; L: lateral point; Z: zenith.

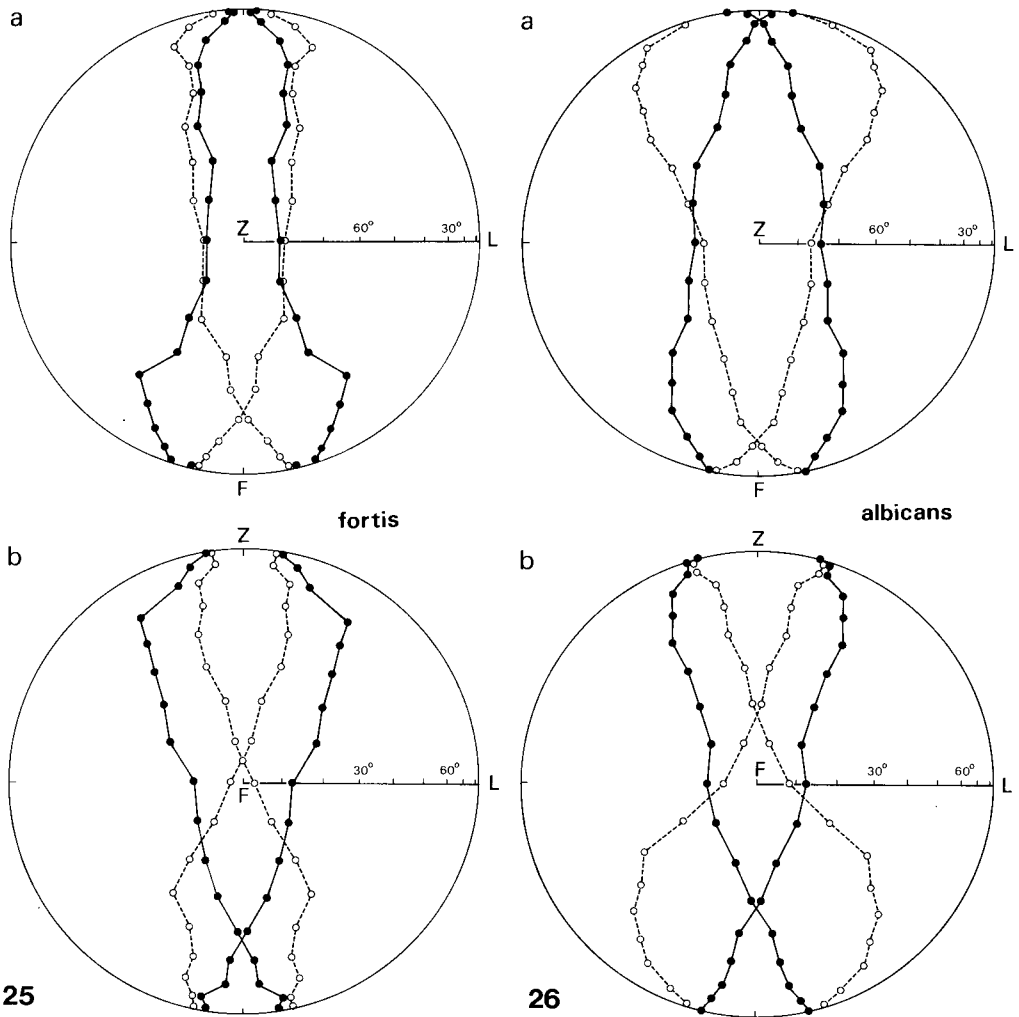


Abb. 25-26. Zweidimensionale Darstellung des Sehfeldes von *Cataglyphis fortis* (25) und *C. albicans* (26). — a) Zenitalprojektion; b) Frontalprojektion. Die ausgezogenen Linien und ●-Symbole bezeichnen die dem Betrachter zugewandte Sehfeld-Hemisphäre — dorsales (a) bzw. vorderes Sehfeld (b) —, die unterbrochenen Linien und ○-Symbole die jeweils abgewandten Hemisphären — unteres (a) bzw. hinteres Sehfeld (b). Der Kreis markiert die Horizontal- (a) bzw. Transversalebene (b) des Sehfeldes. F: Frontalpunkt; L: Lateralpunkt; Z: Zenit.

Two-dimensional representation of the visual field of *Cataglyphis fortis* (25) and *C. albicans* (26). — a) Zenith projection; b) frontal projection. The filled circles (●) depict those parts of the visual field that extend towards the observer (dorsal visual field in a, anterior visual field in b). Correspondingly, those parts of the visual field that are marked by the open circles (○) extend away from the observer (ventral visual field in a, posterior visual field in b). F: frontal point; L: Lateral point; Z: zenith.

Tab. 2: Daten zur Sehfeldstruktur der drei *Cataglyphis*-Arten *fortis*, *albicans* und *bicolor*. Monokulares und binokulares Sehfeld sowie der von keinem der beiden Augen überblickte Totbereich sind in Raumwinkleinheiten (Steradian [ster]) und in % des Raumwinkels der Einheitssphäre (4π ster) angegeben (a-c). Vordere und hintere Spitze des Binokularbereichs liegen in der Medianebene des Tieres (auf dem 0° - und 180° -Meridian) (d-f). Der Winkel ϵ bezeichnet die Höhe über dem Horizont (positive Werte) bzw. unter dem Horizont (negative Werte). Die Lage des Horizonts auf dem Auge wurde anhand photographischer Aufnahmen der Kopfstellung laufender Ameisen ermittelt.

Visual fields of three *Cataglyphis* species: *fortis*, *albicans*, *bicolor*. a: Monocular visual field; b: binocular visual field; c: blind area (area covered by neither eye). In a-c, visual fields are given in steradians [ster] as well as in per cent of the unit sphere. Position of anterior (d) and posterior tip (e) of binocular visual field; length (f) and maximal width (g) of binocular visual field; h: maximal width of blind area. α [deg]: longitude ($\alpha = 0^\circ$: meridian passing through the frontal point); ϵ [deg]: latitude ($\epsilon = 0^\circ$: horizon; $\epsilon > 0^\circ$: elevation above horizon; $\epsilon < 0^\circ$: elevation below horizon). i: number of specimens investigated in a-h.

	<i>fortis</i>	<i>albicans</i>	<i>bicolor</i>
a Monokulares Sehfeld (ster) / (% der Einheitssphäre)	6.63 / 52.8	6.23 / 49.6	6.40 / 50.9
b Binokulares Sehfeld (ster) / (% der Einheitssphäre)	1.54 / 12.3	1.46 / 11.6	1.71 / 13.6
c Totbereich (ster) / (% der Einheitssphäre)	0.85 / 6.8	1.57 / 12.5	1.48 / 11.8
d Vordere Spitze des binokularen Bereichs $\alpha(^{\circ}) / \epsilon(^{\circ})$	0 / -45	0 / -35	0 / -45
e Hintere Spitze des binokularen Bereichs $\alpha(^{\circ}) / \epsilon(^{\circ})$	180 / 5	180 / 15	180 / 25
f Länge des binokularen Bereichs ($^{\circ}$)	220	200	195
g Maximale Breite des binokularen Bereichs ($^{\circ}$) / $\epsilon(^{\circ})$	52.0 / 50	42.0 / 50	51.2 / 80
h Maximale Breite des Totbereichs ($^{\circ}$) / $\epsilon(^{\circ})$	30.0 / -155	61.0 / -140	49.4 / -145
i Anzahl vermessener Individuen	6	6	13

der Einheitssphäre von keinem der beiden Augen überblickt (Abb. 24a; Tab. 2c). Sowohl bei *albicans* als auch bei *bicolor* überdeckt der Totbereich einen nahezu doppelt so großen Raumwinkel.

Offensichtlich bestehen zwischen der räumlichen Ausdehnung des Sehfeldes und dem im vorhergehenden Kapitel geschilderten Laufverhalten enge Korrelationen. Einerseits erreicht *fortis* unter allen drei Arten die höchsten Translations- und Rotationsgeschwindigkeiten, andererseits verfügt sie über den größten Sehbereich. In beiden Parametern unterscheidet sie sich deutlich von *albicans*. Die Tatsache, daß Sehfeldgröße und Laufgeschwindigkeit über die eine oder andere visuell gesteuerte Verhaltensweise aufeinander abgestimmt sind, erscheint bei den tagaktiven, über freies Gelände jagenden *Cataglyphis*-Arten verständlich, doch bleibt abzuklären, worauf sich diese Korrelation im einzelnen gründet und welchem spezifischen Selektionsdruck sie untersteht.

4. Verhaltensökologie.

Obwohl alle *Cataglyphis*-Arten von ihrem Beutespektrum her als "scavenger" zu bezeichnen sind, denen einzelne, im Gelände mehr oder weniger stochastisch verteilte Beutestücke (tote Arthropoden) als Futterquelle dienen, bestehen zwischen den verschiedenen Arten in Struktur und Aktionsradius der Futtersuchläufe, in Suchdichte und Habitatsansprüchen erhebliche Unterschiede. Zwischen *fortis* und *albicans* sind diese Unterschiede besonders deutlich ausgeprägt. Während die Habitatsansprüche im Zusammenhang mit zoogeographischen Aspekten im nächsten Kapitel behandelt werden, seien hier zunächst die artspezifischen Besonderheiten der Beutesuchstrategie diskutiert.

Obwohl sich bei *Cataglyphis* die Größe des Beutesuchareals einer Kolonie dem lokalen Futterangebot, insbesondere der lokalen Futterdichte, in gewissen Bereichen anpassen kann (WEHNER et al. 1983), bestehen zwischen *fortis* und *albicans* doch hoch signifikante Artunterschiede. In einer umfangreichen Studie hat SCHMID-HEMPEL (1983) in unserem südtunesischen Untersuchungsgebiet bei Maharès für *albicans* eine maximale Suchdistanz von 20 m nachgewiesen. Allerdings handelt es sich dabei um einen seltenen Extremwert, der die räumliche Suchdichteverteilung um die Nestöffnung nur unvollkommen widerspiegelt. Vergleicht man die Aufenthaltswahrscheinlichkeiten der *albicans* ♂♂ mehrerer Nester über eine Beobachtungsperiode von mehreren Monaten hinweg, entfallen 90% der gesamten Suchzeit auf Distanzen von weniger als 12 m. Dagegen ergeben sich für *fortis* nach einer im algerischen Chott Melrhir durchgeführten Pilotstudie Werte, die mindestens um den Faktor 10-20 über denjenigen für *albicans* liegen (WEHNER, unpubl.). Häufig wurden Tiere beobachtet, die — mit Beute beladen — aus der Tiefe des Chotts auftauchten und über eine 150 m lange geradlinige Laufstrecke ihre unscheinbaren Nestöffnungen am Rande des Chotts ansteuerten.

Zum Vergleich sei angeführt, daß *bicolor*, die in der algerisch-tunesischen Steppe region meistens an den gleichen Standorten wie *albicans* und dann mit ihr auch eng vergesellschaftet auftritt, in der Ausdehnung ihres Suchareals zwischen *albicans* und *fortis* rangiert. Der Radius der Fläche, auf die 90% der gesamten Suchaktivität entfallen, beträgt bei *bicolor* 32 m, die maximale Suchdistanz 81 m (SCHMID-HEMPEL 1983, WEHNER et al. 1983). Die Zunahme der relativen Beinlänge von *albicans* über *bicolor* zu *fortis* (Abb. 13-15) entspricht damit dem in der gleichen Artenfolge ansteigenden Aktionsradius der Beutesuchläufe. Die Vertreter der am weitesten jagenden Art (*fortis*) besitzen die längsten Beine und erreichen die höchsten Laufgeschwindigkeiten, obwohl sie nicht die größten Individuen stellen (Abb. 11).

Die Frage der artspezifischen ökologischen Einnischung verdient bei *albicans* und *fortis* insofern besonderes Interesse, als beide das gleiche Beutespektrum aufweisen und sich auch der gleichen generellen Suchstrategie eines einzeln jagenden "scavengers" bedienen. Die Größe der Beuteobjekte, die wiederum mit der Größe der betreffenden Art korreliert ist, sowie die räumliche Erstreckung des Suchareals dürften bei der Einnischung der Arten eine entscheidende Rolle gespielt haben. Darüber hinaus wäre nach artabgrenzenden Faktoren zu suchen, die nicht unmittelbar dem Funktionskreis der Beutesuche entstammen und sich beispielsweise auf spezifische Habitatsansprüche bzw. -toleranzen beziehen. Das folgende Kapitel behandelt einige dieser Aspekte.

5. Zoogeographie.

Während *albicans* ein weites nordafrikanisch-vorderasiatisches Verbreitungsgebiet besiedelt, stammen alle bisherigen *fortis*-Funde aus dem Bereich der süd tunesischen und nordalgerischen Chotts und Sebkhass (38 Fundorte, coll. R. WEHNER; nördlichster Fundort: 1 km nördlich Boaniou im Chott al Hodna, 35°41'N, 4°36'E, coll. Nr. 527, 528; südlichster Fundort: Ouargla, 32°N, 5°27'E, coll. Nr. 559). Auch FORELS (1902) *albicans* var. *fortis* (Fundorte: Touggourt, Biskra) und BERNARDS (1953, 1960) *halophila* (Fundorte: Chott el Djerid, Chott ech Chergui) gehören dieser Region an. In Zukunft wird zu klären sein, ob *fortis* auch entsprechende Biotope der Westsahara besiedelt und sich ihr Verbreitungsgebiet über die Ostsahara in den vorderasiatischen Raum erstreckt.

Eine Kartierung der einzelnen Fundorte innerhalb des bisher bekannten Verbreitungsgebietes der Art legt die Hypothese nahe, daß sich das Vorkommen von *fortis* auf die Ebenen der Chotts und Sebkhass beschränkt und *fortis* damit einen von anderen *Cataglyphis*-Arten gemiedenen Biotop besiedelt. Selbst dort, wo die Art in der Oasen-Zone des Oued Rhir (z. B. am Rande der Oasen Chemoura und Djamâa) in enger räumlicher Nachbarschaft mit *bicolor* erscheint, bleibt *fortis* auf die Chotts und *bicolor* auf die Oasen beschränkt. Zwar kommt es im Mündungsgebiet von Oued Chaffar und Oued Zeroud in der süd tunesischen Küstenebene bei Maharès zu einer kleinräumigen Verzahnung der Neststandorte von *fortis* und *albicans*, so daß die Entfernungen zwischen den Nestern beider Arten oft nicht mehr als 10–20 m betragen, doch besiedelt *albicans* dann stets die etwas erhöht liegenden harten Steppenböden, *fortis* dagegen die feuchteren und lockeren Überschwemmungsrinnen zwischen diesen verkrusteten Hartbodensockeln (WEHNER 1981a).

Besonderes evolutionsbiologisches Interesse verdient die Frage, wie sich innerhalb der *fortis*-*albicans*-Gruppe die artspezifischen Nischen herausgebildet haben und in welchem interspezifischen Wettbewerbsverhältnis die beiden Arten — und jede Art mit *bicolor* — heute stehen. Zweifellos sind die Habitatsansprüche bei *fortis* am engsten begrenzt und damit am besten definierbar, indem die Art ausschließlich an die Salzboden-Biotope der genannten Region gebunden zu sein scheint. Als unmittelbar nischenbildender Parameter dürfte dabei weniger der Salzgehalt des Bodens als der Umstand gelten, daß in den nordafrikanischen Trockengebieten salzhaltige Böden meistens an jahresperiodisch unter Wasser stehende Inundationsflächen gebunden sind. Offenbar hat sich *fortis* an die Bedingungen zeitweilig überfluteter Neststandorte adaptiert — an Bedingungen also, wie sie vor allem während der Wintertorpidität auftreten — und damit einen den übrigen *Cataglyphis*-Arten verschlossenen Biotop besiedelt. Nach dieser Hypothese wären das weiträumige Beutesuchmuster und die damit korrelierten hohen Laufgeschwindigkeiten und Beinlängen der ♀♀ als Folgeanpassungen an die geringe Beutedichte der einmal erschlossenen Nische — der Salzflächen der Chotts — zu verstehen.

Die Frage, ob es sich bei *fortis* um eine für die nordafrikanische Chott-Region endemische Art handelt, läßt sich zoogeographisch anhand der vorliegenden Funddaten noch nicht abschließend beantworten, auch wenn die speziellen Habitatsansprüche und das bisher bekannte Verbreitungsbild der Art eine solche Deutung nahelegen. Interesse verdient die Frage vor allem im Zusammenhang mit dem Problem der Speziation innerhalb der *fortis*-*albicans*-Artengruppe. Sollte es sich nämlich bestätigen, daß *fortis* in ihrer Verbreitung auf die genannte Region beschränkt und dort an relativ

feuchte Standorte gebunden ist, dürften Artbildung und heutige Verbreitung zweifellos eng mit der spät- und postpleistozänen Entwicklung des nordafrikanischen Raumes zusammenhängen. Noch im letzten (würmzeitlichen) Hauptpluvial (COQUE 1962) bestand ein vom Gebiet des zentralsaharischen Hoggar und des Plateau du Tademaït nach Norden entwässerndes Flußsystem, das dem Verlauf der Oueds Igharghar und Mya folgte und seine Fortsetzung, heute wohl unter den Sandmassen des Grand Erg Oriental begraben, in der Sebken-Region von Ouargla — dem bisher südlichsten Fundort von *fortis* — und schließlich im Oued Rhir gefunden haben dürfte (SUTER 1953, 1954; LHOÏE 1955). Eine direkte Verbindung vom Oued Rhir in die nördlich anschließende Depression der Chotts Melrhir und Merouane gilt als sehr wahrscheinlich. Damit hätte — möglicherweise bis in neolithische Zeit hinein — ein durchgehendes Flußsystem vom Hoggar bis in die Chott-Region bestanden. Auch in der Ostsahara ist jüngst ein fossiles Entwässerungssystem nachgewiesen worden, das sich vom Tibesti über die Calanscio Serir bis in die Depressionen von Siwa und Qattara erstreckt haben soll (PACHUR 1975). Es wäre interessant zu prüfen, inwieweit die Verbreitung von *fortis* mit diesen nach Norden gerichteten ehemaligen Flußsystemen korreliert ist und ob *fortis* z. B. auch an vergleichbaren Standorten des vom Atlas nach Süden führenden westsaharischen Oued Saoura auftritt. DELYE (in litt.) ist ihr dort nicht begegnet. Andererseits gilt es zu bedenken, daß die Deutung der nordwestafrikanischen Chotts als Reste fluvialer Zuflüsse (fossile Endpfannen) keineswegs unumstritten gilt und man die heutigen Feuchtstandorte in dieser Synklinalzone auch als Rest von Meerestransgressionen (fossile Lagunen) oder — was am wahrscheinlichsten sein dürfte (GABRIEL, in litt.) — als grundwassergespeiste Becken interpretiert. Natürlich schließen sich die genannten Möglichkeiten nicht aus.

Aufgrund der pleistozänen und postpleistozänen Entwicklung des nordsaharischen Raumes und des heutigen Verbreitungsgebietes von *fortis* steht zu vermuten, daß die zu *fortis* führenden Formen ursprünglich an den Feuchtstandorten zumindest im Unterlauf der genannten Flußsysteme weiter verbreitet waren als heute und sich mit der jüngsten Austrocknungsphase, die erst vor wenigen Jahrtausenden einsetzte, auf die Chott- und Sebken-Böden zurückgezogen haben. Natürlich könnte die Adaptation an die temporären Überflutungsflächen der Chotts auch erst später direkt vom umliegenden Gebiet, also nicht über die Fauna der fossilen Flußsysteme erfolgt sein. In jedem Fall liegt die Hypothese nahe, daß sich die für *fortis* so charakteristischen lokomotorischen Spezialisierungen mit der Besiedlung des weiten Raumes der Chotts herausgebildet haben.

6. Summary.

1. Ants of the genus *Cataglyphis* FÖRSTER 1850 (Formicinae) are extremely speedy, hunting over the hard sandy ground of their desert habitat at the hottest times of the day. In spite of this conspicuousness of most *Cataglyphis* species, in recent times the genus has not received any taxonomic treatment. The only key that is available dates back to 1929 when SANTSCI provided a lengthy and unwieldy description of an abundance of subspecies and varieties mainly based on rather variable characters such as worker size and colouration. A taxonomic revision of the genus is much needed.

2. In this paper *Cataglyphis fortis* is separated as a distinct species from *C. albicans* (ROGER 1859). It was first described by FOREL (1902) as *albicans* var. *fortis* (6 ♂♂, Touggourt, Algeria) and later by BERNARD (1953) as *halophila* (5 ♂♂, Chott el Djerid, Tunisia). In the present inves-

tigation the description of the species is based on more than 500 ♂♂. ♂ and ♀ are described for the first time.

3. The species status was first recognized by the remarkable locomotor behaviour and the extremely wide foraging range of the ♀♀. Rotatory and translatory velocities as measured by motion picture analyses exceed those of *albicans*. Walking distances covered by ♀♀ during individual foraging trips are more than ten times longer than in *albicans*.

4. A number of morphological characters, which might be correlated functionally with locomotor behaviour, clearly separate *fortis* from *albicans*:

a) Body size (Fig. 11). ♀♀ are significantly larger in *fortis* (head width 1.92 ± 0.02 mm [S.E.], range 1.25-2.45 mm) than in *albicans* (head width 1.25 ± 0.07 mm [S.E.], range 0.75-1.75 mm). The relation between head width and length of alitrunk nearly coincides in the two species (Fig. 20).

b) Lengths of legs (Figs. 13-15). Legs are much longer in *fortis* than in *albicans*. For example, the ratio of hind femur to length of alitrunk is 1.72 in *fortis*, but only 1.39 in *albicans* (as determined for equal sized ♀♀; head width: 1.50-1.70 mm). In the relative lengths of its legs, *fortis* exceeds even the larger *bicolor*.

c) The shape of the petiole differs between the two species slightly but consistently (Fig. 8).

d) Ratio of 3rd to 4th segment of the maxillary palp (Fig. 7). In *fortis*, the 3rd segment is longer than the 4th segment (ratio III/IV: 1.17), in *albicans* both segments are of equal length (ratio III/IV: 1.00).

e) Ratio of 1st to 2nd segment of funiculus (Fig. 6). In *fortis*, the 1st segment is of about the same length as the 2nd segment (ratio I/II: 1.08), in *albicans* it is significantly longer (ratio I/II: 1.59).

f) The ♂ genitalia (squamula, stipes, lacinia, volsella, sagitta) differ distinctly between the two species (Fig. 10).

5. Some functionally related morphological and behavioural characters are discussed in terms of the high-speed locomotor behaviour of *fortis* ♀♀. Both the extremely long hind legs and the usually upright posture of the metasoma (Fig. 22) are considered to facilitate high turning velocities. Elevating the metasoma decreases the moment of inertia when the animal turns. As interspecies comparisons show, the shape of the petiole (cubic or nodiform in contrast to squamiform) might be correlated with the habit of erecting the metasoma.

6. The total visual field covered by the two compound eyes is larger in *fortis* than in *albicans* (and *bicolor*). Thus, the fastest of the three *Cataglyphis* species considered here has the largest field of view.

7. *C. fortis* occupies a well defined ecological niche. It inhabits the salty plains of the North African chotts and sebkhas. Nests are often found within inundation areas that are flooded once every year (during the winter torpidity of the *fortis* colonies). No other *Cataglyphis* species occurs within this salt-plain habitat. Even where *fortis* and *albicans* are found rather close together, there are striking differences in the microhabitat selected by the two species. While *fortis* prefers soft and often moist ground, *albicans* is confined to dry, hard and steppe-like regions. When foraging within the chotts, *fortis* ♀♀ leave the nest for more than 150 m. In *albicans*, the mean foraging distance is less than 10 m.

8. The evolutionary history of *fortis* is discussed against the background of what is known about the pleistocene and postpleistocene development of the northern Sahara. It might well be that *fortis* is an endemic species nowadays restricted to the North African chott area.

R é s u m é .

1. Les fourmis du genre *Cataglyphis* FÖRSTER 1850 (Formicinae) sont des fourmis extrêmement rapides chassant sur le terrain dur et sablonneux de leur habitat du désert aux heures les plus chaudes de la journée. Malgré la singularité de la plupart des espèces *Cataglyphis*, le genre n'a pas, récemment, reçu de mention taxonomique. La seule clef taxonomique disponible date de l'année 1929, où SANTSCHE décrit de manière prolixe et lourdaud une abondance de races et de va-

riétés aux caractéristiques plutôt variables comme la taille de l'ouvrière et la coloration. Une révision taxonomique du genre fait cruellement défaut.

2. Dans cette étude, *Cataglyphis fortis* est traité comme espèce distincte de *C. albicans* (ROGER 1859). Nous trouvons la première description chez FOREL (1902) qui mentionne *albicans* var. *fortis* (6 ouvrières, Touggourt, Algérie) et plus tard chez BERNARD (1953) comme *halophila* (5 ouvrières, Chott el Djerid, Tunisie). Dans notre étude, la description de l'espèce se base sur plus que 500 ouvrières. Mâles et femelles sont décrits pour la première fois.

3. Le statut autonome d'espèce a été reconnu tout d'abord grâce au comportement locomoteur remarquable et au territoire de fourragement extrêmement vaste des ouvrières *fortis*. Les vélocités de rotation et de déplacement mesurées à l'aide d'une caméra dépassent celles des *albicans*. Les distances parcourues par les ouvrières pendant leurs excursions de fourragement sont dix fois plus vastes que celles observées chez les *albicans*.

4. Un grand nombre de caractéristiques morphologiques qui pourraient être liées fonctionnellement au comportement locomoteur sépare clairement les *fortis* des *albicans*:

a) Taille (Fig. 11). Les ouvrières *fortis* sont considérablement plus larges (largeur de la tête 1.92 ± 0.02 mm, allant de 1.25 à 2.45 mm) que les ouvrières *albicans* (largeur de la tête 1.25 ± 0.07 mm, allant de 0.75 à 1.75 mm). La relation largeur de la tête/longueur du thorax correspond plus ou moins chez les deux espèces (Fig. 20).

b) Longueurs des pattes (Fig. 13-15). Les *fortis* ont des pattes beaucoup plus longues que les *albicans*. Par exemple: Le ratio entre fémur arrière et longueur du thorax est de 1.75 chez les *fortis*, mais seulement de 1.39 chez les *albicans* (mesuré chez les ouvrières de la même taille avec largeur de la tête de 1.50-1.70 mm). Dans la longueur relative des pattes, *fortis* dépasse même le *bicolor*, plus grand.

c) La forme du pétiole diffère légèrement mais d'une façon constante entre les deux espèces.

d) La relation entre le troisième et le quatrième segment du palpe maxillaire (Fig. 7). Chez les *fortis*, le troisième segment est plus long que le quatrième (ratio III/IV: 1.17). Chez les *albicans* les deux segments sont de la même longueur (ratio III/IV: 1.00).

e) Ratio entre le premier et le second segment du funicule antennaire (Fig. 6): Chez les *fortis*, le premier a plus ou moins la même longueur que le deuxième segment (ratio I/II: 1.08). Chez les *albicans*, le premier segment est considérablement plus long (ratio I/II: 1.59).

f) Les organes génitaux du mâle (squamula, stipes, lacinia, volsella, sagitta) sont clairement différents chez les deux espèces (Fig. 10).

5. Quelques caractéristiques morphologiques et de comportement relatives à la fonction sont traitées d'après le comportement locomoteur à vitesse élevée des ouvrières *fortis*. Les pattes arrières extrêmement longues tout comme la position debout du gastre (Fig. 22) facilitent les vélocités rotatives accélérées. L'élévation du gastre réduit le moment d'inertie quand l'animal se retourne. Des comparaisons entre espèces démontrent que la forme du pétiole (cubique ou nodiforme au lieu d'être squamiforme) pourrait être corrélative à l'habitude de redresser le gastre.

6. Le champ visuel couvert par les deux yeux à facettes est plus large chez les *fortis* que chez les *albicans* (et les *bicolor*). Donc, la plus rapide parmi les trois espèces *Cataglyphis* étudiées ici possède le plus grand champ visuel.

7. *C. fortis* occupe une niche écologique bien définie. Elle vit dans les plaines salées des chotts et sebkhas (lacs salés) de l'Afrique du Nord. On rencontre souvent des fourmilères dans des régions d'inondation qui sont sous l'eau une fois par an (pendant la période d'hibernation des colonies de *fortis*). On ne trouve aucune autre espèce *Cataglyphis* dans cet habitat de plaine salée. Même quand *fortis* et *albicans* se trouvent à proximité, leur choix d'habitat diffère d'une manière spectaculaire. *Fortis* préfère un terrain mou et souvent humide. *Albicans* choisit des régions sèches, à surface dure et similaires aux steppes. Quand les ouvrières *fortis* fourragent dans les chotts, elles s'éloignent à plus de 150 m de leurs fourmilères. Par contre, les distances parcourues en fourrageant par les *albicans* sont inférieures à 10 m.

8. L'évolution des *fortis* est décrite dans le contexte de ce que nous savons du développement pléistocène et post-pléistocène du Sahara du Nord. Il se peut que *fortis* soit une espèce endémique aujourd'hui limitée à la région chott de l'Afrique du Nord.

ملخص

التصنيف والمورفولوجية والتوزيع الجغرافي لنملة الصحراء كاتاجليفيس فورتيس (فوريل ، ١٩٠٢) (Cataglyphis fortis (FOREL 1902) فصيلة الحشرات غشائية الأجنحة : Formicidae).

١- يتسم النمل من نوع كاتاجليفيس فابريكوس ١٧٩٣ (Cataglyphis FOERSTER 1850 Formicinae) بأنه سريع الحركة بدرجة بالغة ، ويبحث عن طعامه فوق الأرض الصلبة والرملية في بيئته الصحراوية خلال أشد ساعات النهار حرارةً. ورغم تميز أغلب فصائل كاتاجليفيس ، لم يطلق على هذا النوع أي أسم تصنيفي حتى الآن. والوصف التصنيفي الوحيد الموجود لدينا يعود إلى عام ١٩٢٩ حين قام سانتشي SANTSCHI بوصف مجموعة من الأجناس والأنواع ، بطريقة مسهبة وغير واضحة ، وأشار إلى خصائص متغيرة ، مثل حجم النملة العاملة ولون الجسم. وهناك ضرورة ملحة لإعادة النظر في تصنيف هذا النوع.

٢- تناول هذه الدراسة نملة كاتاجليفيس فورتيس (Cataglyphis fortis) كفصيلة مستقلة عن كاتاجليفيس ألبكانس (النملة البيضاء) (C. albicans) (روجر ROGER ، ١٨٥٩). وقد ورد أول وصف لها في مؤلف وضعه فوريل (عام ١٩٠٢) وذكر فيه فصيلة ألبكانس فار فورتيس (albicans var. fortis) (٦ نملاات عاملة ، توغورت ، الجزائر). ثم ورد وصف آخر وضعه برنار BERNARD (عام ١٩٥٣) لفصيلة هالوفيل (halophila) (٥ نملاات عاملة ، شط الجريد ، تونس). وقد استند الوصف الوارد في دراستنا إلى ٥٠٠ نملة عاملة من هذه الفصيلة. ولأول مرة ، يجري وصف ذكور وأناث النمل.

3- وقد أمكن التعرف على ظواهر استقلال الفصيلة عن غيرها من الفصائل عن طريق سلوكها في التنقل والساحة الشاسعة التي تبحث فيها نملة فورتيس (fortis) العاملة عن طعامها. وعن طريقة آلة تصوير خاصة، أمكن قياس سرعة الدوران والتنقل واتضح أنها تزيد عن سرعة نملة ألبيكانس (albicans) فالمسافات التي تغطيها النملة العاملة أثناء رحلة بحثها عن الطعام تزيد عشرة مرات عن تلك التي تغطيها نملة ألبيكانس.

4- هناك عدد من الخصائص المورفولوجية، التي قد تكون ذات صلة بسلوك النملة أثناء التنقل، توضح الفرق بين نملة فورتيس ونملة ألبيكانس:

(a) الحجم (الشكل ١١). تكون النملة فورتيس أكبر حجماً، بشكل ملحوظ، (عرض الرأس $1,92 \pm 0,2$ مم، ويتراوح بين $1,25$ و $2,45$ مم) من نملة ألبيكانس العاملة (عرض الرأس $1,25 \pm 0,7$ مم، ويتراوح بين $0,75$ و $1,75$ مم). أما النسبة بين عرض الرأس/وطول الصدر فإنها تقريباً واحدة لدى الفصيلتين (الشكل ٢٠).

(b) طول الأرجل (الأشكال ١٣-١٥). أرجل نملة فورتيس أطول بكثير من أرجل نملة ألبيكانس. وعلى سبيل المثال، تكون النسبة بين عظمة الفخذ الخلفي وطول الصدر $1,75$ عند نملة فورتيس بينما لا تتعدى هذه النسبة $1,39$ عند نملة ألبيكانس، (تم قياس هذه النسبة على نملة عاملة من نفس الحجم، وذات عرض للرأس يبلغ $1,50$ - $1,70$ مم). وفيما يتعلق بالطول النسبي للأرجل، تتميز نملة فورتيس بأرجل أطول بكثير حتى من أرجل النملة الملونة (بيكولور bicolor) التي هي أكبر حجماً.

(c) يختلف شكل الساق في الفصيلتين اختلافاً طفيفاً، ولكنه ثابت.

(d) النسبة بين القطع الثالث والقطع الرابع في طرف الفك (الشكل ٧). فلدى نملة فورتيس يكون القطع الثالث أطول من الرابع (النسبة: الثالث/الرابع: $1,17$). وعند نملة ألبيكانس، يبلغ القطعان نفس الطول (النسبة: الثالث/الرابع: $1,00$).

(e) النسبة بين القطع الأول والقطع الثاني لقرن الاستشعار (الشكل ٦) . بالنسبة لنملة فورتيس ، يبلغ القطعان نفس الطول تقريباً (النسبة : الأول/ الثاني : ٠,٨ ، ١) . ولدى نملة أليكانس يكون القطع الأول أطول بكثير (النسبة : الأول/ الثاني : ٠,٥٩ ، ١) .

(f) هناك اختلاف واضح في الأجهزة التناسلية للذكور من الفصيلتين. (الشكل ١٠) .

5- وتناولت الدراسة بعض الخصائص المورفولوجية وخصائص السلوك ، المتعلقة بعمل النملة ، بالقياس الى سرعة التنقل الكبيرة لنملة فورتيس العاملة . وتساعد الأرجل الخلفية البالغة الطول ، وكذلك وضع المعدة ، (الشكل ٢٢) على زيادة سرعات الدوران . إن وجود المعدة في موضع عال من جسم النملة يقلل فترة عدم الحركة عندما تستدير النملة . وقد أثبتت المقارنات بين الفصائل أن شكل الساق (مكعبة أو في شكل عقدة ، بدلاً من أن تأخذ شكل الأصداف) قد يكون له علاقة بعادة رف المعدة إلى أعلى .

6- إن المجال البصري الذي تغطيه عينا النملة فورتيس أوسع من المجال الذي تغطيه نملة أليكانس (والنملة الملونة بيكولور) . إذن ، يمكن القول بأن أسرع نملة ضمن الفصائل كاتاجليفيس الثلاث ، التي تتناولها هذه الدراسة ، هي التي تغطي أوسع مجال بصري .

7- لنملة فورتيس موقع إيكولوجي محدد . فهي تعيش في السهول المالحة التربة للشطوط والبحيرات المالحة في شمال أفريقيا . وكثيراً ما نجد مستعمرات النمل في مناطق غمرتها الفيضانات . وتبقى مستعمرات النملة تحت الماء مرة كل عام (طوال فترة البيات الشتوي لمستعمرات نمل فورتيس) . ولا توجد أية فصيلة أخرى كاتاجليفيس في هذه المنطقة ذات السهول المالحة التربة . وحتى في حالة وجود فصيلتي فورتيس وأليكانس في أماكن قريبة من بعضها البعض ، نلاحظ أن اختيار مكان الإقامة يختلف اختلافاً ظاهراً عند الفصيلتين . فنملة فورتيس تفضل التربة الرخوة والرطبة في معظم الأحيان . أما نملة أليكانس فإنها تختار المناطق الجافة ، ذات السطح

الصلب ، التي تشبه السهوب . وعندما تبحث نملة فورتيس العاملة ، عن طعامها في الشطوط ، فإنها تبتعد إلى مسافة تزيد على ١٥٠ متراً من مكان المستعمرة . وعلى العكس من ذلك ، لا تبتعد نملة أليكانس في بحثها عن الطعام ، سوى إلى مسافات تقل عن ١٠ أمتار .

8- لقد وصفنا تطور نملة فورتيس في ضوء ما نعرفه عن تطور الصحراء الشمالية خلال الحقبة البليستوسينية وما بعد . ومن الجائز أن تكون فصيلة فورتيس فصيلة محلية يقتصر وجودها على منطقة الشطوط بأفريقيا الشمالية .

7. Schriften.

- ARNOLDI, K. W. (1964): The highly specialized species of *Cataglyphis* (Hymenoptera, Formicidae) in Russia. — Zool. Zh., 43: 1800-1814; Kiev [in Russian].
- BERNARD, F. (1953): Une fourmi nouvelle: *Cataglyphis balophila* nichant au milieu du Chott Djerid. — Bull. Soc. Sci. nat. Tunisie, 6: 47-56; Tunis.
- — — (1960): Notes écologiques sur diverses fourmis sahariennes. — Trav. Inst. Rech. sahar. Univ. Alger, 19: 51-63; Alger.
- BROWN, W. L. (1955): Ant taxonomy. — In: KESSEL, E. L. (Hrsg.): A century of progress in the natural sciences 1853-1953: 569-572; San Francisco (California Acad. Sci.).
- COLLETT, T. S. & LAND, M. F. (1975): Visual control of flight behaviour in the hoverfly, *Syriffa pipiens* L. — J. comp. Physiol., 99: 1-66; Berlin, Heidelberg, New York.
- COQUE, R. (1962): La Tunisie présaharienne. Etude géomorphologique. — Paris (A. Colin).
- CROZIER, R. H. (1981): Genetic aspects of ant evolution. — In: ATCHLEY, W. R. & WOODRUFF, D. (Hrsg.): Evolution and Speciation. Essays in Honor of M. J. D. WHITE.: 356-370; Cambridge (Cambridge Univ. Press).
- DONISTHORPE, H. J. K. (1927): British ants, their life-history and classification. 2nd edition. — London (G. Routledge and Sons).
- EMERY, C. (1906): Rassegna critica delle specie paleartiche del genere *Myrmecocystus*. — Mem. Acad. Sci. Inst. Bologna, (6) 3: 173-187; Bologna.
- ESCHERICH, K. (1902): Zur Biologie der nordafrikanischen *Myrmecocystus*-Arten (Formiciden). — Allg. Z. Ent., 7: 353-360, 390-395; Neudamm.
- FABRICIUS, J. C. (1793): Entomologia systematica emendata et aucta. — Hafnia (C. G. Proft).
- FOREL, A. (1902): Les fourmis du Sahara algérien. — Ann. Soc. Ent. belge, 46: 147-158; Bruxelles.
- FOERSTER, A. (1850): Eine Centurie neuer Hymenopteren. — Verh. naturhist. Ver. Preuss. Rheinlde. Westphal., 7: 485-518; Bonn.
- KARAWAJEW, W. (1912): Ameisen aus Tunesien und Algerien nebst einigen unterwegs in Italien gesammelten Arten. — Rev. russ. Ent., 12: 1-22; Moskau.
- KUGLER, J. (1981): A new species of *Cataglyphis* FOERSTER (Hymenoptera: Formicidae) from Israel and Sinai. — Israel J. Ent., 15: 83-88; Tel Aviv.

- LHOTE, H. (1955): L'assèchement du Sahara. — *Géographia*, **42**: 20-25; Paris.
- MICHENER, C. D. (1956): Hymenoptera. — In: TUXEN, S. L. (Hrsg.): Taxonomist's glossary of genitalia in insects, : 131-140; Copenhagen (Eynor Munksgaard).
- PACHUR, H. J. (1975): Zur spätpleistozänen und holozänen Formung auf der Nordabdachung des Tibestigebirges. — *Die Erde*, **106**: 21-46; Berlin.
- ROGER, J. (1859): Beiträge zur Kenntnis der Ameisenfauna der Mittelmeerländer. Erstes Stück. — *Berliner ent. Z.*, **3**: 225-259; Berlin.
- SANTSCHI, F. (1912): Quelques nouvelles variétés de fourmis africaines. — *Bull. Soc. Hist. nat. Afr. Nord*, **4**: 147-149; Alger.
- — — (1926): Quelques fourmis nord-africaines. — *Bull. Soc. Hist. nat. Afr. Nord*, **17**: 229-236; Alger.
- — — (1929): Etude sur les *Cataglyphis*. — *Rev. suisse Zool.*, **36**: 25-70; Genève.
- SCHMID-HEMPEL, P. (1983): Foraging ecology and colony structure of two sympatric species of desert ants, *Cataglyphis bicolor* and *Cataglyphis albicans*. — Dissertation Universität Zürich.
- SUTER, K. (1953): Zur Hydrologie der Sahara. — *Erdkunde*, **7**: 306-309; Bonn.
- — — (1954): Zur Wasserwirtschaft des Oued Rhir in der algerischen Sahara. — *Geogr. Helvetica*, **9**: 202-207; Bern.
- STAVENGA, D. G. (1979): Pseudopupils of compound eyes. — In: AUTRUM, H. (Hrsg.): Handbook of sensory physiology, **VII/6A**: 357-439; Berlin, Heidelberg, New York (Springer).
- WEHNER, R. (1981a): Verhaltensphysiologische, funktionsmorphologische und taxonomische Studien an zwei Arten der *Cataglyphis albicans*-Gruppe (Formicidae, Hymenoptera). — *Mitt. dtsh. Ges. allg. angew. Ent.*, **3**: 214-217; Kiel.
- — — (1981b): Spatial vision in arthropods. — In: AUTRUM, H. (Hrsg.): Handbook of sensory physiology, **VII/6C**: 287-616; Berlin, Heidelberg, New York (Springer).
- — — (1982): Himmelsnavigation bei Insekten. Neurophysiologie und Verhalten. — *Neujahrsbl. naturforsch. Ges. Zürich*, **184**: 1-132; Zürich.
- WEHNER, R., HARKNESS, R. D. & SCHMID-HEMPEL, P. (1983): Foraging strategies in individually searching ants, *Cataglyphis bicolor* (Hymenoptera: Formicidae). — *Akad. Wiss. Lit. Mainz; Stuttgart, New York (G. Fischer)*.

Verfasser: Prof. Dr. RÜDIGER WEHNER, Zoologisches Institut der Universität Zürich, Winterthurerstraße 190, CH-8057 Zürich.