

ZUM SEXUALVERHALTEN DER DULOTISCHEN AMEISE HARPAGO-
XENUS SUBLAEVIS (NYL.) (HYM., FORMICIDAE)

Alfred Buschinger, Zoologisches Institut der Technischen Hochschule
Darmstadt

Einführung

Das Begattungsverhalten der sklavenhaltenden Myrmicine Harpogoxenus sublaevis wurde bereits eingehend beschrieben (Buschinger 1968 a, b, 1971a). Danach verlassen die meist flügellosen, sogenannten ergatoiden Weibchen ebenso wie die seltenen geflügelten zur Zeit der Begattungsbereitschaft das Mutternest, erklettern in der Nähe exponierte Zweige, Grashalme etc. und nehmen dort eine auffällige, als "Locksterzeln" bezeichnete Haltung ein: Der Gaster wird im Petiolusgelenk nach oben abgeknickt, die Kloake geöffnet und der Stachel ausgestreckt. Derartig sterzelnde Weibchen wirken auf die normal geflügelten Männchen über mehrere Meter Entfernung attraktiv, bei Kontakt eines Männchens mit einem solchen Weibchen kommt es meist sofort zur Kopula.

Buschinger (1972) konnte zeigen, dass beim Locksterzeln ein Sexualpheromon aus der Giftdrüse angeboten wird. Das günstige Versuchsobjekt - H. sublaevis ist inzwischen in grossen Mengen aus dem Freiland erhältlich (Buschinger 1971b), das Sexualverhalten lässt sich gezielt im Labor hervorrufen - gibt naturgemäss Anlass zu weiteren Untersuchungen.

Im folgenden möchte ich nur zwei Problemkreise herausgreifen und zunächst über die Arbeiten zur Lokalisierung des Sexualpheromons und die Auslösung des Sexualverhaltens bei den Männchen berichten. Anschliessend soll ein an die Kastendetermination angrenzendes Gebiet behandelt werden, nämlich die Frage, ob alle bzw. wieviele der jungen Ergatomorphen einer sommerlichen Brutaufzucht das beschriebene Sexualverhalten aufweisen und wodurch sichergestellt wird, dass ein Teil des weiblichen Nachwuchses als Arbeiterinnen dem Muttervolk erhalten bleibt.

1) Lokalisierung des Produktionsortes für das Sexualpheromon

Durch eine Reihe einfacher Tests konnte gezeigt werden, dass das offenbar zur Anlockung der Männchen dienende Pheromon im Hinterleib der ergatoiden Jungweibchen in der Giftdrüse produziert wird:

a) Männchen reagieren mit Kopulationsversuchen am abgeschnittenen Gaster eines sterzelnden Weibchens. Das zu testende Körperteil wird an der Spitze einer senkrecht gehaltenen Pinzette geboten, Männchen, die man an die Pinzette setzt, laufen daran hoch und stossen so auf das Testobjekt. Als positive Reaktion werden Betasten mit den Antennen und eventuell Einkrümmen des Gasters zu Kopulationsversuchen gewertet. Bei negativer Reaktion hält das Männchen die Antennen nach vorn oder oben gestreckt, fliegt ab oder läuft an der Pinzette wieder nach unten.

b) Ein Weibchen, das noch nicht gesterzelt hat, oder sein abgeschnittener Gaster ergeben nur negative Reaktionen.

c) Quetscht man den Gaster eines Weibchens, so dass der Inhalt hervortritt, werden starke positive Reaktionen bei den Männchen, heftiges Fühlertrillern und Begattungsversuche über mehrere Minuten ausgelöst.
d) Verschiedene herauspräparierte Organe des Hinterleibes, Darm, Dufourdrüse, Ovar ergeben negative Resultate. Die Giftdrüse allein bewirkt intensives Suchen der Männchen mit Fühlertrillern an der Pinzettenspitze, jedoch keine Kopulationsversuche. Herauspräparierte Giftdrüsen werden jedoch von freifliegenden Männchen aus 3-4 m Entfernung angefliegen.

2) Auslösung des männlichen Begattungsverhaltens

Nach den vorstehenden Ausführungen scheint das Giftdrüsensekret nur eine anlockende Wirkung auf die Männchen auszuüben. Die Kopula selbst wird offenbar durch einen weiteren Auslöser ermöglicht. Einige Tests machen dies deutlich:

- a) Wird eine Giftdrüse auf einer Holzattrappe (Streichholz) ausgedrückt, löst diese bei Männchen intensive Suchläufe und Antennentrillern aus, jedoch keine Kopulationsversuche.
- b) Wird am Ende der Streichholzattrappe der Kopf einer Harpagoxenus-Arbeiterin oder eines sterzelnden Weibchens angebracht und dahinter Giftdrüsensekret aufgetragen, versuchen Männchen mit dieser Anordnung zu kopulieren: Die Antennen betasten heftig die des weiblichen Kopfes, der Gaster wird unter die Attrappe geschoben.
- c) Wird der Hinterleib eines toten Harpagoxenus-Männchens mit Giftdrüsensekret bestrichen, versuchen andere Männchen normal damit zu kopulieren.
- d) Wird auf einer Streichholzattrappe Giftdrüsensekret geboten, auf einer zweiten etwa 5 mm daneben ein Harpagoxenus-Kopf, so laufen die Männchen zunächst auf das beduftete Hölzchen zu, wechseln dann aber zu dem Kopf über, auf dem sie Kopulationsversuche durchführen.
- e) Ein Männchen, das auf einem Harpagoxenus-Kopf an der Spitze einer Pinzette in Abflugstellung steht, senkt sofort die Antennen und krümmt den Gaster zu Kopulationsversuchen an dem Kopf ein, wenn mit einer zweiten Pinzette eine Giftdrüse in 5-10 mm Entfernung gehalten wird.
- f) In einem Drahtgazekäfig (ca. 10 mm hoch, 6 mm Durchmesser) gegen Berührung gesichert angebotenes Giftdrüsensekret ruft intensive Suchläufe der Männchen auf der Käfigaussenseite hervor. Werden neben dem Käfig in ca. 5mm Abstand tote Harpagoxenus-Männchen, nicht sterzelnde Weibchen oder Körperteile von solchen (Kopf, Thorax, Gaster) montiert, verlassen die Testmännchen die Käfigaussenseite und versuchen mit diesen "Artgenossen" zu kopulieren. An der Käfigaussenseite kommt es auch unter den dort umherschuhenden Männchen nicht selten zu homosexuellen Kontakten. Als Auslöser für das Kopulationsverhalten dienen jedoch nur lebende oder frisch getötete Artgenossen, nach Auswaschen in Leichtbenzin oder längerer Lagerung in 70% Alkohol verschwindet die auslösende Wirkung.

Nach diesen hier auszugsweise wiedergegebenen Experimenten spielen im Sexualverhalten von Harpagoxenus sublaevis mindestens zwei Faktoren eine Rolle:

- 1) Das Sexualpheromon aus der Giftdrüse, das die Männchen aus der Entfernung anlockt und die Sexualaktivität allgemein stimuliert,
 - 2) Ein direkter, erst bei Antennenkontakt wirksamer Auslöser für das Begattungsverhalten. Da sowohl Körperteile von Weibchen bzw. Arbeiterinnen als auch Männchen diese Auslöserwirkung aufweisen, da die Wirkung ferner durch Auswaschen beseitigt werden kann, ist eine der Körperoberfläche anhaftende Substanz hierfür zu postulieren, die wahrscheinlich dem "Artgeruch" dieser Ameise entspricht.
 - 3) Schliesslich konnte bei den oben beschriebenen Versuchen gezeigt werden, dass der Kopf des Weibchens wohl über taktile Reize (Antennen!) eine richtende Wirkung auf die Männchen ausübt. An einem weiblichen Gaster oder Thorax werden Begattungsversuche ohne räumliche Orientierung durchgeführt, während sich die Männchen bei Anwesenheit eines weiblichen oder männlichen Kopfes auf der Attrappe stets parallel zu dessen Längsrichtung orientieren und seine Antennen mit den eigenen Fühlern betasten.
- 3) Auftreten des Sexualverhaltens bei den jungen Ergatomorphen einer Brut.

Bei Harpagoxenus sublaevis sind die weiblichen Tiere in der Regel flügellos. Nach der Begattung werden sie als "ergatoide Weibchen" bezeichnet, sind sie unbegattet, als Arbeiterinnen. Da das spätere Schicksal bei den jungen Weibchen nicht sicher vorherzusagen ist, verwende ich für diese den neutralen Ausdruck "Ergatomorphe".

Aufgrund früherer Arbeiten (Buschinger 1966 a, b) wissen wir, dass die Jungtiere einer sommerlichen Brutaufzucht sämtlich aus der überwinterten Brut hervorgehen. Bringt man also Freilandvölker während der Überwinterung (Ende Oktober bis Ende März) ins Labor, ziehen sie die Larven auf und man kann die gesamte Produktion an Jungtieren erfassen. Bei Völkern, deren "alte" Harpagoxenus sämtlich durch Amputation eines Mittelbeines markiert waren, wurde nun beobachtet, wie viele der aufgezogenen jungen Ergatomorphen spontan das beschriebene Sterzelverhalten aufwiesen. In Untersuchungen an insgesamt ca. 35 Völkern verschiedener Grössenklassen zeigte sich, dass im Durchschnitt 40-50% der Ergatomorphen, in einigen Fällen bis 85% sterzelten, potentiell also "ergatoide Königinnen" waren. Die Arbeiten zu diesem Problem laufen noch weiter, da der begründete Verdacht besteht, dass praktisch alle Ergatomorphen unter günstigen Umständen sterzeln. Hierauf deuten die Beobachtungen höherer Prozentsätze in einzelnen Völkern hin, ferner die Tatsache, dass die Anatomie des Genitaltraktes bei verschiedenen grossen sowie bei sterzelnden und nicht sterzelnden Ergatomorphen keine prinzipiellen Unterschiede aufweist. Schliesslich konnte gezeigt werden, dass auch ein kleiner Anteil älterer Ergatomorphen (mindestens ein Jahr alt und somit schon als Arbeiterin tätig) während der allgemeinen "Sterzelsaison" dieses Sexualverhalten zeigt.

Wie wird aber nun entschieden, welche Ergatomorphen als Arbeiterinnen im Nest bleiben?

Hierzu liegen Aufzuchtprotokolle und Freilandbeobachtungen in

Vielzahl vor, die besagen, dass Männchen stets etwas vor oder zumindest gleichzeitig mit den ersten Ergatomorphen im Frühsommer schlüpfen. Die Männchen erreichen zudem um 3-4 Tage vor den Ergatomorphen im gleichen Nest die sexuelle Reife. Während nun die Anzahl der schlüpfenden Ergatomorphen von einem Maximum zu Beginn des Sommers (etwa Ende Juni) allmählich gegen den September hin abnimmt, schlüpfen die Männchen fast alle gleichzeitig zu Beginn der Saison. Sie sind zudem relativ kurzlebig und stehen somit nur für die Begattung der zuerst geschlüpfen und damit zuerst sterzelnden Ergatomorphen zur Verfügung. Später sterzelnde Ergatomorphe werden nicht begattet und kehren schliesslich als Arbeiterinnen ins Mutternest zurück.

Übereinstimmend mit diesen Beobachtungen ist die Tatsache, dass im Freiland stets nur die grössten Ergatomorphen in Koloniegründungen bzw. als Königinnen grösserer Völker gefunden werden: Die Grösse der schlüpfenden Ergatomorphen nimmt im Laufe der sommerlichen Aufzuchtperiode ab.

Schliesslich zeigte sich noch ein Hinweis auf eine grössere Prädisposition der kleinsten Ergatomorphen zu Arbeiterindiensten darin, dass sie oft nur an einem Tag und dann auch nur für wenige Minuten "locksterzeln", während die grössten, mehr zu Königinnen prädisponierten, nicht selten an 10-15 Tagen hintereinander allabendlich für mehrere (3-4) Stunden in Nestnähe die beschriebene Sterzelstellung einhalten.

4) Schlussbetrachtung

Aus den vorstehenden Resultaten lässt sich schliessen, dass bei H. sublaevis keine scharfe Kastendifferenzierung in Königin und Arbeiterin vorliegt, dass vielmehr fast alle, vielleicht alle, weiblichen Tiere potentiell Königinnen sind. Nur durch das zeitlich begrenzte Auftreten von Männchen wird ein Grossteil der Ergatomorphen erst im Imaginalstadium zu Arbeiterinnen "determiniert". Selbstverständlich bedarf diese Folgerung noch weiterer experimenteller Beweise, die jedoch aufgrund unserer Kenntnis des Sexualverhaltens von H. sublaevis erbracht werden können.

LITERATUR

- BUSCHINGER, A. (1966a). Untersuchungen an Harpagoxenus sublaevis Nyl. 1. Freilandbeobachtungen zu Verbreitung und Lebensweise. Insectes Soc. 13: 5-16.
- BUSCHINGER, A. (1966b). Untersuchungen an Harpagoxenus sublaevis Nyl. 2. Haltung und Brutaufzucht. Insectes Soc. 13: 311-322
- BUSCHINGER, A. (1968a). Untersuchungen an Harpagoxenus sublaevis Nyl. 3. Kopula, Koloniegründung, Raubzlige. Insectes Soc. 15: 89-104.
- BUSCHINGER, A. (1968b). "Locksterzeln" begattungsbereiter ergatoider Weibchen von Harpagoxenus sublaevis Nyl. (Hymenoptera, Formicidae). Experientia 24: 297.
- BUSCHINGER, A. (1971a). Weitere Untersuchungen zum Begattungsverhalten sozialparasitischer Ameisen (Harpagoxenus sublaevis Nyl. und Doronomyrmex pacis Kutter, Hym., Formicidae). Zool. Anz. 187: 184-198.
- BUSCHINGER, A. (1971b). Zur Verbreitung der Sozialparasiten von Leptothorax acervorum (Fabr.) (Hym., Formicidae). Bonn. zool. Beitr. 22: 322-331.
- BUSCHINGER, A. (1972). Giftdrüsensekret als Sexualpheromon bei der Ameise Harpagoxenus sublaevis. Naturwissenschaften 59: 313-314.

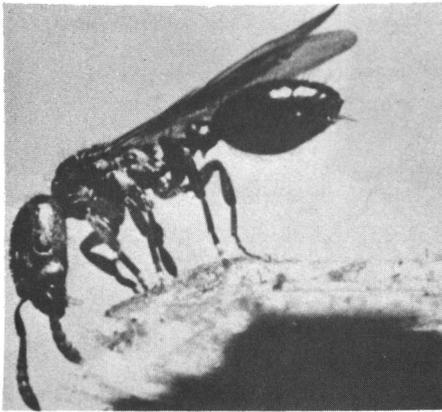


Abb. 1: Begattungsbereites, geflügeltes Weibchen von Harpagoxenus sublaevis in der charakteristischen Haltung beim "locksterzeln".

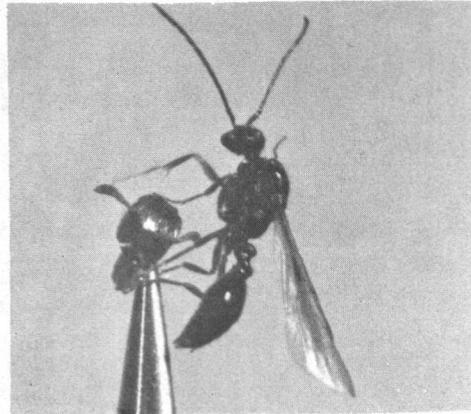


Abb. 2: Männchen von Harpagoxenus sublaevis fliegt von einer Pinzette ab, ohne von dem dort festgehaltenen Kopf eines Harpagoxenus-Weibchens Notiz zu nehmen.

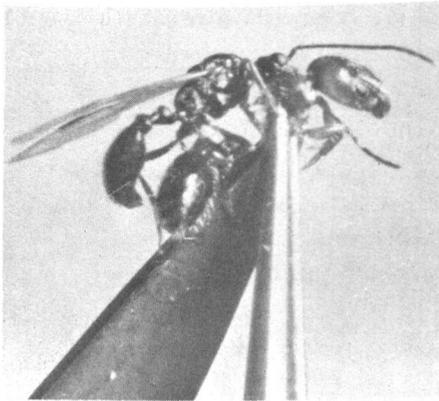


Abb. 3: Wird mit einer zweiten Pinzette der Gaster eines sterzelnden Weibchens (oder auch nur seine Giftdrüse) in die Nähe gebracht, versucht das Männchen mit demselben Kopf bzw. mit dem Arrangement zu kopulieren.

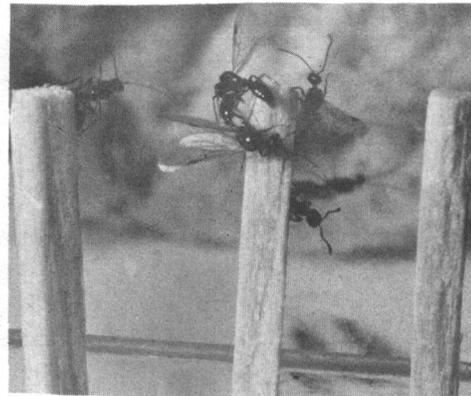


Abb. 4: Auf ein Holzstäbchen (Zündholz) aufgetragenes Giftdrüsensekret löst intensive Suchläufe der Männchen an der Attrappe aus (mittleres Stäbchen an der Spitze mit dem Inhalt einer Giftdrüse bestrichen).

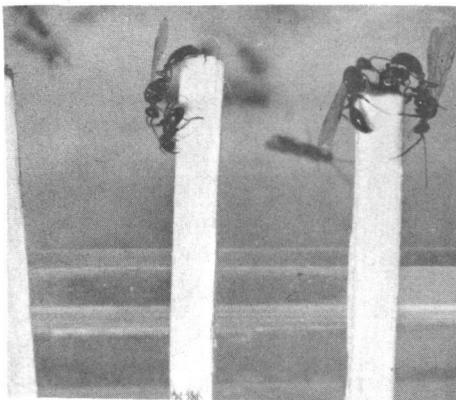


Abb. 5: Die durch Giftdrüsensekret auf dem mittleren Stäbchen angelockten und stimulierten Männchen wechseln rasch zu einem auf dem Stäbchen rechts daneben montierten Körperteil (Kopf) eines Artgenossen über. Das Männchen am mittleren Stäbchen zeigt Sexualverhalten gegenüber einer Leptothorax acervorum-Arbeiterin aus dem Harpagoxenus-Nest.