

6 **Abschlussdiskussion**

Der Verzicht einiger Gruppenmitglieder auf eigene Reproduktion ist ein wichtiges Merkmal eusozialer Arten. Gemäß der Verwandtenselektionstheorie stellt das Vorhandensein nicht-reproduktiver Individuen aber kein Problem dar, wenn der Verwandtschaftsgrad innerhalb der Kolonien so groß ist, daß sich altruistisches Verhalten lohnt (Hamilton 1964a und b). Die intrakolonialen Verwandtschaftsbeziehungen bestimmen gleichzeitig das Vorhandensein und das Ausmaß verschiedenster Konflikte zwischen Königinnen und Arbeiterinnen, sowie zwischen Arbeiterinnen. Dabei wird der Verwandtschaftsgrad innerhalb der Sozietät maßgeblich durch die Anzahl der sich im Nest reproduzierender Königinnen, deren Verwandtschaftsgrad, sowie durch die Paarungshäufigkeit der Königinnen bestimmt. Die genetische Untersuchung dieser drei Faktoren ist somit ein wichtiges Kriterium, um die Evolution von Ameisensozietäten und die Existenz und Ausprägung der intrakolonialen Verwandtschaftskonflikte zu verstehen.

Die Untersuchung der Paarungshäufigkeit von 22 *Pachycondyla villosa*-Königinnen aus 13 Kolonien mittels Multilokus-DNA-Fingerprinting erbrachte keinen Hinweis auf Mehrfachpaarung. In den monogynen, monoandrischen Kolonien sollte daher, aufgrund der asymmetrischen Verwandtschaftsverhältnisse, ein Konflikt zwischen Königin und Arbeiterinnen, sowie zwischen Arbeiterinnen um die Produktion haploider Männchen auftreten (Hamilton 1964b; 1972; Trivers und Hare 1976). Allerdings legen in intakten Kolonien von *P. villosa* Arbeiterinnen in Anwesenheit der Königin keine reproduktiven Eier (Heinze et al. 1996). Auch konnten bei der genetische Untersuchung von jeweils 8 Männchen aus zwei Kolonien alle Männchen der entsprechenden Königin zugeordnet werden, was diese Ergebnisse unterstützt, wobei allerdings der geringe Stichprobenumfang berücksichtigt werden muß. Für das Ausbleiben der Arbeiterinnenreproduktion in monogyn, monoandrischen Kolonien gibt es verschiedene Erklärungsmöglichkeiten (siehe Bourke und Franks 1995, S: 236). Bei *P. villosa* spielen direkte aggressive Interaktionen seitens der Königinnen keine Rolle (Heinze et al. 1996), genausowenig wie hoch volatile Pheromone, welche die Ovarienentwicklung der Arbeiterinnen inhibieren (siehe 5.2). Vorstellbar hingegen wäre ein System, bei dem die Königinnen ihre Anwesenheit und ihre hohe Fekundität durch ein ehrliches Signal anzeigen (Keller und Nonacs 1993). Eine mögliche Quelle für solch ein Fertilitätssignal könnten kutikuläre Kohlenwasserstoff sein (Liebig 1998; Monnin et al. 1998). Die Existenz eines

Signals, das mit der Ovarienentwicklung korreliert ist wird auch durch Ergebnisse, die im Rahmen der Untersuchungen zur Aufteilung der Reproduktion bei Arbeiterinnengruppen von *P. villosa* gefunden wurden, wahrscheinlich (siehe 5.3). Hier konnte in zwei Arbeiterinnengruppen jeweils eine Arbeiterin, die gegenüber den restlichen Arbeiterinnen einen erheblichen Vorsprung in der Ovarienentwicklung hatte, die Reproduktion monopolisieren, während eine Ovarienentwicklung bei den anderen Arbeiterinnen unterblieb. Geht man davon aus, daß Arbeiterinnenreproduktion in Anwesenheit einer sehr fekunden Königin oder anderen Arbeiterin mit Kosten verbunden ist, z.B. aufgrund einer Einschränkung der Kolonieproduktivität (Cole 1986; Pamilo 1991; Keller und Nonacs 1993), dann können Arbeiterinnen auf ein Fertilitätssignal zur eigenen Fitneßsteigerung reagieren, wodurch eine Arbeiterinnenreproduktion auch in monogyn, monoandrischen Kolonien unterbleibt.

Die anderen Faktoren, welche die intrakoloniale Verwandtschaftsstrukturen bestimmen, die Anzahl der sich reproduzierenden Königinnen und deren Verwandtschaftsgrad, wurden für *P. villosa* ebenfalls untersucht.

In der besammelten Population in Brasilien wurden 40% der Nester durch zwei (24%) und drei (16%) Königinnen gegründet. Dieser hohe Anteil an kooperativen Koloniegründungen könnte auf das spezifische Habitat, ein eingegrenztes ehemaliges Kakaofeld, und vor allem die spezifischen Nistgelegenheiten, die Kakaofrüchte, zurückzuführen sein. Diese Kakaofrüchte waren in ihrer Anzahl limitiert, und die Limitierung der Nistgelegenheiten ist ein Faktor, der zu pleometrotischen Koloniegründungen führt (Tschinkel und Howard 1983; Herbers 1986; Nonacs 1989, 1992). Herbers (1986) konnte zeigen, daß durch die Zugabe künstlicher Nester zu einer Population von *Leptothorax longispinosus* die mittlere Anzahl der Königinnen pro Nest sinkt.

Im Gegensatz zu den meisten pleometrotisch gegründeten Kolonien (z.B. Hölldobler und Wilson 1990, S.217; Heinze 1993) unterblieb in den Laborkolonien von *P. villosa* eine Reduktion der Königinnenanzahl. Die Königinnen kooperierten auch in reifen Kolonien ohne aggressive Interaktionen, und es entstanden sog. primär polygyne Kolonien. Ein möglicher Grund für die Entstehung polygyner Kolonien könnte ebenfalls die Nutzung der Kakaofrüchte als Nester sein. Hölldobler und Wilson (1977) sahen in der Nutzung kurzlebiger Neststrukturen ein ökologischen Faktor für die Entstehung polygyner Kolonien. Eine fragile Neststruktur führt dazu, daß Kolonien umziehen müssen, und die Wahrscheinlichkeit, daß dabei königinnenlose Koloniefragmente entstehen ist geringer, wenn das Nest mehrere

Königinnen besitzt. Bei den Kakaofrüchten deutet einiges darauf hin, daß es sich hierbei um keine sehr stabilen Nistmöglichkeiten handelt. Zum einen fanden sich viele Früchte, die so stark verrotten waren, daß sie als Nester nicht mehr tauglich waren. An vielen dieser Früchte fanden sich auch kleine Öffnungen, die eventuell als Nesteingang gedient haben könnten, wobei allerdings nicht unweigerlich davon ausgegangen werden kann, daß diese Nester tatsächlich einmal besetzt waren. Ein zweiter Hinweis auf die Fragilität der Kakaofrüchte geben die Sammeldaten. In keiner Kakaofrucht befanden sich größere Kolonien, die maximale Anzahl an Arbeiterinnen einer Kolonie lag bei 27. Würde es sich um stabile Nester handeln, sollte man auch größere Kolonien darin finden, denn der Platz in einer Kakaofrucht würde für mehr Individuen ausreichen. Die Nutzung fragiler Nistgelegenheiten, in diesem Fall die Kakaofrüchte, könnte somit die Entstehung polygyner Kolonien bewirken. Bisherige Versuche haben die Hypothese der fragilen Nistgelegenheit nicht unterstützt (Herbers 1991; Yamaguchi 1992). In einem anderen Gebiet in Brasilien wurden *P. villosa*-Kolonien im Stamm und Wurzelbereich von Büschen oder im Stamm toter Bäume gefunden, also in stabilen Nistgelegenheiten, und diese Kolonien waren monogyn (Heinze et al. 1996). Eine der Kolonien war pleometrotisch von zwei Königinnen gegründet worden, wurde aber nach dem Schlüpfen von 15 Arbeiterinnen zur Monogynie reguliert (P.S. Oliveira, pers. Mitteil.). Aufgrund dieser Unterschiede könnte bei *P. villosa*, durch vergleichende Studien in verschiedenen Gebieten, untersucht werden, inwieweit die Nutzung unterschiedlich stabiler Nistgelegenheiten einen Einfluß auf die Entstehung polygyner Kolonien hat.

Ein weiterer Grund für die fehlende Regulierung zur Monogynie, könnte bei *P. villosa* darin liegen, daß während der Gründungsphase immer eine Königin das Nest verläßt, um nach Futter zu suchen, und somit von Beginn an ein offenes Energiesystem besteht. Die meisten pleometrotischen Arten gründen eine Kolonie klastal, d.h. die Königinnen verlassen das Nest nicht, und die Regulation erfolgt nach dem Schlüpfen der ersten Arbeiterinnen (Rissing und Pollock 1987; Heinze 1993; Sommer und Hölldobler 1995; Balas und Adams 1996). Die Regulation zu diesem Zeitpunkt wird darauf zurückgeführt, daß durch fouragierende Arbeiterinnen der Kolonie Energie von außen zugeführt wird, und zusätzliche Königinnen nun eine energetische Belastung darstellen (Rissing und Pollock 1986). Unterstützung findet diese Erklärung durch eine weitere pleometrotisch gründende Art, *Acromyrmex versicolor*, bei der ebenfalls von Beginn an ein offenes System besteht, und bei der eine Regulierung zu monogynen Kolonien unterbleibt (Rissing et al. 1989).

Durch den Übergang der Pleometrosen zu polygynen Kolonien bei *P. villosa* entsteht in den Kolonien eine weitere Konfliktebene, nämlich die reproduktive Konkurrenz zwischen den assoziierten Königinnen. Diese reproduktive Konkurrenz schlägt sich in der Anzahl der Nachkommen, die jede Königin produziert, nieder. Das Ausmaß der daraus resultierenden Ungleichgewichte in der Reproduktion wurde als "reproductive skew" bezeichnet, und es existieren Modelle, die den Einfluß bestimmter Faktoren, wie z.B. Verwandtschaftsgrad oder ökologische Zwänge, auf die Aufteilung der Reproduktion vorhersagen (Emlen 1982; Vehrenkamp 1983a und b; Reeve und Ratnieks 1993). Dabei sollte bei einem geringen Verwandtschaftsgrad zwischen den Königinnen die Reproduktion gleichmäßig aufgeteilt sein.

Die genetischen Analysen von 22 Königinnen aus 13 Nestern ergaben, daß kooperierende Königinnen bei *P. villosa* nicht miteinander verwandt sind, was typisch ist für pleometrotisch gründende Ameisenarten (Ross und Fletcher 1985; Hagen et al. 1988; Sasaki et al. 1996). Demnach sollten die koexistierenden Königinnen von *P. villosa* gleichmäßig zur Nachkommenschaft beitragen. Bei der Produktion von Arbeiterinnen zeigte sich auch in 6 von 7 Kolonien keine Ungleichverteilung zwischen den Königinnen, genauso wie sie in den 2 Kolonien, in denen weibliche Geschlechtstiere produziert wurden, gleichmäßig zu diesen beitrugen. Lediglich bei der Männchenproduktion trat in 3 der 7 untersuchten Kolonien eine Ungleichverteilung zwischen den Königinnen auf. Dabei war dieser unterschiedliche Beitrag zur Nachkommenschaft in keiner Kolonie auf direkte aggressive Interaktionen zurückzuführen, was bei vielen Sozietäten mit einem reproduktiven Ungleichgewicht der Fall ist (siehe z.B. Heinze 1993; Bourke und Heinze 1994), sondern zumindest teilweise bedingt durch das Auftreten differentieller Oophagie. In den meisten Fällen zeigten die genetischen Untersuchungen zur Aufteilung der Reproduktion zwischen den Königinnen, daß diese gleichmäßig zu den Nachkommen beitrugen. Es fanden sich bei *P. villosa* also kein oder nur ein geringer skew und keine aggressiven Interaktionen, was Verhältnissen entspricht, wie man sie für echt polygyne Systeme, z.B. *Myrmica ruginodis* (Seppä 1994) erwartet. Ob echte polygyne Systeme von *P. villosa* auch im Freiland auftreten ist leider nicht bekannt, denn es konnten auf dem ehemaligen Kakaofeld keine kompletten Kolonien gesammelt werden. Somit wäre ein Vergleich der Häufigkeit pleometrotischer Assoziationen in anderen Sammelgebieten interessant, um abschätzen zu können, inwieweit tatsächlich ökologische Faktoren, wie die Limitierung der Nistgelegenheiten, die Fragilität der Nester oder die Dichte reifer *P. villosa*-

Kolonien zur Entstehung pleometrotischer Assoziationen und eventuell polygyner Kolonien beitragen.

Im Gegensatz zu den polygyner Kolonien von *P. villosa* traten in Arbeiterinnengruppen zwischen den assoziierten Tieren heftige Konflikte um die Reproduktion auf. Diese Konflikte äußerten sich in direkten aggressiven Interaktionen, die zur Ausbildung linearer Dominanzhierarchien führten. Allerdings kam es auch in diesen Gruppen in der Regel nicht zu einer Monopolisierung der Eiablage durch die α -Arbeiterin. Aufgrund ihrer hohen Fekundität und dem Fressen von Eiern subordinater Arbeiterinnen war sie aber bei der Produktion von Männchen in allen 10 genetisch untersuchten Kolonien am erfolgreichsten, d.h. hier existierte eine große Ungleichverteilung. Dieser Unterschied in der Aufteilung der Reproduktion zwischen gemeinsam gründenden Königinnen bei *P. villosa* und den Arbeiterinnen einer Gruppe könnte in der unterschiedlichen Verwandtschaftsstruktur liegen. Die Königinnen sind, wie bereits erwähnt, nicht miteinander verwandt und es sollten nach den Theorien zum reproduktiven Ungleichgewicht keine Auseinandersetzungen auftreten, während Arbeiterinnen, die einen höheren Verwandtschaftsgrad aufweisen, gemäß der Modelle, nach dem Tod ihrer Königin mit der Eiablage und aggressiven Interaktionen beginnen.

Die genetisch untersuchten Gruppen waren aber experimentell aus Puppen verschiedener Kolonien zusammengesetzt, d.h. es handelte sich hierbei um Tiere, die nicht miteinander verwandt waren. Die Frage ist nun, ob die Arbeiterinnen zur Verwandtenerkennung fähig sind. Man weiß, daß soziale Insekten die Fähigkeit besitzen, zwischen kolonieeigenen und koloniefremden Individuen zu diskriminieren, da sie alle Artgenossen, die nicht aus ihrer Kolonie stammen angreifen (z.B. Breed und Bennett 1987). Diese Unterscheidungsfähigkeit beruht hauptsächlich auf unterschiedlichen Koloniegerüche. Da die einzelnen Arbeiterinnengruppen aber durch das experimentelle Zusammensetzen von Puppen in jeweils ein Nest entstanden sind, können unterschiedliche Koloniegerüche als Erkennungsfaktor ausgeschlossen werden. Die Fähigkeit innerhalb von Kolonien verschiedene Verwandtschaftsgrade zu erkennen scheint nicht gegeben zu sein. Bei Untersuchungen von polygyner Kolonien von Ameisen (*Camponotus planatus*: Carlin et al. 1993; *Formica argentea*: Snyder 1993) und Wespen (*Polistes annularis*: Queller et al. 1990) fanden sich bisher keine Hinweise darauf, daß Arbeiterinnen ein verwandtschaftsabhängiges Verhalten zeigen. Arbeiterinnen von *Camponotus planatus* richteten kooperatives Verhalten, wie Trophallaxe oder Putzen, nicht bevorzugt an verwandte Nestgenossinnen, genausowenig traten

Auseinandersetzungen zwischen nicht verwandten Nestgenossinnen häufiger auf (Carlin et al. 1993). Diese Unfähigkeit zum Nepotismus könnte ihre Ursache darin haben, daß Verwandtendiskriminierung mit Kosten verbunden ist, z.B. aufgrund von Fehlern bei der Erkennung (Page et al. 1989; Ratnieks und Reeve 1991), oder weil die genetische Variation, die nötig wäre, um Verwandtschaft zu erkennen, aufgrund des Nepotismus im Laufe der Zeit immer geringer werden würde, so daß intrakoloniale Verwandtenerkennung nicht evolvieren kann (Ratnieks 1991).

An Hand dieser Ergebnisse scheint es also relativ unwahrscheinlich, daß *P. villosa*-Arbeiterinnen zur Verwandtenerkennung fähig sind. Zudem verhalten sie sich in den experimentell zusammengesetzten Gruppen prinzipiell nicht anders als in den Gruppen, bei denen die Arbeiterinnen aus einer Kolonie stammten. Zwar legten in diesen Gruppen weniger Arbeiterinnen Eier, als in den experimentellen Gruppen, was aber eher auf die unterschiedliche Altersstruktur zurückzuführen ist, da es sich bei den Tieren, die sich nie an der Reproduktion beteiligten um Fourageurinnen, d.h. älteren Arbeiterinnen handelte, bei denen keine Ovarienentwicklung mehr stattfindet. Ansonsten unterschieden sich die Arbeiterinnen beider Ansätze nicht in ihrem Verhalten. Dies bedeutet, daß nach den Vorhersagen der Modelle zur Aufteilung der Reproduktion (Vehrenkamp 1983a und b; Reeve und Ranieks 1993), zwischen den Arbeiterinnen, aufgrund der größeren Verwandtschaft, ein stärkeres Ungleichgewicht bei der Produktion der Nachkommen, sowie heftige Dominanzinteraktionen auftreten sollten. Genau dies fand sich bei den ethologischen und genetischen Untersuchungen der Arbeiterinnengruppen.

Die starke Ungleichverteilung zwischen den Arbeiterinnen ist vielleicht auch einfach dadurch bedingt, daß es sich hierbei, geht man von der natürlichen Situation aus, um Gruppen handelt, die ihre Königin verloren haben, wodurch die Kolonien nur noch eine begrenzte Lebensdauer besitzen. In diesem Fall sollten die einzelnen Arbeiterinnen alles versuchen, um ihren Fortpflanzungserfolg durch die Produktion von Männchen zu maximieren, was sich ebenfalls in heftigen Dominanzauseinandersetzungen und einer ungleichen Verteilung in der Nachkommenschaft niederschlagen würde.