

## 4 Pleometrosen und Aufteilung der Reproduktion zwischen Königinnen

### 4.1 Einleitung

Ameisenköniginnen gründen ein Nest entweder in Begleitung von Arbeiterinnen ("dependent founding", z.B. *Linepithema humile* (= *Iridomyrmex humilis*), Keller und Passera 1989; *Eciton*, Hölldobler und Wilson 1977) oder alleine, ohne die Hilfe von Arbeiterinnen ("independent founding"). Im Falle der unabhängigen Koloniegründung kann diese durch eine einzelne Königin (Haplometrose) oder durch mehrere Königinnen gemeinsam (Pleometrose) erfolgen.

Bei den meisten bisher untersuchten Pleometrosen beschränkt sich die Kooperation der Königinnen lediglich auf die Gründungsphase der Kolonie, danach gehen sie über in monogyne Kolonien (Hölldobler und Wilson 1990, S. 217; Heinze 1993). Warum kooperieren Königinnen aber bei der Koloniegründung, wenn in der Regel nur eine überlebt?

Verwandtenselektion scheint, im Gegensatz zu den *Polistes* Wespen (Ross und Gamboa 1981; Strassmann 1983) bei den Ameisen keine Rolle zu spielen, denn gemeinsam gründende Königinnen sind in der Regel nicht miteinander verwandt. Dies konnte durch Verhaltensversuche, bei denen auch Königinnen von weit entfernt liegenden Plätzen ohne Probleme miteinander kooperieren (Bartz und Hölldobler 1982; Mintzer und Vinson 1985; Rissing und Pollock 1986; Rissing et al. 1989), sowie durch genetische Untersuchungen (Ross und Fletcher 1985; Hagen et al. 1988; Sasaki et al. 1996) gezeigt werden.

Eine Kooperation zwischen Königinnen sollte erfolgen, wenn dadurch die Überlebenswahrscheinlichkeit der Königinnen oder der Gründungen steigt (Waloff 1957; Bartz und Hölldobler 1982; Tschinkel und Howard 1983; Mintzer und Vinson 1985), oder wenn ökologische Zwänge, wie die Bevorzugung spezifischer Habitate oder die Limitierung von Nistgelegenheiten, vorliegen (Tschinkel und Howard 1983; Herbers 1986; Rissing und Pollock 1988; Nonacs 1989, 1992).

Bei der Ameisenunterfamilie Ponerinae sind kooperative Koloniegründungen durch mehrere Königinnen so gut wie nicht untersucht. An Hand von *Pachycondyla villosa* wurde nun erstmals genauer das Auftreten kooperativer Koloniegründungen, das Wachstum der

Kolonien in Abhängigkeit vom Gründungsmodus, sowie die Verhaltensweisen gemeinsam gründender Königinnen betrachtet.

Wie bereits erwähnt, sind die Königinnen aber lediglich während der Anfangsphase der Koloniegründung kooperativ, später wird die Anzahl der Königinnen bei den meisten untersuchten Arten auf eine reduziert, und die Gründungen gehen über in sog. sekundär monogyne Kolonien (Hölldobler und Wilson 1990, S. 217). Kooperieren die Königinnen auch in reifen Kolonien weiter, so spricht man von primärer Polygynie.

Polygynie hat aber, genau wie Mehrfachpaarung der Königinnen, einen entscheidenden Einfluß auf den intrakolonialen Verwandtschaftsgrad der Sozietät. Wenn sich mehrere Königinnen in einem Nest reproduzieren, so sinkt der Verwandtschaftsgrad zwischen den weiblichen Nachkommen, was sich wiederum auf die verschiedensten Konflikte zwischen Arbeiterinnen und Königinnen, sowie zwischen Arbeiterinnen auswirkt (vgl. 3.1), und wodurch eine weitere Konfliktebene, nämlich die zwischen den assoziierten Königinnen, entsteht. So gibt es, wie für die Paarungshäufigkeit, mehrere Hypothesen, um die Existenz und Evolution polygyner Kolonien zu erklären. Einmal können ökologischen Faktoren, wie Seltenheit einer Art (Wilson 1963), fragile Neststrukturen (Hölldobler und Wilson 1977), intraspezifischer Sozialparasitismus (Rosengren und Pamilo 1983) und hohe Kosten, eine Kolonie alleine zu gründen (Rosengren und Pamilo 1983; Herbers 1993), die Polygynie fördern. Allerdings sind die ersten drei Argumente nicht allgemeingültig, da viele polygyne Arten häufig sind, stabile Nester besitzen und in nichtparasitierten Populationen vorkommen (Herbers 1993; Bourke und Heinze 1994). Polygynie könnte aber auch aufgrund genetischer Faktoren begünstigt werden. Polygynie kann, wie Mehrfachpaarungen, zu einer Erhöhung der genetischen Diversität innerhalb der Kolonien führen und von Vorteil sein bei der Arbeitsteilung (Herbers 1982), der Resistenz gegenüber Parasiten (Shykoff und Schmid-Hempel 1991a und b; Schmid-Hempel 1994) und beim Schutz vor der Produktion diploider Männchen (Ross und Fletcher 1985a und b).

Mehrere Königinnen in einem Nest bedeutet aber nicht unweigerlich, daß es sich um echte polygyne Sozietäten handelt, bei denen alle Individuen Eier legen. Teilweise bleiben unbegattete Jungköniginnen im Nest und verhalten sich wie Arbeiterinnen (pseudopolygyn: Pamilo 1982b). Oder aggressive Interaktionen führen dazu, daß eine dominante Königin die Eiablage anderer Königinnen verhindert (funktionell monogyn: Buschinger 1968). Zusätzlich zu dieser völligen Monopolisierung der Reproduktion durch eine Königin, kann in polygyner

Kolonien die Reproduktion zwischen den Königinnen unterschiedlich aufgeteilt sein. Diese Aufteilung der Reproduktion wird als reproduktives Ungleichgewicht (reproductive skew) bezeichnet (Ratnieks und Reeve 1993).

Dies bedeutet, daß auch in polygynen Kolonien die numerische Anzahl der Königinnen alleine nicht ausreicht, um klare Aussagen über den Einfluß der Sozialstruktur auf den intrakolonialen Verwandtschaftsgrad und den damit verbundenen Konflikten machen zu können. Erst die Kenntnis der Anzahl der sich reproduzierenden Individuen in der Kolonie, der Aufteilung der Reproduktion zwischen diesen Individuen, sowie deren Verwandtschaftsgrad zueinander, macht dies möglich. Die Untersuchung dieser Fragen erfolgten an den polygynen Kolonien von *Pachycondyla villosa* mittels Multilokus-DNA-Fingerprinting.

## 4.2 Häufigkeit pleometrotischer Gründungen

### 4.2.1 Einleitung

Das Auftreten pleometrotischer Assoziationen hängt von den verschiedensten Faktoren ab. Eine pleometrotische Koloniegründung sollte dann erfolgen, wenn die Überlebenschance höher ist als bei einer haplometrotischen Gründung. So putzen sich gemeinsam gründende Königinnen von *Lasius flavus* z.B. gegenseitig und verhindern dadurch Pilzinfektionen, durch die viele der solitär gründenden Königinnen sterben (Warloff 1957).

Einer der wichtigsten Gründe für pleometrotische Assoziationen allerdings ist das geklumpfte Auftreten von Gründungskolonien (z.B. Tschinkel und Howard 1983; Rissing und Pollock 1987). Dies beruht zum einen darauf, daß junge Königinnen zur Nestgründung Areale mit etablierten Kolonien vermeiden (Bartz und Hölldobler 1982; Tschinkel und Howard 1983; Sommer und Hölldobler 1995), da deren Arbeiterinnen fremde Königinnen angreifen. Bei *Myrmecocystus mimicus* wurden über vier Sommer 49 Fälle beobachtet, bei denen Königinnen, die versuchten in nur 0,5 - 5,5 m Entfernung zu einer etablierten Kolonie ihr Nest zu graben von Arbeiterinnen getötet oder zumindest vertrieben wurden (Hölldobler 1981). Zusätzlich haben bei *Solenopsis invicta*, wo attackierende Arbeiterinnen etablierter Kolonien

einer der Hauptgründe für Königinnensterblichkeit darstellen, Königinnen in Zweiergruppen eine höhere Überlebenswahrscheinlichkeit als solitär gründende Königinnen, was auf eine gemeinsame Verteidigung zurückgeführt wird (Jerome et al. 1998).

Ein anderer Grund für das geballte Auftreten gründender Königinnen besteht darin, daß spezifische Habitatgegebenheiten bzw. Mikroklimata bevorzugt werden. *Solenopsis invicta*-Königinnen suchen flutgeschützte Erhöhungen, was eventuell eine Adaptation an ihr ursprüngliches Flußbett-Habitat darstellt (Tschinkel und Howard 1983). Bei der Blattschneiderameise *Acromyrmex versicolor* in der Wüste Arizonas sind Nestgründungen an schattigen Plätzen, am Fuße großer Bäume geklumpt (Rissing et al. 1986). Die ebenfalls in sehr trockenen Gebieten vorkommende Art *Messor (=Veromessor) pergandei* bevorzugt den Grund von Schluchten, wodurch ein besserer Zugang zum Grundwasser gewährleistet ist (Rissing und Pollock 1988).

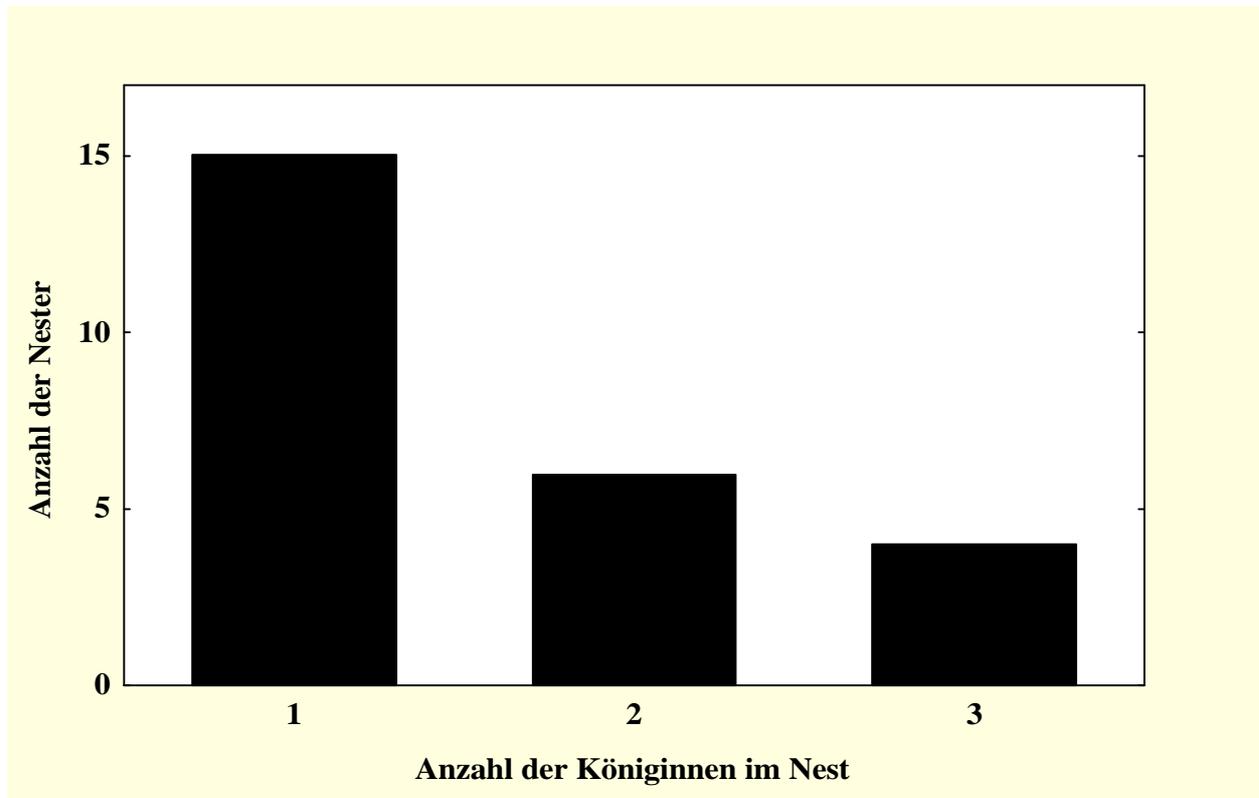
Wie bereit erwähnt, gibt es bei der Ameisenunterfamilie Ponerinae lediglich bei einigen Arten Hinweise auf Pleometrosen. So haben bei *Brachyponera senaarensis* 5 von 51 Gründungskolonien mehr als eine Königin (Dejean und Lachaud 1994). Reife Kolonien von *Amblyopone silvestrii* sind zu 69% monogyn, während eine große Anzahl der Kolonien mit weniger als 10 Arbeiterinnen mehrere Königinnen enthalten, was auf eine pleometrotische Koloniegründung schließen läßt (Masuko 1987 in Peeters 1993). Bei der termitenjagenden Art *Pachycondyla (Termitopone) marginata* kooperieren bei der Koloniegründung zwei bis sieben Königinnen, und die Überlebenswahrscheinlichkeit der Kolonien war positiv korreliert mit der Anzahl der Königinnen (Leal und Oliveira 1995). Die gleichen Autoren erwähnen auch jeweils eine pleometrotische Koloniegründung bei *Pachycondyla villosa* und *Gnamptogenys* spez. (Leal und Oliveira 1995).

Bei *Pachycondyla villosa* wurde nun das Auftreten pleometrotischer Koloniegründungen genauer untersucht und aufgrund der spezifischen Habitatgegebenheiten diskutiert.

#### 4.2.2 Ergebnisse

Von den 25 gesammelten Gründungskolonien wurden 15 haplometrotisch, d.h. von einer Königin gegründet, in den restlichen 10 Kolonien (40%) fanden sich mehrere Königinnen. In

6 Nestern (24%) waren zwei Königinnen, vier Nester (16%) enthielten drei Königinnen (Abb. 4.1).



**Abb. 4.1:** Häufigkeit der Gründungskolonien mit einer, zwei und drei Königinnen.

Die Gründungen wurden alle auf einem ehemals bewirtschafteten Kakaofeld gesammelt, wobei die meisten in Kakaofrüchten, die am Baum verrotteten, gefunden wurden (siehe 2.2).

#### 4.2.3 Diskussion

In der besammelten Population in der Nähe von Itabuna, Brasilien, wurden 40% der Gründungskolonien pleometrotisch mit zwei (24%) und drei (16%) Königinnen begonnen. Dieser recht hohe Anteil an kooperativ gegründeten Kolonien könnte auf das spezifische Habitat und die speziellen Nistgelegenheiten in diesem Gebiet zurückzuführen sein. Alle Gründungen wurden in einem relativ kleinen ehemaligen, d.h. nicht mehr bewirtschafteten Kakaofeld gesammelt, das von sekundärem Regenwald und weiterhin bewirtschafteten Kakaofeldern umgeben war. Dort fand sich ein Großteil der Kolonien in verrottenden

Kakaofrüchten, die noch am Stamm der Kakaopflanze hingen. Diese, in diesem speziellen Zustand befindlichen Kakaofrüchte waren limitiert, und wurden zusätzlich von anderen sozialen Insektenarten, z.B. *Tapinoma melanocephalum*, *Camponotus* spp. und Wespen als Nistgelegenheit genutzt. Die Limitierung von Nistmöglichkeiten scheint ein wichtiger Faktor zu sein, der zu einer erheblichen Zunahme pleometrotisch gegründeter Kolonien führt. So treten in der hochpleometrotischen Wüstenameise *Acromyrmex versicolor* Nestgründungen am Fuße von schattenspendenden Bäumen stark geklumpt auf (Rissing et al. 1986). *Solenopsis invicta*-Königinnen bevorzugen zur Koloniegründung höher gelegene Areale, was dazu führt, daß an diesen Stellen Königinnen in großer Dichte auftreten, was zu einer Zunahme kooperativer Nestgründungen führt (Tschinkel und Howard 1983). Auch Nonacs (1992) fand für *Lasius pallitarsis*, daß bei hohen Dichten Königinnen signifikant häufiger aggregieren. Aufgrund der Limitierung von Nistgelegenheiten und hohen Königinnendichten finden frisch begattete Königinnen bei ihrer Suche nach geeigneten Nestern diese häufig schon besetzt. Nach einem Modell von Nonacs (1989) sollten die Königinnen mit der im Nest befindlichen Königin kooperieren, wenn es unwahrscheinlich ist, eine andere passende Nistgelegenheit zu finden. Das gleiche gilt für die schon anwesende Königin. Pfennig (1995) nimmt an, daß bei der in der Wüste vorkommenden Art *Messor pergandei* mehrere Königinnen assoziieren, weil die Selektion dazu führt, daß frisch begattete Königinnen Nester, egal ob leer oder schon besetzt, so schnell wie möglich aufsuchen, um das Risiko der Predation oder Austrocknung zu minimieren. Die gleichen Argumente gelten für *Solenopsis invicta* (Tschinkel 1998). Hier zeigten Königinnen eine solch starke Affinität zu vorgefertigten Löchern, daß deren Verteilungsmuster die Verteilung der Gründerinnen bestimmte. Und da durch das Graben solcher Löcher keine messbaren Kosten auf die spätere reproduktive Leistung gefunden werden konnten, wurde angenommen, daß die Bevorzugung der fertigen Löcher primär auf ein schnelles Verlassen der Oberfläche zurückzuführen ist (Tschinkel 1998).

Die Nutzung der vorhandenen Kakaofrüchte durch *Pachycondyla villosa*-Königinnen zur Koloniegründung könnte dazu führen, daß aufgrund der relativen Seltenheit dieser Nistmöglichkeit die Wahrscheinlichkeit eine nichtbesetzte Frucht zu finden so gering ist, daß zahlreichen pleometrotischen Assoziationen auftreten. Tatsächlich fanden sich auch so gut wie keine ungenutzten Kakaoschoten. Befanden sich diese Schoten in einem bestimmten Zustand, d.h. die Früchte mußten so weit verrottet sein, daß sie innen hohl, aber noch nicht verfault oder verschimmelt waren, so waren sie in der Regel auch besetzt, entweder durch *P. villosa*, oder

durch zumeist andere soziale Insektenarten, wie oben bereits erwähnt. Dies spricht für eine starke Limitierung der Nistmöglichkeiten, was die Häufigkeit der Pleometrosen erklären könnte.

### **4.3 Eiablagerraten und Koloniewachstum in Abhängigkeit vom Gründungsmodus**

#### 4.3.1 Einleitung

Das räumlich gehäufte Auftreten von Gründungskolonien führt zu einer starken Konkurrenz zwischen diesen Kolonien, da auf einem begrenzten Raum mehr Kolonien starten, als evtl. später reife Kolonie überleben können. In einer Auseinandersetzung zwischen den Gründungen haben dann die Kolonien eine größere Wahrscheinlichkeit als Sieger hervorzugehen, welche die größere Anzahl Arbeiterinnen in kürzerer Zeit produzieren können. Hierin liegt einer der Hauptvorteile einer gemeinsamen Koloniegründung, denn Königinnen in Gruppen produzieren eine größere Anzahl Arbeiterinnen in kürzerer Zeit als solitär gründende Königinnen (Bartz und Hölldobler 1982; Tschinkel und Howard 1983; Mintzer 1987; Rissing und Pollock 1987, 1991; Sommer und Hölldobler 1992; Tschinkel 1993). Dies führt dazu, daß pleometrotische Assoziationen bei einem intraspezifischen Brutraub, der häufig bei Arten mit pleometrotischer Koloniegründung auftritt, einen Vorteil haben gegenüber einzeln gründenden Königinnen (Bartz und Hölldobler 1982; Rissing und Pollock 1987, 1991; Sommer und Hölldobler 1992), was die Bildung von Assoziationen fördert. Zusätzlich führte bei experimentellen Kolonien von *Solenopsis invicta* die schnelle Produktion vieler Arbeiterinnen in den Gruppen mit mehreren Königinnen zu einer früheren Geschlechtstierproduktion (Vargo 1988).

Gleichzeitig bringt das Gruppenleben aber auch Nachteile mit sich. Einer dieser Nachteile ist, daß in der Regel mit zunehmender Anzahl der Königinnen im Nest die Eiablagerrate (Mercier et al. 1985 a, b; Keller 1988; Vargo und Fletcher 1989), sowie die Anzahl der produzierten Geschlechtstiere (Vargo und Fletcher 1987) der einzelnen Königinnen absinken.

Anhand der haplometrotischen und pleometrotischen Gründungskolonien von *Pachycondyla villosa* wurde untersucht, ob der Gründungsmodus einen Einfluß auf die

Eiablageraten der Königinnen hat, und ob Gruppen mit mehreren Königinnen schneller mehr Arbeiterinnen produzieren, als Gruppen mit Einzelköniginnen.

#### 4.3.2 Material und Methoden

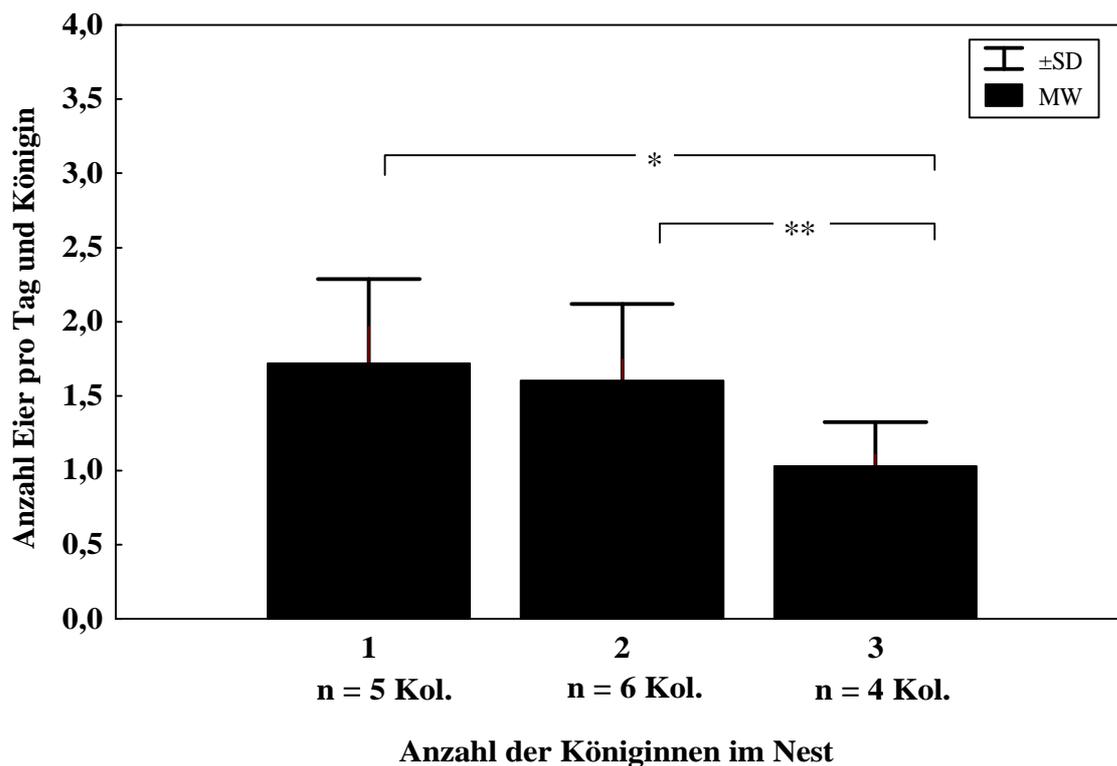
Zur Bestimmung der Eiablageraten von Königinnen wurden Langzeit-Videoaufnahmen (Panasonic time-lapse Videorekorder AG 6730 und F15 HS Videokamera mit einer Ernitec Zoom-Objektiv) angefertigt. In fünf Gründungskolonien mit einer Königin wurden über zwei Monate (insgesamt 288 Stunden Beobachtungszeit) die Anzahl der pro Königin und Tag gelegten Eier ausgewertet. Bei den sechs Kolonien mit zwei Königinnen gingen insgesamt 1008 Beobachtungsstunden in zwei Monaten ein. In den vier Gruppen mit drei Gründerinnen wurde über eine Periode von drei Monaten die Eiablageraten aus insgesamt 1320 Stunden ermittelt.

Im Anschluß an diese intensive Beobachtung der Gründungskolonien wurden die Gruppen über eine Periode von 10 Monaten einmal im Monat für jeweils 48 Stunden gefilmt. Mittels dieser Aufnahmen wurde kontrolliert, ob die Königinnen auch weiterhin Eier legten.

Um das Koloniewachstum in Abhängigkeit vom Gründungsmodus vergleichen zu können, wurden in allen Gründungsgruppen zu Versuchsbeginn, d.h. kurz nach dem Sammeln, die vorhandene Brut entfernt. In 16 der 25 gesammelten Gründungsgruppen waren zwischen 1 und 10 Eier vorhanden ( $MW = 2,6$ ) und in drei Gruppen fanden sich insgesamt vier Larven. Abweichungen zu den Sammeldaten in Tab. 2.1 kommen dadurch zustande, daß in der Zeitspanne, bis die Gruppen im Labor ankamen und erneut ausgezählt wurden, Larven und Eier abgestorben bzw. neu dazugekommen waren. Nach dem Entfernen der Brut wurden über einen Zeitraum von 21 Wochen zwei mal wöchentlich die neu produzierten Eier, Larven und Arbeiterinnen gezählt. Nach diesen 21 Wochen konnten 12 haplometrotisch gegründete Kolonien und jeweils vier Kolonien mit zwei und drei Gründerinnen ausgewertet werden.

### 4.3.3 Ergebnisse

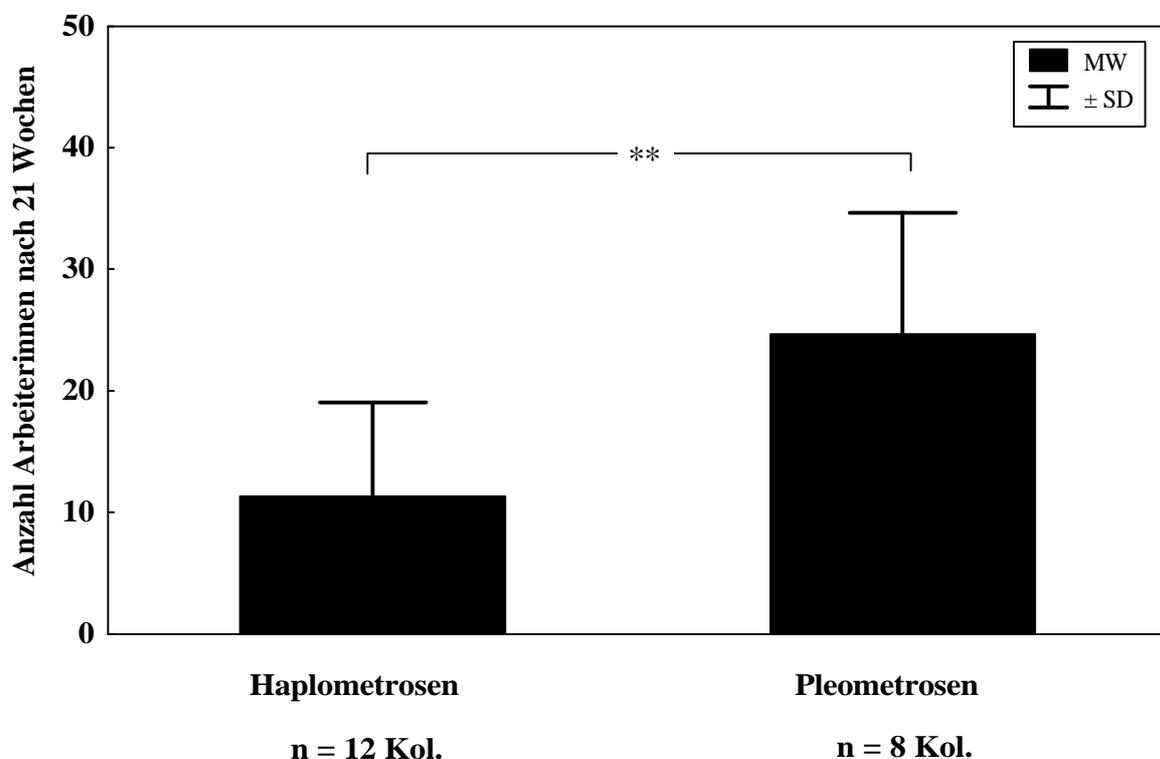
Die Eiablagerraten waren, unabhängig vom Gründungsmodus, alle sehr gering. Solitär gründende Königinnen legten im Mittel  $1,7 \pm 0,6$  ( $\pm$  SD) Eier pro Tag ( $n = 5$  Kolonien). Die Königinnen in der Zweiergruppen legten pro Tag  $1,6 \pm 0,5$  Eier ( $n = 6$  Kolonien), wodurch sie sich nicht von den Einzelköniginnen unterschieden (Mann-Whitney U-Test:  $U = 25,5$ ;  $p = 0,64$ ; Abb. 4.2). Waren die Königinnen allerdings zu dritt im Nest ( $n = 4$  Kolonien), wurden mit  $1,0 \pm 0,3$  Eier pro Tag und Königin signifikant weniger Eier produziert als von den Einzelköniginnen (U-Test:  $U = 6,0$ ;  $p < 0,05$ ) oder den Königinnen in den Zweiergruppen (U-Test:  $U = 22,0$ ;  $p < 0,01$ ; Abb.4.2).



**Abb. 4.2:** Anzahl der Eier, die pro Tag und Königin in Abhängigkeit von der Anzahl der Königinnen im Nest (1, 2 und 3) gelegt wurden. Die Eiablagerrate solitär gründender Königinnen unterschied sich nicht signifikant von der Eiablagerrate der Königinnen im Zweiernest, während Königinnen, die zu dritt im Nest waren signifikant weniger Eier legten (Mann-Whitney U-Test: \*  $p < 0,05$ ; \*\*  $p < 0,01$ ). Kol. = Kolonien.

21 Wochen nach dem Sammeln hatten sich alle pleometrotisch gegründeten Gruppen zu mehr oder weniger großen Kolonien entwickelt. Bei den Gruppen, die von zwei Königinnen gegründet wurden, gehen in die Analyse allerdings nur vier der sechs Gruppen ein, da in zwei (Pv 10 und Pv 31) jeweils eine Königin vor Beendigung des Experiments starb. Bei den solitär gegründeten Gruppen gelang es den Königinnen in drei der 15 Gruppen (Pv 2, Pv 12 und Pv 13) nicht, unter Laborbedingungen Arbeiterinnen zu produzieren (20%), da immer wieder die wenigen produzierten Larven sehr bald nach dem Schlüpfen starben.

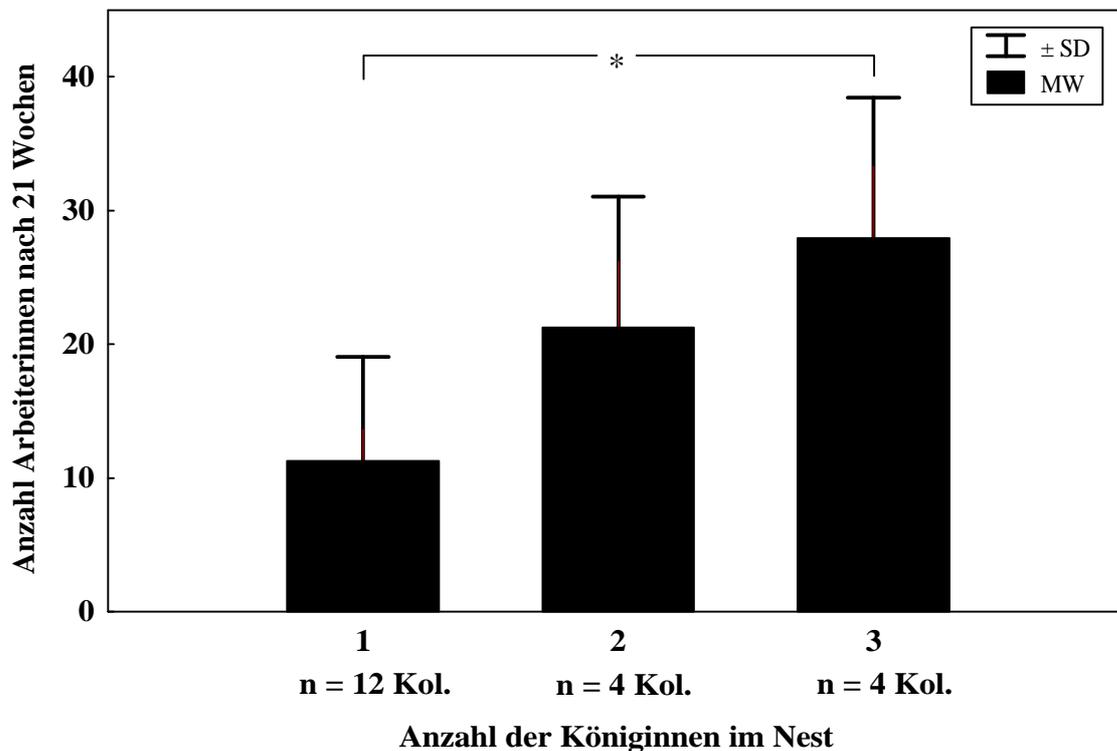
In den verbleibenden 12 Kolonien hatten die Einzelköniginnen zwischen 3 und 26 Arbeiterinnen ( $MW \pm SD = 11,3 \pm 7,7$  Arbeiterinnen), Gruppen mit zwei Königinnen ( $n = 4$  Kolonien) zwischen 9 und 33 ( $21,3 \pm 9,8$  Arbeiterinnen) und die vier Gruppen mit drei Königinnen zwischen 14 und 39 Arbeiterinnen ( $28,0 \pm 10,4$  Arbeiterinnen) produziert (Abb. 4.4). Im Vergleich zu den Einzelköniginnen ( $11,3 \pm 7,7$  Arbeiterinnen) hatten die pleometrotisch gegründete Kolonien ( $n = 8$  Kolonien) mit  $24,6 \pm 10,0$  Arbeiterinnen signifikant mehr Arbeiterinnen produziert (U-Test:  $U = 13,5$ ;  $p < 0,01$ ; Abb. 4.3).



**Abb. 4.3:** Vergleich des Koloniewachstums ( $MW \pm SD$ ) von haplometrotisch und pleometrotisch gegründeten Kolonien 21 Wochen nach dem Sammeln. Die kooperativ gegründeten Kolonien hatten mit

$24,6 \pm 10,0$  signifikant mehr Arbeiterinnen produziert als die solitär gegründeten (Mann-Whitney U-Test: \*  $p < 0,01$ ). Kol. = Kolonien.

Das unterschiedliche Koloniewachstum zwischen den Haplometrosen und den Pleometrosen beruhte hauptsächlich auf dem signifikanten Unterschied zwischen den Einzelköniginnen und den Gruppen mit den drei Königinnen ( $11,3 \pm 7,7$  versus  $28,0 \pm 10,4$  Arbeiterinnen; U-Test:  $U = 3,5$ ;  $p < 0,05$ ; Abb. 4.4). Dagegen sind die Unterschiede zwischen den Einzelköniginnen und den Gruppen mit zwei Königinnen ( $11,3 \pm 7,7$  versus  $21,3 \pm 9,8$  Arbeiterinnen; U-Test:  $U = 10,0$ ;  $p = 0,09$ ), sowie zwischen den pleometrotisch gegründeten Gruppen ( $21,3 \pm 9,8$  versus  $28,0 \pm 10,4$  Arbeiterinnen; U-Test:  $U = 5,0$ ;  $p = 0,39$ ) nicht signifikant (Abb. 4.4).



**Abb. 4.4:** Mittlere Anzahl der Arbeiterinnen ( $\pm$  SD), die 21 Wochen nach dem Sammeln in Kolonien mit einer, zwei und drei Königinnen produziert wurden. Kolonien mit drei Königinnen hatten signifikant mehr Arbeiterinnen produziert als haplometrotisch gegründete Gruppen (Mann-Whitney U-Test: \*  $p < 0,05$ ). Die Unterschiede zwischen den einzeln gegründeten Gruppen und den Gruppen mit zwei Königinnen, sowie die Unterschiede zwischen den Gruppen mit zwei und drei Königinnen waren nicht signifikant.

#### 4.3.4 Diskussion

In allen Gründungsgruppen waren die Eiablagerraten der einzelnen Königinnen sehr gering, mit im Mittel weniger als zwei Eier pro Tag. Die Eiablagerraten zwischen den Einzelköniginnen und den Königinnen in den Zweiergruppen unterschieden sich nicht, während in den Gruppen mit drei Königinnen die Gründerinnen im Mittel signifikant weniger Eier legte. Dieser negative Zusammenhang zwischen Anzahl der Königinnen und individueller Reproduktion, der sogenannte "reproductivity effect" (Wilson 1971, S. 338), wurde auch bei pleometrotischen Assoziationen anderer Ameisenarten gefunden (*Lasius flavus*: Waloff 1957; *Myrmecocystus mimicus*: Bartz und Hölldobler 1982; *Solenopsis invicta*: Tschinkel und Howard 1983, Tschinkel 1993). Bei einer Art, *Messor pergandei*, fand sich in Gründungsgruppen kein negativer Zusammenhang zwischen der Fekundität einzelner Gründerinnen und deren Anzahl (Rissing und Pollock 1991). Der "reproductivity effect" zeigt sich auch bei reifen polygynen Kolonien (*Plagiolepis pygmaea*: Mercier et al. 1985a und b; *Linepithema humile* (= *Iridomyrmex humilis*): Keller 1988; *Solenopsis invicta*: Vargo und Fletcher 1989, Vander Meer et al. 1992). Bei reifen Kolonien von *Solenopsis invicta* wurde diese Abnahme der Fekundität auf Pheromone, welche die Eiablagen der anderen Königinnen inhibieren, zurückgeführt (Vargo 1992). Bourke (1993, 1995) fand allerdings bei *Leptothorax acervorum* keine Hinweise auf eine gegenseitige pheromonelle Inhibierung zwischen Königinnen. Auch bei pleometrotischen Gründungsgruppen von *Solenopsis invicta* könnte die Abnahme der Brutproduktion pro Gründerin mit zunehmender Königinnenanzahl auf pheromonelle Inhibierung zurückzuführen sein (Tschinkel 1993). Allerdings hatte die Anzahl der Königinnen lediglich einen kleinen oder keinen Einfluß auf die Anzahl der gelegten Eier, aber je größer die Gruppe war, desto mehr Larven "verschwanden" und desto geringer war die überlebende Brut pro Königin. Und dieser Effekt ist eher einem Brutkannibalismus zuzuschreiben, als inhibierenden Pheromonen (Tschinkel 1993). Eine gegenseitige pheromonelle Inhibierung der Eiablage kann bei *Pachycondyla villosa* nicht ausgeschlossen werden. Allerdings sprechen Versuche, die im Rahmen anderer Experimente (siehe 5.2) durchgeführt wurden, nicht für die Existenz eines solchen Pheromons.

Einundzwanzig Wochen nach dem Sammeln hatten pleometrotisch gegründete Gruppen von *P. villosa* signifikant mehr Arbeiterinnen produziert als haplometrotische

Gründungen. Diese schnellere Arbeiterinnenproduktion ist von vielen anderen pleometrotischen Arten bekannt (Waloff 1957; Bartz und Hölldobler 1982; Tschinkel und Howard 1983; Mintzer 1987; Rissing und Pollock 1987, 1991; Sommer und Hölldobler 1992; Tschinkel 1993). Mehr und schneller Arbeiterinnen zu produzieren als andere Kolonien ist vorteilhaft, wenn die Kolonien um limitierte Ressourcen, z.B. Futter oder Nistmöglichkeiten, konkurrieren. Besonders beim Auftreten des intraspezifischen Brutraubs zwischen jungen Kolonien haben solche mit einer größeren Arbeiterinnenanzahl die größere Siegwahrscheinlichkeit (Bartz und Hölldobler 1982; Rissing und Pollock 1987, 1991; Sommer und Hölldobler 1992). Ob bei *P. villosa* intraspezifischer Brutraub auftritt, der die Assoziation mehrerer Königinnen bei der Gründung fördern würde, ist bisher nicht bekannt.

#### **4.4 Aggressive Interaktionen und Arbeitsteilung zwischen Königinnen**

##### **4.4.1 Einleitung**

Pleometrotische Gründungen führen in der Regel nicht zu reifen polygynen Kolonien, sondern die Anzahl der Königinnen wird nach dem Schlüpfen der ersten Arbeiterinnen auf eine reduziert (Rissing und Pollock 1987; Heinze 1993; Sommer und Hölldobler 1995; Balas und Adams 1996). Diese Reduktion erfolgt entweder durch Kämpfe zwischen den Königinnen (Hölldobler 1962; Rissing und Pollock 1987; Sommer und Hölldobler 1995; Balas und Adams 1996), oder dadurch, daß Arbeiterinnen Königinnen attackieren (Bartz und Hölldobler 1982; Tschinkel und Howard 1983). Ein Grund für die Reduktion in der Königinnenanzahl könnte an der fehlenden Verwandtschaft zwischen den Nestgenossinnen liegen (Strassmann 1989). Eine weitere Möglichkeit, die Reduktion der Königinnen zu erklären, liegt vermutlich am Übergang vom geschlossenen Energiesystem in ein offenes System in Laufe der Kolonieentwicklung (Rissing und Pollock 1986). Ein geschlossenes System stellt eine klaustrale Koloniegründung dar, bei der Königinnen die erste Brut ausschließlich durch trophische Eier und Regurgitation ernähren, d.h. durch den Abbau ihrer gespeicherten Körperreserven. Und wenn alle Königinnen dazu beitragen, können schneller Arbeiterinnen produziert werden. Zusätzlich würden aggressive Interaktionen die verfügbare Energie verringern. Nachdem die ersten Arbeiterinnen aber anfangen zu fouragieren und somit Energie von außen zugeführt wird, d.h. ein offenes

System entsteht, bestehen diese Gründe, die Kooperation aufrechtzuerhalten, nicht mehr. Damit wäre auch erklärt, warum eine Reduktion der Königinnenanzahl in der Regel nach dem Auftreten der ersten Arbeiterinnen einsetzt.

Es gibt nur sehr wenig Fälle, bei denen sich aus pleometrotischen Assoziationen direkt polygyne Sozietäten entwickeln (primäre Polygynie), wo alle Königinnen ohne antagonistische Auseinandersetzungen friedlich koexistieren (*Atta texana*: Mintzer und Vinson 1985, Mintzer 1987; *Pheidole morrisi*: S.P. Cover in Hölldobler und Wilson 1990; *Acromyrmex versicolor*: Rissing et al. 1989). Interessanterweise erfolgt bei einer der Arten, *Acromyrmex versicolor*, die Koloniegründung nicht klaustral, sondern eine der Gründerinnen verläßt das Nest um zu fouragieren. Auch treten hier keine aggressiven Auseinandersetzungen auf und die Entwicklung der Ovarien unterscheidet sich nicht zwischen der Fourageurin und der Nicht-Fourageurin (Rissing et al. 1989), d.h. hier besteht von Anfang an ein offenes System.

Königinnen der Ameisenunterfamilie Ponerinae haben in der Regel nicht genügend Körperreserven, um ihre ersten Arbeiterinnen in völliger Abgeschlossenheit zu produzieren. Aus diesem Grund müssen Königinnen das Nest verlassen um nach Futter zu suchen, d.h. auch bei diesen Arten besteht von Anfang an ein offenes System. An den pleometrotisch gegründeten Kolonien von *P. villosa* wurde deshalb untersucht, ob zwischen den Königinnen eine Arbeitsteilung, besonders im Hinblick auf das gefährliche Verlassen des Nestes zur Nahrungssuche, existiert. Desweiteren wurde untersucht, ob aggressive Interaktionen zwischen den Königinnen auftreten und eine Reduktion der Königinnenanzahl stattfindet.

#### 4.4.2 Material und Methoden

Die Existenz einer Arbeitsteilung zwischen Königinnen wurde in 6 Gründungsgruppen untersucht. In vier Gruppen, drei mit jeweils drei Königinnen (Pv 26, Pv 34 und Pv 35) und eine mit zwei (Pv 32), wurden an Hand von 48 bis 120 Stunden Videoaufzeichnungen die Fouragierhäufigkeiten der einzelnen Königinnen analysiert. Von zwei weiteren Kolonien, eine mit drei (Pv 16) und eine mit zwei Königinnen (Pv 27), wurden komplette Ethogramme der einzelnen Königinnen erstellt. Dafür wurden diese Kolonien für jeweils 72 Stunden mit Hilfe von 24-Stunden-Zeitraffervideoaufnahmen beobachtet, und zwar einmal, bevor Arbeiterinnen in den Nestern vorhanden waren, und weitere 72 Stunden nachdem 15 bzw. 16 Arbeiterinnen

geschlüpft waren. Alle 30 Minuten wurde das Verhalten notiert, das die Königinnen in dem Moment zeigte, wobei folgenden Verhaltenskategorien benutzt wurden:

(1) Fouragiertätigkeit; (2) Bewachen des Nesteingangs; (3) Inaktiv im Nest; (4) Inaktiv auf dem Bruthaufen; (5) Brutpflege, wie z.B. Füttern, Putzen, Tragen; (6) Selbstgerichtete Aktivitäten, z.B. sich selbst putzen, fressen.

Die Existenz aggressiver Interaktionen zwischen Königinnen einer Gründungsgruppe wurde mittels 24 h-Langzeit-Videoaufnahmen überprüft (vgl. 4.3). Dazu wurden von sechs Kolonien mit zwei Königinnen insgesamt 1008 Beobachtungsstunden und von vier Gruppen mit drei Gründerinnen insgesamt 1320 Stunden ausgewertet. Zusätzlich wurden die 48h-Videoaufnahmen, die im Anschluß an diese intensiven Beobachtung für fast ein Jahr von jeder pleometrotischen Gründung einmal im Monat angefertigt wurden, im Hinblick auf aggressive Interaktionen zwischen den Königinnen einer Kolonie überprüft. Drei Gründungskolonien (Pv 16, Pv 26 und Pv 27) wurden für jeweils 10 Stunden direkt beobachtet.

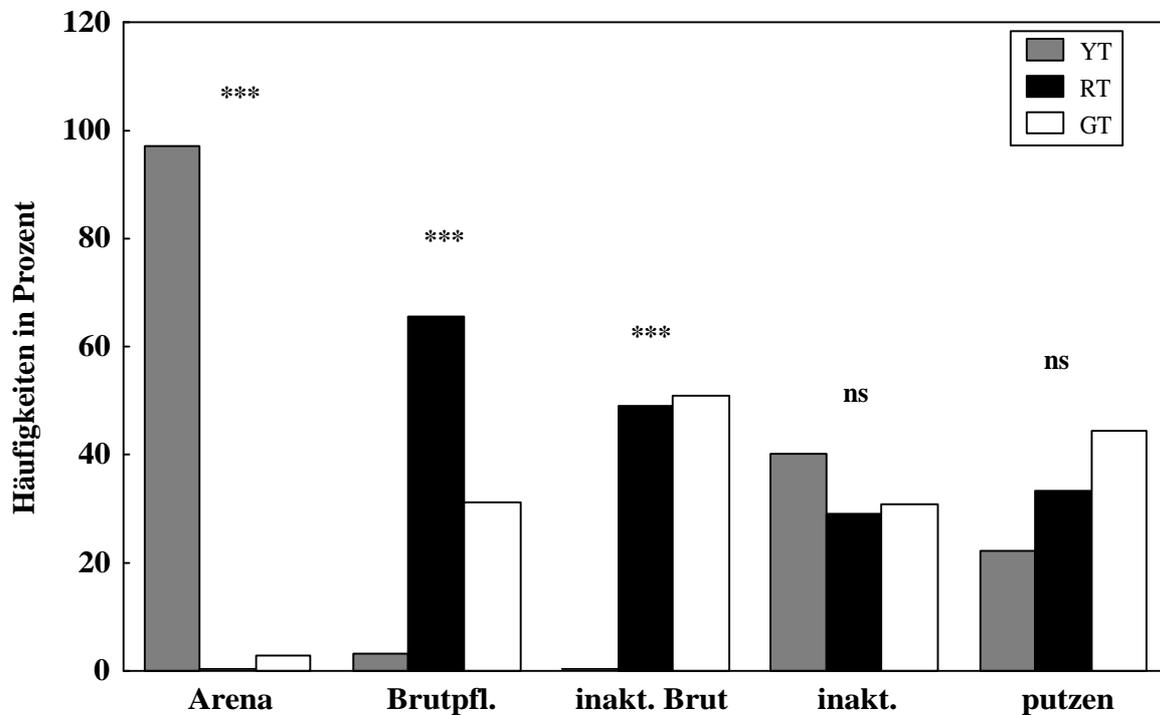
In einer Kolonie (Pv 14) mit über 300 Arbeiterinnen wurde den Königinnen die Möglichkeit gegeben, sich zu trennen. Dafür wurde die Arena zusätzlich mit zwei neuen Nestern verbunden. Diese Verbindung erfolgte, genau wie beim aktuellen Nest, über Schläuche.

#### 4.4.3 Ergebnisse

Die Häufigkeitsanalyse der Fouragiertätigkeit der einzelnen Königinnen zeigte, daß in allen 6 untersuchten Gruppen eine klare Arbeitsteilung existierte, denn in jeder Gründungskolonie übernahm jeweils eine einzelne Königin diese Aufgabe ( $\chi^2$ -Tests: Pv 16:  $\chi^2 = 124,2$ ;  $p < 0,001$ ; Pv 27:  $\chi^2 = 24,0$ ;  $p < 0,001$ ; Pv 26:  $\chi^2 = 23,3$ ;  $p < 0,001$ ; Pv 34:  $\chi^2 = 30,9$ ;  $p < 0,001$ ; Pv 35:  $\chi^2 = 21,6$ ;  $p < 0,001$ ; Pv 32:  $\chi^2 = 6,8$ ;  $p < 0,01$ ).

In den zwei Kolonien, bei denen ein vollständiges Ethogramm erstellt wurde, beschäftigten sich die nicht-fouragierende Königin bzw. Königinnen signifikant häufiger mit der Brutpflege (Pv 27:  $\chi^2 = 9,3$ ;  $p < 0,01$ ; Pv 16:  $\chi^2 = 16,8$ ;  $p < 0,001$ ) und waren auch signifikant häufiger inaktiv auf dem Bruthaufen (Pv 27:  $\chi^2 = 22,2$ ;  $p < 0,001$ ; Pv 16:  $\chi^2 = 59,1$ ;  $p < 0,001$ ; Abb. 3.5). Alle anderen Verhaltensweisen, wie Bewachen des Nesteingangs, Inaktivität im Nest und

selbstgerichtete Aktivitäten, unterschieden sich nicht in ihrer Häufigkeit zwischen den Fourageurinnen und den Nicht-Fourageurinnen (Abb. 4.5).



**Abb. 4.5:** Arbeitsteilung zwischen Königinnen zum Zeitpunkt der Gründungsphase, d.h. ohne Anwesenheit von Arbeiterinnen am Beispiel der Kolonie Pv 16 mit drei Königinnen (YT, RT, GT). Eine der Königinnen (YT) übernahm signifikant häufiger das Fouragieren als die beiden anderen Königinnen ( $\chi^2$ -Tests: \*\*\*  $p < 0,001$ ), während sich GT und RT signifikant häufiger mit der Brutpflege beschäftigten und inaktiv auf dem Bruthaufen saßen (jeweils \*\*\*  $p < 0,001$ ). Die anderen Verhaltensweisen unterschieden sich nicht in ihrer Häufigkeit zwischen der Fourageurin und den Nicht-Fourageurinnen. Brutpfl. = Brutpflege, inakt. Brut = inaktiv bei der Brut, inakt. = inaktiv im Nest.

Nach dem Schlüpfen der Arbeiterinnen übernahmen diese komplett die Fouragiertätigkeit und die Bewachung des Nesteinganges. Auch die Brutpflege wurde hauptsächlich von den Arbeiterinnen erledigt, wobei hier die Königinnen gelegentlich ebenfalls tätig wurden. Dabei zeigte sich aber keinerlei Unterschied mehr zwischen den Königinnen. Die ehemaligen Fourageurinnen betätigten sich mit der gleichen Häufigkeit an der Brutpflege wie die Nicht-Fourageurinnen (Pv 27:  $\chi^2 = 0,2$ ;  $p = 0,65$ ; Pv 16:  $\chi^2 = 1,9$ ;  $p = 0,40$ ).

Aggressive Interaktionen oder ritualisiertes Dominanzverhalten zwischen den Königinnen, welche unter anderem die Fouragiertätigkeit regulieren könnten, traten während den 2328 Stunden intensiver Videobeobachtung, den 4800 Stunden von den monatlichen Aufnahmen, sowie den 30 Stunden Direktbeobachtungen nicht auf. Auch nach dem Schlüpfen

der Arbeiterinnen kam es nicht zu Kämpfen zwischen den Königinnen, im Gegensatz zu den meisten anderen pleometrotisch gründenden Arten. Bis zum Abschluß aller Untersuchungen, einige Kolonien waren auf über 100 Arbeiterinnen angewachsen, koexistierten die Königinnen der Gründungsgruppen friedlich in ihren Nestern.

Sieben der Kolonien produzierten Geschlechtstiere, und auch zu diesem Zeitpunkt traten keine direkten aggressiven Interaktionen zwischen den Königinnen auf.

In einer Kolonie wurde den Königinnen die Möglichkeit gegeben, sich aufzuspalten, doch auch hier blieben die Königinnen zusammen, und zogen nach einer Woche gemeinsam in eine neue Nestkammer um.

#### 4.4.4 Diskussion

Während der frühen Gründungsphase, wenn noch keine Arbeiterinnen vorhanden sind, verrichten *P. villosa*-Königinnen alle anfallenden Arbeiten. Nach dem Schlüpfen der Arbeiterinnen beenden sie diese Tätigkeiten weitgehend und betätigen sich nur noch gelegentlich bei der Brutpflege. Auch in anderen Untersuchungen (Lachaud und Fresneau 1985; Pérez-Bautista et al. 1985) halfen Königinnen von drei *P. villosa*-Kolonien in Anwesenheit von 5, 14 bzw. 40 Arbeiterinnen bei der Brutpflege und teilweise beim Bewachen des Eingangs. In einer der Kolonien beteiligte sich die Königin auch in Anwesenheit von bereits 40 Arbeiterinnen noch recht häufig bei der Brutpflege (Pérez-Bautista et al. 1985), während sich in den zwei von mir untersuchten Kolonien die Königinnen in Anwesenheit von 15 bzw. 16 Arbeiterinnen nur noch sporadisch mit der Brutpflege beschäftigten.

Bei einer der gefährlichsten Arbeiten, die Königinnen während der frühen Phase der Gründung zeigten, dem Fouragieren, gab es in allen 6 untersuchten Kolonien von *P. villosa* eine klare Arbeitsteilung. In allen Gruppen verließ jeweils nur eine Königin das Nest um zu Fouragieren. Königinnen der Unterfamilie der Ponerinae haben in der Regel keine große Flügelmuskulatur und müssen fouragieren, um ausreichend Nährstoffe für die erste Brut zu haben (Peeters 1993). Zusätzlich existiert bei den meisten Arten dieser Unterfamilie keine Trophallaxis und die Larven müssen mit Beutestücken gefüttert werden (Peeters 1993). Obwohl die Nahrungssuche aufgrund des Räuberdruckes und durch Parasiten sehr riskant ist (Porter und Jorgensen 1981; Schmid-Hempel und Schmid-Hempel 1984) übernahm bei *P.*

*villosa* jeweils eine der Königinnen diese Tätigkeit, ohne daß aggressive Interaktionen zwischen den Gründerinnen auftraten. Eine ähnlich semiklastrale Gründung zeigen die Assoziationen von *Acromyrmex versicolor* (Rissing et al. 1989). Auch hier spezialisierte sich jeweils nur eine Königin auf das Fouragieren, und die Arbeitsteilung erfolgte ebenfalls nicht aufgrund von Aggressionen zwischen den Gründerinnen. Dies wurde damit begründet, daß die Gründungskolonie als Einheit überlebt oder als Einheit aufgrund des dort auftretenden intraspezifischen Brutraubs zugrunde geht (Rissing et al. 1989). Ob dieses Argument auch für *P. villosa* zutrifft ist unklar, denn wie bereits erwähnt, ist nicht bekannt, ob bei dieser Art intraspezifischer Brutraub auftritt.

Die meisten der bisher untersuchten pleometrotischen Assoziationen gehen nach dem Schlüpfen der ersten Arbeiterinnen in monogyne Kolonien über, da überzählige Königinnen eliminiert werden (Waloff 1957; Bartz und Hölldobler 1982; Rissing und Pollock 1987, 1987; Sommer und Hölldobler 1992). Bei den hier untersuchten pleometrotisch gegründeten Kolonien von *P. villosa* erfolgte eine solche Reduktion in der Königinnenanzahl nicht, es traten, auch in Anwesenheit von Arbeiterinnen, keine aggressiven Interaktionen auf und die Königinnen koexistierten in den reifen Kolonien ohne ein antagonistisches Verhalten zu zeigen. Zwei Königinnen einer großen Kolonie wurde die Möglichkeit gegeben auseinanderzuziehen und verschiedene Nestboxen alleine zu nutzen. Diese Separierung unterblieb, die Königinnen zogen statt dessen gemeinsam in eine der neuen Nestboxen. Damit könnte *P. villosa* eine der wenigen Arten sein, bei denen aus Pleometrosen primär polygyne Kolonien entstehen, zumindest im Labor. Im Gegensatz dazu beschrieben Leal und Oliveira (1995) eine *P. villosa*-Kolonie, bei der eine der beiden Königinnen einer pleometrotischen Assoziation 5 Monate nach dem Sammeln, nachdem 15 Arbeiterinnen vorhanden waren, von diesen aus dem Nest vertrieben und eliminiert wurde. Ob aus pleometrotischen Gründungen von *P. villosa* auch im Freiland primär polygyne Kolonien entstehen ist unklar, da in dem Sammelgebiet in der Nähe von Itabuna, Brasilien keine kompletten reifen Kolonien gesammelt wurden. In Mexiko fanden Pérez-Bautista et al. (1985) eine monogyne Kolonie mit 40 Arbeiterinnen, und Dejean und Corbara (1990) sammelten 25 monogyne Kolonien mit 50 bis 150 Arbeiterinnen. In einem anderen Sammelgebiet in Brasilien, in der Nähe von Brasília, wurden neben einer monogynen Kolonie mit 18 Arbeiterinnen drei reife monogyne Kolonien mit 143 bis 237 Arbeiterinnen gesammelt (Heinze et al. 1996). Die zahlreichen pleometrotischen Gründungen und evtl. die Existenz primär polygyner Kolonien von *P. villosa* aus der Kakaopflanzung in der Nähe von

Itabuna sind unter Umständen auf eine hohe Dichte reifer Kolonien in dieser Plantage zurückzuführen. Leider ist über die Nestdichte nichts bekannt. In Mexiko, wo die reifen Kolonien monogyn sind (Pérez-Bautista et al. 1985; Dejean und Corbara 1990) sind die Nestdichten eher gering (Peeters, pers. Mitt.).

## 4.5 Aufteilung der Reproduktion zwischen Königinnen

### 4.5.1 Einleitung

Um die Entstehung polygyner Systeme zu verstehen, ist es wichtig zu wissen, wieviel, der im Nest vorhandenen Königinnen, tatsächlich reproduzieren, wie die Reproduktion zwischen ihnen aufgeteilt ist, und wie die kooperierenden Königinnen miteinander verwandt sind. Erst dann können Aussagen bezüglich der zu erwartenden Verwandtschaftskonflikte in diesen Sozietäten gemacht werden.

Um die Aufteilung bezüglich der direkten Reproduktion (reproductive skew) zu beschreiben wurden sog. reproductive skew-Modelle entwickelt (Emlen 1982; Vehrenkamp 1983b; Reeve 1991; Reeve und Ratnieks 1993; Keller und Reeve 1994b). In Sozietäten mit einem großen Ungleichgewicht (high-skew societies) ist die direkte Reproduktion auf ein oder wenige Tiere der Gruppe konzentriert, bei einem geringen Ungleichgewicht (low-skew societies) ist die Fortpflanzung gleichmäßiger zwischen den Individuen aufgeteilt. Bei diesen Modellen gilt als Grundvoraussetzung, daß das dominante Tier, bzw. die dominanten Tiere der Gruppe die Reproduktion der Subordinaten kontrollieren (für Alternativen siehe Cant 1998; Clutton-Brock 1998; Reeve et al. 1998). Wenn das dominante Individuum von der Hilfe der Subordinaten profitiert, sollte es dieser genau so viel direkte Reproduktion erlauben, daß sie in der Gruppe bleibt und friedlich kooperiert, statt die Gruppe zu verlassen oder gegen das dominante Tier zu kämpfen. Das Zulassen direkter Reproduktion, welche die Subordinante davon abhält die Gruppe zu verlassen, wird als "Anreiz zum Bleiben" (staying incentives) bezeichnet, die, welche sie von Kämpfen abhält als "Anreiz zum Frieden" (peace incentives) (Reeve und Ratnieks 1993).

Die ersten Modelle zur Evolution des reproduktiven Ungleichgewichts analysierten, wie die ökologischen Bedingungen für eine solitäre Nestgründung, die genetische Verwandtschaft

der beteiligten Individuen und eine evtl. höhere Produktivität bei friedlicher Kooperation den Umfang der "staying incentives" beeinflussen (Emlen 1982; Vehrenkamp 1983a und b). Reeve und Ratnieks (1993) erweiterten die Modelle, indem sie zusätzlich den Einfluß der relativen Kampfstärke der Gruppenmitglieder auf den Umfang der gewährten "peace incentives" mit einbezogen.

Die generellen Schlußfolgerungen dieser Modelle zum reproduktiven Ungleichgewicht sind, daß der skew zunimmt, d.h. die Reproduktion weniger gleichmäßig aufgeteilt ist, wenn:

1. die Wahrscheinlichkeit einer erfolgreichen Koloniegründung durch das subordinate Tier abnimmt (z.B. bei strengen ökologischen Zwängen)
2. die Produktivität der Gruppe zunimmt, weil dadurch die Optionen das Nest zu verlassen oder zu kämpfen für die Subordinate weniger attraktiv werden
3. die genetische Verwandtschaft zwischen den Individuen zunimmt, da mit zunehmender Verwandtschaft die Subordinate mehr indirekte Fitneßvorteile erhält und ihr somit weniger direkte Reproduktion zugestanden werden muß, um sie zu einer friedlichen Kooperation zu veranlassen
4. die relative Kampfstärke der Subordinaten abnimmt.

Dies bedeutet, daß ein extremes reproduktives Ungleichgewicht nur dann zu erwarten ist, wenn die ökologischen Zwänge stark sind, die Verwandtschaft hoch und die Kampfstärke der Subordinaten gering ist. Ein geringes reproduktives Ungleichgewicht ist zu erwarten, wenn die ökologischen Zwänge gering sind und die Sozietäten aus nicht verwandten Tieren bestehen.

Diese vorhergesagten Zusammenhänge werden bei einigen Untersuchungen sozialer Insekten auch gefunden (siehe Reeve 1991; Keller und Reeve 1994b; Reeve et al. 1998; aber siehe Field et al. 1998). So ist, z.B. bei leptothoracinen Ameisen ein hohes Maß reproduktiven Ungleichgewichts mit starken ökologischen Zwängen und einem hohen Verwandtschaftsgrad assoziiert (Bourke und Heinze 1994; Heinze 1995; Bourke et al. 1997). Ähnliches findet sich auch bei Vertebraten-Sozietäten (z.B. Creel und Waser 1991; Packer et al. 1991; Keane et al. 1994; Jamieson 1997), wobei Clutton-Brock (1998) allerdings zu bedenken gibt, daß es für das gefundene reproduktive Ungleichgewicht zumindest bei einigen Untersuchungen auch alternative Erklärungsmöglichkeiten gibt.

Ein reproduktives Ungleichgewicht innerhalb einer Sozietät beeinflußt auch das Auftreten und die Intensität von Dominanzinteraktionen (Reeve und Ratnieks 1993). Aggressive Dominanzinteraktionen sollten vor allem in Assoziationen mit einem hohen skew

auftreten, da Subordinate hier viel gewinnen, wenn sie bei einer Auseinandersetzung die Position des dominanten Tieres erlangen können. D.h. Subordinate sollten die Kampfstärke der Dominanten viel häufiger testen als in Gruppen mit einem geringen skew. Nach den Modellen zum reproduktiven Ungleichgewicht bedeutet dies, daß Dominanzinteraktionen, besonders zwischen hochrangigen Tieren, für Sozietäten mit strengen ökologischen Zwängen und bestehend aus nah verwandten Individuen charakteristisch sein sollten. Genau dieser Zusammenhang findet sich bei den Untersuchungen von funktionell monogynen leptothoracinen Ameisenarten (Heinze und Smith 1990; Heinze 1993; Ortius 1997) und vielen *Polistes*-Arten (Reeve 1991). Umgekehrt werden bei Arten mit geringem skew kaum oder keine aggressiven Interaktionen gefunden (z.B. Reeve 1991; Itô 1993).

Genauso wird, nach den Vorhersagen der Modelle, der Grad der Arbeitsteilung innerhalb der Sozietäten von der Aufteilung der Reproduktion bedingt (Reeve 1991; Reeve und Ratnieks 1993). Bei einem hohen skew hat das subordinate Tier kaum eine Chance zur direkten Reproduktion, d.h. es hat durch die Verrichtung riskanter Tätigkeiten wenig zu verlieren, wenn diese zur höheren Produktivität der Gruppe führen, wodurch die Subordinate Vorteile durch die Verwandtenselektion gewinnt. Eine klare Arbeitsteilung, bei der das dominante Tier die risikolosen Tätigkeiten verrichtet und das subordinate die riskanten, wird demnach in high-skew Sozietäten erwartet, während bei einer gleichmäßigeren Aufteilung der Reproduktion auch die Arbeit gleichmäßig verteilt sein sollte (z.B. Reeve 1991).

Inzwischen existieren weitere Modelle, welche die Aufteilung der Reproduktion zu erklären versuchen. Dabei handelt es sich zum einen um Erweiterungen der bisherigen Modelle (Johnstone et al. 1999; Kokko und Johnstone 1999), oder um alternative Modelle (Cant 1998; Clutton-Brock 1998; Reeve et al. 1998; Cant und Johnstone 1999), wobei die Vorhersagen, in Abhängigkeit bestimmter Faktoren, teilweise konträr zu den bisherigen Modellen ausfallen.

Bei den pleometrotischen Assoziationen von *Pachycondyla villosa* wurde die Aufteilung der Reproduktion zwischen den assoziierten Königinnen sowie deren Verwandtschaft zueinander untersucht. Dabei wurde zunächst anhand der Eiablagen die Anzahl der in den einzelnen Kolonien tatsächlich reproduzierenden Königinnen ermittelt. Gleichzeitig wurde festgehalten, ob in den Gruppen Oophagie stattfand und ob diese eine Auswirkung auf die individuelle Reproduktion von Königinnen hatte. Danach erfolgte die Analyse des reproduktiven Ungleichgewichts mittels Multilokus-DNA-Fingerprintings, und zwar sowohl bei der Arbeiterinnenproduktion, als auch bei der Produktion von

Geschlechtstieren. Um Aussagen über den Verwandtschaftsgrad von gemeinsam gründenden Königinnen machen zu können, wurden abschließend deren band sharing-Koeffizienten verglichen.

#### 4.5.2 Material und Methoden

In 10 pleometrotischen Gruppen wurde die Eiablagerrate innerhalb der Kolonien mittels 24h-Langzeit-Videoaufnahmen untersucht (vgl. 4.3.2). Dabei gingen in sechs Kolonien mit zwei Königinnen insgesamt 1008 Beobachtungsstunden (42 Tage) über zwei Monaten und in vier Gruppen mit drei Gründerinnen insgesamt 1320 Stunden (55 Tage) über drei Monate ein. Im Anschluß an diese intensive Beobachtung der Gründungskolonien wurden die Gruppen über eine Periode von fast einem Jahr einmal im Monat für jeweils 48 Stunden gefilmt (insgesamt 4800 Stunden). Mittels der Aufnahmen wurde die Anzahl der Eier pro Königin und Tag innerhalb einer Gruppe kontrolliert und mit dem  $\chi^2$ -Test miteinander verglichen. Gleichzeitig wurde das Schicksal des gelegten Eis protokolliert. Als erfolgreich abgelegt galt ein Ei, das auch 30 Minuten nach der Ablage auf den Eihaufe nicht zerstört war. Auch die Anzahl der erfolgreich auf dem Eihaufen deponierter Eier wurde miteinander verglichen.

Zusätzlich wurden die skew-Indizes, die das Ausmaß des reproduktiven Ungleichgewichts quantifizieren, berechnet. Diese Berechnung erfolgte sowohl nach den Gleichungen von Reeve und Keller (Keller und Vargo 1993; Reeve und Ratnieks 1993), als auch nach Pamilo und Crozier (1996):

Reeve und Keller-Index (siehe Keller und Vargo 1993; Reeve und Ratnieks 1993):

$$(N_b v + N_n) / (N_b + N_n)$$

$N_b$  = Anzahl der reproduktiv aktiven Tiere

$N_n$  = Anzahl der nicht-reproduktiv aktiven Tiere

$v$  = standardisiertes Maß der Variation in der Reproduktion zwischen den Tieren

Wenn es nur ein reproduktiv aktives Tier gibt, wird  $v$  definiert als 1, wenn mehrere Tiere reproduktiv aktiv sind ist  $v = N_b s^2$ , wobei  $s^2$  die Stichproben-Varianz im Anteil der gesamten Nachkommen der reproduktiv aktiven Tiere ist.

$$s^2 = [ \sum (p_i - 1 / N_b)^2 ] / (N_b - 1)$$

$p_i$  = Anteil aller vom i-ten Tier produzierten  
Nachkommen

Der skew-Index variiert zwischen Null und Eins. Wenn ein einzelnes Tier alle Nachkommen produziert ist er Eins, wenn die Reproduktion gleichmäßig zwischen allen Mitgliedern einer Gruppe aufgeteilt ist, ist der skew Null.

Der zweite skew-Index stammt von Pamilo und Crozier (1996), die zeigten, daß die Gleichung von Reeve und Keller statistische Charakteristika aufweist, die zu Diskontinuitäten innerhalb eines sonst linearen Zusammenhangs führen. Aus diesem Grund entwickelten sie folgenden Index:

$$S = (N_T - Q_E) / (N_T - 1)$$

$N_T$  = Gesamtanzahl der aktuell oder potentiell  
reproduktiv aktiven Tiere

$Q_E$  = effektive Anzahl der reproduktiv aktiven Tiere

mit  $Q_E = 1 / \sum p_i^2$

$p_i$  = Anteil aller vom i-ten Tier produzierten  
Nachkommen

Auch dieser Index variiert zwischen Null und Eins.

Um genauere Aussagen über die Aufteilung der Reproduktion zwischen den Königinnen einer Kolonie machen zu können, wurden Arbeiterinnen und, soweit vorhanden, Geschlechtstiere der Kolonien mittels Multilokus-DNA-Fingerprinting analysiert (siehe 3.2). Dazu wurden die Banden der Königinnen mit denen von Arbeiterinnen bzw. Geschlechtstieren verglichen, wodurch Arbeiterinnen, weibliche und männliche Geschlechtstiere direkt ihren Müttern zugeordnet werden konnten. Diese Untersuchungen machten es teilweise erforderlich zwischen Gelen zu vergleichen, bzw. die Ergebnisse mehrerer Gele zusammen auszuwerten. Dies wurde durch zwei Dinge ermöglicht. Zum einen reichte die Menge der DNA, die aus Königinnen isoliert wurde aus, um sie auf zwei Gelen einzusetzen, d.h. die DNA-Probe einer Königin wurde halbiert und mit bidest. Wasser auf die jeweils erforderlichen 17 µl ergänzt. In den Fällen, bei denen zwei Gele nicht ausreichend waren, wurden die DNA-Proben von drei Arbeiterinnen der Kolonie gemischt und jeweils die 1/3tel davon auf die Gele, die miteinander

verglichen werden sollten, aufgetragen. So erhielt man eine "gemischte Arbeiterin", die im Idealfall alle Banden der Königinnen einer Kolonie hatte. Die Banden dieser "gemischten Arbeiterin" waren in allen Fällen informativ genug, um die von den einzelnen Königinnen abstammenden Banden unterscheiden zu können, d.h. Nachkommen konnten ihren Müttern zugeordnet werden, auch wenn sich deren Bandenmuster nicht direkt mit auf dem Gel befand.

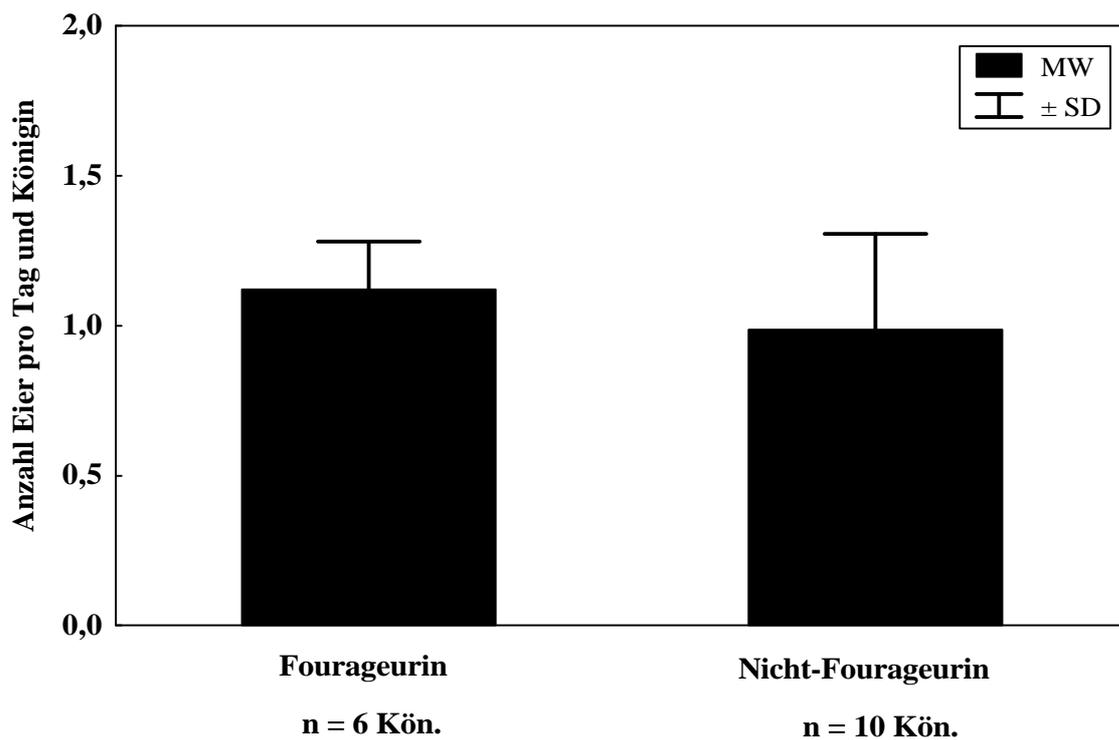
Es wurden insgesamt 7 pleometrotisch gegründete Kolonien untersucht, wobei jeweils 15 - 34 Arbeiterinnen, 6 - 40 Männchen und 30 bzw. 37 Jungköniginnen in die Analyse gingen. Die männlichen Geschlechtstieren stammten in vier (Pv 16, Pv 34, Pv 35 und Pv 17) der 7 Kolonien aus zwei verschiedenen Reproduktionszeiträumen, dazwischen jeweils mindestens 6 Monaten ohne Produktion von Männchen. In den restlichen drei Kolonien (Pv 26, Pv 4 und Pv 14) schlüpften die Männchen in einem Zeitraum von ein bis knapp drei Monaten. In den zwei Kolonien (Pv 4 und Pv 14), in denen auch weibliche Geschlechtstiere auftraten, gingen ebenfalls jeweils Tiere aus zwei unterschiedlichen Zeiträumen in die Analyse ein. Die Aufteilung der Reproduktion wurde einmal mit dem  $\chi^2$ -Test analysiert, zum anderen wurden auch hier die beiden skew-Indizes berechnet.

Die Verwandtschaft zwischen gemeinsam gründenden Königinnen wurden durch die Berechnung der band sharing-Koeffizienten mittels Multilokus-DNA-Fingerprinting ermittelt. Dazu wurde DNA der Königinnen einer Kolonie auf nebeneinander liegenden Spuren eines Gels aufgetragen, und jeweils anhand der Bandenmenge insgesamt und der Anzahl der gemeinsamen Banden der band sharing-Koeffizient errechnet (siehe 3.2.9). Durch Vergleich der band sharing-Koeffizienten der Königinnen mit den inter- und intrakolonialen konnten Aussagen über die Verwandtschaft zwischen kooperierenden Königinnen gemacht werden.

#### 4.5.3 Ergebnisse

In den 10 untersuchten pleometrotischen Gruppen legten alle Königinnen Eier. Die Eier wurden auf einem gemeinsamen Eihaufen bzw. mehreren gemeinsamen Eihaufen plaziert und von allen Königinnen gleich behandelt. Waren die Eier auf dem Eihaufen deponiert, so waren sie sicher vor einer Zerstörung, denn in den 6328 Beobachtungsstunden wurde nie ein Ei vom Eihaufen genommen und gefressen.

Die Anzahl der Eier, die von den Gründerinnen einer Kolonie gelegt wurden unterschieden sich nicht signifikant voneinander ( $\chi^2$ -Test; Tab. 4.1). Auch die ehemaligen Fourageurinnen (n = 6 Königinnen) legten im Mittel ( $\pm$  SD ) mit  $1,12 \pm 0,89$  genauso viele Eier wie die 10 ehemaligen Nicht-Fourageurinnen (MW  $\pm$  SD =  $0,99 \pm 0,32$ ; Mann-Whitney U-Test: U = 18,0; p = 0,19; Abb. 4.6).



**Abb. 4.6:** Vergleich der mittleren Eiablagerraten zwischen Fourageurinnen (n = 6 Königinnen) und Nicht-Fourageurinnen (n = 10 Königinnen). Die Fourageurinnen legten mit  $1,12 \pm 0,89$  (MW  $\pm$  SD) genauso viele Eier wie die Nicht-Fourageurinnen ( $0,99 \pm 0,32$ ; U-Test: U = 18,0; p = 0,19). Kön. = Königinnen.

In vier der 10 Kolonien trat Oophagie auf. Dieser Eifraß führte in zwei Gruppen, eine mit drei (Pv 34) und eine mit zwei (Pv 17) Königinnen zu einer signifikant unterschiedlichen Anzahl abgelegter Eier ( $\chi^2$ -Test: Pv 34:  $\chi^2 = 9,5$ ; p < 0,01; Pv 17:  $\chi^2 = 6,4$ ; p < 0,05; Tab. 4.1). Bei den beiden anderen Gruppen waren die Unterschiede nicht signifikant (Pv 27:  $\chi^2 = 0$ ; ns; Pv 31:  $\chi^2 = 1,9$ ; ns; Tab. 4.1).

**Tab. 4.1:** Anzahl der Eier, die in 10 pleometrotischen Kolonien von einzelnen Königinnen (RT, GT, YT) gelegt wurden und Anzahl der Eier, die in Kolonien, in denen Eifraß auftrat, erfolgreich auf dem Eihaufen deponiert wurden. Die Anzahl der Eier, die von den Gründerinnen einer Kolonie gelegt wurden unterschieden sich nicht signifikant voneinander. In vier Kolonien trat Oophagie auf, was in zwei Gruppen (Pv 34 und Pv 17) zu einer signifikant unterschiedlichen Anzahl erfolgreich deponierter Eier führte ( $\chi^2$ -Test:  $p < 0,01$  bzw.  $p < 0,05$ ).

Kolonie	Anzahl der gelegten Eier			$\chi^2$	Anzahl der erfolgreich abgelegten Eier			$\chi^2$
	Königin				Königin			
	RT	GT	YT		RT	GT	YT	
Pv 34	4	6	9	2,00; ns	1	2	9	9,5; $p < 0,01$
Pv 17	12	8		0,80; ns	9	1		6,4; $p < 0,05$
Pv 27	8	6		0,28; ns	5	5		0; ns
Pv 31	14	9		1,08; ns	4	9		1,9; ns
Pv 26	15	18	14	0,55; ns	keine Oophagie			
Pv 16	20	18	25	1,23; ns	"			
Pv 35	10	10	13	0,54; ns	"			
Pv 14	12	18		1,20; ns	"			
Pv 32		9	12	0,42; ns	"			
Pv 4		10	14	0,66; ns	"			

Der Eifraß erfolgte in der Regel direkt nach der Eiablage. Zu diesem Zeitpunkt hielt die Eierlegerin das Ei in den Mandibeln. Indem sie wegrannte und sich von der angreifenden Königin immer wieder wendete, versuchte die attackierte Königin, die Oophagie zu verhindern, was aber nie gelang. In einigen Fällen wurde die Eierlegerin schon während der Eiablage angegriffen und das Ei wurde von der Angreiferin aus dem Gaster gezogen und gefressen. Die Mehrzahl der Königinnen wurde nie angegriffen und sie legten die Eier direkt nach der Ablage auf den Eihaufen. Wie oben schon erwähnt wurde während der gesamten Beobachtungszeit nie ein Ei vom Eihaufen gefressen.

Die Analyse der Eiablagerraten innerhalb der Gründungen ergab somit bei 8 der 10 Gruppen eine gleichmäßige Aufteilung der Reproduktion zwischen den Gründerinnen.

Lediglich in zwei Gruppen trat durch das Auftreten von Eifraß eine signifikant unterschiedliche Anzahl der erfolgreich abgelegten Eier auf.

Um das Ausmaß in der Aufteilung der Reproduktion zu bestimmen, wurden für alle 10 Gruppen sowohl der Reeve-Keller (RK)-, als auch der Pamilo-Crozier (PC)-Index berechnet, und zwar einmal für die Anzahl der gelegten Eier und zum anderen für die Anzahl erfolgreich abgelegter Eier (Tab.4.2).

**Tab. 4.2:** Skew-Indizes von 10 pleometrotisch gegründeten Gruppen, berechnet nach den Gleichungen von Reeve und Keller (RK-Index) und nach Pamilo und Crozier (PC-Index). Die Berechnung erfolgte sowohl für die Anzahl gelegter Eier als auch für die Anzahl erfolgreich abgelegter Eier. In mindestens 9 von 10 Gruppen ist die Eiablage regelmäßig zwischen den kooperierenden Königinnen aufgeteilt; lediglich in einer Gruppe (Pv 34) zeigt der PC-skew von 0,32 (RK-Wert = 0,05) ein gewisses reproduktives Ungleichgewicht. In den 4 Gruppen, in denen Oophagie auftritt, zeigen die skew-Indizes in 2 Gruppen eine deutliche Ungleichverteilung der erfolgreich abgelegten Eier, in den beiden anderen Gruppen fallen sie geringer aus, d.h. hier ist die Anzahl deponierter Eier gleichmäßiger.

Kolonie	skew-Indizes für gelegte Eier		skew-Indizes für erfolgreich abgelegte Eier	
	RK-Index	PC-Index	RK-Index	PC-Index
Pv 34	0,05	0,32	0,40	0,66
Pv 17	0,04	0,08	0,64	0,78
Pv 27	0,02	0,04	0	0
Pv 31	0,05	0,09	0,14	0,25
Pv 26	0,005	0,02	keine Oophagie	
Pv 16	0,01	0,06	"	
Pv 35	0,01	0,03	"	
Pv 14	0,04	0,08	"	
Pv 32	0,02	0,04	"	
Pv 4	0,03	0,05	"	

Für die Eiablagerraten lagen die RK-Indizes bei allen 10 Gruppen unter 0,1 ( $MW \pm SD = 0,03 \pm 0,02$ ), die PC-Indizes lagen in 9 der 10 Gruppen unter 0,1 ( $0,05 \pm 0,02$ ). Eine Kolonie (Pv 34) hatte einen PC-Index von 0,32, was auf ein gewisses Maß an reproduktiver

Ungleichverteilung zwischen den Königinnen bei der Eiablage hinweist (Tab. 4.2). Bei der Anzahl erfolgreich abgelegter Eier gab es eine Kolonie (Pv 27), bei der trotz Oophagie kein skew existierte. In 2 weiteren Gruppen (Pv 34 und Pv 17) ergaben die Berechnungen hohe skew-Wert, besonders die PC-Indizes (RK-Indizes: 0,40 und 0,64; PC-Indizes: 0,66 und 0,78), d.h. hier kam es aufgrund einer differentiellen Oophagie zu einer deutlichen Ungleichverteilung in der Anzahl der deponierten Eier. Bei Kolonie Pv 31 waren die skew-Wert mit 0,14 bzw. 0,25 geringer und die Anzahl der erfolgreich abgelegten Eier gleichmäßiger zwischen den kooperierenden Königinnen verteilt (Tab. 4.2).

Da aber auch erfolgreich abgelegte Eier nicht unweigerlich mit produzierten Nachkommen gleichzusetzen sind, kann erst anhand der genetischen Untersuchung der Nachkommen, Arbeiterinnen und vor allem Geschlechtstiere, das Vorhandensein und das Ausmaß des reproduktiven Ungleichgewichts genauer bestimmt werden. Die Aufteilung bei der Produktion von Arbeiterinnen wurde in 7 pleometrotisch gegründeten Kolonien untersucht, wobei jeweils zwischen 23 und 34 Arbeiterinnen mittels DNA-Fingerprinting ihren Müttern zugeordnet werden konnten. Das Ausmaß der reproduktiven Aufteilung zwischen den kooperierenden Königinnen wurde sowohl mit dem Reeve-Keller (RK)-Index, als auch mit dem Index von Pamilo und Crozier (PC) berechnet. Bei einer der 7 untersuchten Kolonien (Pv 17) gab es zwischen den Königinnen einen signifikanten Unterschied in der Arbeiterinnenproduktion ( $\chi^2$ -Test:  $\chi^2 = 23,06$ ,  $p < 0,0001$ ) und auch die skew-Werte zeigten ein deutliches Maß an reproduktivem Ungleichgewicht (RK-Index: 0,67; PC-Index: 0,8; Tab. 4.3). Die Kolonie Pv 17 war auch einer der Kolonien, bei der aufgrund von differentieller Oophagie schon die Anzahl der erfolgreich abgelegten Eier zwischen den Königinnen ungleich verteilt war. Bei den restlichen 6 Kolonien war die Produktion der Arbeiterinnen gleichmäßig aufgeteilt. Es gab keine signifikanten Unterschiede zwischen den Königinnen und die skew-Werte waren, bis auf einen PC-Wert, geringer als 0,1 (RK-Index:  $0,023 \pm 0,015$  (MW  $\pm$  SD); PC-Index:  $0,085 \pm 0,037$ ; Tab. 4.3).

**Tab. 4.3:** Anzahl der Arbeiterinnen, die in 10 pleometrotisch gegründeten Kolonien von einzelnen Königinnen (RT, GT, YT) produziert wurden, und die Skew-Indizes berechnet nach den Gleichungen von Reeve und Keller (RK-Index) und nach Pamilo und Crozier (PC-Index). In einer Kolonie (Pv 17) hatten die beiden Königinnen signifikant unterschiedlich viele Arbeiterinnen produziert ( $\chi^2$ -Test:  $p < 0,0001$ ), was auch durch die hohen skew-Indizes (0,67 bzw. 0,80) angezeigt wurde. In den anderen Gruppen war die Produktion der Arbeiterinnen gleichmäßig (skew-Indizes unter 0,1) zwischen den kooperierenden Königinnen aufgeteilt.

Kolonie	Arbeiterinnen insgesamt	von Königin			$\chi^2$	skew-Indizes	
		RT	GT	YT		RK- Index	PC- Index
Pv 17	34	31	3		23,06; $p < 0,0001$	0,67	0,80
Pv 34	34	20	†	14	1,06; ns	0,03	0,06
Pv 35	33	†	18	15	0,60; ns	0,01	0,02
Pv 16	23	7	6	10	1,87; ns	0,02	0,04
Pv 26	33	9	16	8	3,45; ns	0,05	0,12
Pv 4	25		15	10	1,00; ns	0,02	0,08
Pv 14	25	14	11		0,36; ns	0,01	0,03

†: die Königinnen waren zum Zeitpunkt der Analyse gestorben und es stand keine DNA zur Verfügung.

Die Aufteilung der Reproduktion bei der Geschlechtstierproduktion wurde in den gleichen 7 Kolonien anhand der dort produzierten Männchen, und in zwei Kolonien anhand der dort zusätzlich produzierten weiblichen Geschlechtstiere untersucht. Dabei wurden zwischen 6 und 40 Männchen, sowie 30 bzw. 37 Jungköniginnen mittels DNA-Fingerprinting analysiert. Die Berechnung der skew-Indizes erfolgte wiederum sowohl nach Reeve und Keller, als auch nach Pamilo und Crozier. In drei Kolonien (Pv 17, Pv 34, Pv 35) der 7 Kolonien wurden von den Königinnen signifikant unterschiedlich viele Männchen produziert und die skew-Werte lagen zwischen 0,34 und 0,68 (RK-Index:  $0,43 \pm 0,09$  (MW  $\pm$  SD); PC-Index:  $0,60 \pm 0,09$ ; Tab. 4.4). Zwei der Kolonien (Pv 17 und Pv 34) zeigten diese Ungleichverteilung schon bei der Anzahl der erfolgreich abgelegten Eier, bei Pv 17 war zusätzlich die Produktion der Arbeiterinnen zwischen den Königinnen ungleich verteilt. In den restlichen vier Kolonien war die Produktion der männlichen Geschlechtstiere gleichmäßig zwischen den kooperierenden Königinnen aufgeteilt. Hier lagen die skew-Indizes zwischen 0,01 und 0,21 (RK-Index:  $0,05 \pm 0,05$ ; PC-Index:  $0,10 \pm 0,08$ ), wobei skew-Werte über 0,1 bzw. 0,2 in einer Kolonie (Pv 4)

auftraten, bei der nur 6 Männchen der Analyse zur Verfügung standen (Tab. 4.4). Ohne diese Kolonie fallen die mittleren skew-Indizes noch etwas geringer aus (RK-Index:  $0,04 \pm 0,03$ ; PC-Index:  $0,06 \pm 0,05$ ). In den zwei Kolonien, die zusätzlich weibliche Geschlechtstiere produziert hatten, waren beide Königinnen in gleichem Maße an der Produktion beteiligt, die RK-Indizes lagen bei 0,07 bzw. 0,0004, die PC-Werte bei 0,13 bzw. 0,0008 (Tab. 4.4).

**Tab. 4.4:** Anzahl der Geschlechtstiere, die in 7 pleometrotisch gegründeten Kolonien von einzelnen Königinnen (RT, GT, YT) produziert wurden, und die Skew-Indizes berechnet nach den Gleichungen von Reeve und Keller (RK-Index) und nach Pamilo und Crozier (PC-Index). Bei der Männchenproduktion traten in 3 Kolonien signifikante Unterschiede zwischen den Königinnen auf und auch die skew-Werte zeigten ein erhebliches Maß an reproduktiver Ungleichverteilung. In den restlichen 4 Kolonien war die Produktion der Männchen gleichmäßig zwischen den Königinnen aufgeteilt, die skew-Indizes lagen unter oder bei 0,1. In den zwei Kolonien (Pv 4 und Pv 14), in denen zusätzlich auch Jungköniginnen produziert wurden, zeigte sich ebenfalls eine Gleichverteilung zwischen den kooperierenden Königinnen.

Kolonie	Geschlechts- tiere insgesamt	von Königin			$\chi^2$	skew-Indizes	
		RT	GT	YT		RK- Index	PC- Index
Pv 17	21 M	18	3		10,71; p < 0,001	0,52	0,68
Pv 34	40 M	33	†	7	16,90; p < 0,0001	0,42	0,61
Pv 35	33 M	†	26	7	10,94; p < 0,001	0,34	0,50
Pv 16	10 M	2	4	4	0,67; ns	0,04	0,11
Pv 26	34 M	10	13	11	0,41; ns	0,01	0,02
Pv 4	12 M		7	5	0,33; ns	0,03	0,05
	30 W		19	11	2,13; ns	0,07	0,13
Pv 14	6 M	2	4		0,67; ns	0,12	0,21
	37 W	18	19		0,03; ns	0,0004	0,0008

†: die Königinnen waren zum Zeitpunkt der Analyse gestorben und es stand keine DNA zur Verfügung.  
M = Männchen, W = weibliche Geschlechtstiere.

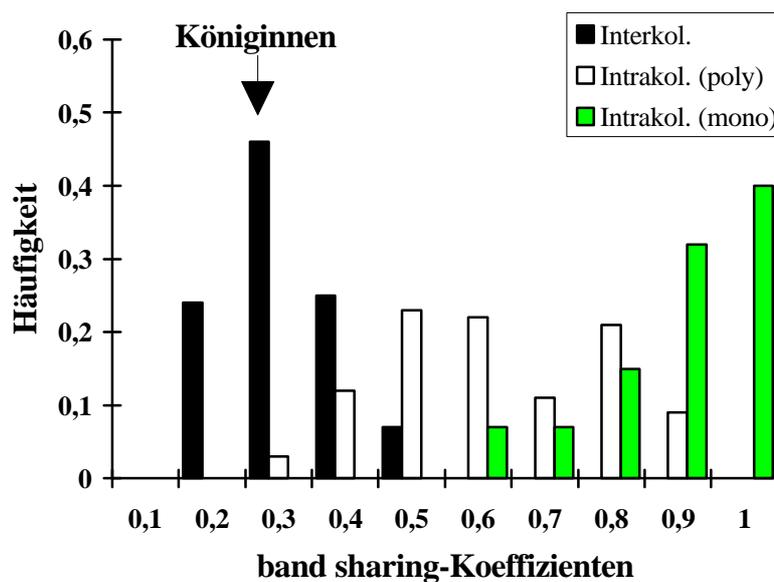
Der Verwandtschaftsgrad zwischen den kooperierenden Königinnen wurde ebenfalls in den 7 schon vorher untersuchten Kolonien ermittelt. Dazu wurden von insgesamt 16 Königinnen die band sharing-Koeffizienten zwischen den gemeinsam gründenden Königinnen berechnet. Diese lagen zwischen 0,2 und 0,63 (MW  $\pm$  SD =  $0,34 \pm 0,09$ ; Tab. 4.5).

**Tab. 4.5** Band sharing-Koeffizienten von Königinnen in 7 pleometrotisch gegründeten Kolonien.

Kolonie	Anzahl der Königinnen	band sharing-Koeffizienten
Pv 17	2	0,20
Pv 34	2	0,29
Pv 35	2	0,33
Pv 16	3	0,42 / 0,40 / 0,42 (0,41 ± 0,01) <sup>a</sup>
Pv 26	3	0,63 / 0,44 / 0,40 (0,49 ± 0,12) <sup>a</sup>
Pv 4	2	0,33
Pv 14	2	0,36
MW ± SD		0,34 ± 0,09

<sup>a</sup> hier sind die band sharing-Koeffizienten zwischen den einzelnen Königinnen aufgeführt, MW ± SD sind in Klammer angegeben.

Die Werte der Königinnen liegen somit im Bereich des interkolonialen band sharing-Koeffizient von  $0,31 \pm 0,08$  (Abb. 4.7). Da bei der Berechnung des interkolonialen Koeffizienten nicht verwandte Tier verschiedener Kolonien miteinander verglichen werden, läßt dies den Schluß zu, daß gemeinsam gründende Königinnen bei *P. villosa* nicht miteinander verwandt sind.

**Abb. 4.7:** Interkoloniale und intrakoloniale (für mono- und polygyne Kolonien) band sharing-Koeffizienten, sowie die Einordnung der gemeinsam gründenden Königinnen.

#### 4.5.4 Diskussion

Die Aufteilung der Reproduktion ("reproductive skew") zwischen *Pachycondyla villosa*-Königinnen einzelner Kolonien wurde zunächst anhand der Eiablagerraten in 10 pleometrotisch gegründeten Kolonien untersucht. Dabei fanden sich zwischen den Königinnen keine Unterschiede in der Anzahl der gelegten Eier. In *Messor* (= *Veromessor*) *pergandei* gab es zwischen den assoziierten Königinnen ebenfalls keine Unterschiede (Rissing und Pollock 1986), während bei *Lasius niger* in 12 von 15 Pleometrosen die Gründerinnen erhebliche Unterschiede in der Anzahl der gelegten Eier zeigten (Sommer und Hölldobler 1995). Auch unterschieden sich bei *P. villosa* die ehemaligen Fourageurinnen in der Eiablagerrate nicht von den ehemaligen Nicht-Fourageurinnen. Die Ausübung dieser Tätigkeit scheint demnach, genau wie bei *Acromyrmex versicolor* (Rissing et al. 1989), keinen Einfluß auf die Fertilität zu haben. In vier der zehn untersuchten Gruppen existierte Oophagie, was in zwei dieser Gruppen zu einer signifikant unterschiedlichen Anzahl erfolgreich abgelegter Eier führte. Der Eifraß erfolgte direkt nach der Eiablage, wenn die Eierlegerin das Ei noch in den Mandibeln hielt. Lagen die Eier auf dem Eihaufen, der von allen Königinnen einer Gruppe gemeinsam genutzt wurde, so wurden sie nicht mehr gefressen. Oophagie kommt bei vielen Arten vor, und dient in Form von sog. trophischen Eiern der Ernährung (Hölldobler und Wilson 1990: 167). Das Fressen von reproduktiven Eiern wird in der Regel im Zusammenhang mit dem "policing"-Verhalten von Arbeiterinnen und Königinnen diskutiert (Ratnieks 1988, 1993, 1995; Ratnieks und Visscher 1989). Allerdings scheint eine differentielle Oophagie zwischen etablierten Königinnen einer Kolonie nicht möglich zu sein. Bourke (1991, 1994) fand bei seinen Experimenten mit *Leptothorax acervorum*, daß bei der häufig auftretenden Oophagie keine Diskriminierung zwischen eigenen Eiern und denen der kooperierenden Königin stattfindet. Genausowenig können Königinnen von *Lasius niger* eigene von fremden Eiern unterscheiden (Sommer und Hölldobler 1992) und auch bei *Messor* (= *Veromessor*) *pergandei* zeigte sich keine differentielle Oophagie (Rissing und Pollock 1986). Die Unfähigkeit zu unterscheiden, könnte auch ein Grund dafür sein, daß *P. villosa*-Königinnen keine Eier vom gemeinsamen Eihaufen fressen. Wie oben erwähnt erfolgte der Eifraß, wenn die Eierlegerin das Ei noch in ihrem Mandibeln hielt, und zu diesem Zeitpunkt besteht kein Risiko fälschlicherweise ein eigenes Ei zu fressen. Auch bei *Odontomachus chelifer* (Medeiros et al. 1992) und *Diacamma*

sp. (Peeters und Tsuji 1993) fressen dominante Individuen die Eier von Subordinaten, wenn diese beim Legen sind oder die Eier in den Mandibeln halten.

Bei 7 der 10 untersuchten Kolonien wurden mit Hilfe des Multilokus-DNA-Fingerprintings die tatsächliche Aufteilung der Reproduktion zwischen kooperierenden Königinnen bei der Arbeiterinnen- und Geschlechtstierproduktion untersucht. Die Modelle zur Aufteilung der Reproduktion sagen voraus, daß in Sozietäten mit einem geringen Verwandtschaftsgrad zwischen den Königinnen, diese gleichmäßig zur Nachkommenschaft beitragen sollten (Vehrenkamp 1983a und b; Reeve und Ratnieks 1993). So kooperieren nicht verwandte Ameisenköniginnen bei der Koloniegründung und die Reproduktion ist gleichmäßig aufgeteilt (Rissing und Pollock 1986; Rissing et al. 1989), während in Assoziationen von nah verwandten Wespenköniginnen die Reproduktion durch eine einzelne Königin erfolgt (Strassmann 1989). Auch bei zwei Bienenarten, *Perdita texana* und *Andrena jacobii*, deren kooperierende Königinnen lediglich einen geringen Verwandtschaftsgrad aufweisen, ist die Reproduktion eher gleichmäßig aufgeteilt (Danforth et al. 1996; Paxton et al. 1996). Im Gegensatz dazu fanden Field et al. (1998) bei der Untersuchung von 24 Gründungen von *Polistes bellicosus* keinen oder einen negativen Zusammenhang zwischen Verwandtschaft und reproduktivem Ungleichgewicht.

Die Analyse der band sharing-Koeffizienten ergab, daß gemeinsam gründende Königinnen von *P. villosa* nicht verwandt sind. Dies ist in der Regel ein allgemein gültiges Phänomen bei pleometrotisch gründenden Ameisenarten, was durch genetische Untersuchungen gezeigt werden konnte (Ross und Fletcher 1985; Hagen et al. 1988; Sasaki et al. 1996). Demnach sollten *P. villosa*-Königinnen keine oder nur eine geringe Ungleichverteilung in der Produktion der Nachkommen zeigen. Bei der Arbeiterinnenproduktion beteiligten sich bei 6 der 7 Kolonien die Königinnen auch gleichmäßig. Lediglich in einer Kolonie, eine mit differentieller Oophagie, gab es einen signifikante Unterschiede zwischen den Königinnen und damit einen hohen skew-Wert. Die unterschiedliche Beteiligung der Königinnen einer Kolonie an der Arbeiterinnenproduktion ist dabei nicht bedingt durch den Verwandtschaftsgrad, da in dieser Kolonie der band sharing-Koeffizient zwischen den Königinnen den geringsten Wert aufwies. Bei der Produktion von weiblichen Geschlechtstieren, die in nur zwei der untersuchten Kolonien auftraten, fand sich ebenfalls keine Ungleichverteilung zwischen den Königinnen. Im Gegensatz zu diesem gleichmäßigen Beitrag, sowohl zu Arbeiterinnen, als auch zu Jungköniginnen, beteiligten sich

bei *Solenopsis invicta* (Ross 1988, 1993) und *Formica sanguinea* (Pamilo und Seppä 1994) kooperierende Königinnen bei der Produktion von Arbeiterinnen gleichmäßiger als bei der von weiblichen Geschlechtstieren, d.h. der skew war bei den Jungköniginnen höher als bei den Arbeiterinnen.

Bei der Männchenproduktion allerdings traten bei *P. villosa* bei drei der sieben Kolonien deutliche Unterschiede zwischen den Königinnen auf. Zwei dieser Kolonien hatten schon eine differentielle Oophagie gezeigt, davon eine zusätzlich einen hohen skew-Wert bei der Arbeiterinnenproduktion. Daß ein reproduktives Ungleichgewicht bei der Produktion von Männchen häufiger auftritt, könnte darauf zurückzuführen sein, daß ein differentieller Eifraß besonders haploide Eier betrifft. Die Fähigkeit männliche Eier von weiblichen zu unterscheiden, haben Arbeiterinnen von *Linepithema humile* (= *Iridomyrmex humilis*) und *Solenopsis invicta* (Aron et al. 1994, 1995), wo weniger Männchen das Erwachsenenalter erreichten, als Königinnen haploide Eier legten, was auf differentiellen Eifraß durch Arbeiterinnen zurückgeführt wurde. Allerdings dürfte die Art und Weise, wie bei *P. villosa* der Eifraß stattfindet eine Unterscheidung relativ unwahrscheinlich machen, denn der Angriff der Königinnen erfolgt schnell, und das Ei wurde dabei vorher nicht untersucht. Eine andere Möglichkeit, warum bei der Männchenproduktion eher eine Ungleichverteilung auftritt, könnte eine unterschiedliche Überlebenswahrscheinlichkeit besonders der haploiden Eier oder Larven einzelner Königinnen sein. Der Verwandtschaftsgrad scheint beim ungleichen Beitrag zu Söhnen keine Rolle zu spielen, denn in den Kolonien, bei denen die *P. villosa*-Königinnen bei der Produktion der Männchen unterschiedliche Beiträge hatten, sind sie nicht näher miteinander verwandt als in Gruppen ohne skew (Mann-Whitney U-Test:  $p > 0,05$ ; siehe auch Tab. 3.3 - 3.5).

Eine weitere Erklärungsmöglichkeit für das Auftreten reproduktiver Ungleichgewichte zwischen kooperierenden Individuen wäre, daß das dominante Tier Subordinate nicht oder nicht vollständig von der Reproduktion abhalten kann (incomplete control models: Cant 1998; Clutton-Brock 1998; Reeve et al. 1998). Dabei sind die Vorhersagen bei diesen Modellen teilweise identisch mit denen der reproductive skew-Modelle. Auch hier würde man erwarten, daß bei hohen Kosten für Auseinandersetzungen, z.B. weil die Kampfstärke zwischen den Individuen gleich ist, die Reproduktion gleichmäßiger aufgeteilt sein sollte. Im Modell von Cant (1998) gibt es auch den gleichen positiven Zusammenhang zwischen Verwandtschaft und Ausmaß des Ungleichgewichts, während Reeve et al. (1998) eine negative oder keine

Korrelation vorhersagen. Bei *P. villosa* könnte Oophagie, und somit unterschiedliche reproduktive Erfolge, in den Gruppen aufgetreten sein, in denen die Königinnen unterschiedliche Kampfstärken besaßen und sich das unterlegene Tier nicht gegen den Eifraß wehren konnte. Dementsprechend hätten die Königinnen in den Kolonien ohne Eifraß und mit einer gleichmäßigen Aufteilung der Reproduktion zumindest ähnliche Kampfstärken. Allerdings wurden Größe und Gewicht der Königinnen, als evtl. Hinweise auf unterschiedliche Kampfstärke, nicht untersucht.

Ein allgemeines Problem bei der Berechnung der beiden skew-Indices (Reeve und Keller, sowie Pamilo und Crozier) ist, daß sie abhängig sind vom durchschnittlichen reproduktiven Erfolg (Kazuki und Kazuki 1998). Dabei werden sie, aufgrund zufälliger Fehler bei der Stichprobenentnahme, mit zunehmender Abnahme der durchschnittlichen Nachkommenzahl, immer größer. Das ist vor allen Dingen bei Vertebratenuntersuchungen ein Problem, kann aber auch bei der Untersuchung sozialer Insekten zum Tragen kommen. So sind, bei *P. villosa*, die Indices bei der Männchenproduktion in einer Kolonie mit zwei Königinnen, bei der nur 6 Männchen untersucht wurden, deutlich höher als in den restlichen Kolonien. D.h. um hier wirklich klare Aussagen machen zu können, müßten auf jeden Fall mehr Männchen, die jedoch leider nicht zur Verfügung standen, analysiert werden.

#### **4.6 Diskussion Pleometrosen und Aufteilung der Reproduktion zwischen Königinnen**

Die pleometrotischen Assoziationen von *Pachycondyla villosa* führten alle zu primär polygynen Kolonien, bei denen die Königinnen ohne aggressive Interaktionen kooperierten. Dabei war die Reproduktion zwischen den Königinnen bei der Produktion von Arbeiterinnen und weiblichen Geschlechtstieren gleichmäßig aufgeteilt. Lediglich bei der Produktion von Männchen traten in drei von sieben Kolonien signifikante Ungleichgewichte auf, die wahrscheinlich auf das Auftreten differentieller Oophagie zurückzuführen sind. Oophagie war allerdings auch in diesen Kolonien die einzige Form aggressiver Auseinandersetzungen zwischen den Königinnen, denn während des gesamten Beobachtungszeitraumes konnten keine direkten aggressiven Interaktionen oder ritualisiertes Dominanzverhalten festgestellt werden.

Nach dem Modell zur Aufteilung der Reproduktion von Reeve und Ratnieks (1993) sollten in Sozietäten mit geringem reproduktivem Ungleichgewicht auch keine oder zumindest

kaum Aggressionen stattfinden. Das findet sich, wie bei *P. villosa*, bei japanischen *Polistes*-Arten, bei denen die unverwandten Gründerinnen gleichmäßig zur Nachkommenschaft beitragen und kaum Dominanzauseinandersetzungen auftreten (Reeve 1991), genauso wie bei Wespen der Gattung *Ropalidia* (Itô 1993) und den Ameisenarten *Messor* (= *Veromessor*) *pergandei* (Rissing und Pollock 1986) und *Acromyrmex versicolor* (Rissing et al. 1989). Auch bei Vertebraten-Sozietäten findet sich ein positiver Zusammenhang zwischen der Aufteilung der Reproduktion und dem Auftreten von Dominanzinteraktionen (Vögel: Jamieson 1997; Säugetiere: Lacey und Sherman 1991; Sherman et al. 1991).

Das Fehlen aggressiver Interaktionen in dieser Untersuchung steht allerdings im Widerspruch zu Beobachtungen an weiteren, auf dem Kakaofeld der Forschungsstation gesammelten, pleometrotischen Gründungskolonien von *P. villosa*. Hier traten zwischen den Königinnen aggressive Interaktionen auf, wobei das dominante Tier im Nest blieb, während das subordinate die Fouragiertätigkeit übernahm (Kolmer und Heinze, pers. Mitteil.). Die Häufigkeit, mit der aggressive Interaktionen auftraten war dabei negativ korreliert mit der Fütterungsrate der Kolonien. Dies könnte auch die unterschiedlichen Ergebnisse der beiden Untersuchungen im Hinblick auf das Auftreten aggressiver Interaktionen erklären. Vielleicht war der Ernährungszustand der Kolonien in den beiden Untersuchungen so unterschiedlich, daß in der einen aggressive Interaktionen auftraten, während sie in der anderen unterblieben. Ein Hinweis auf den wesentlich schlechteren Ernährungszustand der Kolonien von Kolmer und Heinze könnten die Eiablagerraten der Königinnen sein, die mit weniger als 0,5 Eier pro Tag um die Hälfte bzw. ein Drittel unter den Eiablagerraten dieser Untersuchung (4.3.3) lagen. Aufgrund dieser geringen Eiablagerraten konnten Kolmer und Heinze (pers. Mitteil.) auch keine Aussagen dazu machen, ob sich die aggressiven Interaktionen auf die Aufteilung der Reproduktion zwischen den Königinnen auswirkt.

Desweiteren sollte das Ausmaß des reproduktiven Ungleichgewichts auch Auswirkungen auf die Arbeitsteilung zwischen den kooperierenden Individuen haben, wobei in Gruppen mit gleichmäßigem Beitrag der assoziierten Partner zur Nachkommenschaft, auch die Arbeit gleichmäßig aufgeteilt sein sollte (Reeve und Ratnieks 1993). Dies wurde bei der Untersuchung von *P. villosa*-Gründungen allerdings nicht gefunden. Hier gab es, trotz des gleichmäßigen Beitrags zur Nachkommenschaft, eine klare Arbeitsteilung zwischen den Königinnen in Fourageurin und Brutpflegerin. Die gleiche strikte Arbeitsteilung und ebenfalls keine Unterschiede in der Ovarienentwicklung zeigten auch Königinnen von *Acromyrmex*

*versicolor* (Rissing et al. 1989), genauso wie bei den Arbeiterinnen zweier *Polistes*-Arten, *Polistes instabilis* und *P. exclamans* keine oder eine positive Korrelation zwischen Dominanzrang und Fouragiertätigkeit festzustellen war (Hughes und Strassmann 1988; Strassmann und Meyer 1983). Im Gegensatz dazu fand Reeve (1991) bei Assoziationen von *Polistes*-Gründerinnen eine klarere Arbeitsteilung bei den Gruppen mit hohem skew als in den Gruppen mit geringem skew. Ob bei *P. villosa* die strikte Arbeitsteilung auf bestimmte Faktoren, z.B. die Existenz intraspezifischen Brutraubes, wie für *Acromyrmex versicolor* diskutiert wird (Rissing et al. 1989), zurückzuführen ist, bleibt unklar.

Der gleichmäßige Beitrag der assoziierten Königinnen zur Nachkommenschaft hat allerdings Auswirkungen auf den intrakolonialen Verwandtschaftsgrad, wie die Analyse der band sharing-Koeffizienten der polygynen Kolonien schon andeuten. Durch die Reproduktion mehrerer Königinnen im Nest sind die weiblichen Nachkommen aus Vollschwestern und nicht verwandten Tieren zusammengesetzt, wodurch der mittlere Verwandtschaftsgrad absinkt. Dieses Absinken hat Konsequenzen auf das Verhalten der Arbeiterinnen bezüglich des Geschlechterverhältnisses bei der Produktion von Geschlechtstieren und im Hinblick auf die Produktion eigener Männchen (siehe auch 3.1). Bei der Geschlechtstierproduktion sollten bei einem geringen Verwandtschaftsgrad die Arbeiterinnen, wie die Königin, ein weniger weibchenlastiges bevorzugen. Obwohl dies in dieser Arbeit nicht quantitativ untersucht wurde, könnte die Tatsache, daß in allen 7 untersuchten polygynen Kolonien Männchen, aber nur in 2 auch Weibchen produziert wurden, während in 11 von insgesamt 16 monogynen Kolonien hauptsächlich Weibchen zu finden waren (pers. Beob.), ein Hinweis auf eine Verschiebung des Geschlechterverhältnissen sein. Die Produktion von Männchen durch Arbeiterinnen sollte in polygynen Kolonien unterbleiben, und die genetische Analyse der Männchen in den 7 untersuchten polygynen Kolonien brachte auch keinen Hinweis auf Arbeiterinnenreproduktion, denn alle konnten den Königinnen zugeordnet werden. Ob dies allerdings auf den geringeren Verwandtschaftsgrad zurückzuführen ist, bleibt fraglich, denn auch in monogynen Kolonien von *P. villosa* legten Arbeiterinnen keine reproduktiven Eier, wofür verschiedene Erklärungsmöglichkeiten existieren (siehe 5.1).