

## 5 Aufteilung der Reproduktion in Arbeiterinnengruppen

### 5.1 Einleitung

Einer der Hauptkonflikte bei sozialen Hymenopteren besteht darüber, wer die haploiden Männcheneier legen darf. In einer Kolonie mit einer Königin, die sich nur einmal gepaart hat, sind Arbeiterinnen mit ihren Söhnen zu 0,5 verwandt, mit ihren Brüdern zu 0,25 und mit ihren Neffen zu 0,375. Dies bedeutet, daß Arbeiterinnen die Produktion ihrer eigenen Söhne gegenüber der Produktion von Brüdern und Neffen bevorzugen sollten. Die Königin allerdings bevorzugt ihre eigenen Söhne (0,5) gegenüber ihren Enkeln (0,25). Somit bestehen in Bezug auf die Produktion von Männchen Konflikte, sowohl zwischen Arbeiterinnen und Königinnen, als auch zwischen Arbeiterinnen. Bei Ameisen können sich die Arbeiterinnen in der Regel nicht paaren und diploid Eier legen, da ihnen das Receptakulum seminis zum Aufbewahren der Spermien fehlt (Bourke 1988a). Ausnahmen sind hierbei viele Arten der Unterfamilie *Ponerinae* (Peeters 1991). Wenn Arbeiterinnen keine Weibchen produzieren können, existiert auch kein Konflikt mehr zwischen Königin und Arbeiterinnen darüber. Aber selbst wenn Arbeiterinnen sich paaren können, sollten sie, Monogynie und Monoandrie vorausgesetzt, Schwestern (0,75) gegenüber Töchtern (0,5) und Nichten (0,375) bevorzugen. Dies könnte der Grund sein, warum Arbeiterinnen bei so vielen Arten keinen Samenspeicher mehr haben, während sie ihre Ovarien, und somit die Fähigkeit Männchen zu produzieren, nicht verloren haben (Ratnieks 1988). Totale Sterilität der Arbeiterinnen aufgrund fehlender Ovarien existiert auch nur in einigen Gattungen (siehe Bourke 1988a; Heinze et al. 1993; Ito und Ohkawara 1994). Trotzdem ist Arbeiterinnenreproduktion bei den meisten Arten in Anwesenheit der Königin nicht zu finden. Die Königin scheint demnach die Reproduktion der Arbeiterinnen zu inhibieren. Dies könnte in kleinen Kolonien aufgrund physischer Interaktionen stattfinden, während in großen Kolonien eine Inhibierung der Arbeiterinnen durch Pheromone erfolgt (Wilson 1971: S. 302). Allerdings können diese Königinnenpheromone auch als ehrliche Signale interpretiert werden, die nicht die Arbeiterinnen inhibieren, sondern auf die Arbeiterinnen reagieren und ihre Fitness maximieren können, indem sie auf eigene Reproduktion verzichten (Keller und Nonacs 1993).

In Abwesenheit der Königin jedoch, nach deren Tod oder experimenteller Entfernung, kommt es in der Regel zur Reproduktion von Arbeiterinnen. In allen Gruppen ist die

Reproduktion assoziiert mit Konflikten zwischen den Arbeiterinnen, sichtbar durch das Auftreten aggressiver Interaktionen (Cole 1981; Bourke 1988a, 1988b; Oliveira und Hölldobler 1990, 1991; Heinze et al. 1997). Sich reproduzierende Arbeiterinnen scheinen also darauf selektiert zu sein, Nestgenossinnen zu attackieren und an der Fortpflanzung zu hindern, um ihre eigene genetische Repräsentation in der nächsten Generation zu sichern. Diese Auseinandersetzungen können zu Dominanzhierarchien führen, bei denen der Rang mit der Ovarienaktivität korreliert ist (Pardi 1948; Bourke 1988b; Heinze und Smith 1990; Oliveira und Hölldobler 1990, 1991; Heinze et al. 1992; Ito 1993; Medeiros et al. 1992; Visscher und Dukas 1995).

Trotzdem ist es fraglich, ob anhand der Stellung in der Dominanzhierarchie, der Ovarienentwicklung oder auch beobachteter Eiablagezeiten Rückschlüsse auf den Anteil der Gene in der nächsten Generation zu machen sind. Wenn mehrere Eierlegerinnen in den Kolonien vorhanden sind, treten in der Regel auch Verhaltensweisen wie Oophagie oder die Zerstörung von Brut auf (Bourke 1988a; Oliveira und Hölldobler 1990, 1991; Keller 1993; Peeters und Tsuji 1993). Somit ist eine genaue Aussage über den reproduktiven Erfolg individueller Tiere nur durch genetische Untersuchung der Nachkommen, sowie der potentiellen Mütter zu machen.

Bei *P. villosa* sind die Königinnen nur einmal gepaart, so daß aufgrund der asymmetrischen Verwandtschaftsverhältnisse zwischen der Königin und den Arbeiterinnen Konflikte in Bezug auf die Männchenproduktion auftreten könnten. Aber auch hier legen Arbeiterinnen in Anwesenheit der Königin keine reproduktiven Eier. Da auch keine aggressiven Interaktionen auftreten (Heinze et al. 1996), stellt sich die Frage, ob die Königin Arbeiterinnen durch volatile Pheromone kontrolliert. Aggressive Interaktionen und Arbeiterinnenreproduktion treten erst in Abwesenheit der Königin auf. Anhand genetischer Untersuchungen sollte geklärt werden, ob und inwieweit in diesen königinnenlosen Gruppen der soziale Rang mit der Männchenproduktion korreliert ist

## 5.2 Einfluß der Königin auf die Reproduktion von Arbeiterinnen

### 5.2.1 Einleitung

In den meisten Kolonien reproduzieren Arbeiterinnen in Anwesenheit der Königin nicht, während in königinlosen Kolonien Arbeiterinnenreproduktion normalerweise auftritt (Bourke 1988a; Choe 1988; Ratnieks 1988). Die Kontrolle über die Reproduktion von Arbeiterinnen könnte durch direktes aggressives Verhalten oder durch eine pheromonelle Inhibierung erfolgen. Ein Verhindern der Arbeiterinnenreproduktion mittels aggressiver Interaktionen ist allerdings nur in kleinen Kolonien vorstellbar (Wilson 1971: S. 302; Ratnieks und Reeve 1992). Tatsächlich findet sich diese Art der Kontrolle bei den kleinen Kolonien von Hummeln und Wespen (siehe z.B. Fletcher und Ross 1985; Ross und Matthews 1991; Keller und Vargo 1993;), sowie bei den ebenfalls eher kleinen Ameisen-Kolonien der Ponerinae und Formicoxenini (siehe z.B. Heinze 1993; Heinze et al. 1994).

Eine weitere Möglichkeit, die Reproduktion der Arbeiterinnen zu verhindern, könnte durch Pheromone erfolgen, welche einen inhibierenden Effekt auf die Ovarienentwicklung der Arbeiterinnen haben (Butler und Fairey 1963; Passera 1980; Fletcher und Ross 1985; Bourke 1988a; Hölldobler und Wilson 1990: S. 222). Allerdings gehen heute eine Vielzahl von Autoren davon aus, daß die Pheromone nicht der Unterdrückung der Arbeiterinnen dienen, sondern als Signal benutzt werden, Arbeiterinnen die Anwesenheit und den Zustand der Königin mitzuteilen, so daß diese in ihrem eigenen Interesse auf Reproduktion verzichten (Seeley 1985; Woyciechowski und Lomnicki 1987; Seger 1989, 1991; Crespi 1992; Keller und Nonacs 1993;). Keller und Nonacs (1993) führen dabei aus, daß eine pheromonelle Unterdrückung gegen das Interesse der Arbeiterinnen evolutionär nicht stabil ist, da Arbeiterinnen gegenselektiert werden würden, diesem Pheromon zu "entgehen", und es somit zu einem ständigen Wetttrüben kommen würde. Vielmehr sehen auch sie ein Pheromon als ein ehrliches Signal, das den Arbeiterinnen die Anwesenheit und die Fekundität der Königin anzeigt, auf das diese zur Erhöhung ihrer Gesamtfitneß reagieren können.

Da es in Anwesenheit der Königin in Kolonien von *P. villosa* nicht zur Eiablage durch die Arbeiterinnen kommt und auch kaum aggressive Interaktionen zwischen Königin und Arbeiterinnen auftreten (Heinze et al. 1996), sollte in diesem Experiment untersucht werden,

ob Königin von *P. villosa* ein volatiles Pheromon besitzen, welches die Ovarienentwicklung der Arbeiterinnen beeinflusst.

### 5.2.2 Material und Methoden

Um den Einfluß der Königin auf die Arbeiterinnenreproduktion zu untersuchen, wurden Kolonien, beziehungsweise Teile von Kolonien, in zwei gleich große Einheiten geteilt, wobei die Königin und die Brut jeweils in einer der Einheiten verblieben, während die andere Einheit lediglich aus Arbeiterinnen bestand. Die Kolonie wurde in ein neues Nest gesetzt, bei dem in der Mitte eine Trennung aus doppeltem Maschendraht (Abstand dazwischen ca. 15 mm) eingebracht worden war, so daß sich die beiden Koloniefragmente auf jeweils einer der Seiten befanden. Da aufgrund des Maschendrahtes ein direkter physischer Kontakt zwischen den Individuen des Königinnen-Fragmentes und denen des Arbeiterinnen-Fragmentes unterbunden war, konnte die Existenz eines volatilen inhibierenden Pheromons der Königin überprüft werden. Beide Nestteile waren über PVC-Schläuche mit jeweils einer eigenen Fouragierarena verbunden. Die Arbeiterinnenfragmente wurden ohne Brut isoliert, da es Hinweise gibt, daß Larven die Entwicklung der Ovarien von Arbeiterinnen inhibieren können (Heinze et al. 1996). Es wurden insgesamt 8 Kolonien untersucht, 5 Kolonien mit insgesamt jeweils 32 Arbeiterinnen, 2 Kolonien mit je 60 Arbeiterinnen und 1 Kolonie mit 120 Arbeiterinnen (Tab. 5.1). Die Arbeiterinnen stammten für beide Koloniefragmente jeweils zur Hälfte aus der Arena und aus dem Nest. Dreimal die Woche wurde kontrolliert, ob in dem Arbeiterinnen-Fragment Eier vorhanden waren. Zusätzlich wurde die Brutmenge auf der Königinnenseite gezählt, um sicher zu gehen, daß die Königin weiterhin reproduktiv aktiv war.

### 5.2.3 Ergebnisse

In allen 8 untersuchten Kolonien hatten Arbeiterinnen der königinlosen Seite nach 14 bis 54 Tagen begonnen, Eier zu legen. Der Beginn der Eiablage war abhängig von der Anzahl der isolierten Arbeiterinnen. Bei den 5 Kolonien mit jeweils 16 Arbeiterinnen pro Fragment dauerte es zwischen 49 und 54 Tage ( $MW \pm SD = 50,2 \pm 2,9$  Tage) bis das erste Ei im Nestteil gefunden wurde, bei den beiden Kolonien mit 30 Arbeiterinnen pro Seite 22 bzw. 25 Tage ( $23,5 \pm 2,1$ ) und in der Kolonie mit 60 Arbeiterinnen pro Fragment lediglich 14 Tage (Tab.

5.1). In allen Kolonien war die Königin weiterhin reproduktiv aktiv gewesen, die Menge der Eier entwickelte sich im gleichen Maße wie vor der Trennung.

**Tab. 5.1** Beginn der Eiablage von Arbeiterinnen nach der Separation von der Königin durch doppelten Maschendraht.

Kolonie	Koloniegröße	Beginn der Eiablage im Arbeiterinnenfragment	MW $\pm$ SD
Pv 3	2 x 16	51 Tage	
Pv 5	2 x 16	54 Tage	
Pv 6	2 x 16	46 Tage	
Pv 23	2 x 16	51 Tage	
Pv 28	2 x 16	49 Tage	50,2 $\pm$ 2,9 Tage
Pv 24	2 x 30	22 Tage	
Pv 29	2 x 30	25 Tage	23,5 $\pm$ 2,1 Tage
Pv 15	2 x 60	14 Tage	

#### 5.2.4 Diskussion

In allen 8 untersuchten Koloniefragmenten hatten Arbeiterinnen der königinlosen Seite begonnen, Eier zu legen. Dies bedeutet, daß ein hoch volatiles Pheromon der Königin, welches durch die gesamte Kolonie diffundiert und die Ovarienentwicklung der Arbeiterinnen hemmt, ausgeschlossen werden kann. Solch ein Pheromon wäre durch den Maschendraht, der die beiden Kolonieteile voneinander trennte, diffundiert und hätte auch auf der königinlosen Seite eine Entwicklung der Arbeiterinnen-Ovarien verhindert. Geht man davon aus, daß Fekundität und Pheromonproduktion miteinander gekoppelt sind (Fletcher und Blum 1983), kann der Beginn der Eiablage auf der königinlosen Seite auch nicht auf eine absinkende Pheromonproduktion zurückgeführt werden, da die Königinnen während des Experimentes genauso fekund waren wie vorher. Auch eine direkte physische Inhibierung der Arbeiterinnen durch die Königin kommt nicht in Betracht, da, wie schon erwähnt, in intakten Kolonien kaum aggressive Interaktionen zwischen Königin und Arbeiterinnen auftreten. Genauso kann eine Beeinflussung der Arbeiterinnen über Stoffe, die bei der Trophallaxe weitergegeben werden

ausgeschlossen werden, da sie bei dieser Art, wie bei den meisten Arten der Unterfamilie der Ponerinae (Hölldobler 1985) nicht auftritt. Als weitere Möglichkeit der Inhibierung bliebe ein Kontaktpheromon, das über die Kutikula abgegeben und von Arbeiterinnen verbreitet wird. Bei der Honigbiene *Apis mellifera* z.B. wird das Königinnenpheromon aus der Mandibeldrüse von sog. Botenarbeiterinnen über die gesamte Kolonie verbreitet (Seeley 1979). Andererseits konnten Königinnen von *Leptothorax* sp. A, die am physischen Kontakt mit anderen, subordinaten Königinnen gehindert wurden, während sich Arbeiterinnen frei bewegen konnten, die Ovarienentwicklung dieser subordinaten Königinnen nicht mehr inhibieren, hier scheinen aggressive Interaktionen wichtig zu sein (Ortius und Heinze 1999). Neuere Untersuchungen haben gezeigt, daß Königinnen und/oder begattete, eierlegende Arbeiterinnen (Gamergate) ihre Anwesenheit und Fertilität über kutikuläre Kohlenwasserstoffe anzeigen, und daß diese eine Rolle spielen in der Regulation der Reproduktion (Liebig 1998; Monnin et al. 1998). Solch ein Mechanismus ist bei *P. villosa* ebenfalls vorstellbar. Die Königin patrouillierte durch das Nest, und Arbeiterinnen reagierten auf sie, indem sie z.B. auswichen.

Der Beginn der Eiablage in den königinlosen Arbeiterinnenfragmenten war abhängig von der Anzahl der isolierten Arbeiterinnen, und sank mit zunehmender Größe. Ein größenabhängiges Einsetzen der Eiablage bei isolierten Arbeiterinnen fand sich auch bei *Aphaenogaster cockerelli* (Hölldobler und Carlin 1989) und bei *Myrmica ruginodis* (Mamsch 1967). Bei letzterer wurde dieses Phänomen auf sog. profertile Substanzen zurückgeführt, welche die Arbeiterinnen produzieren und an Königin und Larven verfüttern. Fallen diese als Abnehmer weg, so werden die Arbeiterinnen fertil, und das, aufgrund der häufigeren gegenseitigen Fütterung, in größeren Gruppen schneller (Mamsch 1967). Diese Erklärung greift bei *P. villosa* schon deshalb nicht, weil hier weder die Königinnen gefüttert wird, noch Arbeiterinnen sich gegenseitig füttern. Auch eine Inhibierung der Eiablage durch direkte aggressive Interaktionen ist unwahrscheinlich, da in königinlosen Arbeiterinnengruppen erst mit Beginn der Eiablage die Anzahl aggressiver Interaktionen deutlich ansteigt, während sie direkt nach der Isolation von der Königin auf gleichem Maß bleibt wie zuvor (Heinze et al. 1996). Ebenso kann ein rein statistisches Phänomen ausgeschlossen werden, da in der Zeit, wo in den größeren Gruppen schon Eier vorhanden waren, zumindest in einigen der kleineren Gruppen vereinzelt Eier aufgetreten sein sollten. Allerdings scheinen sich Arbeiterinnen in den kleineren Gruppen bei der Entwicklung ihrer Ovarien stärker gegenseitig zu beeinflussen, als in

den größeren Gruppen. Evtl. spielen auch hier Substanzen eine Rolle, die mit der Entwicklung der Ovarien einhergehen, und in kleineren Gruppen besser wirken als in großen Gruppen.

### 5.3 Dominanzhierarchien, Eiablagern und Oophagie

#### 5.3.1 Einleitung

In Sozietäten mit Individuen der gleichen reproduktiven Potenz kommt es zwischen diesen Individuen häufig zur Konkurrenz um die Reproduktion. Dabei treten in der Regel aggressive Interaktionen zwischen den Gruppenmitgliedern auf, anhand derer die hierarchischen Beziehungen zwischen den Individuen feststellbar sind. Pardi (1948) beschrieb als erster für *Polistes* eine lineare Hierarchie bei Insekten. Inzwischen sind für viele Arten solche Dominanzhierarchien beschrieben (z.B. Cole 1981; Frank und Scovell 1983; Fletcher und Ross 1985).

Der Konflikt um die Reproduktion kann in Ameisenkolonien zwischen Königinnen auftreten (Heinze und Lipski 1990; Heinze und Smith 1990; Heinze und Ortius 1991; Medeiros et al. 1992; Heinze 1993), und führt dort teilweise zu funktionell monogynen Kolonien, bei denen sich nur noch eine der Königinnen fortpflanzt (Buschinger 1968; Heinze und Smith 1990; Heinze et al. 1992). Auseinandersetzungen um die Reproduktion und Dominanzhierarchien finden sich auch zwischen Gamergaten (= begattete, eierlegende Arbeiterinnen), die in der Ameisenunterfamilie *Ponerinae* vorkommen können (Ito und Higashi 1991; Ito 1993; Sommer et al. 1993). Bei unbegatteten Arbeiterinnen treten Dominanzhierarchien hauptsächlich in Abwesenheit der Königin auf, teilweise kommt es aber auch in intakten Kolonien zu aggressiven Interaktionen um die Produktion von Männchen (Cole 1981; Franks und Scovell 1983; Bourke 1988a, 1988b; Oliveira und Hölldobler 1990, 1991; Heinze et al. 1997). Es gibt auch eine Art, *Pachycondyla tridentata*, bei der Königinnen, sowie begattete und unbegattete Arbeiterinnen um einen Rang in der Hierarchie kämpfen (Sommer und Hölldobler 1992; Sommer et al. 1994).

Faktoren, welche den Rang in einer sozialen Hierarchie bestimmen, können sein: das Alter (Hughes und Strassmann 1988; Higashi et al. 1994; Ito 1993) und der Juvenilhormontiter (Röseler 1977; Röseler und Röseler 1978; Röseler et al. 1980, 1984, 1986), während die Größe oder der Begattungszustand kaum eine Rolle spielen (Sullivan und Strassmann 1984;

Hughes und Strassmann 1988; Ito 1993; Sommer und Hölldobler 1992; Sommer et al. 1993; Ortius 1997; Liebig 1998).

Ein hoher Dominanzstatus ist in der Regel aber mit hoher Ovarienentwicklung und hohen Eiablagerraten korreliert (Pardi 1948; Bourke 1988b; Heinze und Smith 1990; Oliveira und Hölldobler 1990, 1991; Heinze et al. 1992; Ito 1993; Medeiros et al. 1992; Visscher und Dukas 1995). Für isolierte Arbeiterinnenhierarchien ist typisch, daß in der Regel immer mehrere Individuen Eier legen, und Eifraß stattfindet (Oliveira und Hölldobler 1990, 1991; Peeter und Tsuji 1993; Heinze et al. 1996).

Oophagie tritt bei vielen sozialen Insekten auf und dient, in Form von trophischen Eiern, häufig der Ernährung der Königin und der Larven (Hölldobler und Wilson 1990: 167; Crespi 1992b). Das Fressen von entwicklungsfähigen Eier jedoch kann als eine Form des "policing"-Verhaltens von Königinnen und Arbeiterinnen angesehen werden (Ratnieks 1988; siehe 2.). Oophagie findet in Ameisenkolonien zwischen Königinnen (Rissing und Pollock 1986; Bourke 1991, 1994; Heinze et al. 1992; Medeiros et al. 1992; Sommer und Hölldobler 1992), sowie zwischen reproduktiv aktiven Arbeiterinnen statt (Oliveira und Hölldobler 1990, 1991; Peeters und Tsuji 1993). Allerdings scheint eine differentielle Oophagie zwischen etablierten reproduktiv aktiven Individuen kaum möglich zu sein (Rissing und Pollock 1986; Bourke 1990, 1994; Sommer und Hölldobler 1992).

In intakten Kolonien von *P. villosa* treten keine aggressiven Interaktionen zwischen Arbeiterinnen auf und Arbeiterinnen legen keine reproduktiven, sondern lediglich einige trophische Eier, die sofort an die Königin oder an Larven verfüttert werden (Heinze et al. 1996). Erst nach der Isolation von der Königin kommt es in Arbeiterinnengruppen zur Eiablage, zu aggressiven Interaktionen und Eifraß. Im Rahmen dieser Experimente sollte untersucht werden, inwieweit der soziale Rang in der Hierarchie mit der Fekundität der Arbeiterinnen und der Oophagie korreliert ist.

### 5.3.2 Material und Methoden

Das antagonistische Verhalten zwischen Arbeiterinnen wurde bei insgesamt 16 Gruppen untersucht. Bei 6 der untersuchten Gruppen stammten die Arbeiterinnen aus jeweils einer



Kolonie, die 10 anderen Gruppen wurden experimentell aus Arbeiterinnen von unterschiedlichen Kolonien gebildet. Diese experimentellen Arbeiterinnengruppen wurden aufgrund der später beschriebenen DNA-Untersuchungen benötigt (siehe 5.4).

Die Gruppen mit Arbeiterinnen aus jeweils einer Kolonie (D1 bis D6) bestanden immer aus 16 Arbeiterinnen, wobei 8 der Arbeiterinnen aus dem Nest genommen wurden und 8 aus der Fouragierarena. Die Arbeiterinnen wurden mit Farbpunkten (Revell Emaillefarbe) auf Thorax und/oder Abdomen individuell markiert, und anschließend in ein neues Nest überführt.

Bei den experimentellen Gruppen mit Arbeiterinnen aus verschiedenen Kolonien (E1 bis E10) wurden jeweils 16 bis 20 Puppen aus 16 bis 20 unterschiedlichen Kolonien zu jeweils 10 markierten Arbeiterinnen gegeben. Die 10 Arbeiterinnen wurden zu diesem Zweck aus der Arena ihrer Kolonie genommen, markiert und in ein neues Nest überführt, in dem sie für 2-3 Wochen zunächst alleine verblieben, damit das neue Nest den Koloniegeruch annahm. Erst nach diesen 2-3 Wochen wurden die Puppen zu den Arbeiterinnen gegeben. Erfolgte die Zugabe der Puppen direkt nach der Überführung der Arbeiterinnen in das neue Nest, so kam es häufig vor, daß die Arbeiterinnen einen Großteil der Puppen, die einen fremden Koloniegeruch hatten, töteten. Bei den Puppen wurde darauf geachtet, daß die Hüllen eine dunkle Färbung aufwiesen, was auf ein schon länger andauerndes Puppenstadium schließen läßt, damit es sich möglichst nicht um eine Mischung aus sich frisch verpuppten Larven und schon älteren Puppen handelte, wodurch die einzelnen Zeitpunkte des Schlüpfens der Arbeiterinnen sehr weit auseinanderliegen würden. Da beim ersten Ansatz (später als E5 bezeichnet), neben Arbeiterinnen auch 5 Jungköniginnen geschlüpft waren, wurde bei allen weiteren Ansätzen darauf geachtet, lediglich kleine Puppen zu verwenden, um nicht wieder Geschlechtstiere unter den Arbeiterinnen zu haben. Die Gruppen wurden täglich kontrolliert und frisch geschlüpfte Tiere wurden nach dem Aushärten mit Farbpunkten individuell markiert. Nach dem Schlüpfen aller Arbeiterinnen wurden die 10 älteren Arbeiterinnen soweit möglich entfernt. In 2 der Gruppen (später E1 und E2) wurde jeweils eine der älteren Arbeiterinnen nicht entfernt.

Alle 16 Gruppen wurden innerhalb eines Zeitraums von 4 Wochen für 20 Stunden beobachtet (10 Stunden direkt und 10 Stunden mit Hilfe von Echtzeit-Videoaufnahmen). Die Beobachtungen fingen nach Beginn der Eiablage, ca. 7 Wochen nach der Isolation von der Königin (Heinze et al. 1996) bzw. dem Schlüpfen der Arbeiterinnen an und erfaßten alle aggressiven Interaktionen zwischen den Arbeiterinnen, sowie ein deutliches Vermeidungsverhalten. Als aggressive Interaktionen wurden dabei heftiges Antennieren,

Beißen und das Ziehen an Extremitäten gewertet. Bei allen Interaktionen und bei dem Vermeidungsverhalten mußte das unterlegene Tier durch Zurückziehen der Antennen und Ducken seine submissive Stellung anzeigen. Für jede Auseinandersetzung wurde notiert, welches der Tiere sich dominant und welches sich submissiv verhalten hatte, und anhand der Häufigkeiten wurden die Dominanzhierarchien erstellt. Zusätzlich wurden innerhalb eines Zeitraums von 5 bis 7 Wochen anhand von 240 bis 360 Stunden Videoaufnahmen (24 Stunde-Zeitraffer) in jeder Arbeiterinnengruppe Eiablagen und Eifraß protokolliert. Am Ende der Beobachtungsperiode gehen in den Gruppen mit Arbeiterinnen aus einer Kolonie zwischen 12 und 16 Tiere ein, in den experimentellen Gruppen mit Arbeiterinnen aus unterschiedlichen Kolonien überlebten zwischen 13 und 20 Arbeiterinnen. Die Arbeiterinnen wurden am Ende der Versuche eingefroren und unter einem Binokular (Wild Heerbrugg M3Z) präpariert, um den Zustand der Ovarien festzustellen.

### 5.3.3 Ergebnisse

Wie bereits erwähnt, traten in Anwesenheit der Königin kaum aggressiven Interaktionen zwischen Arbeiterinnen auf und es wurden keine entwicklungsfähigen Eier gelegt (Heinze et al. 1996). Erst einige Wochen nach der Isolation von der Königin bzw. nach dem Schlüpfen der Arbeiterinnen in den experimentell gebildeten Gruppen, begannen Arbeiterinnen mit der Eiablage und aggressive Interaktionen traten auf (siehe auch Heinze et al. 1996). Diese aggressiven Interaktionen zwischen den Nestgenossinnen führten zur Ausbildung von linearen oder fast linearen Dominanzhierarchien. In den Gruppen mit Arbeiterinnen aus einer Kolonie, die jeweils zur Hälfte aus Tieren aus dem Nest und aus der Arena bestanden, waren die Ränge zwischen den Tieren, die aus der Arena kamen weniger deutlich geklärt als zwischen den Tieren, die aus dem Nest entnommen wurden. Die Tiere aus der Arena, bei denen es sich in der Regel um ältere Arbeiterinnen handelte, nahmen innerhalb der Gruppen die unteren Ränge ein, und zwischen ihnen gab es viele nicht vollständig geklärte Dominanzbeziehungen. Die Arbeiterinnen, die ursprünglich aus dem Nest kamen, waren die ranghohen Tiere, und zwischen ihnen war der soziale Status in der Regel eindeutig geklärt (Tab. 5.2). Als Beispiel einer Dominanzhierarchie zwischen Arbeiterinnen aus einer Kolonie, ist in Tab 5.2 die soziale Hierarchie von Gruppe D2 dargestellt.

**Tab. 5.2** Dominanzhierarchie einer Gruppe mit 16 Arbeiterinnen (D2), die aus einer Kolonie isoliert wurden. Dargestellt sind die Häufigkeiten, mit der ein Tier ein anderes dominierte und der Entwicklungszustand der Ovarien.

Dom.	Subdominant																Σ	Entw. Ovarien		
	A	B	C	D	E	F	G	H	I	K	L	M	N	O	P	Q				
A	X	40	34	20	26	16	7	9	13	9	1	2	2	5	6	4	194	+		
B		X	27	10	12	11	10	11	10	2	3	4	3	2	6	2	113	+		
C			X	9	17	7	–	6	3	3	1	1	–	5	3	–	55	+		
D				X	2	6	4	–	8	6	1	4	4	2	5	4	46	+		
E					1	X	6	8	2	5	4	1	–	4	2	2	36	+		
F							7	X	10	3	7	4	1	–	3	3	8	3	49	–
G									X	3	5	3	1	5	8	5	10	2	42	–
H					2	3	1	X	1	2	1	5	3	2	4	3	27	–		
I										X	4	5	7	–	4	4	4	28	–	
K											X	2	2	1	5	3	4	17	–	
L												X	3	2	2	7	2	16	–	
M					1						1	3	X	4	1	8	5	23	–	
N												1	1	X	3	4	1	10	–	
O					1			1			1	2	1	X	6	1	13	–		
P					1			4						3	2	X	3	13	–	
Q							1					3	1		3	X	8	–		
Σ	0	40	61	40	69	50	40	39	52	38	22	39	39	43	79	39				

Anm.: In der Hierarchie wurde das Zeichen “–” anstelle der “0” eingesetzt, um sie deutlicher hervorzuheben; bei der Ovarienentwicklung bedeutet “+” entwickelte Ovarien; “–” nicht-entwickelte Ovarien.

Testet man diese Hierarchie (D2) auf ihre Linearität (Kendall’s  $\chi^2$ -Test nach Appleby 1983), so ergibt sich, daß sie signifikant linear ist ( $d = 54,5$ ;  $\chi^2 = 80,7$ ;  $p < 0,001$ ), mit einem Linearitätsgrad  $h$  von 0,68. Die anderen Hierarchien sind ebenfalls signifikant linear (D1:  $\chi^2 = 68,9$ ; D3:  $\chi^2 = 90,2$ ; D4:  $\chi^2 = 81,6$ ; D5:  $\chi^2 = 82,6$ ; D6:  $\chi^2 = 96,1$ ; jeweils  $p < 0,001$ ).

Bei den experimentellen Gruppen, die aus ungefähr gleich alten Arbeiterinnen aus verschiedenen Kolonien bestanden, ergaben sich bei 9 der 10 Gruppen klare soziale Ränge zwischen fast allen Tieren. Die soziale Hierarchie zwischen Arbeiterinnen aus verschiedenen

Kolonien ist anhand der Gruppe E7 beispielhaft in Tab. 5.3 dargestellt. Bei einer Kolonie (E5) sind die sozialen Ränge zwischen den rangniederen Tieren der Gruppe nicht eindeutig geklärt. Bei diesen 5 rangniedrigsten Tieren handelte es sich um Jungköniginnen, und besonders zwischen diesen Jungköniginnen waren die sozialen Ränge untereinander nicht eindeutig festzustellen.

**Tab. 5.3** Dominanzhierarchie einer experimentellen Gruppe mit 19 Arbeiterinnen (E9), die aus verschiedenen Kolonien stammten. Dargestellt sind die Häufigkeiten, mit der ein Tier ein anderes dominierte.

Dom	Subdominant																		Σ			
	A	B	C	D	E	F	G	H	I	K	L	M	N	O	P	Q	R	S		T		
A	X	23	24	1	24	5	3	11	12	7	7	6	4	5	4	6	2	2	5	151		
B		X	17	7	19	6	4	5	8	2	–	9	3	4	6	6	7	5	3	111		
C			X	9	18	16	10	9	9	5	8	5	2	1	7	6	4	5	6	120		
D				X	9	7	7	8	10	1	3	2	1	1	11	5	–	4	1	70		
E					X	8	1	–	6	–	5	7	5	4	–	3	3	4	7	55		
F						X	2	6	11	2	2	3	–	4	4	2	3	2	–	42		
G							X	8	8	3	4	4	–	4	1	7	2	3	1	45		
H								X	7	3	7	3	5	5	4	10	3	5	2	54		
I									X	4	2	8	2	6	4	5	4	1	4	40		
K										X	2	4	3	2	1	–	–	–	2	14		
L											X	3	2	6	2	3	2	2	2	22		
M								1				X	2	2	1	1	3	2	10	22		
N													X	1	–	–	2	2	–	5		
O														1	X	3	1	3	4	7	19	
P																X	3	2	3	4	12	
Q																	3	X	1	3	5	12
R																		X	–	2	2	
S																			X	1	1	
T																				X		
Σ	0	23	41	19	71	42	28	47	71	27	40	54	30	45	51	58	41	47	62			

Anm.: In der Hierarchie wurde das Zeichen “–” anstelle der “0” eingesetzt, um sie deutlicher hervorzuheben.

Die Hierarchie der hier dargestellten Gruppe E9 ist signifikant linear (Kendall's  $\chi^2$ -Test nach Appleby 1983;  $d = 74,88$ ;  $\chi^2 = 115,4$ ;  $p < 0,001$ ), mit einem Linearitätsgrad  $h$  von 0,74. Dieser, angesichts der augenscheinlich extrem linearen Dominanzhierarchie, niedrige  $h$ -Wert ergibt sich aufgrund von 15 ungeklärten Beziehungen, da zwischen diesen Paaren während des Beobachtungszeitraumes keine aggressiven Interaktionen auftraten. Die anderen Hierarchien

sind ebenfalls signifikant linear (E1:  $\chi^2 = 121,8$ ; E2:  $\chi^2 = 130,5$ ; E3:  $\chi^2 = 81,7$ ; E4:  $\chi^2 = 114,6$ ; E5:  $\chi^2 = 113,9$ ; E6:  $\chi^2 = 66,3$ ; E7:  $\chi^2 = 70,2$ ; E8:  $\chi^2 = 72,9$ ; E10:  $\chi^2 = 92,5$ ; jeweils  $p < 0,001$ ).

In allen 16 untersuchten Gruppen legten immer mehrere Arbeiterinnen Eier. Auch hatten am Ende der gesamten Versuchsdauer in allen außer zwei Gruppen mehrere Arbeiterinnen entwickelte, aktive Ovarien. In den Gruppen mit Arbeiterinnen aus einer Kolonie, in denen sich ältere, nicht mehr fertile Arbeiterinnen befanden, legten im Durchschnitt weniger Tiere Eier als in den experimentell gebildeten Gruppen mit ungefähr gleichaltrigen Arbeiterinnen aus verschiedenen Kolonien (Tab. 5.4). In den 6 Gruppen mit Arbeiterinnen aus einer Kolonie legten zwischen 17 und 50 % der Tiere Eier (MW  $\pm$  SD = 34 %  $\pm$  13 %; 2 bis 8 Tiere), während in den experimentell gebildeten Arbeiterinnengruppen mit 33 bis 86 % (MW  $\pm$  SD = 59 %  $\pm$  18 %; 5 bis 15 Tiere) signifikant mehr Arbeiterinnen als Eierlegerinnen auftraten (Mann-Whitney U-Test:  $U = 8,5$ ;  $p < 0,05$ ; Tab. 5.4). Das  $\alpha$ -Tier gehörte in der Regel zu den am meisten reproduktiven Eierlegerinnen, allerdings zeigten einige andere hochrangige Arbeiterinnen, aber auch Arbeiterinnen aus mittleren Rängen eine ähnlich große oder sogar größere Fekundität (Tab. 5.4). Bei 3 der 6 Gruppen mit Arbeiterinnen aus einer Kolonie (D2, D5 und D6) und 3 der 10 Gruppen mit Arbeiterinnen aus verschiedenen Kolonien (E6, E7 und E9) legte die  $\alpha$ -Arbeiterin innerhalb des beobachteten Zeitraums von 240 bis 360 Stunden in 5 bis 7 Wochen nicht die größte Anzahl Eier. Zum Beispiel legten in Gruppe D2, während eines Beobachtungszeitraumes von fast 290 Stunden in 7 Wochen, 8 von 16 Arbeiterinnen insgesamt 29 Eier. Davon wurden von der  $\alpha$ -Arbeiterin 6 Eier produziert, die  $\beta$ -Arbeiterin legte 9 Eier und die  $\gamma$ -Arbeiterin 5 Eier. Die restlichen 9 Eier wurden von 5 anderen Arbeiterinnen mittleren Ranges gelegt (Tab. 5.4). Genauso legte in einer der Gruppen mit Arbeiterinnen aus verschiedenen Kolonien (E9) die  $\alpha$ -Arbeiterin von insgesamt 87 Eiern in einem beobachteten Zeitraum von 360 Stunden 12 Eier, die  $\beta$ -Arbeiterin produzierte 11 Eier, und die Arbeiterinnen mit der Position 7 und 9 (G und I) in der Hierarchie legten 10 bzw. 13 Eier (Tab. 5.4). Die restlichen 41 Eier wurden von insgesamt 11 Arbeiterinnen gelegt. Die  $\alpha$ -Position war demnach nicht immer, aber meistens mit der höchsten Fekundität gekoppelt.

**Tab. 5.4** Dominanzrang (A-U) und Anzahl der Eier, die in 6 Gruppen mit Arbeiterinnen aus einer Kolonie (D1-D6) und in 10 Gruppen mit Arbeiterinnen aus verschiedenen Kolonien (E1-E10) gelegt wurden. Bei den Arbeiterinnengruppen aus einer Kolonie gingen zwischen 12 und 16 Tiere ein, bei den Gruppen mit Arbeiterinnen aus verschiedenen Kolonien zwischen 13 und 20 Tiere.

Rang	Anzahl der gelegten Eier in Gruppen mit Arbeiterinnen aus einer Kolonie						Anzahl der gelegten Eier in Gruppen mit Arbeiterinnen aus verschiedenen Kolonien									
	D1	D2	D3	D4	D5	D6	E1	E2	E3	E4	E5	E6	E7	E8	E9	E10
A	7	6	6	7	1	2	18	9	10	12	15	11	4	14	12	12
B	–	9	4	–	6	4	–	1	1	4	2	10	3	13	11	–
C	1	5	3	3	1	4	3	–	–	4	8	4	3	6	5	6
D	–	2	3	1	–	–	1	–	1	9	7	6	7	9	7	–
E	–	4	1	–	3	2	–	2	1	3	–	6	8	3	7	–
F	–	1	–	1	4	–	–	–	–	7	9	14	4	4	3	–
G	–	–	–	–	4	–	–	1	–	4	1	4	2	3	10	1
H	–	1	–	–	1	4	–	1	–	3	1	6	1	3	3	10
I	–	–	–	–	–	–	2	–	1	–	–	6	1	3	13	1
K	–	1	–	–	–	–	–	–	4	3	–	–	1	–	4	5
L	–	–	–	–	–	–	–	1	–	1	1	–	1	–	6	–
M	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	1	–	3	–
N	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	4
O	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–	5
P	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–
Q	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	2	–	–	–	–	–
R	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–
S	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	2
T	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
U	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Total	8	29	17	12	20	16	24	16	18	50	48	67	36	58	87	46

Anm.: In der Tabelle wurde das Zeichen “–” anstelle der “0” eingesetzt, um sie deutlicher hervorzuheben.

In allen 16 untersuchten Arbeiterinnengruppen trat Oophagie auf, wobei insgesamt 177 von 552 gelegten Eier gefressen wurden (32%; Tab. 5.5).

**Tab. 5.5** Dominanzrang (A-U) und Anzahl der Eier, die in 6 Gruppen mit Arbeiterinnen aus einer Kolonie (D1-D6) und in 10 Gruppen mit Arbeiterinnen aus verschiedenen Kolonien (E1-E10) erfolgreich auf dem Eihaufen deponiert werden konnten. Bei den Arbeiterinnengruppen aus einer Kolonie gingen zwischen 12 und 16 Tiere ein, bei den Gruppen mit Arbeiterinnen aus verschiedenen Kolonien zwischen 13 und 20 Tiere.

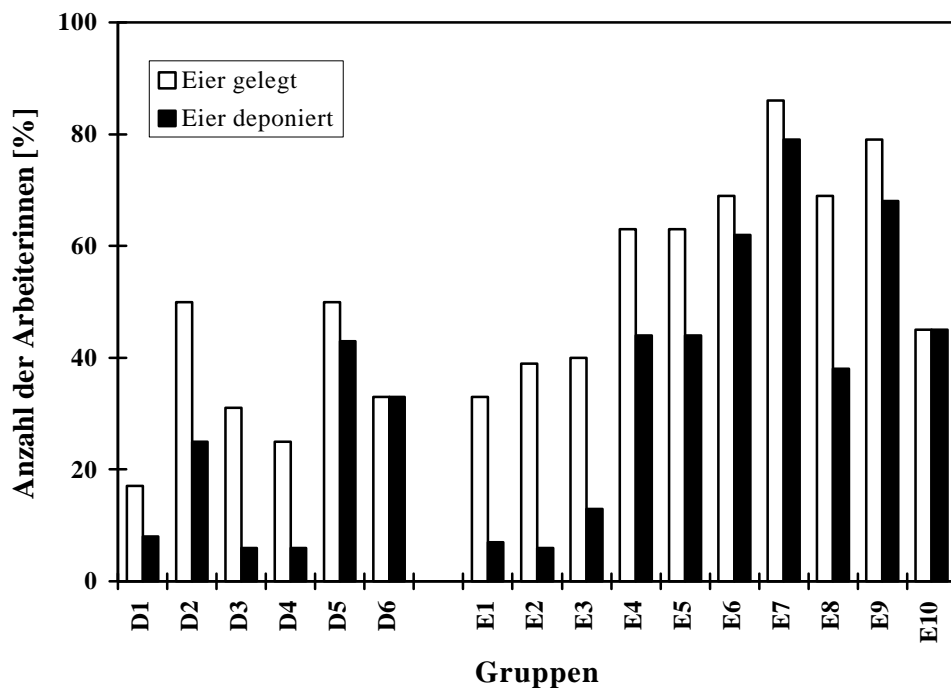
Rang	Anzahl der erfolgreich deponierten Eier in Gruppen mit Arbeiterinnen aus															
	einer Kolonie						verschiedenen Kolonien									
	D1	D2	D3	D4	D5	D6	E1	E2	E3	E4	E5	E6	E7	E8	E9	E10
A	7	6	6	7	1	2	18	9	10	12	14	11	4	14	12	12
B	–	6	0	–	5	4	–	0	0	2	1	8	3	8	11	–
C	0	4	0	0	1	4	0	–	–	3	2	3	3	4	2	4
D	–	1	0	0	–	–	0	–	0	3	1	1	7	8	7	–
E	–	0	0	–	2	1	–	0	0	0	–	3	5	0	1	–
F	–	0	–	0	3	–	–	–	–	3	2	10	2	0	3	–
G	–	–	–	–	3	–	–	0	–	3	1	0	1	3	4	1
H	–	0	–	–	0	4	–	0	–	1	1	2	1	0	1	10
I	–	–	–	–	–	–	0	–	0	–	–	5	1	0	13	1
K	–	0	–	–	–	–	–	–	4	0	–	–	1	–	4	5
L	–	–	–	–	–	–	–	0	–	0	0	–	0	–	6	–
M	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0	–	1	–	1	–
N	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0	4
O	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0	–	–	–	–	5
P	–	–	–	–	–	–	–	0	–	–	–	–	–	–	–	–
Q	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0	–	–	–	–	–
R	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–
S	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0	1
T	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
U	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Total	7	17	6	7	15	15	18	9	14	27	22	43	29	37	66	43

Anm.: In der Tabelle wurde das Zeichen “–” eingesetzt, um die Tiere deutlich zu kennzeichnen, die keine Eier gelegt hatten; die “0” wurde bei den Arbeiterinnen eingesetzt, die Eier gelegt hatten, aber aufgrund von Oophagie keine Eier erfolgreich auf dem Eihaufen deponieren konnten. Um diese beiden “Arbeiterinnenklassen” deutlicher unterscheiden zu können, wurden die verschiedenen Zeichen benutzt.

Dieser Eifraß erfolgte direkt nach der Eiablage, wenn die Eierlegerin das Ei noch zwischen ihren Mandibeln hielt. Lag das Ei auf dem Eihaufen, wurde es in der Regel nicht mehr gefressen. Nur in einigen wenigen Fällen wurden Eier nach der Ablage auf den Eihaufen noch gefressen (5 von 177 = 2,8 %), dann allerdings direkt nachdem die Eierlegerin das Ei auf dem Eihaufen deponiert hatte. Zu diesem Zeitpunkt waren die Eier noch durch ihre hellere Färbung von den anderen Eiern zu unterscheiden. Das für die Oophagie vom Eihaufen verantwortliche Tier hatte dabei entweder schon vorher versucht, das Ei der Eierlegerin zu entwenden und war ihr dabei zum Eihaufen gefolgt, oder aber das Tier, in dem Fall immer die  $\alpha$ -Arbeiterin, stand neben dem Eihaufen, auf den die Eierlegerin ihr Ei deponierte und fraß es sofort nach der Ablage. Häufig wurden Eier bei der Ablage von der Eierlegerin "versteckt", d.h. sie legte das Ei nicht auf den Eihaufen, sondern bedeckte das frische Ei mit anderen Eiern, oder sie nahm, mit dem frischen Ei, einen Teil des Eihaufens in die Mandibeln und hielt ihn einige Zeit. Das Fressen von Eiern aus dem Eihaufen trat ansonsten nicht auf. Dadurch konnte das Schicksal der Eier genau verfolgt werden.

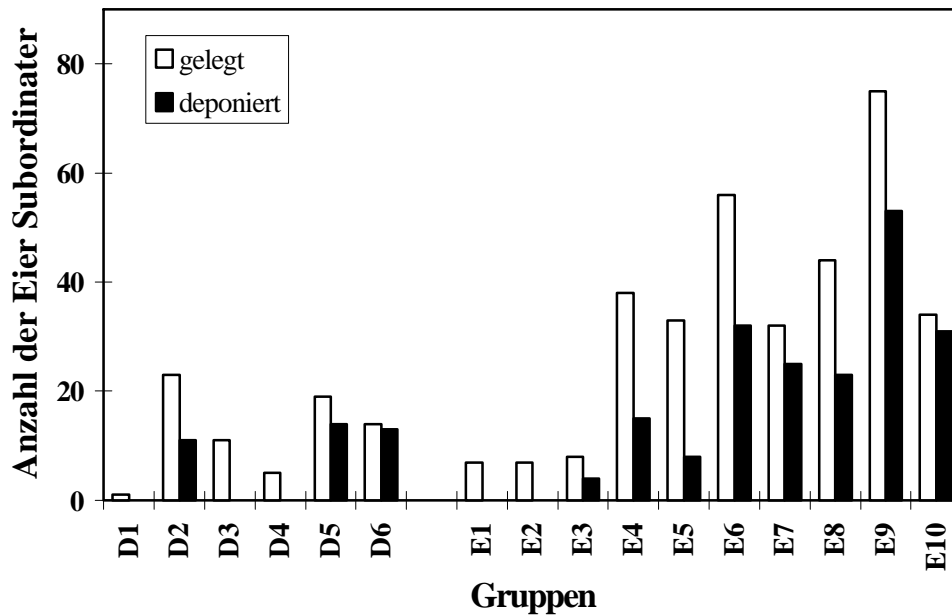
Durch die Oophagie verminderte sich die Anzahl der Arbeiterinnen, die ihre Eier erfolgreich auf dem Eihaufen deponieren konnten gegenüber der Anzahl der Arbeiterinnen, die Eier legten zum Teil erheblich (Tab. 5.5 und Abb. 5.1). Legten in den Gruppen mit Arbeiterinnen aus einer Kolonie noch zwischen 17 % und 50 % (MW  $\pm$  SD = 34 %  $\pm$  13 %; 2 bis 8 Tiere) der Tiere Eier, so konnten lediglich zwischen 6 % und 43 % (MW  $\pm$  SD = 20 %  $\pm$  16 %; 1 bis 6 Tiere) der Tiere ihre Eier erfolgreich auf dem Eihaufen deponieren (Abb. 5.1). In den Gruppen mit Arbeiterinnen aus verschiedenen Kolonien legten zwischen 33 % und 86 % (MW  $\pm$  SD = 59 %  $\pm$  18 %; 5 bis 15 Tiere) der Arbeiterinnen Eier, während die Anzahl der Arbeiterinnen, die erfolgreich Eier auf dem Eihaufen deponieren konnten auf 6 % bis 79 % (MW  $\pm$  SD = 41 %  $\pm$  25 %; 1 bis 13 Tiere; Abb. 5.1) sank.





**Abb. 5.1** Anzahl der Arbeiterinnen [%], die in den einzelnen Gruppen Eier legten (weiße Balken) und Eier erfolgreich auf dem Eihaufen deponieren konnten (schwarze Balken). D1-D6 sind Gruppen, bei denen die Arbeiterinnen aus jeweils einer Kolonie stammten, bei E1-E10 bestanden die Gruppen aus Arbeiterinnen verschiedener Kolonien.

Von der Oophagie waren besonders die subordinaten Arbeiterinnen betroffen. Dadurch wurde die Anzahl der Eier, die von Subordinaten erfolgreich auf dem Eihaufen deponiert werden konnten gegenüber der Anzahl der Eier, die von ihnen gelegt wurden, zum Teil drastisch reduziert (Abb. 5.2). Insgesamt wurden von den Eiern, die von subordinaten Arbeiterinnen stammten, zwischen 9 % und 100 % ( $MW \pm SD = 59 \% \pm 34 \%$ ) gefressen (Abb. 5.2). In den Gruppen mit Arbeiterinnen aus einer Kolonie wurden von Subordinaten  $12 \pm 8$  ( $MW \pm SD$ ) Eier gelegt, aber nur  $6 \pm 7$  Eier erfolgreich auf dem Eihaufen deponiert, d.h. subordinate Arbeiterinnen konnten lediglich  $36 \% \pm 42 \%$  der gelegten Eier erfolgreich ablegen. Bei den Gruppen mit Arbeiterinnen aus verschiedenen Kolonien konnten die Subordinaten von  $33 \pm 22$  ( $MW \pm SD$ ) gelegten Eiern  $19 \pm 17$  Eier erfolgreich deponieren, was einem Prozentsatz von  $46 \% \pm 31 \%$  entspricht.

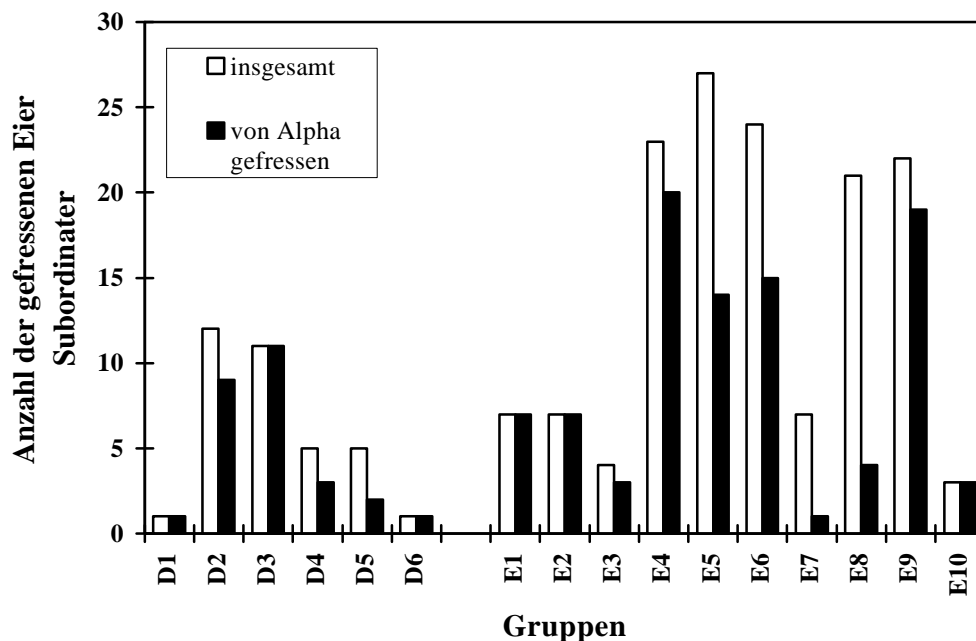


**Abb. 5.2** Anzahl der Eier, die von subordinaten Arbeiterinnen in den einzelnen Gruppen gelegt (weiße Balken) und erfolgreich auf dem Eihaufen deponiert (schwarze Balken) wurden. D1-D6 sind Gruppen, bei denen die Arbeiterinnen aus jeweils einer Kolonie stammten, bei E1-E10 bestanden die Gruppen aus Arbeiterinnen verschiedener Kolonien.

Für den in allen 16 untersuchten Gruppen auftretenden Eifraß war zum Großteil die  $\alpha$ -Arbeiterin maßgeblich verantwortlich. Dabei fraß sie zwischen 3 % und 100 % ( $MW \pm SD = 46 \% \pm 36 \%$ ) der von Subordinaten gelegten Eier. Bei 13 der 16 Gruppen wurden über die Hälfte der gefressenen Eier, die von Subordinaten gelegt worden waren, von der  $\alpha$ -Arbeiterin zerstört (zwischen 52 % und 100 %;  $MW \pm SD = 85 \% \pm 18 \%$ ; Abb.5.3). Bei den 3 restlichen Gruppen (D5, E7 und E8) waren 2 bis 4 Arbeiterinnen für den Eifraß verantwortlich. Bei 4 der 6 Gruppen (D2, D6, E6, E9), bei denen das  $\alpha$ -Tier nicht die dominierende Eierlegerin war, war hauptsächlich sie für das Fressen der von Subordinaten gelegten Eier verantwortlich. Im Gegensatz dazu war bei den restlichen 2 Gruppen (D5, E7), bei denen die  $\alpha$ -Arbeiterin nicht das fertilsten Tier und nicht die Haupteierfresserin war, nie die dominante Eierlegerin für den Eifraß hauptsächlich verantwortlich, sondern jeweils 2 Arbeiterinnen höheren und mittleren Ranges. Wurden in diesen Gruppen Eier der subordinaten, bei der Eiablage aber dominierende Arbeiterin gefressen, dies war bei 4 der 6 Gruppen der Fall (D2, D5, E6, E7), so war immer das  $\alpha$ -Tier dafür verantwortlich.

Auch in den 5 Fällen, bei denen frisch deponierten Eier von Eihaufen gefressen wurden, war immer die  $\alpha$ -Arbeiterin dafür verantwortlich.

Demnach erfolgte Eifraß zu einem Großteil durch das Tier, das in der sozialen Hierarchie dominierte, nicht aber durch Arbeiterinnen, die zwar am fekundesten waren, aber nicht die  $\alpha$ -Position einnahmen.



**Abb. 5.3** Anzahl, der von Subordinaten gelegten Eier, die insgesamt (weiße Balken) und von der Alpha-Arbeiterin (schwarze Balken) gefressen wurden. D1-D6 sind Gruppen, bei denen die Arbeiterinnen aus jeweils einer Kolonie stammten, bei E1-E10 bestanden die Gruppen aus Arbeiterinnen verschiedener Kolonien.

Bei insgesamt 4 Kolonien (D1, D3, E1 und E2) fraß die  $\alpha$ -Arbeiterin alle Eier, die von Subordinaten gelegt wurden, und monopolisierte somit die Eiablage (Tab. 5.5), wobei es sich bei der Gruppe D1 um lediglich ein Ei handelte, bei D3 um 11 Eier und bei den Gruppen E1 und E2 um jeweils 7 Eier. Bei den experimentellen Gruppen (E1 und E2), die aus Puppen verschiedener Kolonien gebildet wurden, wurde jeweils eine der älteren Arbeiterinnen, die bis zum Schlüpfen aller Arbeiterinnen aus den Puppenhüllen in den Gruppen zur Brutpflege waren, nicht entfernt. Diese älteren Arbeiterinnen hatten zu Versuchsbeginn schon entwickelte Ovarien und mit der Eiablage begonnen. Sie nahmen in den Gruppen die  $\alpha$ -Position ein und fraßen alle Eier, die subordinate Arbeiterinnen legten. Allerdings legten in diesen zwei Gruppen die subordinaten Arbeiterinnen auch keine reproduktiven Eier, sondern lediglich trophische

Eier, die sie nach der Ablage sofort an die dominante Arbeiterin verfütterten. Trophische Eier sind von den reproduktiven Eiern dadurch zu unterscheiden, daß sie runder, weniger fest und milchiger sind, viel schneller gelegt werden als reproduktive Eier (unter 3 Minuten) und sofort an das dominante Tier oder an Larven verfüttert werden. Am Ende der Versuche konnte durch die Präparation der Tiere bestätigt werden, daß es sich bei den beiden  $\alpha$ -Arbeiterinnen um die in den Gruppen verbliebenen Tiere handelte, da nur sie einen dunkel gefärbten Fettkörper aufwiesen, was Rückschlüsse auf das fortgeschrittenere Alter zuläßt.

Die  $\alpha$ -Arbeiterin selbst war lediglich in einer der 16 Gruppen (6 %) von Eifraß betroffen. Dabei wurde in der Gruppe (E5) eins von 15 Eiern (7 %) von einer Arbeiterin, die einen niedrigen Rang in der Hierarchie (Position 11 von 16) einnahm, gefressen. Im Gegensatz dazu waren bei 4 der 6 Gruppen (67 %) die Arbeiterinnen, die zwar die Haupt-Eierlegerinnen waren, aber nicht die  $\alpha$ -Position einnahmen, von Oophagie betroffen. Dabei war bei 3 Gruppen (D2, D5 und E6) das  $\alpha$ -Tier maßgeblich für den Eifraß verantwortlich und fraß zwischen 17 % und 33 % der von der Haupt-Eierlegerin produzierten Eier. In der vierten Gruppe (E7) wurden 3 der 8 gelegten Eier des fertilsten Tieres (38 %) von der Arbeiterinnen, die in der Hierarchie eine Position höher eingestuft war als das betroffenen Tier gefressen. Demnach scheint die  $\alpha$ -Position gegen Oophagie zu schützen, während eine höhere Fekundität keinen ausreichenden Schutz bietet.

In den Arbeiterinnengruppen hatte somit das Tier, das in der sozialen Hierarchie die  $\alpha$ -Position einnahm, in der Regel die höchste Fekundität, war für den in allen Gruppen auftretenden Eifraß maßgeblich verantwortlich, während es selbst gleichzeitig durch seinen Rang von der Oophagie verschont blieb. Damit konnte die  $\alpha$ -Arbeiterin in 12 der 16 Gruppen die meisten Eier erfolgreich auf dem Eihaufen deponieren.

#### 5.3.4 Diskussion

Durch antagonistische Interaktionen, wie heftiges Antennieren, Beißen und Ziehen an den Extremitäten, entstehen in Arbeiterinnengruppen von *P. villosa* soziale Hierarchien. Die Etablierung solcher Hierarchien aufgrund von aggressiven Auseinandersetzungen ist von vielen Arten bekannt (siehe Oliveira und Hölldobler 1990, 1991; Heinze et al. 1994; Sommer et al.

1994). Bei den experimentellen Arbeiterinnengruppen (E1-E10), die aus etwa gleich alten Arbeiterinnen zusammengesetzt waren, beteiligten sich alle Tiere an diesen aggressiven Interaktionen, und die meisten Rangbeziehungen waren geklärt. Bei den Gruppen mit Arbeiterinnen aus einer Kolonie (D1-D6), die aus verschiedenen alten Arbeiterinnen bestanden, waren die Dominanzbeziehungen zwischen den Innendiensttieren ebenso klar, während sie zwischen den Fourageurinnen, den älteren Tieren, weniger eindeutig geklärt waren. Trotzdem waren die sozialen Hierarchien von *P. villosa* alle linear. Bei aggressiven Interaktionen erhalten die Gewinner eine positive Rückkopplung, wodurch der Ausgang der nächsten Auseinandersetzung positiv beeinflusst wird, genauso wie die Verlierer eine negative Rückkopplung mit Auswirkungen auf zukünftige Kämpfe haben (Chase 1974, 1980; Jackson 1988; Chase et al. 1994). Die Ausbildung linearer Dominanzhierarchien wird auf die positiven Rückkopplungen, den Gewinnereffekt, zurückgeführt (Dugatkin 1997), was beim Modellieren der Ausbildung von Hierarchien bei *Polistes*-Wespen auch gezeigt wurde (Theraulaz et al. 1995).

Trotz der linearen Hierarchien legten in den Arbeiterinnengruppen von *P. villosa* immer mehrere Arbeiterinnen Eier. Dabei war die  $\alpha$ -Arbeiterin in den meisten Gruppen die primäre Eierlegerin, allerdings zeigten einige andere hochrangige Arbeiterinnen, aber auch Arbeiterinnen aus mittleren Rängen eine ähnlich große Fekundität. Dies könnte dadurch zustande kommen, daß das ranghöchste Tier seine Interaktionen immer gewinnt, nur positive Rückkopplung erfährt und somit die am besten entwickelten Ovarien besitzt. Arbeiterinnen mittleren Ranges werden von einigen ranghöheren Tieren dominiert, dominieren aber ihrerseits einige rangniedrigere. Dies führt zu einer Mischung aus positiven und negativen Effekten, und der Entwicklungszustand der Ovarien sollte intermediär sein. Die rangniedrigen Arbeiterinnen schließlich erhalten hauptsächlich negative Rückkopplung, wodurch die Ovarienentwicklung inhibiert sein könnte. Bei *Polistes gallicus* ist der Dominanzstatus korreliert mit einem erhöhten Juvenilhormon- und Ecdysteroidtiter in der Hämolymphe, und entsprechend stärker entwickelten Ovarien (Röseler et al. 1984). Demnach wäre es vorstellbar, daß häufiges attackiert werden, verbunden mit ständigen negativen Effekten, zu einer Änderung bzw. zu keiner Zunahme im Juvenilhormon- und Ecdysteroidtiter führt, was Auswirkungen auf die Ovarienaktivität haben könnte. Allerdings zeigen ovarektomierte Gründerinnen von *Polistes gallicus* weiterhin dominantes Verhalten, können aber die Eiablage Subordinater nicht mehr inhibieren (Röseler und Röseler 1989).

Auf jeden Fall müssen die an einer Auseinandersetzung beteiligten Arbeiterinnen erkennen können, mit wem sie es zu tun haben, sei es durch individuelles Erkennen oder durch das Erkennen eines spezifischen Duftes, der abhängig ist von der Aggression der Tiere oder, was wahrscheinlicher ist, von deren Ovarienentwicklung. Daß Arbeiterinnen Nestgenossinnen mit entwickelten Ovarien selektiv attackieren, wurde für die Honigbiene *Apis mellifera* gezeigt, wobei angenommen wurde, daß die eierlegenden Arbeiterinnen olfaktorisch anhand hormoneller Veränderungen, die mit der Ovarienentwicklung einhergehen, erkannt werden (Visscher und Dukas 1995). Genauso werden bei *Harpegnathos saltator* Arbeiterinnen mit entwickelten Ovarien von infertilen Arbeiterinnen angegriffen, was auf kutikuläre Kohlenwasserstoffmuster zurückgeführt wird, die mit der Ovarienaktivität korreliert sind (Liebig 1998). Solch ein kutikulärer Kohlenwasserstoff, dessen Quantität und relativer Anteil abhängig ist von der Ovarienaktivität, wurden für die königinlose ponerine Ameise *Dinoponera quadriceps* beschrieben (Monnin et al. 1998). Hier signalisiert die dominante Arbeiterin ihren Ovarienstatus mit einem hohen Anteil des Kohlenwasserstoffes, und auch bei ehemals subordinate Arbeiterinnen, die nach dem Entfernen des  $\alpha$ -Tieres diese Position übernehmen, nimmt die Menge zu (Monnin et al. 1998). Bei *Apis mellifera capensis*, bei der sich Arbeiterinnen parthenogenetisch reproduzieren können, wird bei den Eierlegerinnen die Zusammensetzung der Mandibeldrüsenprodukte ebenfalls denen der Königin ähnlicher (Hepburn 1992). Fertile Arbeiterinnen könnten somit, wie Königinnen auch, die Reproduktion ihrer Nestgenossinnen kontrollieren, indem sie ihre hohe Fertilität über chemische Signale anzeigen (siehe Keller und Nonacs 1993). Bei zwei experimentellen Arbeiterinnengruppen von *P. villosa* monopolisierte die  $\alpha$ -Arbeiterin die Reproduktion, während die anderen Arbeiterinnen lediglich einige trophische Eier legten, die sie sofort an das  $\alpha$ -Tier verfütterten. Diese dominanten Arbeiterinnen waren jeweils ältere Tiere, die in der Gruppe verblieben waren, und zum Zeitpunkt des Schlüpfens der Arbeiterinnen schon mit der Eiablage begonnen hatten. Demnach scheint es so zu sein, daß in Anwesenheit einer fertilen Arbeiterin junge Arbeiterinnen ihre Ovarien nicht entwickeln, evtl. aufgrund chemischer Fertilitätssignale. Bei *Leptothorax* sp. A, bei der aggressive Interaktionen zwischen den Königinnen die Reproduktion regulieren, bleiben diese aus, wenn einer Königin nach der Überwinterung ein Vorsprung in der Ovarienentwicklung gegeben wird, und diese mit der Eiablage begonnen hat, was ebenfalls auf die chemische Signalisierung hoher Fertilität zurückgeführt wird (Ortius und Heinze 1999).

Es scheint aber nicht möglich zu sein, die Reproduktion über Fertilitätssignale alleine zu regulieren, wenn mehrere Tiere mit voll entwickelten Ovarien zusammen sind, da hier die Abstufungen wohl zu fein sein müßten. So können die  $\alpha$ -Arbeiterinnen in den Gruppen von *P. villosa*, in der Regel auch die Tiere mit der höchsten Fertilität, subordinate Arbeiterinnen nicht von der Eiablage abhalten. Hier scheint das selektive Fressen von Eiern eher eine Möglichkeit zu sein, den reproduktiven Erfolg subordinatorer Arbeiterinnen zu verkleinern, denn für den in allen Gruppen auftretenden Eifraß war hauptsächlich die  $\alpha$ -Arbeiterin verantwortlich. Dabei blieben auch die Arbeiterinnen, die bei der Eiablage dominant waren, aber in der sozialen Hierarchie nicht die  $\alpha$ -Position einnahmen, nicht von der Oophagie verschont, während die  $\alpha$ -Arbeiterin selbst nicht von Oophagie betroffen war. Bei der Oophagie scheint demnach der Rang bzw. die Aggressivität wichtig zu sein, wohingegen der Zustand der Ovarien keine Rolle spielt.

Das selektive Fressen von Eiern kann bei einigen Arten darauf zurückgeführt werden, daß Eier subordinatorer Arbeiterinnen anders riechen als die des reproduktiv dominanten Tieres. So markieren Königinnen von *Apis mellifera* ihre Eier mit Pheromonen, und Unterschiede im Duft der Eier werden von Arbeiterinnen benutzt, um Eier, die von Nestgenossinnen gelegt wurden, zu identifizieren und im Rahmen des "policing"-Verhaltens zu zerstören (Ratnieks und Visscher 1989; Ratnieks 1995). Bei *Dinoponera quadriceps* sind die Eier mit einem Kohlenwasserstoff markiert, dessen Menge abhängig ist vom reproduktiven Status der Eierlegerinnen (Monnin und Peeters 1997). Die Eier der  $\alpha$ -Arbeiterin haben größere Mengen des Kohlenwasserstoffes, als Eier Subordinatorer, wodurch eine Diskriminierung und selektive Zerstörung durch das  $\alpha$ -Tier möglich ist (Monnin und Peeters 1997). Die Vorgehensweise des Eifraßes bei den Arbeiterinnengruppen von *P. villosa* spricht allerdings nicht für eine chemische Markierung der Eier. Eier wurden hier nur direkt nach der Eiablage gefressen, wenn die Eierlegerin das Ei noch in ihren Mandibeln hielt. In den wenigen Fällen (5/177), bei denen Eier vom Eihaufen geraubt wurden, erfolgte dies direkt nach deren Deponierung und die Arbeiterin, die dafür verantwortlich war, hatte entweder schon vorher versucht das Ei zu bekommen und war der Eierlegerin gefolgt, oder aber sie stand zu dem Zeitpunkt direkt neben dem Eihaufen. Ansonsten waren die Eier, nach der Ablage auf den Eihaufen vor Oophagie sicher. Auch bei der königinlosen *Diacamma* sp. fraßen ranghohe Arbeiterinnen Eier nur, wenn die Eierlegerin das Ei noch in ihren Mandibeln hielt, oder aber das Ei wurde, noch während der Ablage, direkt aus dem Gaster der Eierlegerin gezogen (Nakata und Tsuji 1996; Peeters und

Tsuji 1993). Niemals wurden Eier vom Eistapel gestohlen. Im Gegensatz dazu wurden bei *P. apicalis* und *P. obscuricornis* 25 % (3/12) bzw. 19 % (8/42) der zerstörten Eier vom Eihaufen genommen, doch auch dabei handelte es sich um frisch deponierte Eier (Oliveira und Hölldobler 1990, 1991). Das selektive Fressen von Eiern, bedingt durch olfaktorische Signale, die vom Ovarienzustand der Eierlegerin abhängig sind, scheint nur dann möglich zu sein, wenn zwischen Eierlegerinnen signifikante Unterschiede bestehen, wie bei der Honigbiene (Ratnieks und Visscher 1989) oder bei *Dinoponera quadriceps* (Monnin und Peeters 1997). Bei Arten mit mehreren, etwa gleichwertigen Eierlegerinnen hätten deren Eier alle dieses "dominante" Signal, wodurch eine selektive Oophagie unmöglich wäre. So tritt bei polygynen Arten auch keine Oophagie auf (z.B. Sledge et al. 1996) oder der Eifraß ist nicht selektiv (Sinha et al. 1993; Bourke 1994). Da sich in den Arbeiterinnengruppen von *P. villosa* ebenfalls mehrere Eierlegerinnen mit ähnlicher Fekundität befanden, ist die Situation eher mit der bei polygynen Arten vergleichbar, d.h. auch hier scheint eine selektive Oophagie aufgrund olfaktorischer Signale nicht möglich zu sein. Dafür kann der Eifraß aufgrund der Vorgehensweise, das Ei der Eierlegerin direkt aus den Mandibeln zu stehlen, selektiv sein. Nichtsdestoweniger scheinen frisch gelegte Eier anhand des Duftes von älteren Eiern unterscheidbar zu sein, denn es wurden immer nur frisch gelegte Eier aus den Mandibeln geraubt, während ältere Eier, die teilweise ebenfalls von Arbeiterinnen herumgetragen werden, nicht gefressen wurden. Genauso wurden vom Eihaufen nur die frisch deponierten Eier gefressen, während ältere nicht mehr zerstört wurden. Die  $\alpha$ -Arbeiterin, die für die Oophagie ja hauptsächlich verantwortlich ist, muss dann auch nicht zwischen eigenen und fremden Eiern unterscheiden können. Denn solange sie nicht selbst gerade erst ein Ei gelegt hat, sind alle frischen Eier von Subordinaten und können somit gefressen werden. Und subordinate Arbeiterinnen von *P. villosa*, genau wie von *P. obscuricornis* (Oliveira und Hölldobler 1991) könnten durch das "Verstecken" ihrer frisch gelegten Eier zwischen älteren Eiern versuchen, diesem Eifraß zu entgehen.

Bei den Arbeiterinnengruppen von *P. villosa* scheint die  $\alpha$ -Arbeiterin, aufgrund ihrer in der Regel hohen Fekundität, und bedingt durch den Schutz vor der in allen Gruppen auftretenden Oophagie, während sie gleichzeitig viele Eier subordinater Arbeiterinnen frißt, den höchsten reproduktiven Erfolg zu haben. Ob dies tatsächlich zutrifft, wird im nächsten Abschnitt behandelt.



## 5.4 Sozialer Rang und reproduktiver Erfolg

### 5.4.1 Einleitung

In Gruppen mit sozialen Hierarchien wird oft davon ausgegangen, daß hochrangige Individuen einen größeren reproduktiven Erfolg haben als rangniedrigere, da sie bevorzugt Zugang zu limitierten Ressourcen oder mehr Paarungsmöglichkeiten haben (z.B. Wilson 1975). Allerdings können verschiedene Faktoren diesen angenommenen positiven Einfluß des sozialen Status auf den reproduktiven Erfolg beeinflussen. Diese Faktoren können, besonders bei Vertebratensozietäten, unter anderen sein Weibchenwahl, Vermeidung von Inzucht, Bildung von Allianzen und alternative Paarungsstrategien, so daß subordinate genauso erfolgreich oder sogar erfolgreicher sein können wie dominante Individuen (Ellis 1995). Dies bedeutet, daß nicht unbedingt eine strenge Korrelation zwischen sozialem Rang und Fitneßgewinn existiert. So wurde bei einigen Untersuchungen von Primatengesellschaften (z.B. Bernstein 1981; Bercovitch 1986; McMillan 1989; Berard et al. 1993) und von anderen Vertebraten (Schartl et al. 1993; Lambert et al. 1994) kein solcher positiver Zusammenhang gefunden. Bei männlichen Rhesusaffen z.B. waren größere Männchen erfolgreicher bei der Produktion von Nachkommen, nicht weil sie bei aggressiven Auseinandersetzungen gewannen, sondern aufgrund ihres Vorteils bei der Spermienkonkurrenz und der längeren Zeit, die sie, ohne zu fressen, mit dem Bewachen der Partnerin zubringen können (Bercovitch und Nürnberg 1997).

Bei vielen Ameisenarten existieren zwischen Königinnen, zwischen Königinnen und Arbeiterinnen oder zwischen Arbeiterinnen soziale Hierarchien. Aufgrund des Ovarienzustandes der Tiere, oder aufgrund von Eiablagerraten wird angenommen, daß hochrangige Individuen automatisch auch den größten reproduktiven Erfolg haben. Dies ist offensichtlich in Gruppen der Fall, bei denen das ranghöchste Tier die Reproduktion monopolisiert, wie z.B. bei *Leptothorax gredleri* und *L. sp. A*, wo mehrere Königinnen eine Hierarchie etablieren und funktionell monogyne Kolonien entstehen (Buschinger 1968; Heinze und Smith 1990; Heinze et al. 1992; Heinze 1993). In Gruppen mit mehreren Eierlegerinnen ist die Eiablagerrate allein allerdings nicht ausreichend um den reproduktiven Erfolg eines Individuums zu bestimmen, denn unter Umständen entwickeln sich nicht alle Eier, oder sie

werden von Nestgenossinnen gefressen, oder Larven sterben oder werden gefressen (Keller 1993).

Bei Arbeiterinnengruppen von *P. villosa* wurden, wie schon gezeigt, lineare Dominanzhierarchien gebildet, aber es kam nicht zur Monopolisierung der Eiablage durch das ranghöchste Tier, sondern mehrere Arbeiterinnen legten Eier. In den Gruppen trat aber auch Oophagie auf, und zusätzlich wurden mehr Eier produziert, als später Männchen schlüpften. Dies bedeutet, daß die Eiablagerraten kein zuverlässiges Kriterium für den reproduktiven Erfolg sind. Aus diesem Grund wurde der reproduktive Erfolg individueller Arbeiterinnen durch die genetische Untersuchung der Männchen und der Arbeiterinnen genauer analysiert. Dabei interessierte vor allem, ob und inwieweit der soziale Rang mit dem reproduktiven Erfolg korreliert ist.

#### 5.4.2 Material und Methoden

Der Zusammenhang zwischen dem sozialen Rang einer Arbeiterin in der Gruppe und ihrem reproduktiven Erfolg wurde bei insgesamt 12 Gruppen mittels Multilokus-Fingerprinting untersucht. Bei den Gruppen mit Arbeiterinnen aus einer Kolonie wurden nur 2 Kolonien (D1 und D5) analysiert, während alle 10 experimentellen Gruppen mit Arbeiterinnen aus verschiedenen Kolonien in die Analyse gingen. Die Kolonien wurden 3 x wöchentlich auf geschlüpfte Männchen und evtl. verstorbene Arbeiterinnen kontrolliert, welche dann eingefroren wurden. Nach dem Schlüpfen einer genügend großen Anzahl von Männchen, wurden alle Tiere der einzelnen Gruppen eingefroren. Um nun die in den Gruppen produzierten Männchen ihren Müttern zuordnen zu können, wurde genomische DNA aus den Arbeiterinnen und Männchen extrahiert, und mittels der Multilokus-DNA-Fingerprint-Technik analysiert (siehe Material und Methoden 3.2). Die Mutterschaft der Arbeiterinnen konnte durch einen Vergleich des Bandenmusters des jeweiligen Männchens mit den Bandenmustern der Arbeiterinnen einer Gruppe festgestellt werden, denn aufgrund der Haploidie der Männchen kam nur die Arbeiterin in Frage, die alle Banden des betrachteten Männchenprofils hatte. Da 3 verschiedene Oligonukleotid-Sonden ((GGAT)<sub>4</sub>, (GATA)<sub>4</sub> und (GACA)<sub>4</sub>) zur Verfügung standen, konnte, wenn die Hybridisierung mit der ersten Sonde nicht zur vollständigen Aufklärung der Mutterschaften ausreichte, mit der zweiten und gegebenenfalls dritten Sonde

weiter untersucht werden. Um in den 10 experimentellen Arbeiterinnengruppen eine genügend große Anzahl Männchen analysieren zu können, war es außerdem notwendig, zwischen verschiedenen Gelen zu vergleichen. Zu diesem Zweck wurde eine "gemischte Arbeiterin" auf die zu vergleichenden Gele aufgetragen. Diese "gemischte Arbeiterin" bestand aus den DNA-Proben von drei Arbeiterinnen aus verschiedenen Kolonien, aus denen auch Puppen für die jeweiligen Ansätze entnommen wurden. Die DNA-Proben wurden gemischt, und 1/3tel davon wurde auf jedes Gel aufgetragen. Zusätzlich wurden für die zu vergleichenden Gele sowohl die 1%ige Agarose, als auch der 1 x TBE-Laufpuffer gemeinsam angesetzt, um evtl. auftretenden Konzentrationsunterschieden, und somit unterschiedlichen Laufeigenschaften vorzubeugen. Außerdem erfolgte die Separation der DNA-Fragmente innerhalb genau der gleichen Zeitdauer, so daß ein Vergleich zwischen Gelen in allen Fällen möglich war.

#### 5.4.3 Ergebnisse

Durch den Vergleich der Bandenmuster beim Multilokus-DNA-Fingerprint von Arbeiterinnen und den in den Gruppen produzierten Männchen konnte festgestellt werden, welche Arbeiterin welches Männchen produziert hatte, und ob dabei der Rang, den die Arbeiterin in der Hierarchie einnahm eine Rolle spielte. Von den Gruppen mit Arbeiterinnen aus einer Kolonie wurden nur zwei untersucht (Tab. 5.6). Dabei konnte bei der Gruppe D1, nach der Hybridisierung des Gels mit zwei Sonden, 8 der 11 untersuchten Arbeiterinnen von der Mutterschaft über die beiden produzierten Männchen ausgeschlossen werden. Die  $\alpha$ -Arbeiterin und die Arbeiterin mit Rang 5 in der Hierarchie konnten jeweils Mutter beider Männchen gewesen sein, die Arbeiterin mit Rang 3 kam als potentielle Mutter eines Männchens in Frage. Bei der Arbeiterinnengruppe D5 konnten, nach der Hybridisierung des Gels mit drei Sonden, die 8 untersuchten Arbeiterinnen die potentiellen Mütter von zwei bis sechs der acht untersuchten Männchen sein. Lediglich ein Männchen konnte definitiv der Arbeiterin mit Rang 5 in der Hierarchie zugeordnet werden (Tab. 5.6). Diese Unmöglichkeit der einwandfreien Zuordnung der Mutterschaft war bedingt durch den hohen Verwandtschaftsgrad der Arbeiterinnen, die ursprünglich aus jeweils einer Kolonie stammten. Diese Kolonien waren monogyn und monoandrisch, mit einem intrakolonialen band sharing-Koeffizient von  $0,91 \pm 0,06$  (MW  $\pm$  SD; n = 8 Kolonien, wobei auch Kolonien eingingen, die nicht für die

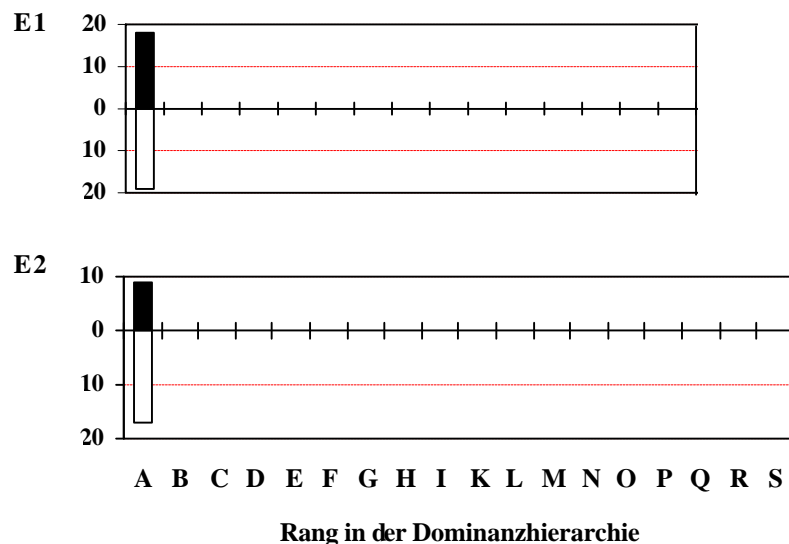
Verhaltensstudien benutzt wurden) im Vergleich zu einem interkolonialen band sharing-Koeffizient, d.h. zwischen nicht verwandten Tieren, von  $0,31 \pm 0,08$ .

Aus diesem Grund wurden die 10 experimentellen Gruppen mit Arbeiterinnen aus verschiedenen Kolonien angesetzt, da hier, aufgrund der wesentlich geringeren Ähnlichkeiten in den Bandenprofilen dieser nicht verwandten Arbeiterinnen, eine genaue Analyse des reproduktiven Erfolges einzelner Arbeiterinnen möglich war. So konnten bei 7 der 10 Gruppen, nach der Hybridisierung mit ein bis drei Sonden, alle analysierten Männchen ihren Müttern zugeordnet werden (Tab. 5.6). Bei drei Gruppen konnten ein (E3), zwei (E4) bzw. 8 Männchen (E9) nicht zugeordnet werden, im letzten Fall hauptsächlich deshalb, weil die Spuren nicht oder zumindest kaum sichtbar waren (Tab. 5.6).

**Tab. 5.6** Anzahl der Männchen, die in insgesamt 12 Arbeiterinnengruppen mittels Multilokus-DNA-Fingerprintings untersucht wurden, und nach dem Einsatz von ein bis drei Sonden ((GGAT)<sub>4</sub>, (GATA)<sub>4</sub>, (GACA)<sub>4</sub>) erfolgreich ihren Müttern zugeordnet werden konnten.

Gruppe	eingesetzte Sonde			Anzahl Männchen	
	(GGAT) <sub>4</sub>	(GACA) <sub>4</sub>	(GATA) <sub>4</sub>	analysiert	zugeordnet
D1	X		X	2	0
D5	X	X	X	8	1
E1	X			19	19
E2	X	X		17	17
E3	X	X		21	20
E4	X	X		18	16
E5	X	X	X	19	19
E6	X	X		23	23
E7	X	X		24	24
E8	X	X		19	19
E9	X	X	X	31	23
E10	X	X		19	19

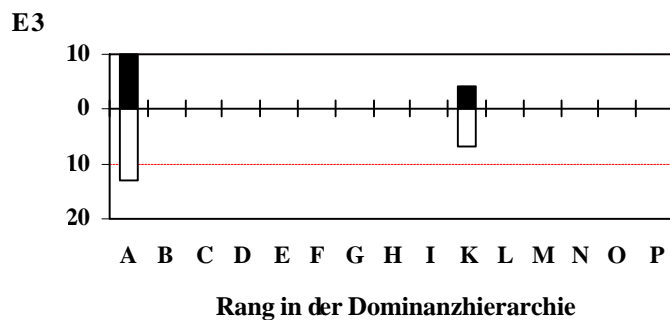
Bei zwei Gruppen, E1 und E2, hatte das  $\alpha$ -Tier jeweils die Reproduktion monopolisiert, es wurden von subordinaten Arbeiterinnen keine Eier erfolgreich auf dem Eihaufen plaziert, und alle 19 bzw. 17 analysierten Männchen stammten von den  $\alpha$ -Arbeiterinnen (Abb. 5.4). Bei den beiden Gruppen war jeweils eine der älteren Arbeiterinnen, die zur Brutpflege in den Gruppen waren, nicht entfernt worden und hatte zu Beginn der Versuche entwickelte Ovarien und mit der Eiablage begonnen. Bei den jüngeren, frisch geschlüpften Arbeiterinnen entwickelten sich die Ovarien nicht vollständig und sie produzierten lediglich trophische Eier, die sofort an das  $\alpha$ -Tier verfüttert wurden.



**Abb. 5.4** Anzahl der Eier, die erfolgreich auf dem Eihaufen deponiert werden konnten (schwarze Balken) und Anzahl der Männchen, die produziert wurden (weiße Balken), in Abhängigkeit vom Rang der Arbeiterinnen in der Dominanzhierarchie (A bis S). Die Eiablagen stammten pro Gruppe aus 240 bis 360 Beobachtungsstunden in 5 bis 7 Wochen, während die Männchen auch aus Eiern stammten, die erst nach der Beobachtungsperiode gelegt wurden.

Bei einer weiteren Gruppe (E3) konnte neben der  $\alpha$ -Arbeiterin nur ein Tier mit Position 10 (K) in der sozialen Hierarchie erfolgreich Eier auf dem Eihaufen ablegen, während die Eier vier weiterer subordinater Arbeiterinnen aufgefressen wurden (Tab. 5.5).

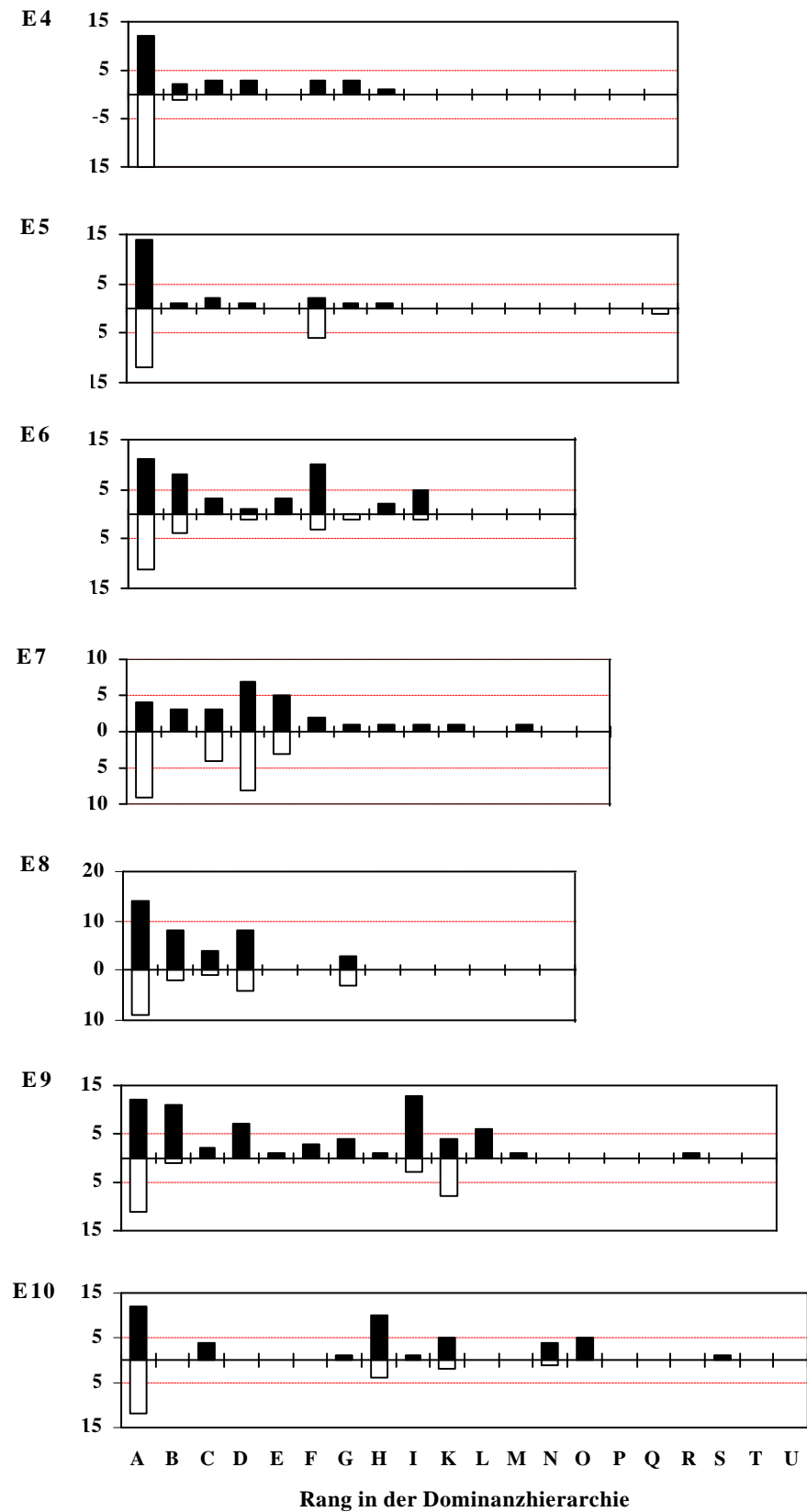
Beide Arbeiterinnen hatten auch Männchen produziert, wobei dem  $\alpha$ -Tier, genau wie bei der erfolgreichen Eiablage, in etwa doppelt so viele zugeordnet werden konnten, wie der rangniedrigen Arbeiterin (Abb. 5.5).



**Abb. 5.5** Anzahl der Eier, die erfolgreich auf dem Eihaufen deponiert werden konnten (schwarze Balken) und Anzahl der Männchen, die produziert wurden (weiße Balken), in Abhängigkeit vom Rang der Arbeiterinnen in der Dominanzhierarchie (A bis P). Die Eiablagen stammten pro Gruppe aus 240 bis 360 Beobachtungsstunden in 5 bis 7 Wochen, während die Männchen auch aus Eiern stammten, die erst nach der Beobachtungsperiode gelegt wurden.

Bei allen anderen Gruppen (E4 bis E10) konnten neben der  $\alpha$ -Arbeiterin zwischen 4 und 12 subordinate Arbeiterinnen erfolgreich Eier auf dem Eihaufen deponieren, und zwischen 1 und 5 Arbeiterinnen Männchen produzieren (Abb. 5.6). Bei E4 konnten 6 subordinate Arbeiterinnen insgesamt 15 Eier erfolgreich auf dem Eihaufen ablegen, aber das  $\alpha$ -Tier produzierte, bis auf eins, alle Männchen (Abb. 5.6). Bei E5 stammten von insgesamt 22 erfolgreich auf dem Eihaufen deponierten Eiern 14 vom  $\alpha$ -Tier und 8 Eier von 6 subordinaten Arbeiterinnen, und neben der  $\alpha$ -Arbeiterin, der 12 Männchen zugeordnet werden konnten, war die Arbeiterin mit Position 5 in der Hierarchie Mutter von 6, und die rangniedrigste Arbeiterin Mutter von einem Männchen (Abb. 5.6). Auch bei allen anderen Gruppen fand sich ein ähnliches Bild: die  $\alpha$ -Arbeiterin war bei der Männchenproduktion erfolgreicher als die subordinaten Arbeiterinnen, aber neben ihr produzierten immer auch Arbeiterinnen höheren oder mittleren Ranges in der sozialen Hierarchie Männchen (Abb. 5.6). Auch bei den zwei Gruppen, bei denen die  $\alpha$ -Arbeiterin nicht die meisten Eier auf dem Eihaufen deponierte (E7 und E9), war sie die Mutter

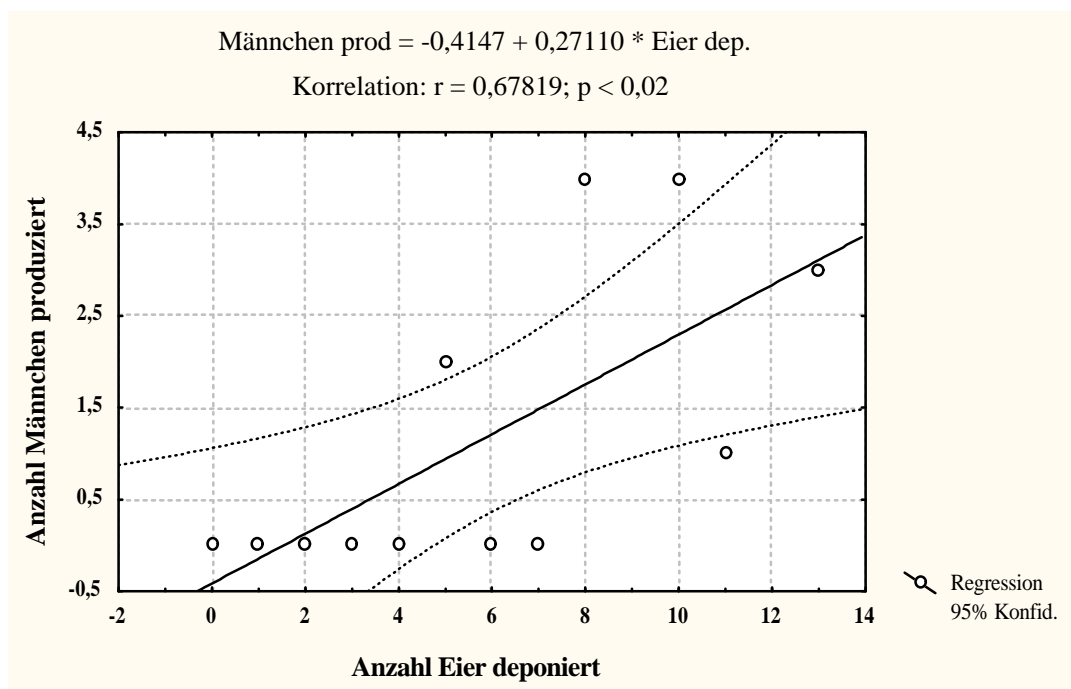
der meisten Männchen, wobei die fertilsten Arbeiterinnen bei E7 Mutter von nur einem Männchen weniger war (Abb. 5.6).



**Abb. 5.6** Anzahl der Eier, die erfolgreich auf dem Eihaufen deponiert werden konnten (schwarze Balken) und Anzahl der Männchen, die produziert wurden (weiße Balken), in Abhängigkeit vom Rang der Arbeiterinnen in der Dominanzhierarchie (A bis U).



Somit scheint bei *P. villosa* die dominante Position in der sozialen Hierarchie mit dem größten reproduktiven Erfolg in der Gruppe gekoppelt zu sein. Für die subordinaten Arbeiterinnen zeigte sich allerdings keine direkte Korrelation zwischen sozialem Rang und reproduktiven Erfolg. Bei ihnen findet sich aber ein signifikanter Zusammenhang zwischen der Anzahl deponierter Eier und der Anzahl produzierter Männchen ( $r = 0,678$ ;  $p < 0,02$ ; Abb. 5.7), d.h. subordinate Arbeiterinnen, die es schaffen viele Eier auf dem Eihaufen zu deponieren, produzieren auch Männchen.



**Abb. 5.7** Korrelation zwischen der Anzahl der von subordinaten Arbeiterinnen erfolgreich deponierten Eier und der Anzahl der von ihnen produzierten Männchen. Dabei hatten Arbeiterinnen, die mehr Eier deponiert hatten, auch mehr Söhne produziert ( $r = 0,678$ ;  $p < 0,02$ ).

#### 5.4.4 Diskussion

Die genetischen Untersuchungen der Mutterschaft von Arbeiterinnen in Gruppen von *P. villosa* haben gezeigt, daß die beobachteten Eiablagerraten der Tiere teilweise erheblich von der Anzahl der tatsächlich produzierten Männchen abweichen. Dies ist zum Teil bedingt durch die in allen Gruppen auftretende Oophagie, von der die subordinaten Arbeiterinnen betroffen sind. Aber auch die Anzahl der erfolgreich auf dem Eihaufen deponierten Eier ist kein gutes Maß, um Vorhersagen über die Fitneß eines Tieres zu machen, denn viele Arbeiterinnen, die Eier

deponiert hatten, produzierten keine Männchen. Diese Ergebnisse bestätigen, daß Eiablagerraten oder Anzahl der deponierten Eier alleine nicht ausreichen, um über den reproduktiven Erfolg der Tiere Aussagen zu machen (siehe Keller 1993). Dies zeigte sich auch bei Vertebratensozialitäten, bei denen z.B. die Häufigkeit der Kopulationen oftmals als Maß für reproduktiven Erfolg gewertet wird, wobei genetische Untersuchungen aber zeigten, daß dies nicht immer der Fall ist (Berard et al. 1993; Lambert et al. 1994).

Die  $\alpha$ -Position war bei allen 10 Gruppen mit hohem reproduktivem Erfolg verbunden. Dies ist offensichtlich für die zwei Gruppen, bei denen die  $\alpha$ -Arbeiterin die Reproduktion monopolisierte, und die subordinaten Arbeiterinnen lediglich trophische und keine reproduktiven Eier legten. Aber auch bei allen anderen Gruppen, inklusive den Gruppen, wo die  $\alpha$ -Arbeiterin nicht die meisten Eier auf dem Eihaufen deponierte, hatte sie die meisten Männchen produziert. Die  $\alpha$ -Position ist somit mit höchstem reproduktivem Erfolg gekoppelt, während bei den subordinaten Arbeiterinnen der soziale Status nicht damit korreliert zu sein scheint. In den meisten Gruppen hatten Arbeiterinnen mittleren Ranges mehr Söhne, als die Arbeiterinnen, die in der Hierarchie direkt nach dem  $\alpha$ -Tier standen. Dies bedeutet aber nicht unweigerlich, daß der soziale Rang für Tiere, die nicht die  $\alpha$ -Position haben, unwichtig ist. Es wurde für viele Arten gezeigt, daß die  $\beta$ -Tiere die Top-Position übernehmen, wenn das  $\alpha$ -Tier stirbt oder entfernt wird (Heinze und Smith 1990; Ito und Higashi 1991; Monnin und Peeters 1997, 1999; Vertebraten: z.B. Clarke und Faulkes 1997).

Die Diskrepanz zwischen der Anzahl der Eier, die subordinate Arbeiterinnen auf dem Eihaufen deponieren konnten und der Anzahl der produzierten Söhne könnte auf verschiedene Faktoren zurückzuführen sein. Daten zu Eiablagerraten und zur Oophagie wurden während eines 5-7-wöchigen Beobachtungszeitraumes aufgenommen, während die analysierten Männchen aus einem längeren Zeitraum stammten. So könnten die Eiablagerraten bzw. die Menge der deponierten Eier während des Beobachtungszeitraumes anders gewesen sein, als während des restlichen Zeitraums über den Männchen produziert wurden. Dies könnte einmal bedingt sein durch zufällige Fluktuationen in der Eiablagerrate. Eine andere Möglichkeit wäre, daß die  $\alpha$ -Arbeiterin zu einem späteren Zeitpunkt effektiver wurde bei der Zerstörung von Eiern Subordinater. Während des Beobachtungszeitraumes wurden Eier in der Regel nur direkt aus den Mandibeln der Eierlegerin gestohlen, während sie auf dem Eihaufen vor Oophagie geschützt waren, was darauf zurückzuführen sein könnte, daß sich die Eier olfaktorisch nicht unterscheiden lassen (siehe vorherige Diskussion 5.3.4). Vielleicht hat sich aber im Laufe der

Zeit doch ein unterschiedliches olfaktorisches Signal zwischen der  $\alpha$ -Arbeiterin und den subordinaten Arbeiterinnen, und somit zwischen ihren Eiern, entwickelt. Bei *Dinoponera quadriceps*, kann die  $\alpha$ -Arbeiterin die Eier Subordinater durch chemische Signale erkennen und selektiv fressen (Monnin und Peeters 1997). Wird diese Arbeiterin entfernt, so übernimmt das in der Hierarchie nachfolgende Tier die Position und innerhalb von 2 Wochen steigt die Menge des für die Unterscheidung verantwortlichen Kohlenwasserstoffes auf das Niveau des vorherigen  $\alpha$ -Tieres an (Monnin und Peeters 1997). Dadurch tragen ihre Eier dann ebenfalls dieses chemische "Dominanzsignal" und die neue  $\alpha$ -Arbeiterin kann wiederum selektiv Eier fressen. Die Entwicklung eines chemischen Signals, welches eine Unterscheidung zwischen  $\alpha$ -Arbeiterin und im Rang folgende Arbeiterinnen ermöglichte, wäre auch für *P.villosa* vorstellbar, wobei allerdings ein Zeitraum von über 7 Wochen sehr lange erscheint.

Desweiteren könnte eine unterschiedliche Überlebenswahrscheinlichkeit oder Entwicklungsfähigkeit der Eier eine Rolle spielen. Bei *Solenopsis invicta* haben Eier von begatteten und unbegatteten Königinnen verschiedene Entwicklungsfähigkeiten, evtl. bedingt durch unterschiedliche Juvenilhormontiter (Voss et al. 1988; Vargo und Ross 1989). Und da der Juvenilhormontiter bei vielen Arten gekoppelt ist mit der Ovarienaktivität (Engelmann 1983; Röseler et al. 1984; Vargo 1992), könnten Eier subordinater Arbeiterinnen, mit geringeren Eiablagerraten, auch eine geringere Entwicklungsfähigkeit besitzen, als Eier fekunder Arbeiterinnen. Das wäre dann auch eine Erklärungsmöglichkeit für den signifikant positiven Zusammenhang zwischen der Anzahl der deponierten Eier und der Anzahl der produzierten Männchen, der sich bei subordinaten Arbeiterinnen fand. Diese Korrelation läßt sich aber auch durch rein zufällige Fluktuationen in der Überlebensrate der Eier oder Larven zurückführen, denn je mehr Eier deponierte werden, desto größer ist die Wahrscheinlichkeit, daß zufällig einige überleben und sich zu sich zu Männchen entwickeln. Warum gerade Arbeiterinnen mittleren Ranges erfolgreicher sind als andere Arbeiterinnen, könnte auch dran liegen, daß die Arbeiterinnen, die direkt der Top-Position folgen durch die  $\alpha$ -Arbeiterin stärker kontrolliert werden als Arbeiterinnen mittleren Ranges, während rangniedrige Arbeiterinnen von so vielen überwacht werden, daß sie es in der Regel nicht schaffen erfolgreich Eier zu deponieren und Männchen zu produzieren.

## 5.5 Diskussion Aufteilung der Reproduktion in Arbeiterinnengruppen

Die Reproduktion wird bei Ameisenkolonien in der Regel von einer oder wenigen Königinnen monopolisiert. Ausnahmen gibt es in der Unterfamilie der Ponerinae, bei der teilweise begattete Arbeiterinnen (Gamergaten) diese Stellung übernehmen können. Bei der ponerinen Ameise *Pachycondyla villosa* existieren solche Gamergaten nicht, Arbeiterinnen paaren sich nicht mit Männchen, sind aber fähig haploide Männcheneier zu produzieren. Dies tun sie in intakten Kolonien jedoch nicht, hier monopolisiert tatsächlich die Königin die Reproduktion. Diese reproduktive Dominanz kann aber nicht auf hoch volatile hemmende Pheromone zurückgeführt werden, denn Arbeiterinnen begannen nach der Trennung von der Königin durch einen luftdurchlässigen Maschendraht trotzdem mit der Eiablage. Ein für *P. villosa* vorstellbarer Mechanismus wäre die Signalisierung der Anwesenheit und Fertilität der Königin durch kutikuläre Kohlenwasserstoffe, wie es für die beiden Arten *Harpegnathos saltator* und *Dinoponera quadriceps* (Liebig 1998; Monnin und Peeters 1998) gezeigt wurde.

In Abwesenheit der Königin begannen Arbeiterinnen von *P. villosa*, wie bei den meisten Ameisenarten (Bourke 1988a; Choe 1988), mit der Produktion von Männchen. Dabei legten in den Gruppen immer mehrere Arbeiterinnen Eier und aggressive Interaktionen, die zur Etablierung von linearen Dominanzhierarchien führten, traten auf. Die proximalen Mechanismen, die in Tiersozialitäten zu unterschiedlicher Reproduktion führen, werden in der Evolutionsbiologie schon lange kontrovers diskutiert. Dabei wurde oft angenommen, daß hauptsächlich der soziale Rang, den ein Tier in einer Gruppe einnimmt, seinen reproduktiven Erfolg bestimmt. Allerdings zeigte sich in den letzten Jahren, im wesentlichen durch genetische Untersuchungen, daß dieser Zusammenhang nicht immer gegeben ist (z.B. Bernstein 1981; Bercovitch 1986; Lambert et al. 1994; Ellis 1995). So haben die genetischen Untersuchungen der Mutterschaft in Arbeiterinnengruppen von *P. villosa* gezeigt, daß sich die Eiablageraten der Arbeiterinnen teilweise erheblich von ihrem späteren Anteil in der Produktion von Männchen unterscheiden. Arbeiterinnen, die der  $\alpha$ -Arbeiterin im Rang unmittelbar folgten hatten weniger Söhne produziert, als aufgrund der Eiablageraten zu erwarten waren. Bei  $\alpha$ -Arbeiterinnen hingegen wurde ihre reproduktive Vormacht sowohl durch hohe Eiablageraten, als auch durch ihren hohen Anteil bei der Männchenproduktion reflektiert. Die Einnahme der Top-Position in der sozialen Hierarchie von Arbeiterinnen scheint demnach bei *P. villosa* hohen reproduktiven Erfolg zu garantieren. Bei den restlichen Arbeiterinnen allerdings existierte keine Korrelation zwischen sozialem Rang und letztendlichem Erfolg in der

Fortpflanzung. Dies war zum Teil bedingt durch die Oophagie, die in allen Gruppen die subordinaten Arbeiterinnen betraf, und für die hauptsächlich die  $\alpha$ -Arbeiterin verantwortlich war. Bei den subordinaten Arbeiterinnen wurde der reproduktive Erfolg von der Anzahl der Eier bestimmt, die erfolgreich auf dem Eihaufen deponiert werden konnten, aber auch das stand in keinem direkten positiven Zusammenhang mit dem Platz in der Hierarchie.

Die Regulation der Reproduktion in Arbeiterinnengruppen von *P. villosa* scheint somit hauptsächlich durch die Aggression der  $\alpha$ -Arbeiterin, einmal bei der Etablierung der Hierarchie, und zum anderen durch den Eifraß, zu erfolgen, wodurch sie sich den höchsten reproduktiven Erfolg sichert.