©Naturwissenschaftlicher Verein für Kärnten, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Intermorphe Weibchen bei *Polyergus rufescens* (Latreille, 1798) (Hymenoptera, Formicidae)

Von Volker BOROVSKY

Zusammenfassung

Bei den Arten der Gattung *Polyergus* findet man neben den normalen weiblichen Geschlechtstieren vor allem in größeren Nestern immer wieder intermorphe Weibchen, eine stets flügellose morphologische Zwischenform von Vollweibchen und Arbeiterin. Neben der immer grellroten Färbung ist vor allem die Konstanz in der Morphologie bemerkenswert. Die vorliegende Publikation vergleicht ältere und neuere Forschungsergebnisse und beschäftigt sich vor allem mit der Frage der Reproduktionsfähigkeit dieser Intermorphen. Bisher konnte weder eine Begattung dieser Intermorphen in der Natur oder im Kunstnest, noch eine eigenständige sozialparasitische Koloniegründung bei *Serviformica spp.* nachgewiesen werden. Eine mögliche Funktion der intermorphen Weibchen wird diskutiert. Zuletzt wurde die These aufgestellt, ihre Funktion bestehe nur im Legen unbefruchteter Eier, die als Nahrungsreserve dienen.

Schlagworte

Polyergus rufescens, Intermorphe, Reproduktionsfähigkeit, soziale Funktion

Keywords

Polyergus rufescens, intermorphs, reproductive capability, social function

Abstract

In several species of the genus *Polyergus,* alongside of normal gynes, intermorph females, a permanently wingless morphological intermediate between gyne and worker, can be found, primarily in large nests. Especially the morphological constancy and the always bright red coloration are remarkable features of these specimens. This paper compares older and newer research on these intermorphs, and above all addresses the issue of their reproductive capabilitiy. So far neither a mating of these intermorphs in nature or in an artificial nest nor a parasitical colony foundation with the aid of *Serviformica spp.* could be proven. An eligible function of intermorph females is discussed. Currently a thesis of intermorphs specialized in the production of unfertilized eggs as food reserve is established.

Begriff

Intermorphe entsprechen einer einer Zwischenform von einer Gynomorphen (geflügeltes Vollweibchen) und Ergatomorphen (normale Arbeiterin) (BUSCHINGER & SCHREIBER 2002). In diesem Zusammenhang spricht man auch ganz allgemein von Intermorphen. Morphologisch gesehen weisen diese Zwischenformen bei Körperlänge, Caput und Gaster deutliche Ähnlichkeiten mit Gynomorphen auf, während der Thoraxaufbau jenem der Arbeiterinnen sehr ähnlich ist (WASMANN 1895, vgl. auch STITZ 1939). Die Bezeichnung „ergatoide Königin“ bezieht sich auf das äußere Erscheinungsbild und immer auf voll reproduktionsfähige Weibchen, der Begriff „Ergatogyne“ sollte eher vermieden werden, weil dieser die meist nicht reproduktiven „Interkasten“ einschließt (HEINZE 1990, PEETERS 1991). WASMANN bezeichnet die Zwischenformen biologisch gesehen als sekundäre Königinnen, die als reproduktionsfähig gelten und somit die Funktion einer Königin übernehmen können. Sie sind bei *P. rufescens* in großen Nestpopulationen relativ häufig anzutreffen und für diese Art charakteristisch (STITZ 1939). Die Häufig-

©Naturwissenschaftlicher Verein für Kärnten, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

keit solcher Zwischenformen scheint für sozialparasitische Arten typisch zu sein (BUSCHINGER 1970).

WASMANN (1895) erwähnt auch noch gynaekoide Arbeiterinnen, die eine längere Gaster mit stärker entwickelten Ovarien besitzen. Hier sind physogastrische Amazonen-Arbeiterinnen in weisellosen Nestern gemeint, die von den Hilfsameisen nach dem Tod der Königin durch besondere Pflege als Ersatzköniginnen „herangefüttert" werden. Der Autor der vorliegenden Abhandlung konnte solche Tiere nur einmal in einem eindeutig weisellosen Nest beobachten: Vier sichtlich auf räumliche Distanz bedachte physogastrische Arbeiterinnen unterschieden sich auf den ersten Blick nicht nur durch die gedehnten Gaster von ihren Geschlechtsgenossinnen, sondern auch durch die für reproduktive Vollweibchen und Intermorphe typische grellrote Färbung. Da die Arbeiterinnen nicht begattet sind, können sie ihre Eier nicht besamen, sodass sie ausschließlich Männchen hervorbringen können.

In diesem Zusammenhang soll darauf hingewiesen werden, dass auch in voll funktionsfähigen Nestern mit vorhandener *Polyergus*-Königin nahezu die gesamte Produktion der Männchen auf Eier zurückgeht, die von den Amazonen-Arbeiterinnen gelegt werden (BRUNNER et al. 2005).

Morphologie und Funktion

Die Morphologie der Intermorphen wird als sehr konstant beschrieben, nur äußerst selten sollen Übergänge zu normalen Weibchen, Arbeiterinnen oder gynaekoiden Arbeiterinnen vorkommen (WASMANN 1895).

In der Körperlänge unterscheiden sie sich kaum von Vollweibchen. WASMANN (1895) nennt als Körperlänge 9–10 mm. STITZ (1939) gibt 7,8–9,5 mm an. Die zeichnerischen Darstellungen suggerieren aber eine etwas kleinere Körpergestalt im Vergleich zu den Gynomorphen (siehe KUTTER 1997). Diesem Trend folgt auch die Darstellung der Intermorphen bei *P. samurai* (TERAYAMA et al. 1993). Hier wurde an Hand von 4 Exemplaren eine durchschnittliche Körperlänge von 7,5–8,0 mm gemessen, diese Angaben können bereits auf große Arbeiterinnen der heimischen Art *P. rufescens* zutreffen.

Caput und Gaster sind mit jenen der Gynomorphen praktisch identisch, das Propodeum der Intermorphe erscheint stark ausgebildet und ragt infolge des einer Arbeiterin ähnlichen Thoraxabschnittes deutlich über diesen empor. Es fehlen die räumlichen Voraussetzungen für eine Flugmuskulatur. „Pronotum sehr groß, Mesonotum klein, Scutellum rudimentär, Metanotum klein, schwach ausgebildet. Sehr selten schwache Spuren von Flügelrudimenten. Färbung meist intensiv rot, Gaster stark glänzend (Ovarien wie beim normalen Weibchen)" (STITZ 1939). WASMANN (1895) erwähnt auch zwei kleine Seitenstücke, die unterhalb der sonstigen Ansatzstelle der Hinterflügel liegen, die bei den Intermorphen deutlich differenziert erscheinen, während sie bei den Arbeiterinnen „verschmelzen".

©Naturwissenschaftlicher Verein für Kärnten, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Vergleich der Morphologie in dorsolateraler Ansicht:

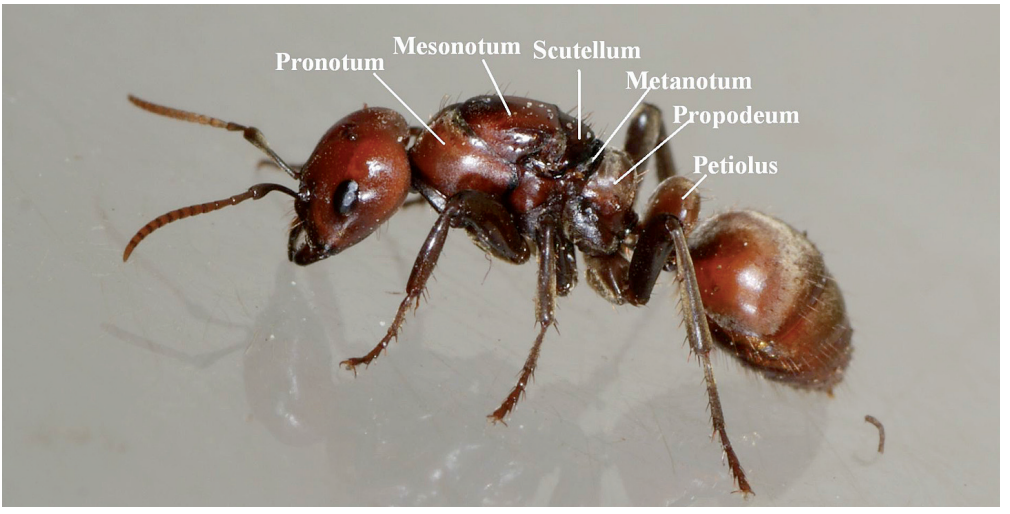

Abb. 1: Die Gynomorphe (dorsolateral): Nach dem relativ großen Pronotum erfolgt mit deutlich sichtbarer Skleritgrenze der Übergang in ein gut entwickeltes Mesonotum und Scutellum. Das Metanotum schließt sich in einer Einschnürung dem schwach konvex gekrümmten Rückenprofil an. Das Propodeum zeigt caudal eine zuerst gering ansteigende, dann stark konvex gekrümmte Kuppe, die nicht über das Mesonotum ragt und schließlich steil abfällt, wobei eine leicht konkave Krümmung gegeben ist. Foto: V. Borovsky

Abb. 2: Die Intermorphe (dorsolateral): An das ausgedehnte Pronotum schließt sich das kleine, nicht voll entwickelte Mesonotum an. Es erscheint nicht über das Pronotum erhöht, beide bilden eine schwach konvex gekrümmte Linie. Caudal erfolgt eine starke Einbuchtung, wo man bei einer Gyne Scutellum und Metanotum erwartet. Sichtbar wird hier nur ein kleines Metanotum. Unter einem deutlichen Winkel erfolgt der Übergang in das klotzartige Propodeum, welches dorsal einen zuerst fast geradlinigen Verlauf zeigt und schließlich caudal nach einer stark konvexen Krümmung steil abfällt. Kopf, Propodeum und der ungewöhnlich dick und breit ausgebildete Petiolus sowie die Gaster sind den entsprechenden Abschnitten der Gynomorphe sehr ähnlich. Der Bau des Thoraxabschnittes gleicht weitgehend jenem einer Arbeiterin. Foto: V. Borovsky

©Naturwissenschaftlicher Verein für Kärnten, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Vergleich der Morphologie in dorsaler Ansicht:

Abb. 3:
Die Gynomorphe (dorsal): An das Pronotum schließen sich mit einer dunkler pigmentierten Skleritgrenze das Mesonotum und das schwärzlich gefärbte Scutellum an. Das Metanotum zeigt sich als annähernd halbkreis-förmige, von dorsal nach lateral ausgreifende wulstförmige Erhebung. Daran schmiegt sich caudal das Propodeum an.
Foto: V. Borovsky

Abb. 4:
Die Intermorphe (dorsal): Der Thorax ist auffallend schmal gebaut, die Dorsalflächen von Pronotum und Mesonotum entsprechen fast jenen von großen Arbeiterinnen. Das Scutellum ist nicht erkennbar, nur rudimentär vorhanden (vgl. STITZ 1939). Das Metanotum ist sehr klein und nur in der tiefen Einbuchtung caudal vom Mesonotum zu erahnen. Das stark entwickelte Propodeum wirkt dadurch isoliert und tritt fast halbkugelförmig in Erscheinung.
Foto: V. Borovsky

Neue Forschungen auf diesem Gebiet ergeben ein etwas anderes Bild: Morphometrische Analysen zeigen, dass sich die Intermorphen in fast allen Messbereichen zwischen Königin und Arbeiterin befinden, nur in der Länge des Scapus und Pronotums weisen die Intermorphen Höchstwerte und normale Königinnen die kleinsten Werte auf. Bei den meisten Parametern ergeben die Werte außerdem mehr Ähnlichkeit mit den Arbeiterinnen, nur bei wenigen Merkmalen (Kopf, Petiolus und Gaster) bestehen deutliche Ähnlichkeiten mit den Königinnen (VISICCHIO et al. 2003). Die neuen Resultate indizieren einen allome-

©Naturwissenschaftlicher Verein für Kärnten, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

trischen Dimorphismus Arbeiterin-Intermorphe und einen nicht-allometrischen zwischen Intermorphe und Königin (VISICCHIO et al. 2003, VISICCHIO et al. 2004). Bisher ist man eher von einem Königinnen-Polymorphismus ausgegangen, in der Annahme, dass diese Tiere dieselbe Funktion wie die gynomorphen Königinnen haben (BUSCHINGER & HEINZE 1992).

Bezüglich ihrer Funktion im Nestverband herrschte früher die Meinung vor, dass die intermorphen Weibchen im Sinne vollwertiger Königinnen zu verstehen sind (WASMANN 1895, STITZ 1939). „Flügellos, Körpergröße und Geschlechtsorgane dagegen wie beim geflügelten Weibchen. Es kann die Art regelmäßig und vollständig fortpflanzen" (FOREL 1895). EMERY (1904) drückte mit dem Hinweis auf die erfolglose Aufzucht weiblicher Kasten im Kunstnest durch WASMANN (1895) allerdings seinen Zweifel aus: „Die bei *Polyergus* vorkommenden arbeiterartigen Königinnen kann ich nicht als normale Weibchen anerkennen, da sie .... nur parthenogetische Eier legen, wodurch ihre Entstehung bestimmt wird, bleibt unbekannt." Die in letzter Zeit durchgeführte Untersuchung der in Japan vorkommenden *P. samurai* scheint aber die Ansicht der vollen Reproduktionsfähigkeit zu bestätigen: Es wurde festgestellt, dass bei der Zahl der Ovariolen in einem Ovarium kein Unterschied zwischen gynomorphen und ergatomorphen Weibchen besteht. Beide Morphen besitzen auch ein gut entwickeltes Receptaculum seminis, woraus der Schluss abgeleitet wird, dass die Intermorphen voll funktionsfähige Königinnen darstellen und weiblichen Nachwuchs produzieren können (TERAYAMA et al. 1993).

Diese These erscheint inzwischen fragwürdig. Die Autoren der oben angeführten Arbeit (VISICCHIO et al. 2003) äußeren die Vermutung, dass die Intermorphen bei *P. rufescens* zwar als reproduktionsfähig gelten, aber im Nestverband keine (bisher bekannte) Funktion ausüben. Es könnte sich um Individuen mit eigener Morphologie und einer spezialisierten Verhaltensweise handeln, die unbefruchtete Eier legen, welche als Nahrungsreserve dienen. Ein vergleichbares Verhalten wurde etwa für „large workers" bei *Crematogaster smithi* beschrieben (HEINZE et al. 1995, HEINZE et al. 1999).

Zu dieser Thematik passen möglicherweise Paarungsversuche im Labor, die zeigten, dass die intermorphen Weibchen im Gegensatz zu den Gynomorphen nie begattet und bald von den Arbeiterinnen getötet wurden (ZAAYER 1967). Auch bei Freilandbeobachtungen konnte bisher keine Begattung beobachtet werden. Im Kunstnest ist die Nestgründung mit Intermorphen wiederholt geglückt (WASMANN 1895, ZAAYER 1967, persönl. Mitt. F. MATTHEIS 2010), aber das Ergebnis waren jeweils nur Männchen. Auch dem Verfasser ist die Nestgründung mit Intermorphen wiederholt gelungen, die Völker wurden aber in Kenntnis der Aggressivität von Hilfsameisen gegen frisch geschlüpfte Amazonen im Kunstnest (HELLER 2004, ZWAHLEN 2004) bald freigesetzt und blieben in der Folge oft verschollen, sodass ein eindeutiger Beweis für die erfolgreiche Aufzucht von weiblichen Kasten ebenfalls bis jetzt nicht vorliegt.

Ein weiteres Rätsel gibt die Untersuchung der Dufour-Drüse auf. Während die Arbeiterin der Amazonenameise chemische Substanzen dieser Drüse als Rekrutierungssignal und auch während der Organisation der Raubzüge zur Anwendung bringt, setzt die frisch begattete Königin Se-

©Naturwissenschaftlicher Verein für Kärnten, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

krete der gleichen Drüse jedoch während ihres Eindringens in ein Wirtsnest ein, um die Aggressionsbereitschaft der Nestbewohnerinnen zu verringern (MORI et al. 1994). Die Sektion der Drüse ergab, dass sie bei den Intermorphen in Gestalt und Größe zwischen jener von Gyne und Arbeiterin liegt. Es zeigte sich ein ziemlich dickhäutiges Epithelgewebe mit Merkmalen, die für ein ganz aktiv sekretorisches Gewebe sprechen. Es steht fest, dass die Biologie dieser Morphe immer noch rätselhaft ist und ihre Rolle im Nestverband weiterhin weitgehend unbekannt bleibt (BUSCHINGER & HEINZE 1992, VISICCHIO et al. 2003, GRASSO et al. 2005).

Hinzu kommt ein anderer Aspekt, nämlich jene grellrote Färbung des gesamten Körpers, die bei anderen weiblichen Kasten (Gynomorphen, physogastrische Arbeiterinnen als Ersatzköniginnen) erst im Zuge der Nestgründung bzw. der beginnenden Eiablage auftritt und mit der Aktivierung der Eierstöcke in Zusammenhang stehen dürfte. Auf diese auffallende Farbänderung wird in der Literatur nicht eingegangen. Wenn die Intermorphen in erster Linie für das Ablegen nicht befruchteter Eier zuständig sind, kann man davon ausgehen, dass die Eierstöcke mit der Ausfärbung nach dem Schlüpfen auch ohne vorherige Begattung oder eigene Nestgründung aktiv werden. Darauf könnte auch die vom Verfasser beobachtete spontane Eiablage einer Intermorphen während der Außenaktivität am eigenen Nest hinweisen (vgl.: http://ameisenforum.de/fotoberichte/33281-k-niginnen-der-amazonen-fotobericht.html).

Aktivität und Verhalten

Intermorphe zeigen in manchen Belangen sehr ähnliche Verhaltensmuster wie jungfräuliche und begattete Vollweibchen. Sie erscheinen mit dem Beginn der Schwärmzeit an der Oberfläche der Nester, wobei die beste Chance zur Beobachtung in der ersten Hälfte dieses Zeitraumes besteht, also im Juli. Ohne auf die morphologischen Unterschiede zu den Vollweibchen einzugehen, sind sie auf Grund ihrer grellroten Farbe und Größe sofort zu erkennen. Auch BREGANT (1998) betont Größe, „orangerote Färbung und das hektische Gehabe“ als sofort erkennbare Unterscheidungsmerkmale zu den Amazonen-Arbeiterinnen. Normale Gynen sind dagegen unscheinbarer gefärbt, rotbraun bis braunrot, hin und wieder auch braun (vgl.: http://ameisenforum.de/fotoberichte/33281-k-niginnen-der-amazonen-fotobericht.html).

Ein Teil der Weibchen von *P. rufescens* zeigt ein eingeschränktes Schwärmverhalten: Die Begattung erfolgt teilweise auf der Nestoberfläche oder in der unmittelbaren Umgebung. Dieser Umstand wurde bei allen gut erforschten Arten der Gattung *Polyergus* festgestellt: *P. rufescens* (MORI et al. 1991), *P. lucidus* (KWAIT & TOPOFF 1984), *P. breviceps* (TOPOFF & GREENBERG 1988) und *P. samurai* (HASEGAWA & TAMAGUCHI, 1994). Die Gynen klettern auf erhöhte Standorte (z. B. Gräser), öffnen die Mandibeln und setzen ein hochwirksames Sexualpheromon aus der Mandibulardrüse frei, um die Männchen anzulocken [„female calling syndrome“ (MORI et al. 1994, GRASSO et al. 2003)]. Auch die am Boden stattfindende Begattung der einen Raubzug begleitenden alaten Königinnen durch herbeifliegende Männchen wurde vor allem bei *P. breviceps* beobachtet (TOPOFF & GREENBERG 1988).

Wenn es also auch zur Begattung der flügellosen Intermorphen kommen sollte, kann diese nur intranidal oder im Bereich der Nestoberfläche

©Naturwissenschaftlicher Verein für Kärnten, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

stattfinden, auch wenn diesbezügliche Beobachtungen bisher ausstehen. Während das Abstreifen der Flügel nach der erfolgten Begattung im Allgemeinen als relativ sicheres Indiz für die vollzogene Begattung bei den Gynomorphen vieler Gattungen gilt, fehlt bei Intermorphen naturgemäß ein vergleichbares Verhalten, das über Jungfräulichkeit oder bereits erfolgte Begattung Aufschluss geben könnte. Erhaltung oder Schwund des Flugvermögens bei weiblichen Ameisen haben unterschiedliche Auswirkungen zur Folge: Neben den Vorteilen der Flugfähigkeit für eine weitere Verbreitung der Art und die Möglichkeit der Kreuzung zwischen verschiedenen Populationen kann die Begattung auch durch Inzucht sichergestellt werden.

Aus dem in der Folge geschilderten Verhalten der Intermorphen sollte man aber Rückschlüsse für eine fehlende oder bereits erfolgte Begattung ziehen können: Jene Individuen, die nach ihrem Auftauchen auf der Nestoberfläche früher oder später wieder ohne Probleme im Nest verschwinden, sind mit Sicherheit nicht begattet. Kein gynomorphes oder intermorphes Weibchen kann nach der Begattung in sein eigenes Nest zurückkehren; ihr Erscheinen im Nestbereich löst sofort Alarm aus. Zahlreiche Hilfsameisen und Amazonen rücken aus und beginnen hektisch mit der Suche nach dieser offensichtlichen Konkurrenz für die bestehende Königin. Wenn sich die Gyne nicht rechtzeitig in Sicherheit bringen kann und gefangen wird, erfolgt ihre Tötung. Diese gleicht einer kollektiven Hinrichtung, an welcher sich auffallend viele Hilfsameisen und Amazonen in turbulenter Gemeinschaft beteiligen. In diesem Fall ist eine aufeinander abgestimmte Interaktion zwischen Dulot und Wirt festzustellen (vgl. Bericht II, betr. eine Gynomorphe: http://ameisenforum.de/fotoberichte/40553-martyrium-einer-k-nigin-fotobericht.html).

Einzelne intermorphe Weibchen zeigen aber in diesem Zusammenhang ein den begatteten Gynomorphen sehr ähnliches Verhalten: Wie die Vollweibchen erscheinen sie oft etwa 15–30 Minuten vor dem Beginn eines Raubzuges der Amazonen in Nestnähe und halten sich versteckt. Dem bald beginnenden Abmarsch der Kolonne schließen sie sich mit respektvollem Abstand in der Nachhut an und versuchen schließlich nach der Plünderung des Wirtsnestes und dem unmittelbar darauf folgenden Abzug der Räuber, in das nun geschwächte Nest einzudringen. Ob dabei tatsächlich die angestammte Königin getötet und das Nest übernommen wird, ist bisher nicht geklärt [(pers. Beobachtung, ähnliche Schilderung von *P. samurai* (TERAYAMA et al. 1993)]. Für die Intermorphen wäre es die einzige Möglichkeit auf dem Weg zur eigenen Nestgründung. Dieses zuletzt geschilderte Verhaltensmuster könnte mit einiger Wahrscheinlichkeit auf eine bereits erfolgte Begattung dieser Morphen schließen lassen.

Entstehung von intermorphen Weibchen

Hinsichtlich der Determination weiblicher Larven zur Arbeiterinnenkaste oder zu Königinnen geht die Theorie des blastogenen Polymorphismus davon aus, dass die Differenzierung bereits im Ei vollkommen festgelegt ist. Spätere Einflüsse während der Metamorphose könnten an der Entwicklungsrichtung nichts mehr ändern.

Die Theorie des trophogenen Polymorphismus sieht die Anlage für alle Formen ebenfalls bereits im Ei festgelegt, die Ausbildung verschiedener Formen werde aber durch äußere Reize später ausgelöst. „Die

©Naturwissenschaftlicher Verein für Kärnten, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

unterschiedliche Ernährung der Larven gibt erst den Anstoß zur Entwicklung der betreffenden Zwischenformen" (EMERY 1904).

Im Hinblick auf die Ausbildung der Intermorphen postulierte WASMANN (1895): „Wir haben also bloß die Wahl zwischen zwei Möglichkeiten: Entweder beruhen die ergatoiden Weibchen auf einer besonderen Mischung der Weibchen- und Arbeiteranlagen schon in dem befruchteten Ei, die den übrigen Eiern fehlt, aus denen normale Weibchen und Arbeiter von *Polyergus* werden, oder sie beruht auf einer durch den Züchtungsinstinkt der Arbeiterinnen veranlasste Modifikation der postembryonalen Entwicklung ...."

Auf Grund der bereits erwähnten neuen biometrischen Forschungsergebnisse vertreten die Autoren VISICCHIO et al. (2003) die These, dass die Zwischenformen von Arbeiterinnen abstammen und dass die bei einigen Parametern vorhandenen morphologischen Ähnlichkeiten mit den Königinnen nicht ausreichen, um den Ursprung der Intermorphe aus einer genetisch determinierten Königin abzuleiten. Die Ergebnisse der Forschung könnten mit einem Kasten-Determinationsprogramm vereinbar sein, in welchem die Differenzierung Königin–Arbeiterin in einem frühen Entwicklungsstadium der Larven stattfindet, während die Entscheidung bei einer zur Arbeiterin determinierten Larve ob sie schließlich zu einer Arbeiterin oder Intermorphen wird, erst später in einem fortgeschrittenen Larvenstadium erfolgt. In diesem Stadium der Entwicklung einer bis dahin als Arbeiterin festgelegten Larve, könnten einige Merkmale einer Königin auf einen entscheidenden Impuls im Ernährungssektor zurückzuführen sein, der endokrine Signale auslöst, welche die schrittweise Veränderung des Erscheinungsbildes koordinieren (vgl. VISICCHIO et al. 2003).

Infolge des teilweise eingeschränkten Schwarmverhaltens ist die Artverbreitung durch den Ausbreitungsflug bei *Polyergus spp*. nur ein Teilaspekt. Der Energieaufwand zur Produktion flügelloser intermorpher Königinnen wäre geringer als jener für normale Königinnen. Das Einsparen von Ressourcen erscheint plausibel, wenn man davon ausgeht, dass mitunter relativ volksarme Nestpopulationen der Wirtsameisen von einer *Polyergus*-Gyne parasitiert werden: Die Hilfsameisen müssen nicht nur – wie üblich – die Königin, deren Brut und sich selbst ernähren, sondern vor allem die ständige Fütterung aller adulten Amazonenameisen übernehmen. Die Raubzüge zur Vergrößerung der Zahl an Hilfsameisen beginnen in der Regel erst zwei Jahre nach der Nestgründung. Nur bei besonders günstigen Voraussetzungen können diese auch bereits im Jahr nach der Gründung einsetzen (schriftl. Mitt. HELLER 2010). Auch die Anpassung der obligatorischen Duloten an die mitunter zerstreut vorkommenden Nester der Hilfsameisen kann von Bedeutung sein: Die Chance, ein für die Nestgründung notwendiges Hilfsameisennest zu finden, könnte mit der Fortbewegung am Boden größer sein als mit Hilfe eines weitreichenden Ausbreitungsfluges (HEINZE & TSUJI 1995). Es kann aber auch generell als Vorteil gesehen werden, wenn ein Teil der reproduktiven Weibchen für die Fernverbreitung flugfähig ist und der andere Teil für die Verbreitung im Nahbereich bestehender dichterer Populationen von Wirtsameisen am Boden sorgt (BUSCHINGER 1970). All das gilt für *P. rufescens* allgemein und für die Intermorphen immer nur unter der Prämisse, dass sie voll reproduktionsfähig sind und selbständig Nester der Hilfsameisen parasitieren können.

©Naturwissenschaftlicher Verein für Kärnten, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Diskussion

Das Vorkommen Intermorpher bei den verschiedenen Arten der Gattung *Polyergus* ist seit langem bekannt. Die frühe Forschung ging davon aus, dass es sich um Ersatzköniginnen bzw. reproduktionsfähige weibliche Sonderformen handeln könnte. Die Erkenntnisse der letzten Jahrzehnte haben diese These nicht bestätigen können. Das Vorhandensein voll ausgebildeter weiblicher Geschlechtsorgane lässt zwar auf volle Reproduktionsfähigkeit schließen, aber ein Nachweis zur sozialparasitischen Nestgründung in der Natur ist bis heute ausgeblieben. Die Koloniegründung im Kunstnest ist wiederholt geglückt, aber der Beweis für die Produktion weiblicher Kasten liegt bis heute nicht vor. Ob diese Morphen überhaupt begattet werden, ist ebenfalls nicht geklärt, kann aber auch nicht ausgeschlossen werden. Das Verhalten der Intermorphen ist zwiespältig, einerseits trifft man auf offensichtlich jungfräuliche Weibchen, die während der Schwärmzeit auf der Nestoberfläche erscheinen und wieder im Nest verschwinden, andererseits gibt es auch Individuen, die sich vor den eigenen Arbeiterinnen in Sicherheit bringen müssen und mitunter die Raubzüge der Amazonen in der Nachhut begleiten. Dieses Verhalten kann auf die beabsichtigte sozialparasitische Nestgründung hinweisen, da es auch für Vollweibchen von *Polyergus spp.* typisch ist. Die in jüngster Zeit geäußerte Vermutung, es handle sich bei den Intermorphen nur um Weibchen, die unbefruchtete Eier als Nahrungsreserve legen, kann einiges für sich haben. In diesem Sinne ließen sich bereits aktive Eierstöcke mit der grellroten Farbe in Verbindung bringen, welche bei den normalen Gynen und gynaekoiden Arbeiterinnen erst nach Aktivierung ihrer Eierstöcke entsteht.

Discussion

The existence of intermorphs in the different species of the genus *Polyergus* is widely known. Early studies assumed that these females could be compensatory queens or particular reproductive female forms. The empirical findings of the recent decades couldn't confirm this thesis. The presence of fully developed female reproductive organs points towards reproductive capabilities, but evidence for a socially parasitic colony foundation in nature is lacking. The colony foundation in an artificial nest succeeded repeatedly, but evidence for the production of female castes hasn't been provided as yet. Furthermore it remained unexplained if the intermorphs could mate, though this cannot be excluded. This morphs behave in an ambivalent way: on the one hand there are apparently virgin specimens that appear on the surface of the nest at swarming time and then disappear again in the nest; on the other hand there are individuals that have to get themselves into safety from own workers and occasionally follow the raids of the amazones. This behaviour could indicate an intended social parasitic nest foundation as it is typical for the gynes of *Polyergus spp.* too. It has been recently assumed that the intermorphs are just females that lay unfertilized eggs as food resources – this may be right. With this in mind we may connect active ovaries with the bright red coloration of the intermorphs, which occur in ordinary gynes and gynecoid workers during the activation of the ovaries.

LITERATUR:

BREGANT, E. (1998): Bemerkenswerte Ameisenfunde in Österreich (Hymenoptera: Formicidae). – Myrmecologische Nachrichten, 2: 1–6.

BRUNNER, E., A. TRINDL, K. H. FALK, J. HEINZE u. P. D´ETTORRE (2005): Reproductive conflict in social Insects: Male production by workers in a slave-making ant. – Evolution 59(11): 2480–2482.

BUSCHINGER, A. (1970): Neue Vorstellungen zur Evolution des Sozialparasitismus und der Dulosis bei Ameisen (Hymenoptera, Formicidae). – Biol. Zentralblatt, 88: 273–299.

BUSCHINGER, A., J. HEINZE (1992): Polymorphism of female reproductives in ants. In: Billen J. (Ed): Biology and evolution of social insects. Leuven University Press, pp. 11–23.

BUSCHINGER, A. & M. SCHREIBER (2002): Queen polymorphism and queen morph-related facultative polygony in the ant *Myrmecina graminicola* (Hymenoptera, Formicidae). – Insectes Sociaux, 49: 344–353.

©Naturwissenschaftlicher Verein für Kärnten, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Danksagung

Dr. G. Heller danke ich für wertvolle Tipps. Prof. Dr. A. Buschinger bin ich für die kritische Durchsicht des Manuskriptes zu Dank verpflichtet

EMERY, C. (1904): Zur Kenntnis des Polymorphismus der Ameisen.– Zoologische Jahrbücher, Suppl. 7: 587–610.

FOREL, A. (1895): Über den Polymorphismus und Ergatomorphismus der Ameisen. – Verhandlungen der Ges. Deutscher Naturforscher und Ärzte. 66 (2): 142–147.

GRASSO, D. A., R. VISICCHIO, C. CASTRACANI, A. MORI, F. LE MOLI, (2003): The mandibular glands as a source of sexual pheromones in virgin queens of *Polyergus rufescens* (Hymenoptera, Formicidae). – Italian Journal of Zoology, Vol. 70: 229–232.

GRASSO, D. A., A. MORI, F. LE MOLI, J. BILLEN (2005): Morpho-functional comparison of the Dufour gland in the female castes of the Amazon ant *Polyergus rufescens* (Hymenoptera, Formicidae). – Zoomorphology, 124: 149–153.

HASEGAWA, E., T. YAMAGUCHI (1994): Raiding behaviour of the Japanese slave-making ant *Polyergus samurai*. – Ins. Soc., 41: 279–289.

HEINZE, J. (1990): Intercastes, intermorphs, and ergatoid queens: who is who in ant reproduction? – Insectes Sociaux, 45: 113–124.

HEINZE, J. & K. TSUJI (1995): Ant reproductive strategies. – Researches on Population Ecology. Vol. 37 (2): 135–149.

HEINZE, J., S. FOITZIK, B. OBERSTADT, O. RÜPPELL & B. HÖLLDOBLER (1999): A female caste specialized for the Production of unfertilized eggs in the ant *Cremeatogaster smithi*. – Naturwissenschaften. Vol. 86, Nr. 2: 93–95.

HELLER, G. (2004): Aggressives Verhalten von *Formica*-Arbeiterinnen gegen frisch geschlüpfte Arbeiterinnen von *Polyergus rufescens* (LATREILLE, 1798) (Hymenoptera: Formicidae). – Myrmekologische Nachrichten, Bd. 6: 13–17.

KWAIT, E. C. & H. TOPOFF (1984): Raid organization and behavioural development in the slave-making ant *Polyergus lucidus* MAYR. – Insectes soc., 31: 361–374.

KUTTER, H. (1977): Insecta Helvetica. 6. Hymenoptera, Formicidae.

MORI , A., D. A. GRASSO & F. LE MOLI (1991): Eco-ethological study on raiding behaviour of the European amazon ant, *Polyergus rufescens* LATR. (Hymenoptera: Formicidae). – Ethology, 88: 46–62.

MORI, A., P. D´ETTORRE, F. LE MOLI (1994): Mating and post mating behaviour of the European amazon ant, *Polyergus rufescens* (Hymenoptera, Formicidae). – Italian Journal of Zoology, 61: 203–206.

PEETERS, C. P. (1991): Ergatoid queens and intercastes in ants: Two distinct adult forms which look morphologically intermediate between workers and winged queens. – Inscectes Sociaux, 38: 1–15.

STITZ, H. (1939): Hautflügler oder Hymenoptera. I: Ameisen oder Formicidae. In: Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresteile. 37. Teil, 428pp.

TERAYAMA, M., T. YAMAGUCHI, E. HASEGAWA (1993): Ergatoid queens of the slave-making ant *P. samurai* YANO (Hymenoptera, Formicidae). – Insectes soc., 61: 511–514.

TOPOFF, H. & L. GREENBERG (1988): Mating behaviour of socially-parasitic ant *Polyergus breviceps*: the role of the mandibular glands. – Psyche, 95: 81–87.

VISICCHIO, R., A. MORI, F. LE MOLI (2003): A morphometric analysis of intercastes of the slave-making ant *Polyergus rufescens* (Hymenoptera, Formicidae). – Sociobiology, Vol. 42: 255–264.

VISICCHIO, R., A. PIOTTI, A. MORI, F. LE MOLI (2004): A biometric analysis of Ergatogynes of the slave-making ant *Polyergus rufescens*. – Insect Social Life, 5: 77–80.

WASMANN, E. (1895): Die ergatogynen Formen bei den Ameisen und ihre Erklärung. – Biologisches Centralblatt, 15: 606–622 und 625–646.

WASMANN, E. (1897): Über ergatoide Weibchen und Pseudogynen bei den Ameisen. In: Zool. Anzeig.: 251–253.

ZAAYER, P. M. (1967): Paarung und Koloniegründung von *Polyergus rufescens* LATR. im Kunstnest (Hymenoptera, Formicidae). – Zeitschr. d. Arbeitsgemeinschaft österr. Entomologen, 19: 1–9.

ZWAHLEN, H. (2004): Erfolgreiche Koloniegründung einer Amazonenameisen-Königin im Gips-Beobachtungsnest. – Ameisenschutz aktuell 2/04: 50–52.

Die Links zu Internetseiten im Text beziehen sich auf Beiträge des Verfassers in einem Ameisenforum.

http://ameisenforum.de/fotoberichte/33281-k-niginnen-der-amazonen-fotobericht.html

http://ameisenforum.de/fotoberichte/40553-martyrium-einer-k-nigin-fotobericht.html

Anschrift des Verfassers

Dr. Volker Borovsky,
Krobathgasse 2,
9020 Klagenfurt
E-Mail:
borovsky@gmx.at

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Carinthia II

Jahr/Year: 2011

Band/Volume: 201_121

Autor(en)/Author(s): Borovsky Volker

Artikel/Article: Intermorphe Weibchen bei Polyergus rufescens (Latreille, 1798) (Hymenoptera, Formicidae). 471-480