Beitrag zur Biologie der Vierpunktameise *Dolichoderus quadripunctatus* (Linnaeus, 1771) (Hymenoptera: Formicidae)

Von Volker BOROVSKY & Roman BOROVSKY

Zusammenfassung

Dolichoderus quadripunctatus ist thermophil und normalerweise arborikol. Die Ameisenart gehört zur Unterfamilie der Dolichoderinae. Als Lebensraum kommen Mischwälder, alte Streuobstwiesen, Alleen und Parkanlagen mit Altbäumen in Frage. *D. quadripunctatus* ist monogyn, bildet aber oft polydome Nestanlagen, woraus sich Superkolonien entwickeln können. Die Reproduktion erfolgt durch Adoption intranidal begatteter Gynen in Zweignestern. In diesem Zusammenhang ist die Bedeutung des für Kärnten dokumentierten teilweisen Schwärmens der Geschlechtstiere nicht geklärt. Die Ernährungsbasis der Art ist vielseitig: Neben Kohlenhydraten werden Proteine in Form der von Arbeiterinnen produzierten parthenogenetischen Brut und trophischer Eier aufgenommen, auch necrophage Ernährung spielt eine Rolle. Die Art gilt als subdominant und zeigt nur intraspezifisch aggressives Verhalten.

Schlüsselwörter

Polydomie, intranidale Begattung, Schwarmtätigkeit, parthenogenetische Brut, trophische Eier

Summary

Dolichoderus quadripunctatus is thermophilic and live normally arborically. The ant species belongs to the subfamily of the Dolichoderinae. Typical habitats include mixed forests, old meadow orchards, tree lined streets and old trees. Although *D. quadripunctatus* is monogynious, it often constructs polydomic nests, through which super colonies can form. Reproduction is achieved through adoption of intranidally fertilised gynes in subsidiary nests. In this context, the effects of the partly swarming of sexual ants, which is documented for Carinthia, have not been clarified. The species shows a complex eating behaviour: Apart from carbohydrates, also proteins from the parthenogenetic brood and trophic eggs produced by workers are consumed; necrophage feeding is also important. The species is subdominant and displays aggressive behaviour only intraspecifically.

Keywords

polydome, intranidal fertilisation, swarm activity, parthenogenetic brood, trophic eggs

Einleitung

Während Artenvielfalt und Verbreitung der Ameisen in Kärnten gut erforscht sind, gibt es zur Biologie einzelner Arten oft lückenhafte Informationen (Wagner 2014). Dies trifft auch auf *Dolichoderus quadripunctatus* (Linnaeus, 1771) zu. Die Biologie der Art wurde in Europa bisher von Claude Torossian im Raum Toulouse erforscht (siehe Torossian 1967, 1968 a, b, c, 1973, 1979), in der Ukraine hat Stukalyuk (2017) einschlägig publiziert. *D. quadripunctatus*, die Vierpunktameise, hat ihren Trivialnamen von vier gelblichen Flecken auf der Gaster, dabei handelt es sich um transparente Stellen im Chitinpanzer. Die übrige Gaster ist schwarz gefärbt, ebenso der Kopf. Das Mesosoma ist rot bis rotbraun. Die monomorphen Arbeiterinnen sind etwa 3–4 mm lang, Königinnen nur wenig größer, sie erreichen 4,5–5 mm (Stitz 1939, Messung d. Verf.).

Abb. 1:
Dealates ♀: Kopf und Mesosoma sind stark chitinisiert (KUTTER 1977) und mit zahlreichen eingesenkten Punkten versehen.
Foto: R. Borovsky

Die Art gehört zur Unterfamilie der Dolichoderinae (Drüsenameisen), einer in Mitteleuropa artenarmen Gattung: In Kärnten noch durch *Tapinoma subboreale* (SEIFERT, 2012) und *T. erraticum* (LATREILLE, 1798) vertreten; *Technomyrmex vitiensis* MANN, 1921 lebt nur als Adventivart in Glashäusern des Botanischen Gartens in Klagenfurt (Recherchen d. Verf., WAGNER 2014). Die Bezeichnung „Drüsenameise" bezieht sich auf Analdrüsensekrete, die zur Alarmierung von Artgenossen oder Abwehr von Angreifern abgesetzt werden (SEIFERT 2007). Regelmäßige Vorkommen von *D. quadripunctatus* in Europa reichen nur bis 52,5° nördl. Breite, in Wärmegebieten ist die Art häufiger (AMBACH 1998, SEIFERT 2018). In Deutschland ist *D. quadripunctatus* stark gefährdet oder teilweise vom Aussterben bedroht (z. B.: BAUSCHMANN et al. (1996), SEIFERT (1998), STURM & DISTLER (2003), BIERWIRTH (2006)). In Kärnten weist die Art den Status „Near Threatened" (Gefährdung droht) auf (WAGNER 2014). Die arborikole Lebensweise erschwert die Feststellung von Verbreitung und Häufigkeit (SEIFERT 2007) sowie die Beobachtung der Le-

Abb. 2:
Arbeiterinnen: Zwischen dem dorsalen Mesonotum und Propodeum ist eine deutliche Einkerbung vorhanden. Das leicht konvexe dorsale Propodeum endet in einer scharfen Kante, worauf es stark konkav nach hinten abfällt. Der Petiolus erscheint dick und nach vorne geneigt.
Foto: R. Borovsky

bensweise. Die Art ist sicher unterrepräsentiert erfasst, weil untere Stammbereiche der Bäume oder die Bodenoberfläche von den Ameisen nur selten belaufen werden. Besiedelt werden Totholzanteile älterer Laubbäume bis in den Kronenbereich (SEIFERT 2007). Zur Nestgründung werden vorhandene Käferbohrlöcher oder Hohlräume unter der Borke der Bäume genutzt. Verbreitung, soziales Verhalten und Ernährung werden in der vorliegenden Arbeit erörtert. Das artspezifische Sozialsystem, Reproduktion und Ausbreitung der Art werden diskutiert.

Material und Methode

Im Garten des Verfassers in Klagenfurt (46,630643N/14,296765E, 447 m) stehen die teils polydomen Nestverbände in direkter Verbindung über ein Holzgestell aus Stehern und waagrecht angebrachten Dachlatten zur Abschattung der Rhododendren. Damit ergaben sich in den letzten zwanzig Jahren gute Möglichkeiten, Niststellen, soziales Verhalten, Aktivitätszyklen oder Ernährungsgewohnheiten zu beobachten.

Abb. 3:
Das hölzerne Gestell zur Abschattung der Rhododendren mit polydomen Nestanlagen.
Foto: V. Borovsky

Infolge des während der warmen Jahreszeit stets vorhandenen Belegmaterials wurden Fotos von lebenden Individuen vor Ort gemacht, das Foto eines Männchens stammt von einem Beleg in Alkohol.

Die Fotos 1, 2, 4 wurden mit Canon 60d/Canon-MP-E-65-mm-Objektiv aufgenommen, die restlichen mit Sony DSLR A550/Tamron AF 90 mm F/2,8 Macro; stets ohne Stativ. Es wurden nächtliche Lichtfallen zur Feststellung des Schwärmens 2016 (n = 3) und 2017 (n = 6) ausgewertet, zusätzliches Material

Abb. 4:
Ein ♂ als Beleg in Alkohol. Im Gegensatz zu den weiblichen Kasten fällt das Propodeum leicht konvex nach hinten ab, der Petiolus ist knotenartig geformt.
Foto: R. Borovsky

wurde von Carolus Holzschuh aus Lichtfallen in seinem Garten in Villach (46,628133N/13,838983E, 540 m) beigesteuert. Die Geschlechtstiere wurden in 70-prozentigem Alkohol gelagert, jene von C. Holzschuh präpariert. Aus der Sammlung des Landesmuseums in Klagenfurt wurden alle an Lichtfallen gefangenen alaten Geschlechtstiere selektiert und in einer Tabelle zusammengefasst (Tab. 1). Einzelne lebende Individuen wurden in Randbereiche der Nestsysteme verbracht, um anhand intraspezifisch aggressiven Verhaltens eine mögliche Abgrenzung der polydomen Nestanlagen vorzunehmen. Im November 2015 wurden einige besiedelte Holzlatten gebrochen, um die Ameisen in der Winterruhe zu beobachten. Zur Bestimmung der Aktivitätsphasen wurde die Temperatur im Schatten in Nestnähe in 2 m Höhe mit einem geeichten Thermometer gemessen und teilweise protokolliert. Nachfolgende Zeitangaben sind in mitteleuropäischer Normalzeit angegeben. Die Bestimmung der Belege erfolgte durch die Verfasser nach Seifert (2007), jene der Männchen nach Kutter (1977).

Verbreitung in Kärnten und Aktivität

Im Bundesland Kärnten wird *Dolichoderus quadripunctatus* vor allem im Klagenfurter Becken, im Großraum Villach, im Lavanttal und im Mölltal gefunden (vgl. Wagner 2014). In der Stadt Klagenfurt ist die Art relativ häufig und wird an einzelnen älteren Bäumen, in Alleen und Parkanlagen im Stadtbereich nachgewiesen (Beob. d. Verf., vgl. Ambach 1998 für das Stadtgebiet von Linz). In klimatisch günstigen Lagen ist *D. quadripunctatus* häufiger, etwa in den Randbereichen des Wörthersees (Wagner et al. 2011). Die Grenze der Vertikalverbreitung reicht bis über 700 m Seehöhe (Wagner 2014), in Osttirol bis etwa 800 m (Kofler 1978). Im relativ naturbelassenen Garten der Verfasser in Klagenfurt ist die Art häufig, teils in polydomen Nestanlagen, teils in voneinander über größere Distanzen separierten Einzelnestern. Gemessen an täglichen Sichtungen ist hier *D. quadripunctatus* nach dem eurypotenten *Lasius niger* die zweithäufigste Art und bewohnt alle erdenklichen Hohlräume in Totholz, z. B. bei Strauchpfingstrose (*Paeonia suffruticosa*), Sommerflieder (*Buddleja davidii*), Zaubernuss (*Hamamelis japonica*), Trompetenwinde (*Campsis radicans*), Tamariske (*Tamarix parviflora*), Europäischer Pfeifenstrauch (*Philadelphus coronarius*), Mannaesche (*Fraxinus ornus*), Feigenstrauch (*Ficus carica*), Marille (*Prunus armeniaca*), Weinstock (*Vitis vinifera*), Rose (*Rosa* sp.), ebenso den Dachstuhl des Hauses, das hölzerne Carport, einen Holzzaun und das als Nisthilfe für solitäre Bienen und Wespen errichtete „Insektenhotel“; ein Nest befindet sich sogar im stählernen Balkongeländer. Nur in Ermangelung anderer Nistmöglichkeiten gibt es Nester unter der bei Seifert (2007) angeführten Mindesthöhe im Totholz von 80 cm über dem Boden: Abgestorbener Ast der *Hamamelis* (55 cm), *Paeonia* (60 bzw. 65 cm). Selten werden Nester unter Borke an der Stammbasis der Bäume, in Erdnestern oder Felsspalten gefunden (Seifert 2018). Mithilfe der Versetzung einzelner Individuen von *D. quadripunctatus* in den Bereich weiter entfernter Nestanlagen wurde festgestellt, dass im Sommer 2018 zwei eigenständige polydome Kolonien und ein isoliertes Einzelnest im Garten vorhanden waren. Reagieren Arbeiterinnen im eigenen Nestbereich auf eine zugesetzte fremde Arbeiterin mit Aggression, gehört dieses Indivi-

Anzahl	Ort	Koordinaten	Seeh.	Datum	leg.	det.
2♂	Sattnitz-Klagenfurt	46,616667N/14,300000E	445 m	16.08.52	E. Hölzl	E. Hölzl
1♂	Schwabegg	46,650000N/14,833333E	462 m	08.09.56	E. Hölzl	E. Hölzl
1♂	Wörthersee-Klagenfurt	46,616667N/14,300000E	445 m	20.11.56	C. Demelt	?
1♂	Schwabegg	46,650000N/14,833333E	462 m	05.1989	C. Wieser	?
1♂	Schwabegg-Lavamünd	46,659331N/14,873412E	369 m	07.1989	C. Wieser	V. Borovsky
1♂	Klagenfurt-Botan. G.	46,630281N/14,293461E	490 m	06.1992	C. Wieser	V. Borovsky
1♂	Klagenfurt-Botan. G.	46,630281N/14,293461E	490 m	10.07.92	C. Wieser	H. C. Wagner
1♂	Klagenfurt-Botan. G.	46,630281N/14,293461E	450 m	08.1992	C. Wieser	A. Kofler
2♂	Klagenfurt-Botan. G.	46,630281N/14,293461E	490 m	09.1992	C. Wieser	H. C. Wagner
2♂	Obermöschach-Hermagor	46,638392N/13,347928E	680 m	07.1989	C. Wieser	V. Borovsky
1♂	Ferlach-Resnig	46,538439N/14,290215E	440 m	07.1994	C. Wieser	V. Borovsky
1♂	Lassendorf-Magdalensberg	46,673306N/14,418850E	450 m	07.1994	C. Wieser	V. Borovsky
2♂	Lassendorf-Magdalensberg	46,673306N/14,418859E	450 m	ohne Dat.	C. Wieser	V. Borovsky
3♂	Klagenfurt-Wölfnitz	46,662075N/14,251214E	450 m	08.1994	C. Wieser	H. C. Wagner
1♂	Klagenfurt-Wölfnitz	46,662075N/14,251214E	450 m	08.1994	C. Wieser	V. Borovsky
1♂	St. Paul-R-Rabenstein	46,689177N/14,874429E	596 m	08.1994	C. Wieser	V. Borovsky
1♂	St. Paul-R-Rabenstein	46,689177N/14,874429E	596 m	08.1994	C. Wieser	H. C. Wagner
2♂, 1♀	Feldkirchen-Roggbach	46,747816N/14,134047E	580 m	08.1995	C. Wieser	H. C. Wagner
1♂	Feldkirchen-Roggbach	46,747816N/14,134047E	580 m	07.1996	C. Wieser	V. Borovsky
2♂	Pörtschach	46,630083N/14,154440E	450 m	08.1998	C. Wieser	H. C. Wagner
1♂	Glanegg	46,721141N/14,198143E	500 m	07.2000	C. Wieser	V. Borovsky
1♂	Wimitz-Pirka	46,832888N/14,371185E	760 m	04.09.11	C. Wieser	V. Borovsky
1♂	Villach-Gritschach	46,628133N/13,838983E	540 m	26.06.15	C. Holzschuh	V. Borovsky
3♂	Villach-Gritschach	46,628133N/13,838983E	540 m	01.07.15	C. Holzschuh	V. Borovsky
1♀	Villach-Gritschach	46,628133N/13,838983E	540 m	18.07.15	C. Holzschuh	V. Borovsky
1♀	Villach-Gritschach	46,628133N/13,838983E	540 m	19.07.15	C. Holzschuh	V. Borovsky
1♀	Villach-Gritschach	46,628133N/13,838983E	540 m	20.07.15	C. Holzschuh	V. Borovsky
2♀	Villach-Gritschach	46,628133N/13,838983E	540 m	29.07.15	C. Holzschuh	V. Borovsky
1♀	Ossiach-Tiebelmündung	46,692689N/14,015094E	504 m	10.07.16	C. Wieser	V. Borovsky
1♂, 1♀	Klagenfurt	46,630643N/14,296765E	447 m	21.07.16	V. Borovsky	V. Borovsky
1♂	Klagenfurt	46,630643N/14,296765E	447 m	05.07.17	V. Borovsky	V. Borovsky
3♂	Lassendorf-Magdalensberg	46,673306N/14,418850E	450 m	09.07.17	C. Wieser	V. Borovsky
16♂	Villach-Gritschach	46,628133N/13,838983E	540 m	07.2018	C. Holzschuh	V. Borovsky
5♂	Villach-Gritschach	46,628133N/13,838983E	540 m	08.2018	C. Holzschuh	V. Borovsky
1♂	Villach-Eggerloch	46.591389N/13.818056E	558 m	27.07.18	M. Vilgut	V. Borovsky
4♂	Sekull-St. Martin a. T.	46.638881N/14.104328E	610 m	31.07.18	C. Wieser	V. Borovsky
2♂	Ossiach-Tiebelmünd.	46.688361N/14.022606E	507 m	04.08.18	C. Wieser	V. Borovsky

Tab. 1: Liste der im Landesmuseum Klagenfurt vorhandenen Belege alater Geschlechtstiere von *Dolichoderus quadripunctatus* (von Lichtfallen, meist als Beifänge) einschließlich der Belege der Verfasser, von C. Holzschuh und M. Vilgut bis Saisonende 2018. Die Koordinaten wurden teilweise mittels Konvertierung auf das Dezimalsystem übertragen. Das Schwärmen der Geschlechtstiere scheint für die Reproduktion eine bislang unbekannte Rolle zu spielen, als eigentliche Verbreitungsstrategie wird intranidale Begattung mit anschließender Adoption einzelner begatteter Gynen in peripheren Zweignestern der polydomen Nestanlagen angegeben (Torossian 1968c, siehe: Diskussion).

duum nicht zum dort ansässigen Nestverband. Die ständige Verbindung zwischen den polydomen Nestanlagen wird über alle erreichbaren höheren Verbindungswege vorgenommen, über Zweige und Äste von Sträuchern und Bäumen, Ranken der Wilden Weinrebe (*Vitis vinifera* subsp. *sylvestris*), das oben erwähnte Lattengerüst im Garten, Holz- und Metallzäune oder Wäscheleinen. Zur Aufrechterhaltung der Verbindungen erweisen sich die Arbeiterinnen als sehr findig: Unterbricht man einen Weg durch Entnahme eines Zweiges, wird über Umwege in kurzer Zeit eine neue Verbindung eingerichtet. Verbindungswege am Boden gehören zur Ausnahme und werden über Gräser und Blätter hergestellt.

D. quadripunctatus ist tagaktiv, die jährliche Aktivitätsphase beginnt Ende März/Anfang April ab etwa 15° C mit dem Erscheinen der ersten Arbeiterinnen auf besonnter Nestoberfläche (Beob. d. Verf.), beste Verhältnisse für Aktivität und Brutentwicklung werden im Temperaturbereich zwischen 18° C und 28° C erreicht (Torossian 1968a). Die Winterruhe dauert durchschnittlich von Ende Oktober bis Ende März, wobei Arbeiterinnen in ihren separierten Nestern verbleiben und sich eng aneinanderschmiegen. Brut konnten die Verfasser während der Winterruhe in den Neststandorten nie finden, die Überwinterung ohne Brut scheint für *D. quadripunctatus* artspezifisch zu sein (Beob. d. Verf., Torossian 1987: 662). Bemerkenswert erscheint die hohe Frosttoleranz der thermophilen Art, zumal insbesondere im Klagenfurter Becken infolge der winterlichen Temperaturinversion tiefe Temperaturen und anhaltende Frostperioden immer wieder vorkommen. Als Beispiel mag der Jänner 2017 dienen: In Klagenfurt-Flugplatz betrug der Mittelwert der Lufttemperatur beachtliche –7° C, das absolute Minimum –15,8° C; zwischen dem 14. und 30. Jänner herrschte Dauerfrost (Zamg, Jahrbuch 2017). Nester in hohlen Stängeln der Strauchpfingstrose z. B. sind nur mit der etwa 1–2 mm starken Rinde als Außenwand geschützt, die isolierende Wirkung gegenüber der Außentemperatur kann daher als sehr gering eingestuft werden. Überprüfungen in den folgenden Monaten zeigten, dass offensichtlich alle Nestpopulationen überlebt hatten.

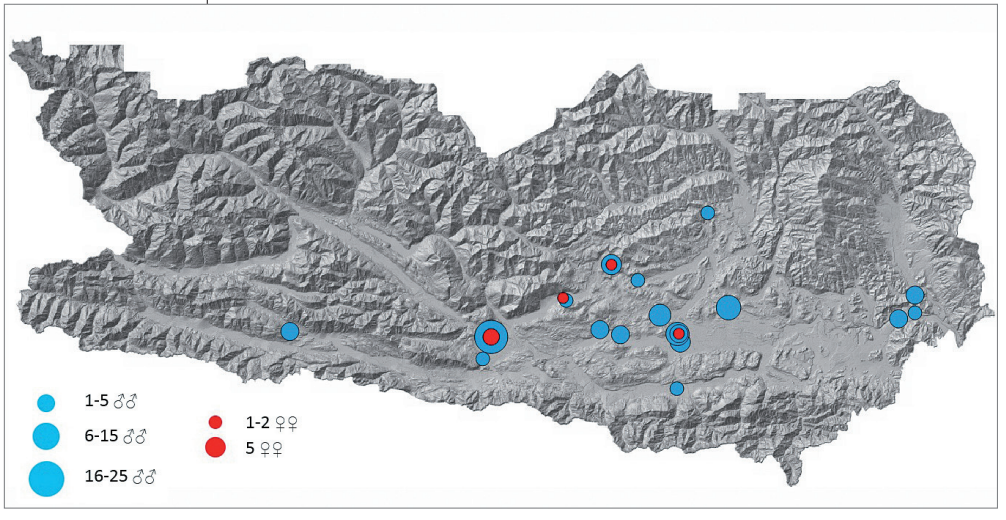

Abb. 5: Verbreitungskarte von Belegen alater Geschlechtstiere (Lichtfänge).

Geografische Verteilung der Belege alater Geschlechtstiere von *Dolichoderus quadripunctatus* in Kärnten (Stand inkl. 2018). Kartenhintergrund: KAGIS – Geoinformation Land Kärnten. Punktkoordinaten via QGIS eingezeichnet. Zur Beschreibung der Funde inklusive Koordinatenangaben siehe Tabelle 1.

Das Schwärmen der Geschlechtstiere findet zwischen Ende Juni und Anfang September am Abend und in den ersten Nachtstunden statt, darauf weisen Funde an Lichtfallen hin. Vermutlich gibt es keine spezielle Tageszeit des Schwärmens, diesbezügliche Beobachtungen reichen von 10:55 bis 22:00 (Seifert 2018). Nach Wagner (2012) schwärmen Männchen am 6. August ± 19 d (10. Juli, 9. September), nach Seifert (2018) Geschlechtstiere vom 27. Juli ± 25 d (17. Mai, 2. September).

Ernährungsstrategien

D. quadripunctatus ernährt sich wenig zoophag, eine vorwiegend auf Kohlenhydraten basierende Ernährung wurde von den Verfassern festgestellt (vgl. Stitz 1939, Seifert 2018). Die intensive Nutzung von Nektarien (z. B. *Rhododendron* spp. oder Kirschlorbeer (*Prunus laurocerasus*) wird jedes Jahr beobachtet, zu diesen Nahrungsquellen werden intensiv belaufene Ameisenstraßen gebildet.

Auch die Nutzung zuckerhaltiger Ausscheidungen an extrafloralen Nektarien kommt vor, z. B. auf Kirschlorbeer (Beob. d. Verf.) oder auf Befallstellen des Birnengitterrostes (*Gymnosporangium sabinae*).

Daneben belaufen Arbeiterinnen während der gesamten Saison längere Wege, um an Stellen zu gelangen, wo auf Blättern aus höheren Positionen abgespritzter Honigtau der Blattläuse abgelagert wird (vgl. Seifert 2007). Aktive Trophobiose wurde in der Ukraine nachgewiesen (Stukalyuk 2017, Seifert 2018), scheint aber weiter verbreitet zu sein (vgl. Ambach 1999). Auch Beobachtungen der Verfasser belegen die direkte Nutzung von Honigtau an Läusen. Bei nordamerikanischen *Dolichoderus* spp. sind der Besuch von Aphiden und die Aufnahme von Honigtau eine wichtige Ernährungsform (Talbot 1956).

Abb. 6:
Eine bereits welke Rhododendronblüte bietet immer noch Nahrung.
Foto: V. Borovsky

Abb. 7: Arbeiterinnen nutzen süße Ausscheidungen des Birnengitterrostes. Foto: V. Borovsky

Reifes Steinobst wird im Sommer und Herbst eifrig besucht [z. B. Marille, Hauszwetschke (*Prunus domestica*), Pfirsich (*Prunus persica*), auch Weintrauben (*Vitis vinifera*), ebenso reife Beeren, z. B. Brombeeren (*Rubus* sp.)].

Als proteinreiche Nahrung zur Aufzucht der Larven eignen sich von Arbeiterinnen produzierte parthenogenetische Brut und trophische Eier (Torossian 1959, 1979). Trophische Eier sind „Futtereier", sie dienen als Nahrung für Brut, Königin und teilweise für andere Arbeiterinnen. Am Hinterleibsende austretende trophische Eier werden von der Arbeiterin selbst abgenommen und an Larven verfüttert (siehe: Torossian 1973). Die Erbeutung von sehr kleinen Gliedertieren ist nicht auszuschließen, konnte jedoch nicht beobachtet werden. Necrophage Ernährung wurde wiederholt festgestellt. Auch Vogelkot zur Gewinnung von Mineralsalzen und Nährstoffresten wird genutzt.

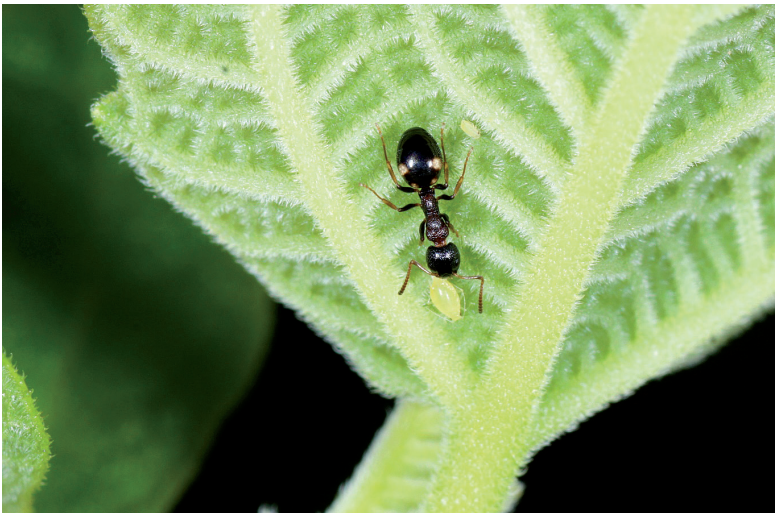

Abb. 8: Unterseite des Feigenblattes: Arbeiterin entnimmt einer Blattlaus den Honigtau. Foto: V. Borovsky

Abb. 9:
Ein reifer Pfirsich liefert reichlich Kohlenhydrate.
Foto: V. Borovsky

Abb. 10:
Arbeiterinnen zerlegen tote Arthropoden-Larve.
Foto: V. Borovsky

Abb. 11:
Vogelkot bietet Nährstoffreste und Mineralsalze.
Foto: V. Borovsky

Intra- und interspezifische Verhaltensweisen

„*Dolichoderus* hat einen friedlichen Charakter“ (Stitz 1939: 214) und nimmt in der Dominanzhierarchie der Ameisenarten einen untergeordneten Rang ein. Die konfliktscheuen Arbeiterinnen gehen anderen Ameisen aus dem Wege, können aber Nahrungsquellen etwa gegen *Formica fusca* verteidigen (Wagner 2014, Seifert 2018). Gegenüber nestfremden Individuen der gleichen Art wird Aggression deutlich, wenn z. B. einzelne Arbeiterinnen in die Nähe fremder Nester verbracht werden (siehe: Material und Methode). Die nestfremden Individuen lösen unter Nestbewohnern hektische Aktivität aus, sie werden von den Nestbewohnern fixiert, längere Zeit intensiv „untersucht“, wiederholt in verschiedene Richtungen gezogen, schließlich aus dem Nestbereich entfernt. Eine Tötung der „Eindringlinge“ konnte nicht festgestellt werden (n = 5). Bei Gefahr bleiben Arbeiterinnen abrupt stehen und harren bewegungslos in dieser Position aus, bis die Gefahr gebannt ist. Sie reagieren speziell auf Vibration des Untergrundes, ausgelöst etwa durch Aktivitäten eines Spechtes, wobei Arbeiterinnen auch über größere Distanzen sofort innehalten (Beob. d. Verf.). Als Fressfeind der Ameisen trat im Beobachtungsgebiet wiederholt ein Buntspecht (*Dendrocopos major*) in Erscheinung. *D. quadripunctatus* lebt oft mit den arborikolen Ameisenarten *Colobopsis truncata* und *Temnothorax affinis* gemeinsam auf Bäumen, vor allem auf Walnussbäumen (Ambach 1998, Zormann 1998). Bierwirth (2006) schildert ein unmittelbares Zusammentreffen von *D. quadripunctatus* mit *Temnothorax affinis* (sub *Leptothorax affinis*): Der kleinere *Temnothorax* drückte sich flach auf den Untergrund und wurde von *Dolichoderus* völlig ignoriert. Bei spontanen Aufeinandertreffen mit *Lasius niger* oder *L. emarginatus* konnten die Verfasser sofortige Aggression durch *Lasius* feststellen, wogegen das abrupte Stillhalten seitens *Dolichoderus* auf die dominanten Arten aggressionshemmend zu wirken schien, *Lasius* ließ daraufhin vom unterlegenen Gegner ab. Einmal wurde ein Angriff von *L. niger* auf ein in geringer Höhe vorhandenes Nest von *D. quadripunctatus* beobachtet, dieser löste panikartige Flucht der Nestbewohner mit Brut und Königin aus. Die Angreifer konnten kaum Brut erbeuten, zu direkten Attacken oder zur Verfolgung der Flüchtenden kam es nicht. Das Zusammentreffen mit an Bäumen laufenden *Formica fusca* und *F. cunicularia* verlief bei allen Beobachtungen friktionsfrei. Die Wehrhaftigkeit der Art ist schwer einzuschätzen, kann aber keineswegs mit den zur gleichen Unterfamilie zählenden *Tapinoma* spp. verglichen werden, deren effektiver Einsatz eines hochtoxischen Kampfstoffes bekannt ist (Seifert 2007, 2018).

Diskussion zu Nestanlagen, Koloniestruktur, Reproduktion und Ausbreitung

Torossian (1968c) unterscheidet bei *Dolichoderus quadripunctatus* drei Nesttypen:

Typ I: Hauptnest mit einer Königin und vitales Zentrum eines mehr oder weniger dichten Netzwerkes sekundärer Nestanlagen (Typ II, III). Die Königin legt ausschließlich befruchtete Eier, aus denen die Gesamtheit der Arbeiterinnen und Gynen hervorgeht. Sie unterbindet durch Einsatz chemischer Hemmstoffe, dass Arbeiterinnen Eier legen und ebenso

die Entwicklung der Larven zu Gynen. Weibchen werden daher nicht im Hauptnest der Königin, sondern in dezentralen Zweignestern aufgezogen (Torossian 1968b). Die Nester sind monogyn, die Anwesenheit von mehreren alaten oder dealaten Gynen in Randzonen einzelner Zweignester ist nur von kurzer Dauer (Torossian 1968c).

Typ II: Nebennester, jeweils nur mit ein paar Dutzend Arbeiterinnen ohne Königin, aber einer dauernden Beziehung durch Kontakt unter den Arbeiterinnen und Brutaustausch mit anderen Nebennestern und dem Hauptnest.

Hier werden als Folge des Brutaustausches sehr junge Larven aus befruchteten Eiern ohne Anwesenheit der Königin zu Gynen oder Arbeiterinnen aufgezogen (Torossian 1987). Ebenso werden hier Männchen aus von Arbeiterinnen gelegten parthenogenetischen Eiern produziert, die aber teilweise als Nahrung für Larven dienen.

Abb. 12: Ständiger Brutaustausch zwischen den Nebennestern. *D. quadripunctatus* verfügt über Nacktpuppen. Foto: V. Borovsky

Typ III: Periphere Nebennester, die ihrerseits mit den Nebennestern (Typ II) und teilweise auch mit dem Hauptnest (Typ I) im dauernden Bevölkerungs- und Brutaustausch stehen. Polydome Nestanlagen sind weniger auf Mangel an Nistraum zurückzuführen (Seifert 2007), sondern scheinen einem Grundmuster zur Reproduktion und Ausbreitung der Art zu dienen (vgl. Torossian 1968c). Der ständige Austausch innerhalb der polydomen Nestanlagen gewährleistet auch die Aufrechterhaltung des gleichen Nestgeruches, sodass Arbeiterinnen in anderen Zweignestern nicht als „fremd" erkannt werden (vgl. Seifert 2007). Jungfräuliche Gynen verbleiben in den Nebennestern (Typ II, III) und können dort von Männchen begattet werden, die von Ende Juli bis Ende August im Kolonieverband unterwegs sind und in Zweignester eindringen. Auf diese Weise entstehen vor allem in peripheren Nebennestern (Typ III) durch Adoption begatteter Gynen neue Hauptnester vom Typ I, wodurch eine sukzessive Ausbreitung der Wohnareale stattfindet. Im Experiment konnte Torossian (1968c) nachweisen, dass einzelne begattete Gynen nur in Nebennestern des gleichen polydomen Systems sichere Akzeptanz durch anwesende Arbeiterinnen finden. Auch das Abwandern einzelner begatteter Gynen mit Arbeiterinnen kommt vor. Die Adoption begatteter Gynen in peripheren Nebennestern kann zur Ausbildung von Superkolonien führen: „*Adoption of alien gynes in queenless outpost nests or worker-mediated transport of intranidally mated gynes to queenless outpost nests of a queenright colony is a probable scenario in nature to initiate the development of polygynous colonies and supercolonies*" (Seifert 2018).

In Kiew (Ukraine) wurden 2015 drei unterschiedlich große Superkolonien von *D. quadripunctatus* im Ausmaß von 134 Nestern auf Nussbaum (*Juglans regia*) und Apfelbaum (*Malus domestica*) entdeckt

(Stukalyuk 2017). Polydome Nestverbände bilden ein kommunizierendes Netzwerk und können gegenüber Einzelnestern einen entscheidenden Vorteil haben: Im Falle der Zerstörung eines Hauptnestes (Typ I), etwa durch die Aktivität eines Spechtes, verteilen sich restliche Arbeiterinnen auf andere Zweignester und es kommt zu einer Schwerpunktverlagerung mit einem anderen Hauptnest als Mittelpunkt; somit kann der gesamte Nestkomplex als Einheit bestehen bleiben (Torossian 1968b).

Torossian (1968c) und Stukalyuk (2017) gehen davon aus, dass es bei *D. quadripunctatus* kein Schwärmen der Geschlechtstiere gibt. Torossian (1967) konnte weder durch Beobachtungen in der Natur, noch in experimentellen Versuchen eine unabhängige Koloniegründung durch einzelne Gynen feststellen. Es wäre denkbar, dass dieser Mechanismus der Reproduktion als Anpassung an die ausgeprägt arborikole Lebensweise der Art zu deuten ist, da z. B. bei bodenbewohnenden *Dolichoderus* spp. in Nordamerika das bei den meisten Ameisenarten übliche Ausschwärmen der Geschlechtstiere regelmäßig stattfindet (Talbot 1956, Kannowski 1959). Räumliche Ausbreitung kann auch etwa durch witterungsbedingten Absturz von bewohnten Totholzteilen stattfinden, wenn die Nestpopulation vom Boden schließlich auf einen benachbarten Baum abwandert und eine Königin enthält (Torossian 1968c). Die geschilderte geringe Ausbreitungspotenz ließe eine nur begrenzte Reviererweiterung der Art erwarten. Die Auswertung der Belege an nächtlichen Lichtfallen in Kärnten, wonach es zumindest ein teilweises Schwärmen der Geschlechtstiere gibt (siehe: Tab. 1, Abb. 5) steht zu den Erkenntnissen der genannten Autoren im Widerspruch. Es fällt aber auf, dass in der Sammlung des Landesmuseums in Klagenfurt bis zur Revision durch Wagner (2012) keine Belege von Weibchen aufgelistet sind. Der Fund von jeweils nur einzelnen Individuen an Lichtfallen kann auf die artspezifisch geringe Produktion von Geschlechtstieren bei *D. quadripunctatus* zurückgehen (Torossian 1968c), wobei jeweils deutlich mehr Männchen als Weibchen aufgezogen werden. Die Belegsammlungen der Verfasser und von C. Holzschuh zeigen jedoch, dass auch Weibchen ausfliegen. Ein Szenario, wonach Männchen ausfliegen, um in entfernteren Nebennestern oder solchen fremder Koloniesysteme einzudringen und Geschlechtspartnerinnen zu suchen, wäre denkbar; als positiver Nebeneffekt könnte dadurch die bei der angegebenen Reproduktionsmethode zu erwartende Inzuchtrate absinken. Letztlich bleiben einige Probleme offen:

1. Die Bedeutung des Ausschwärmens zumindest einiger Geschlechtstiere ist im Rahmen der oben festgestellten Verbreitungsstrategie nicht geklärt.

2. Ein Rätsel bleiben dealate Gynen, die man vereinzelt abseits der Nester finden kann, z. B.: Graz Universitätsviertel 07. Juli 2015 nach 16:00 (leg. et det. R. Borovsky), Garten d. Verf. 09. August 2015 um 16:22 (leg. et det. V. Borovsky).

Abb. 13: Einzelnes, isoliertes ♀ an einer Fütterungsstelle. Foto: V. Borovsky

3. Die Besiedelung isolierter, weithin allein stehender Bäume durch *D. quadripunctatus*, die man immer wieder beobachten kann, erscheint ohne Schwärmen der Geschlechtstiere und selbstständige Koloniegründung schwer vorstellbar. Auf die Erschließung neuer Lebensräume mit großem Abstand zu bestehenden Nestsystemen gibt ausschließlich intranidale Begattung ohne Schwärmen keine Antwort.

Man kann nicht ausschließen, dass zwischen den Populationen von *D. quadripunctatus* im Untersuchungsgebiet von Torossian in Südfrankreich und jenen in Mitteleuropa aufgrund großer geografischer Distanz und fehlenden Genflusses Verhaltensunterschiede ausgebildet wurden. Konkrete Untersuchungen zur Reproduktion der Art in Mitteleuropa fehlen, hier besteht noch Forschungsbedarf. Der Nachweis der Schwarmtätigkeit in dieser Arbeit legt nahe, dass die Eroberung neuer Lebensräume durch Schwärmen und Begattung einzelner Gynen bis zu einem gewissen Grad erhalten blieb, demnach „Reste" einer Doppelstrategie zur Koloniegründung vorhanden wären. In diesem Fall käme nur die unabhängige, semiclaustrale Koloniegründung in Frage, da bei den Gynen offensichtlich nur schwache Reserveorgane ausgebildet sind [siehe Abb. 1, Seifert (2007)]. Wagner (2014) nennt u. a. *D. quadripunctatus* als Beispiel für semiclaustrale Koloniegründung. In diesem Zusammenhang wäre das Auffinden einzelner isolierter dealater Gynen erklärbar. Andererseits garantiert intranidale Begattung mit anschließender Adoption begatteter Gynen in Zweignestern eine hohe Erfolgsquote bei der Nestgründung (vgl. Seifert 2007) und könnte mit der geringen Zahl an Geschlechtstieren ursächlich in Verbindung stehen. Seifert (2018: 240) geht auf eine mögliche unabhängige Koloniegründung durch eine einzelne Königin nicht näher ein, schreibt aber: „*Single-queen colony foundation is often performed within galls of Cynipide wasps.*" Es sind vorwiegend Eichengallen gemeint, die durch Wespen (Cynipoidea) verursacht werden (siehe Torossian 1968c).

Dank

Unser Dank gilt Ing. Carolus Holzschuh und Dr. Manuel Vilgut für die beigestellten Belege von *D. quadripunctatus,* ebenso Dr. Christian Wieser und Sandra Preiml BSc für die zur Verfügung gestellten Belege des Landesmuseums für Kärnten.
Wir danken auch Dr. Manuel Borovsky für die erste Durchsicht der Arbeit.

LITERATUR

Ambach J. (1998): Verbreitung der Ameisenarten (Hymenoptera: Formicidae) im Linzer Stadtgebiet (Oberösterreich) und ihre Bewertung aus stadtökologischer Sicht. – Naturkundliches Jahrbuch Stadt Linz, 44: 191–320.

Ambach J. (1999): Naturschutz vor der Haustür: Ameisen. In: Zeitschrift für Ökologie, Natur- und Umweltschutz, 21/4: Faltblatt (F1–F8). – Naturkundliche Station der Stadt Linz, 36 S.

Bierwirth G. (2006): *Dolichoderus quadripunctatus* und *Leptothorax affinis*, zwei stark gefährdete Ameisenarten im Naturschutzgebiet Alz. – Mitteilungen der Zoologischen Gesellschaft Braunau/Austria, 9 (2): 109–114.

Bauschmann G., Bretz D., Buschinger A. & Dorow W. (1996): Rote Liste der Ameisen Hessens. – Ministerium des Inneren und für Landwirtschaft, Forsten und Naturschutz, Wiesbaden, 32 S.

Kagis – Geoinformation Land Kärnten. http://www.kagis.ktn.gv.at/ (Zugriff 12/2018)

Kannowski P. B. (1959): The flight activities of *Dolichoderus* (Hypoclinea) *taschenbergi* (Hymenoptera: Formicidae). – Annals of the Entomological Society of America, 52/6.: 755–760.

Kofler A. (1978): Faunistik der Ameisen (Insecta: Hymenoptera, Formicoidea) Osttirols (Tirol, Österreich). – Berichte des naturwissenschaftlich-medizinischen Vereins Innsbruck, 65: 117–28.

Kutter H. (1977): Insecta Helvetica – Fauna 6. Hymenoptera Formicidae. – Schweizerische Entomologische Gesellschaft, Zürich, 298 S.

Seifert B. (1998): Rote Liste der Ameisen (Hymenoptera: Formicidae). – Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz, Vol. 55: 130–133.

Seifert B. (2007): Die Ameisen Mittel- und Nordeuropas. – Lutra Verlags- und Vertriebsgesellschaft, Tauer/Görlitz, 386 S.

Seifert B. (2018): The Ants of Central and North Europe. – Lutra Verlags- und Vertriebsgesellschaft, Tauer, 408 S.

Stitz H. (1939): Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresteile. Hautflügler oder Hymenoptera: 1: Ameisen oder Formicidae. – Verlag von Gustav Fischer, Jena, 428 S.

Stukalyuk S. V. (2017): A supercolony of *Dolichoderus quadripunctatus* (Hymenoptera, Formicidae). – Conservation, Ethology, Entomology, 78/6: 49–65.

Sturm P. & Distler M. (2003): Rote Liste gefährdeter Ameisen (Hymenoptera: Formicoidea) Bayerns. – Bayerisches Landesamt für Umwelt, 106: 208–212.

Talbot M. (1956): Flight Activities of the ant *Dolichoderus* (Hypoclinea) *mariae* Forel. – Psyche, 63/4: 134–39.

Torossian C. (1959): Les échanges trophallactiques proctodéaux chez la Fourmi *Dolichoderus quadripunctatus* (Hyménoptère-Formicoidea). – Insectes Socieaux, 6/4: 369–374.

Torossian C. (1967): Recherches sur la biologie et l'éthologie de *Dolichoderus quadripunctatus* (L) (Hymenoptera, Formicidae, Dolichoderidæ). IV. Etude des possibilites evolutives des colonies avec reine, et des femelles isolees desailees. – Insectes Socieaux, 14/3: 259–280.

Torossian C. (1968a): Recherches sur la biologie et l'éthologie de *Dolichoderus quadripunctatus* (Hymenoptera, Formicidae, Dolichoderidae). V. Caractéristiques de ponte des travailleurs. – Insectes Socieaux 15/1 : 51–72.

Torossian C. (1968b): Recherches sur la biologie et l'éthologie de *Dolichoderus quadripunctatus* (L) (Hymenoptera, Formicidae, Dolichoderidæ). VII. Etude des mécanismes inhibitrices la ponte chez les travailleurs en présence de leur rôle de reine des phéromones. – Insectes Socieaux, 15/2: 105–144.

Torossian C. (1968c): Recherches sur la biologie et l'éthologie de *Dolichoderus quadripunctatus* (L) (Hymenoptera, Formicidae, Dolichoderidæ). VIII. Mode de Reproduction et cycle Biologique des colonies. – Insectes Socieaux, 15/4: 375–388.

Torossian C. (1973): Les Echanges proctodéaux et relations antennaires chez la fourmi *Dolichoderus quadripunctatus* https://www.canal-u.tv/video/cerimes/les_echanges_proctodeaux_et_relations_antennaires_chez_la_fourmi_dolichoderus_quadripunctatus.9358

Torossian C. (1979): Importance quantitative des œufs abortifs d'ouvrières dans le bilan trophique de la colonie de la fourmi *Dolichoderus quadripunctatus*. – Insectes Sociaux, 26/4: 295–299.

Torossian C. (1987): Polymorphismus und Kastendifferenzierung bei Dolichoderinen: 657–667. – In: Schmidt G. (Hrsg.) (1987): Sozialpolymorphismus bei Insekten. Probleme der Kastenbildung im Tierreich. – Wissenschaftliche Verlagsges. m. b. H. Stuttgart, 974 S.

Wagner H. C., Schlick-Steiner B. C. & Steiner F. M. (2011): Ameisen am Wörtherseeufer: 203–211. – In: Honsig-Erlenburg W. & Petutschnig W. (Hrsg.) (2011): Der Wörthersee. Aus Natur und Geschichte. Ein Naturführer. – Verlag des Naturwissenschaftlichen Vereins für Kärnten, Klagenfurt, 416 S.

Wagner H. C. (2012): Revision der Ameisensammlung des Kärntner Landesmuseums (Hymenoptera: Formicidae). – Carinthia II, 202./222.: 545–600.

Wagner H. C. (2014): Die Ameisen Kärntens, Verbreitung, Biologie, Ökologie und Gefährdung. – Naturwissenschaftlicher Verein für Kärnten, Klagenfurt, 464 S.

ZAMG (Zentralanstalt für Meteorologie und Geodynamik) (2017): Jahrbücher. (Zugriff 09. 2018). https://www.zamg.ac.at/cms/de/klima/klimauebersichten/jahrbuch

Zormann J. (1998): Die Ameisenfauna des Wienerwaldes (Hymenoptera: Formicidae). – Wissenschaftliche Mitteilungen aus dem Niederösterreichischen Landesmuseum, 18: 285–326.

Anschrift der Autoren

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

Roman Borovsky BSc, Krobathgasse 2, 9020 Klagenfurt am Wörthersee
E-Mail: borovskyroman@gmail.com

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Carinthia II

Jahr/Year: 2019

Band/Volume: 209_129

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

Artikel/Article: Beitrag zur Biologie der Vierpunktameise Dolichoderus quadripunctatus (Linnaeus, 1771) (Hymenoptera: Formicidae) 467-480