

Schwarmverhalten von *Leptothorax tuberum* (FABRICIUS, 1775) im Freiland (Hymenoptera: Formicidae)

Alfred BUSCHINGER & Renate BUSCHINGER

Abstract

Swarming behaviour of *Leptothorax tuberum* (FABRICIUS, 1775) in the field. – On July 28, 2002 swarming behaviour of *Leptothorax tuberum* was observed in a pasture at ca 1350 m a.s.l., at Monte Baldo in Italy. Small groups of 2 - 10 males assembled on top of rock piles ca. 1 - 3 m in diameter and little higher than the surrounding grass. Only males were seen between about 09.30 and 10.30 (Central European Time), with temperatures of ca 20 °C and a light breeze, and alternating clouds and sunshine. Sometimes the males engaged in homosexual behaviour. The males tried to mount a female immediately after it was artificially put into a swarm. Squeezed females exposed in a swarm also elicited mounting behaviour of males. Male swarms were seen until ca 14.00, and alate as well as dealate females were found in the afternoon, crawling across rocks or trying to hide in rock crevices.

Key words: *Leptothorax tuberum*, swarming behaviour, ants, male aggregation syndrome, female calling syndrome.

Prof. Dr. Alfred Buschinger & Renate Buschinger, Institut für Zoologie der TU Darmstadt, Schnittspahnstr. 3, D-64287 Darmstadt, Deutschland. E-mail: buschinger@bio.tu-darmstadt.de

Einleitung

Über das Sexualverhalten von Ameisen existiert eine recht umfangreiche Literatur (vgl. HÖLLDOBLER & BARTZ 1985). Zu den besonders gut untersuchten Gruppen gehört die Tribus Formicoxenini, deren kleine Völker sich im Labor leicht halten und beobachten lassen. Dennoch weiß man über das Schwarmverhalten der meisten Arten noch nicht viel; insbesondere wurden nur wenige Freiland-Beobachtungen publiziert. Das hier beschriebene Schwarmverhalten von *Leptothorax tuberum* konnte nur durch Zufall beobachtet werden. Entsprechend bestand keine Möglichkeit zu geplantem, experimentellem Eingreifen. Es zeigt sich allerdings, dass das Sexualverhalten dieser Art mit dem verwandter Arten in Laborversuchen recht gut übereinstimmt, und dass offenbar viele Arten nicht ohne weiteres der Einteilung in das "female calling syndrome" bzw. das "male aggregation syndrome" von HÖLLDOBLER & BARTZ (1985) entsprechen.

Beobachtungen und Ergebnisse

Der besonders aufgrund seiner Vegetation berühmte Monte Baldo, ein während der Glazialzeiten eisfreier Höhenrücken (Nunatak) zwischen Gardasee und Etschtal, ist abgesehen von den mediterran gepräg-

ten Westhängen zum Gardasee hin ein bis in mittlere Höhen durch Buchenwälder charakterisiertes Gebiet. Zahlreiche Almen lassen eine starke Verkarstung erkennen; oberhalb von ca. 1600 m liegen im Wesentlichen nur noch von Felsriegeln und Schotterfluren durchsetzte Almflächen vor.

Am 28. Juli 2002 suchten die Verfasser (vergeblich) nach Sozialparasiten von *Tetramorium* sp. und von *Leptothorax* (*Myrafant*) *tuberum*. Letztere erwies sich als sehr häufig in Höhenlagen ab ca. 1300 m.

Am SW-Ende des Monte Baldo-Höhenzuges, östlich Prada, führt ein Wanderweg an der Cima Mandra vorbei südwärts Richtung Caprino Veronese. Im Bereich einer aufgelassenen Alm "Zocchi", auf ca. 1350 m, konnten ab ca. 09.30 MEZ (= 10.30 Mitteleuropäische Sommerzeit) kleine "Schwärme" von *Leptothorax*-Männchen beobachtet werden. Auf der von Rindern beweideten Almfläche befanden sich in Abständen von 5 - 20 m anstehende Kalkfelsen, auf die zumeist einige Lesesteine gehäuft waren. Die nur knapp über den Grasbewuchs aufragenden, etwa kniehohen Steinhaufen von 1 - 3 m Durchmesser beherbergten in Spalten viele Nester von *Leptothorax tuberum*. In den meisten Nestern befanden sich geflügelte Männchen und Weibchen.

Jeweils auf einem oder einigen wenigen exponierten Punkten der Steinhäufen liefen zwischen zwei und etwa zehn *Leptothorax*-Männchen umher. Nach kurzem Auffliegen landeten sie zumeist wieder im Bereich ihres "Schwarms". Nicht selten waren homosexuelle Aufreit-Versuche zu sehen. Die Temperatur betrug geschätzte 20 °C, es war leicht windig und abwechselnd sonnig oder leicht bewölkt.

Aus einem *L. tuberum*-Nest wurden einige geflügelte Weibchen entnommen. Mittels Pinzette wurden Weibchen einzeln zu einem "Schwarm" gesetzt, was sofort zu anhaltenden Aufreit-Versuchen durch 1 - 2 Männchen führte. Zu einer Verhängung kam es nicht, wahrscheinlich weil die Weibchen noch nicht paarungsbereit waren. Die Beobachtung konnte jedoch immerhin bestätigen, dass es sich bei den Männchen um *L. tuberum* handelte, und dass sie wahrscheinlich auf zufliegende oder zulaufende Weibchen "warteten". Zwei Weibchen wurden mittels Pinzette gequetscht, so dass die Inhalte der Hinterleibsdrüsen austraten, und ebenfalls auf einen "Schwarmplatz" gesetzt. Die starke Reaktion der Männchen weist eindeutig darauf hin, dass die Drüsen – wie bei anderen Arten der Tribus Formicoxenini (REDER & al. 1995) wahrscheinlich die Giftdrüse – ein Sexualpheromon enthalten.

Innerhalb einer Stunde (09.30 bis 10.30 MEZ) wurden abwechselnd etwa ein Dutzend der „Schwarmplätze“ kontrolliert. Es wurde jedoch kein Weibchen beobachtet. Im weiteren Verlauf des Tages konnten wir in Richtung Bocchetta di Naole bis auf ca. 1500 m wiederholt Männchen-Schwärme beobachten, bis ca. 14.00. Gleichzeitig wurden am frühen Nachmittag immer wieder einzelne geflügelte oder bereits entflügelte, wahrscheinlich begattete Weibchen von *L. tuberum* angetroffen, die anscheinend auf der Suche nach geeigneten Spalten zur Koloniegründung über die Felsflächen liefen oder bereits unter kleinen abgespaltenen Steinplatten Unterschlupf gefunden hatten.

Diskussion

Die hier beschriebenen Zufallsbeobachtungen können gewiss nur Hinweise auf den Ablauf des "Schwärmens" bei *L. tuberum* geben. Umfangreiche Untersuchungen zum Sexualverhalten verschiedener *Leptothorax* (*Myrafant*)-Arten liegen vor (von PLATEAUX 1978). Allerdings wurden die Völker im Labor gehalten, so dass Geschlechtstiere zu mehr oder weniger beliebigen Zeiten im Jahresablauf auftraten, und das "Schwärmen" wurde in geschlossenen Glasbehältern beobachtet. Für *L. tuberum* wird angegeben, dass das Schwarmverhalten zu einem Zeitpunkt vier

Stunden nach Sonnenaufgang bereits endete, und dass Verpaarungen bei 17,0 °C bis 17,5 °C auftraten (PLATEAUX 1978). Die Mehrzahl der untersuchten *Myrafant*-Arten, einschließlich *L. tuberum*, schwärmt nach diesen Untersuchungen am Vormittag, nur zwei von 13 Arten am Abend.

Ein weiterer Bericht über das Schwärmen einer europäischen *Myrafant*-Art findet sich bei BERNARD (1957). Die in dieser Arbeit neu beschriebene *L. carinthiacus* wurde von SCHULZ (1991) mit *L. sordidulus* MÜLLER, 1923 synonymisiert, so dass sich die Beobachtung des Schwarmverhaltens auf diese Art bezieht. BERNARD (1957) gibt die Beobachtungen von E. Hölzel in Viktring/Kärnten, 450 m, wieder: An einer besonnten Mauer kamen im August (27.8.1956) Geschlechtstiere aus Ritzen in der Mauer (Spalten in Beton). Paarungen erfolgten zwischen 15.30 und 17.30, an einem warmen und schwülen, aber nicht sonnigen Nachmittag. "Man kann nicht von einem Hochzeitsflug sprechen: Die Männchen laufen hier und da, fliegen kurz auf, und ergreifen die vorbei kommenden Weibchen. Sie bleiben zwischen 30 Sekunden und 1 Minute in Verhängung". – Dies entspricht weitgehend unseren Beobachtungen an *L. tuberum*, abgesehen von der Tageszeit.

HÖLLDOBLER & BARTZ (1985) unterscheiden zwei prinzipiell unterschiedliche Modi des Schwärmens bei Ameisen, (1) das "female calling syndrome" und (2) das "male aggregation syndrome". Im ersten Fall bleiben die Weibchen unweit des Nests und locken mittels Sexualpheromonen Männchen an. Dieses Verhalten soll besonders bei phylogenetisch ursprünglichen Arten vorkommen sowie bei manchen Sozialparasiten, und es ist bei Arten mit kleinen Kolonien verbreitet, die jährlich nur wenige Geschlechtstiere aufziehen. Das "male aggregation syndrome" dagegen ist typisch für phylogenetisch höher entwickelte Arten mit großen Völkern und der Produktion sehr zahlreicher Geschlechtstiere. Männchen versammeln sich bei solchen Arten an bestimmten Treffpunkten, wobei sie Sexualpheromone sezernieren. Weibchen fliegen diese Ansammlungen an, oft aus beträchtlichen Distanzen.

Wie lassen sich die bisherigen Beobachtungen aus der Tribus Formicoxenini hier einordnen? In dieser Verwandtschaftsgruppe finden sich fast alle Möglichkeiten. Einige Sozialparasiten betreiben Kopula im Nest und damit Inzucht (z.B. einige *Epimyrmica*-Arten; BUSCHINGER 1989). Andere Arten, besonders aus der Untergattung *Leptothorax* s.str. und den zugeordneten Sozialparasiten-Genera (*Harpagoxenus*, *Doronomyrmex*, *Formicoxenus*) entsprechen

gut dem "female calling syndrome" (z.B. BUSCHINGER 1968, 1976; FELKE & BUSCHINGER 1999). *Chalepoxenus*, eine der *Leptothorax*-Untergattung *Myrafant* nahe stehende Sklavenhalter-Gattung, schwärmt zumindest in Laborversuchen so ähnlich, wie es PLATEAUX (1978) für *Myrafant* Arten beschreibt und wie wir es (teilweise) bei *L. tuberum* beobachteten: Es bildet sich ein Männchen-Schwarm, in den Weibchen einfliegen bzw. -laufen, um dort begattet zu werden. Die Paarung findet wohl am Boden statt (EHRHARDT 1987). Dagegen wurden für die nordamerikanische *Leptothorax (Myrafant) longispinosus* Gifelschwärme beschrieben (LEPRINCE & FRANCOEUR 1986). Schließlich beschreiben HEINZE & al. (1995) für die nordamerikanische *Leptothorax (Dichothorax) pergandei* "local swarming flights", bei denen Männchen-Schwärme etwa 1,5 m über dem Boden gebildet werden, in die Weibchen einfliegen. Die Kopula erfolgt in der Luft, wie für das "male aggregation syndrome" charakteristisch; die Weibchen signalisieren ihre Begattungsbereitschaft allerdings durch ein Pheromon-Signal aus der Giftdrüse.

Ein ebenfalls recht heterogenes Bild ist von den selbständigen Arten der Untergattung *Leptothorax* s.str. bekannt: *L. muscorum* und *L. gredleri* scheinen gut dem "female calling syndrome" zu entsprechen (MAUNG 1990 und eigene Beobachtungen): Die Weibchen "sterzeln" in Nestnähe und locken Männchen mittels ihres Giftdrüsensekrets an. *Leptothorax acervorum* dagegen macht "Gifelschwärme" von zahlreichen Männchen. Weibchen stoßen hinzu, landen jedoch und sterzeln kurzfristig, wobei sie ebenfalls ihr Giftdrüsensekret als Sexualpheromon einsetzen (BUSCHINGER 1971, FRANKS & al. 1991). Eine zentralspanische Population von *L. acervorum* allerdings verhält sich wieder eher wie *L. muscorum* (FELKE & BUSCHINGER 1999).

Leptothorax tuberum zeigt also eine Art "male aggregation syndrome" im Kleinstformat. Man kann annehmen, dass bei dieser Form von Schwarmverhalten einzelne Geschlechtstiere nur gelegentlich über weitere Distanzen vom Wind verdriftet werden, so dass ähnlich wie bei den Arten mit "female calling syndrome" nur ein relativ geringer Genfluss zwischen entfernten Populationen erfolgt. Keine Hinweise gibt es bisher auf ein von den Männchen emittiertes Sexualpheromon.

Literatur

- BERNARD, F. 1957: Notes sur quelques *Leptothorax* d'Europe centrale avec description de *L. carinthiacus* n.sp. (Hym. Formicidae). – Bulletin de la Société Entomologique de France 62: 46-53.
- BUSCHINGER, A. 1968: „Locksterzeln“ begattungsbereiter ergatoider Weibchen von *Harpagoxenus sublaevis* NYL. (Hymenoptera, Formicidae). – Experientia 24: 297.
- BUSCHINGER, A. 1971: „Locksterzeln“ und Kopula der sozialparasitischen Ameise *Leptothorax kutteri* BUSCHINGER (Hym., Form.). – Zoologischer Anzeiger 186: 242-248.
- BUSCHINGER, A. 1976: Giftdrüsensekret als Sexualpheromon bei der Gastameise *Formicoxenus nitidulus* (NYL.) (Hym., Form.). – Insectes Sociaux 23: 215-226.
- BUSCHINGER, A. 1989: Evolution, speciation, and inbreeding in the parasitic ant genus *Epimyrmica* (Hymenoptera, Formicidae). – Journal of Evolutionary Biology 2: 265-283.
- EHRHARDT, W. 1987: Biosystematics of the slave-making ant genus *Chalepoxenus*. – In: EDER, J. & REMBOLD, H. (Hrsg.): Chemistry and biology of social insects. – Verlag J. Peperny, München, pp. 39-40.
- FELKE, M. & BUSCHINGER, A. 1999: Social organization, reproductive behaviour and ecology of *Leptothorax acervorum* (Hymenoptera, Formicidae) from the Sierra de Albarracin in central Spain. – Insectes Sociaux 46: 84-91.
- FRANKS, N.R., SENDOVA-FRANKS, A.B., SENDOVA-VASSILEVA, M. & VASSILEV, L. 1991: Nuptial flights and calling behaviour in the ant *Leptothorax acervorum* (FABR.). – Insectes Sociaux 38: 327-330.
- HEINZE, J., HÖLLDOBLER, B. & TRENKLE, S. 1995: Reproductive behavior of the ant *Leptothorax (Dichothorax) pergandei*. – Insectes Sociaux 42: 309-315.
- HÖLLDOBLER, B. & BARTZ, S.H. 1985: Sociobiology of reproduction in ants. – In: Fortschritte der Zoologie 31: 237-257.
- LEPRINCE, D.J. & FRANCOEUR, A. 1986: Hilltop swarming by ants (Hymenoptera: Formicidae) in southwestern Quebec and interspecific competition at the swarm marker. – Annals of the Entomological Society of America 79: 865-869.
- MAUNG, W. 1990: Investigations on the colony structure, colony founding, regulation of colony size and female production in *L. muscorum* (Hymenoptera: Formicidae). – Dissertation, Univ. Würzburg, 133 pp.
- PLATEAUX, L. 1978: Lessimage de quelques fourmis *Leptothorax*: Rôles de l'éclaircissement et de divers autres facteurs. Effet sur l'isolement reproductif et la répartition géographique. 1^{re} et 2^e Partie. – Annales des Sciences Naturelles, Zoologie, 12^e Série, 20: 129-164, 165-192.
- REDER, E., VEITH, H.J. & BUSCHINGER, A. 1995: Neuartige Alkaloide aus dem Giftdrüsensekret sozialparasitischer Ameisen (Myrmicinae: Leptothoracini). – Helvetica Chimica Acta 78: 73-79.
- SCHULZ, A. 1991: *Tetramorium semilaeve* (Hym.: Formicidae, Myrmicinae) und *Bothriomyrmex gibbus* (Hym.: Formicidae, Dolichoderinae) neu für Österreich sowie über die Verbreitung von *Leptothorax sordidulus* (Hym.: Formicidae, Myrmicinae). – Zeitschrift der Arbeitsgemeinschaft Österreichischer Entomologen 43: 120-122.