

Sklavenhaltung bei Ameisen

Susanne Foitzik*

Zusammenfassung

Alle Ameisen leben in Gemeinschaften, in denen sich Arbeiterinnen um den Nachwuchs der Königin kümmern. Dieses soziale Brutpflegeverhalten kann durch andere Arten ausgebeutet werden, eine Lebensweise, die als Sozialparasitismus bezeichnet wird. Sozialparasitismus kommt auch bei Bienen und Wespen vor, ist aber bei den Ameisen besonders häufig und vielgestaltig. Ein Drittel aller einheimischen Ameisenarten lebt entweder nur in der Gründungsphase oder zeitlebens sozialparasitisch. Sklavenhalterameisen rauben Puppen oder Larven verwandter Arten aus dem Mutternest, welche sich nach dem Schlupf als Sklavenarbeiterinnen aufopferungsvoll um die Nachkommen ihrer Unterdrücker kümmern. Sklavenhalterei ist in der Evolution der Ameisen mehrfach und in unterschiedlichen taxonomischen Gruppen entstanden, wobei meist nah verwandte Arten ausgebeutet werden. Sklavenhalterameisen haben vielfältige Anpassungen an ihre parasitische Lebensweise entwickelt. Diese reichen von Waffen (wie säbelförmigen Mandibeln und einem starken Giftstachel) über koordinierte Angriffsstrategien und chemischen Tricks (die die Angreifer verwenden, um sich zu tarnen) zu chemischen Kampfstoffen (Drüsensekrete, die das Wirtsverhalten so manipulieren, dass die Sklavenhalter das attackierte Wirtsnest gefahrlos ausrauben können). Die Ausbeutung der Wirte und die Fitnesskosten des Sozialparasitismus führen zur Evolution von Gegenanpassungen und letztlich zu einem sich hochschaukelnden Prozess, der als koevolutives Wettrüsten bezeichnet wird. Verteidigungsstrategien der Wirte können komplex und vielfältig sein und reichen von effektiver Feinderkennung, gefolgt von Gegenangriff oder Flucht, bis hin zur Sklavenrebellion, ein Verhalten bei dem versklavte Arbeiterinnen die Nachkommen ihrer Unterdrücker töten. Die Komplexität und Ausprägung der Verteidigungsanpassungen hängt dabei vom Selektionsdruck als dem Motor der Koevolution ab.

Summary

Slavery in ants. All ants live in social groups, in which workers care for the queen's offspring. This social brood care behavior can be exploited by other species; a life style, which has been called social parasitism. Social parasitism also occurs in bees and wasps, but it is especially common and diverse in ants. A third of all native ant species live either during the founding phase or life-long socially parasitic. Slavemaking ants steal heterospecific larvae or pupae from neighboring host nests, which once they emerge care as slave workers for the offspring of their oppressors. Slavery evolved repeatedly in ants and in diverse taxonomic groups. In most cases, social parasites exploit closely related species. Slavemaking ants developed diverse adaptations to their parasitic lifestyle. These include weapons, such as saber-shaped mandibles and a strong stinger, coordinated behavioral strategies and chemical tricks, such as mimicking the host odor to facilitate nest infiltration, or chemical weapons, such as glandular secretions, which manipulate the hosts' behavior in such a way that the slavemakers can rob the host nest without risk. Host exploitation and the fitness costs of social parasitism lead to the evolution of counter-adaptations and in the end to an endless process of reciprocal adaptation, which has been described as

* Foitzik, Susanne, Prof. Dr., Johannes-Gutenberg-Universität Mainz, Institut für Zoologie, Abteilung Evolutionsbiologie, Johann-von-Müller-Weg 6, 55128 Mainz; foitzik@uni-mainz.de

a co-evolutionary arms race. Host defense strategies can be complex and diverse and include effective enemy recognition, counter attack or flight and also slave rebellion, which described the behavior of enslaved workers which attack their oppressors' brood to kill them. The complexity and expression of these defense traits depends on the selection pressure exerted by the parasite, which is the motor of this coevolution.

Einführung

Sklavenhaltung bei Ameisen ist ein Phänomen, welches schon lange die Menschen fasziniert. Die erste Beschreibung ist über 200 Jahre alt (Huber 1810) und auch Charles Darwin schrieb 1859 in seinem Buch »Über den Ursprung der Arten«: »Die Herren (Sklavenhalter) sind so völlig hilflos, dass wenn man sie ohne Sklaven, aber mit Nahrung und ihren eigenen Larven und Puppen, um sie zur Arbeit anzuregen, einsperrt, dann taten sie gar nichts. Sie konnten nicht einmal sich selber füttern und viele von ihnen verhungerten. Wenn man jedoch eine einzelne Sklavenameise hinzugibt, fing diese sofort an zu arbeiten, fütterte und rettete die überlebenden Sklavenhalter.«

Das Faszinierende dabei ist der Verlust des Sozialverhaltens, d. h. die Unfähigkeit von Sklavenhaltern, sich selber zu versorgen. Sklavenhalterarten stammen von sozialen Ameisenarten ab, haben aber das normale Sozialverhalten verloren, da sie das Brutpflegeverhalten anderer ausnutzen. Vergleichbar zu Brutparasiten, die die elterliche Brutfürsorge ihrer Wirte ausnutzen – der Kuckuck legt seine Eier in die Nester anderer Vogelarten, die diese ausbrüten und anschließend die Jungtiere großziehen –, beuten Sozialparasiten das Sozialverhalten anderer sozialer Insekten aus (Davies et al. 1989).

Innerartlicher und zwischenartlicher Parasitismus

Sklavenhaltung innerhalb einer Art (intraspezifischer Parasitismus) kommt z. B. bei den Honigtopfameisen vor. Diese territorialen Ameisen leben in den Wüstengebieten im Südwesten der USA und in Mexiko. Ihr Name stammt von den Nektar speichernden Arbeiterinnen ab, die einer eigenen Kaste angehören und wie Honigtöpfe an der Decke ihrer Nester hängen. Treffen die Arbeiterinnen zweier Kolonien aufeinander, kommt es häufig zu Territorialstreitigkeiten (Hölldobler & Lumsden 1980). Stellt eine Kolonie fest, dass

sie viel volkreicher ist als die andere, überfällt sie das schwächere Nest und stiehlt die Honigtöpfe.

Bei dem Überfall werden aber auch Larven und Puppen gestohlen und in das siegreiche Nest getragen. Die neuen Arbeiterinnen, die aus der gestohlenen Brut schlüpfen, verhalten sich, als wären sie im Mutternest, und arbeiten für die siegreiche Kolonie. Da die Arbeiterinnen nicht der eigenen Mutter, sondern einer unverwandten Königin helfen, ziehen sie aus ihrem Verhalten keinen evolutiven Vorteil, weshalb man von Versklavung spricht. Die Versklavung von Arbeiterinnen konnte mit genetischen Methoden nachgewiesen werden, die zeigten, dass in vielen Honigtopfkolonien Arbeiterinnen leben, die von unterschiedlichen Königinnen abstammen, obwohl die Kolonien nur eine Königin enthalten (Kronauer et al. 2003). Untersuchungen an Arten mit innerartlichem Parasitismus können helfen zu verstehen, unter welchen Umständen (wie z. B. Territorialität) zwischenartlicher Sozialparasitismus in der Evolution entstanden ist, da Sozialparasiten sich meist aus einem gemeinsamen Vorfahr mit ihren Wirtsarten entwickelt haben.

Zwischenartlicher (interspezifischer) Parasitismus tritt bei Ameisen sehr häufig auf. Mehr als 250 Arten aus fünf verschiedenen Unterfamilien zeigen dieses ausbeuterische Verhalten, welches offensichtlich wiederholt in der Evolution entstanden ist. Mehr als ein Drittel der 154 mitteleuropäischen Arten sind sozialparasitisch, wobei 20 % nur in der Gründungsphase parasitisch sind, während 15 % zeitlebens sozialparasitisch leben (Seifert 2007). Zwischenartlicher Sozialparasitismus kommt auch bei Wespen (sog. »Kuckuckswespen« bei Feldwespen und Echten Wespen) und bei Bienen vor (Kaphonigbiene *Apis mellifera capensis*; allodapine Bienen [Apidae: Allodapini]; Kuckuckshummeln [Apidae: Bombini] mit 30 Arten¹).

1 vgl. in diesem Band: Ayasse, M. 2014. Chemische Kommunikation bei Hummeln, S. 17–28.

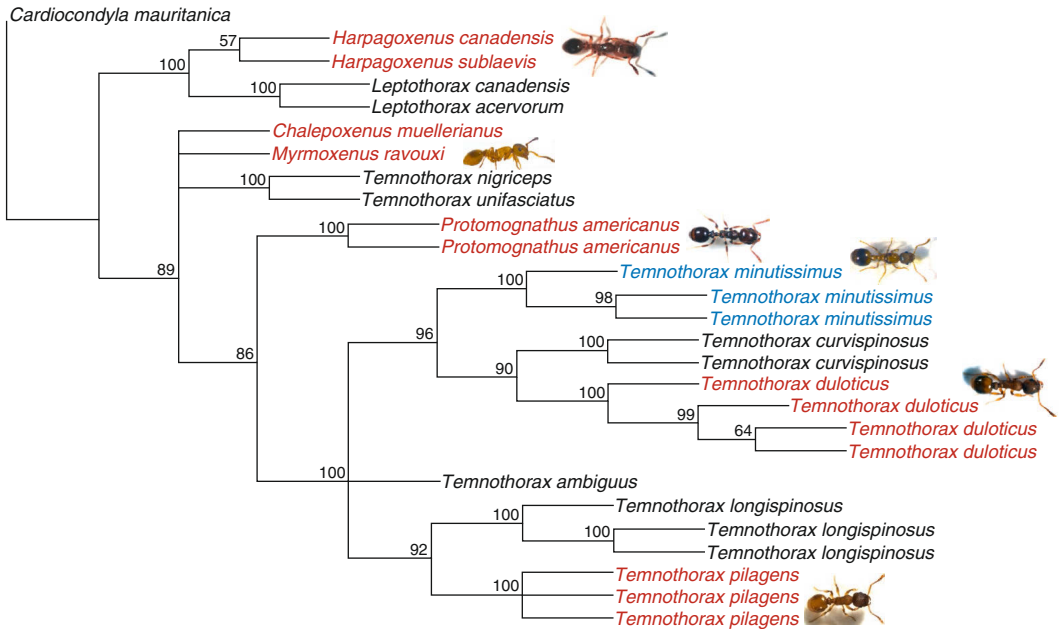


Abb. 1. Phylogenetisches Schema (Ausschnitt) der Tribus Formicoxenini (Knotenameisen [Myrmicinae]). Rot: Sklavenhalter, blau: Inquiline, schwarz: Wirtsarten. Basierend auf genetischen Daten: Locus CO I und II (1386 bp), Auswertung mit PAUP 4.0, 2000 bootstraps. – Nach Beibl et al. (2005).



Abb. 2. Zwei Königinnen der arbeiterrlosen Inquilinenart *Temnothorax minutissimus* mit ihrer *T.-curvispinosus*-Wirtskönigin (Mitte, groß). Diese Sozialparasiten lassen die Wirtskönigin am Leben, beuten aber die Arbeitskraft der Wirtsarbeiterinnen aus, um ihre Nachkommen (ausnahmslos Jungköniginnen und Männchen) großziehen zu lassen. – Foto: Arbeitsgruppe S. Foitzik.



Abb. 3. Arbeiterin (oben) und Königin (unten, mit *Temnothorax-unifasciatus*-Sklaven) der einheimischen Sklavenhalterart *Myrmoxenus ravouxi*. Nach der Paarung schleichen sich Königinnen dieser Sklavenhalterart in Wirtsnester ein und erdrücken die Wirtskönigin, um ihren Platz einzunehmen. Die Wirtsarbeiterinnen reagieren nicht auf den oft wochenlang andauernden Mord ihrer Mutter. – Fotos: Arbeitsgruppe S. Foitzik.

Evolution des Sozialparasitismus

Emery hat bereits 1909 beobachtet, dass Sozialparasiten meist nah mit ihnen verwandte Arten ausbeuten. Er ging davon aus, dass sich in der Evolution eine Art in eine parasitische Art und eine Wirtsart aufspaltet. Stammbaumanalysen bestätigen dies, wobei aber nicht immer die Schwesterart betroffen ist, sondern mitunter weiter entfernt verwandte Arten (Abb. 1, Beibl et al. 2005). *Protomognathus americanus* beispielsweise, eine Sklavenhalterart, die in Nordamerika vorkommt, beutet drei nah miteinander verwandte Wirtsarten aus, *Temnothorax curvispinosus*, *T. ambiguus* und *T. longispinosus*. Der Sklavenhalter ist die Außengruppe zu der Wirtsgruppe, wobei zwei der Wirtsarten auch noch je eine Sklavenhalterschwesterart aufweisen. In dieser kleinen Verwandtschaftsgruppe ist Sklavenhalterei somit dreimal unabhängig entstanden, wobei *P. americanus* eine stammesgeschichtlich ältere Art ist, während *Temnothorax duloticus* und *T. pilagens* jüngere Sklavenhalterarten sind.

Temporärer Sozialparasitismus

Temporäre Sozialparasiten leben nur während der Nestgründungsphase parasitisch. Die Königin von *Lasius reginae* z. B. dringt in ein Wirtsnest von *L. alienus* ein und tötet die viel größere Wirtskönigin durch einen Kehlbiss. Nach einiger Zeit ersetzen die eigenen Arbeiterinnen nach und nach die sterbenden Wirtsarbeiterinnen, die solange als Sklaven arbeiten. In der Gründungsphase treten also gemischte Kolonien auf, später besteht die Kolonie allein aus dem Parasiten. Die Arbeiterinnen der Sozialparasiten sind noch in der Lage, alle normalen Tätigkeiten durchzuführen.

Permanenter Sozialparasitismus

Bei den permanent, also Zeit ihres Lebens parasitisch lebenden Ameisen gibt es zum einen die Inquilinen², die teilweise die Arbeiterinnenkaste völlig verloren haben (Buschinger 2009). Sie sind daher im eigentlichen Sinn keine sozialen

Insekten mehr, da es nur noch Königinnen und Männchen gibt. Die Königinnen dringen nach der Paarung in Wirtsnester ein. Meistens lassen sie die Wirtsköniginnen am Leben, legen aber Eier, die von den Wirtsarbeiterinnen großgezogen werden (Abb. 2). Hier bleibt das Wirtsnest am Leben, aber das Brutpflegeverhalten der Arbeiterinnen wird ausgebeutet. Andere Inquilinenarten töten die Wirtskönigin und ziehen in den Monaten bis wenigen Jahren danach, bis die letzte Wirtsarbeiterin gestorben ist, 2–3 Generationen an neuen Geschlechtstieren groß.

Die zweite Gruppe der permanenten Sozialparasiten stellen die Sklavenhalter dar, die eigene Arbeiterinnen haben und auf Sklavenraubzüge gehen. Ihr Lebenszyklus beginnt mit dem Ausfliegen einer Sklavenhalterkönigin, die nach der Paarung in ein neues Wirtsnest eindringen muss. Je nach Sklavenhalterart versucht die Sklavenhalterkönigin, von den Wirtsarbeiterinnen akzeptiert zu werden, wie bei der einheimischen Art *Myrmoxenus ravouxi* (Abb. 3), oder sie vertreibt oder tötet sie. Dies geschieht dann zu einem Zeitpunkt, an dem in dem Nest Arbeiterinnenpuppen vorhanden sind. Kurze Zeit später schlüpfen die Arbeiterinnen und lernen in den Tagen nach dem Schlupf den Geruch der Parasitenkönigin. Sie erkennen diese Königin als ihre eigene an und helfen ihr, ihre eigene Brut großzuziehen. Im Jahr darauf gibt es erste Sklavenhalterarbeiterinnen, die nicht mehr selbst arbeiten, sondern Nester in der Umgebung erkunden, diese attackieren, die Wirtsbrut stehlen und in das eigene Nest integrieren. Auf diese Weise kann ein Sklavenhalternest 10–15 Jahre leben, wobei die Arbeiterinnen aus verschiedenen Wirtsnestern zusammengestohlen werden. Da jedes Jahr mehrere Raubzüge in der Umgebung erfolgen und die Wirtsnester dies teilweise nicht überleben, können die Sklavenhalter ihre Wirtspopulation stark beeinflussen (Foitzik & Herbers 2001; Foitzik et al. 2009). In Ameisengemeinschaften mit dem Sklavenhalter *Protomognathus americanus* kommen auf 6 Wirtsnester 1 Sklavenhalternest (Herbers & Foitzik 2002).

Übernahme der Wirtskolonie

Die Nestübernahme findet oft offen aggressiv statt und stellt eine sehr risikoreiche Lebensphase für die junge Sklavenhalterkönigin dar. Allerdings sind Sklavenhalterköniginnen auch

2 Inquilinen: arbeiterinnenlose Sozialparasiten, die ihren gesamten Lebenszyklus in fremden Wirtsnestern verbringen.

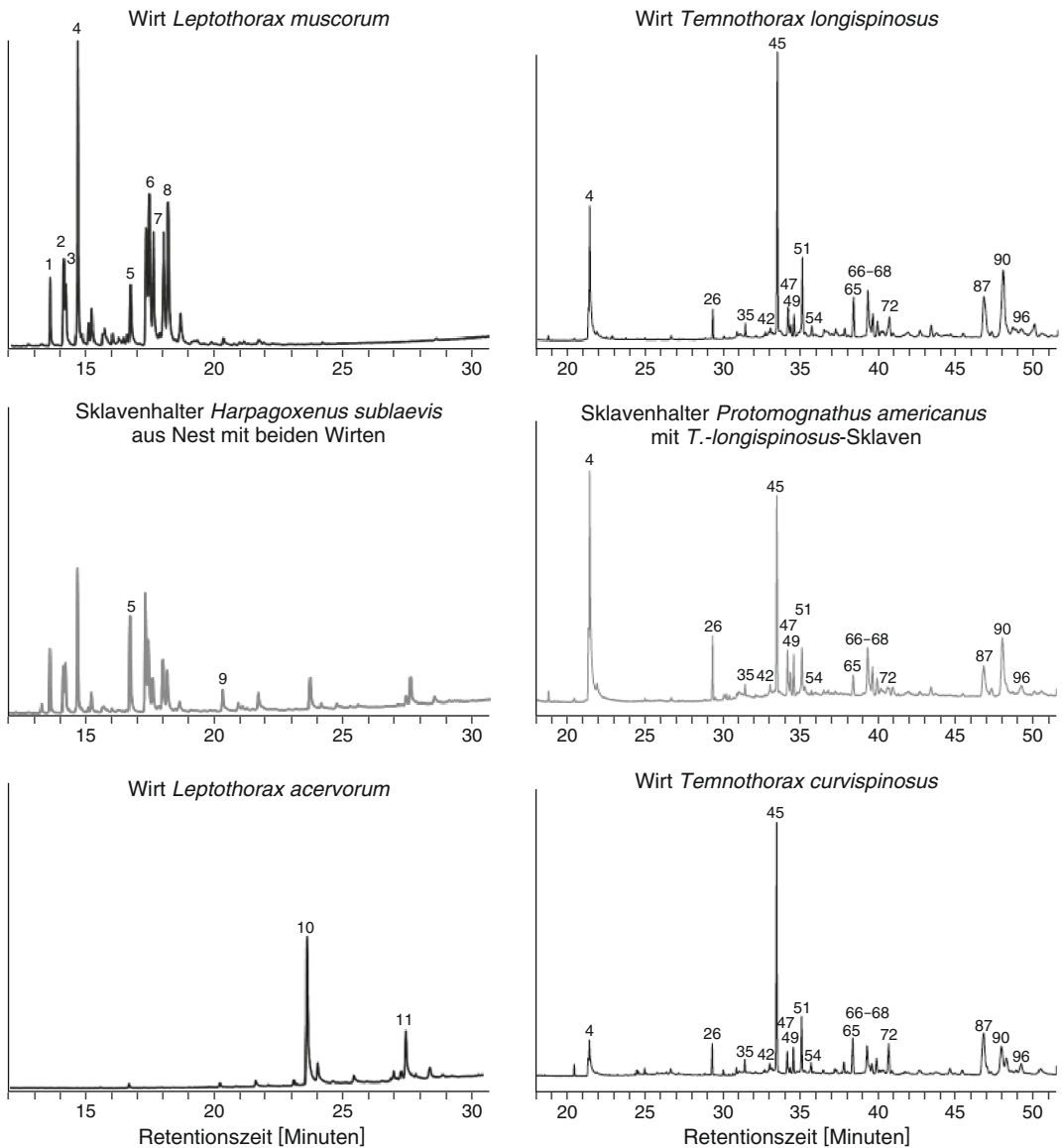


Abb. 4. Kohlenwasserstoffprofile von zwei Sklavenhalterarten (jeweils Mitte) und ihrer beiden Wirtsarten (jeweils darüber und darunter). – Nach Bauer et al. (2010), Brandt et al. (2005).

für diesen Kampf ausgestattet: *Harpagoxenus sublaevis*-Königinnen haben z. B. sehr scharfkantige, scherenartige Mandibeln, mit denen sie beim Eindringen in das Wirtsnest den Arbeiterinnen die Beine abtrennen können. Da sich die Arbeiterinnen heftig wehren, ist nicht jede Nestübernahme erfolgreich.

Wie den Hummeln (vgl. Beitrag Ayasse (2014) in diesem Band) stehen den Sklavenhalterköni-

ginen verschiedene chemische Strategien bei der Kolonieübernahme zur Verfügung. Da Ameisen sich chemisch orientieren, werden eindringende Sklavenhalter meist an ihrem Kohlenwasserstoffprofil auf der Kutikula erkannt. Die Sklavenhalter versuchen daher die chemischen Profile ihrer Wirte nachzuahmen (»chemische Mimikry«) oder anzunehmen. Eine Amazonenameisen-Königin (*Polyergus*) z. B. hat vor der Nestübernahme kein

eigenes Duftprofil (sog. »Geisterameise«), was ihr das Eindringen in das Nest ermöglicht. Sie dringt dann gezielt in die Kammer der Königin ein, bringt diese um, reibt sich an ihr und nimmt dadurch den Geruch der Königin an (Johnson et al. 2001). Sklavenhalterköniginnen und Arbeiterinnen übernehmen in vergleichbarer Weise auch die Kohlenwasserstoffe von der Kutikula ihrer Sklaven, um sich beim Eindringen in die Wirtsnester zu tarnen (Abb. 4).

Sklavenhalter besitzen zum Kampf geeignete Mundwerkzeuge. Die Mandibeln können dabei säbelförmig sein, um die Kutikula des Wirtes zu zerstechen, oder Säge- oder Schneidemandibeln sein, um die Extremitäten der Wirt abzuknippen. Neben diesen mechanischen Werkzeugen werden auch chemische Waffen benutzt. Häufig ist die Dufour-Drüse am Hinterleib vergrößert und produziert ein sog. Propaganda-Pheromon. Die eindringende Königin beschmiert damit die Wirtsarbeiterinnen (Brandt et al. 2006). Das Sekret löst aggressives Verhalten aus, die damit beschmierten Arbeiterinnen werden von ihren eigenen Nestgenossen attackiert und das Nest wird durch diese innerkolonialen Kämpfe weiter geschwächt. Außerdem besitzen Sklavenhalterköniginnen einen sehr starken Giftstachel.

Sklavenraubzüge

Nachdem eine Kundschafterameise ein Wirtsnest entdeckt hat, rekrutiert sie für den Angriff ihre Nestgenossinnen. Diese Rekrutierung kann chemisch mittels einer ausgelegten Spur erfolgen wie bei *Myrmoxenus ravouxi* (Buschinger et al. 1980). Eine Amazonenameisen-Kolonie bei einem Raubzug auf ein Waldameisenest kann über 80 m lang sein. Zum anderen kann die Rekrutierung mittels eines Tandemlaufes erfolgen wie zum Beispiel bei *Harpagoxenus sublaevis*; (Buschinger 1968); dabei führt ein Kundschafter eine andere Sklavenhalterin zu einem Raubzug. Wenn die Wirt merken, dass ihr Nest attackiert wird, versuchen sie ihre Brut schnell in Sicherheit zu bringen. Gelingt dies nicht, wird sie vom Sklavenhalter oder den mitrekrutierten Sklaven abtransportiert. Ist die neu erbeutete Brut im Sklavenhalternest geschlüpft, reißt sie sich in die Sklavenschaft ein und übernimmt die Brutpflege und Nestversorgung.



Abb. 5. Eine Sklavenhalterarbeiterin *Temnothorax pilagens* (links) interagiert mit einer Sklavenarbeiterin der Art *T. ambiguus* (rechts). – Foto: Arbeitsgruppe S. Foitzik.

Die Ninja-Ameise *Temnothorax pilagens*

Obwohl Sklavenhalterameisen schon lange bekannt sind, werden immer noch neue Arten entdeckt. So wurde in diesem Jahr die nordamerikanische Art *Temnothorax pilagens* beschrieben, die von der Presse auch als Ninja-Ameise bezeichnet wird (Seifert et al. 2014). Das Besondere an dieser Art ist, dass die Raubzüge entweder friedlich ablaufen oder eskalieren. Im ersten Fall reagieren die überfallenen Wirt nicht aggressiv und helfen sogar dem Sklavenhalter, die Brut ins Sklavenhalternest zu tragen (Abb. 5). Auch erwachsene Wirtsarbeiterinnen werden in Folge versklavt. Wenn ein Raubzug dagegen eskaliert, stechen die Sklavenhalter in kürzester Zeit sämtliche Wirt tot. Unklar ist, warum die Raubzüge so unterschiedlich verlaufen und warum es dem Sklavenhalter häufig gelingt, keine Aggression bei den Wirten *Temnothorax longispinosus* und *T. ambiguus* auszulösen. Wir haben dazu verschiedene Verhaltensexperimente durchgeführt und konnten zeigen, dass der Sklavenhalter sogar eine geringere Aggression auslöst als Wirtsarbeiterinnen (Kleeberg, persönl. Mitteilung). Chemische Analysen zeigen, dass der Sklavenhalter ein artspezifisches Profil trägt, an dem er erkannt werden könnte. Es handelt sich also nicht um chemische Mimikry oder Insignifikanz, sondern vermutlich um irgendeine Art der chemischen Manipulation, mit der die Sklavenhalter die Aggression der Wirt stark herunterregeln.

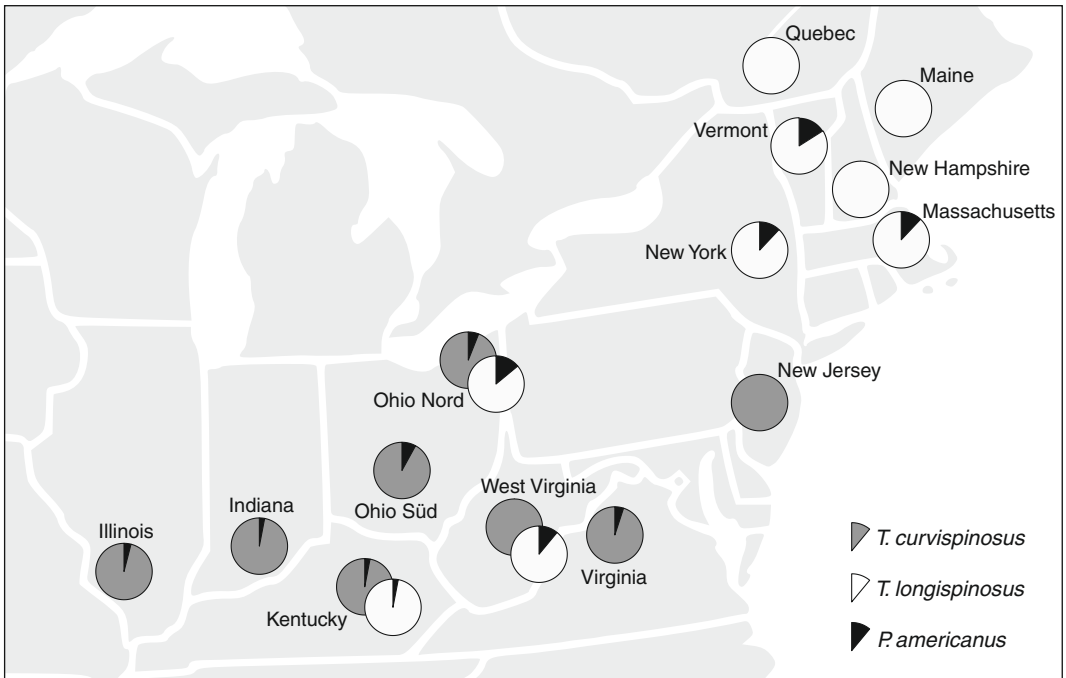


Abb. 6. Verbreitungsgebiet des Sklavenhalters *Protomognathus americanus* und seiner Wirtsarten *Temnothorax longispinosus* und *T. curvispinosus* im Osten der USA und Kanada (Quebec). – Nach Jongepier et al. (2014).



Abb. 7. Kolonien des Sklavenhalters *Protomognathus americanus* sind sehr klein und bewohnen häufig hohle Eicheln (oben links) am Waldboden. Sie enthalten neben der Sklavenhalterkönigin (unten links) und den Sklavenhalterarbeiterinnen (oben, Mitte) Sklaven von bis zu zwei Wirtsarten. Diese Kolonie enthält Sklaven der Art *Temnothorax curvispinosus* (gelb) und *T. longispinosus* (schwarz) – Foto: Arbeitsgruppe S. Foitzik.



Abb. 8. Arbeiterinnen der Wirtsart *Temnothorax longispinosus* attackieren eine eindringende Sklavenhalterameise der Art *Protomognathus americanus* (Mitte unten) – Foto: Arbeitsgruppe S. Foitzik.

Der Sklavenhalter *Protomognathus americanus* und seine *Temnothorax*-Wirte

Die meisten Untersuchungen, die meine Arbeitsgruppe an Sklavenhaltern durchgeführt hat, hatten den Sklavenhalter *Protomognathus americanus* im Fokus. Diese obligate Sozialparasitenart und ihre drei Wirtsarten *Temnothorax ambiguus*, *T. longispinosus* und *T. curvispinosus* kommen im Nordosten der USA und in Kanada vor, von Ontario bis Virginia und westlich bis Illinois und Michigan (Abb. 6).

Die Kolonien von *P. americanus* sind sehr klein. Die gesamte Kolonie mit im Schnitt fünf Sklavenhaltern und 30 Sklavenarbeiterinnen passt in eine hohle Eichel (Abb. 7). Diese Ameisen leben auf dem Waldboden in Hohlräumen von hölzernen Nistgelegenheiten wie Ästen, Stöckchen, Eicheln oder Nüssen. Auch wenn diese Ameisenkolonien nicht so eindrucksvoll sind wie die der über 1500 Tiere zählenden Amazonenameisen, so haben sie doch Vorteile für die Forschung. Uns ist es möglich, mehrere hundert bis tausend Kolonien der Sklavenhalter und ihrer Wirtsarten im Feld zu sammeln und ihr Verhalten im Detail im Labor zu studieren.

Wir konnten zeigen, dass der Einfluss von *P. americanus* auf seine Wirtspopulationen sehr groß ist. Pro Jahr werden ein Drittel der Wirtsnester von Sklavenhaltern attackiert und viele der Nester überleben den Raubzug nicht (Herbers & Foitzik 2002, Foitzik et al. 2009). In der Umgebung von Sklavenhalternestern sinkt die Nestdichte der Wirte um bis zu 40 %. Auch die Lebenserwartung

der Wirtskolonien wird stark reduziert (Foitzik et al. 2001, 2009). Die Wirte stehen daher unter hohem Selektionsdruck, sich gegen diese Ausbeutung zu wehren. Dies kann zu einem koevolutionären Wettlaufen führen (Dawkins & Krebs 1979, Van Valen 1973): Während die Wirte versuchen, immer bessere Abwehrmechanismen zu entwickeln, entwickelt der Parasit Gegenanpassungen, um die Wirtsabwehr zu umgehen (Foitzik et al. 2001).

Ähnliche koevolutionäre Wettläufe wurden auch bei den Brutparasiten der Vögel und ihren Wirten gezeigt. Wirtsarten des Kuckucks z. B. haben irgendwann angefangen, anders aussehende Eier abzulehnen. Darauf hat der Kuckuck eine Eimimikry entwickelt, also das Aussehen der Wirtseier nachgeahmt. Dies hat wiederum dazu geführt, dass einige Wirte gelernt haben, Kuckucksjungen zu erkennen und nicht angepasste Jungtiere abzulehnen (Langmore et al. 2003).

Welche Art von Abwehrmechanismen finden wir bei den Wirten der Sklavenhalterameisen? Während der parasitischen Nestübernahme kann eine optimale Feinderkennung (Alloway 1990) wichtig sein, um schnell flüchten zu können oder um das Nest offen aggressiv zu verteidigen (Paminger et al. 2011). Die kleineren Wirtsarbeiterinnen greifen dabei gemeinsam die Sklavenhalter an (Abb. 8). Es kann zu chemischen Anpassungen kommen, z. B. indem der Wirt versucht, sein chemisches Duftprofil zu verändern, sodass er von dem Sklavenhalter nicht identifiziert werden kann (Brandt et al. 2006). Auf die Frage, inwieweit Arbeitsteilung eine Rolle spielen kann, wird im Folgenden noch eingegangen. Nach der Nestübernahme kann es zu einer Sklavenrebellion kommen (Achenbach & Foitzik 2009).

Geografisches Mosaik der Koevolution

Die Koevolution läuft über das Verbreitungsgebiet interagierender Arten nicht überall gleich ab. Ihre Intensität und Richtung variiert zwischen Gebieten. Wir unterscheiden so genannte koevolutionäre Hot Spots, wo die Interaktionen zwischen Wirt und Parasit intensiv sind, und Cold Spots, wo sie schwach ausgeprägt sind (Thompson 1994, 1999). Über genetische Analysen konnten wir zeigen, dass bei *P. americanus* und seinen Wirten eine hohe genetische Variabilität vorliegt und die Populationen sich genetisch unterscheiden (Brandt et al. 2007, Pennings et al.

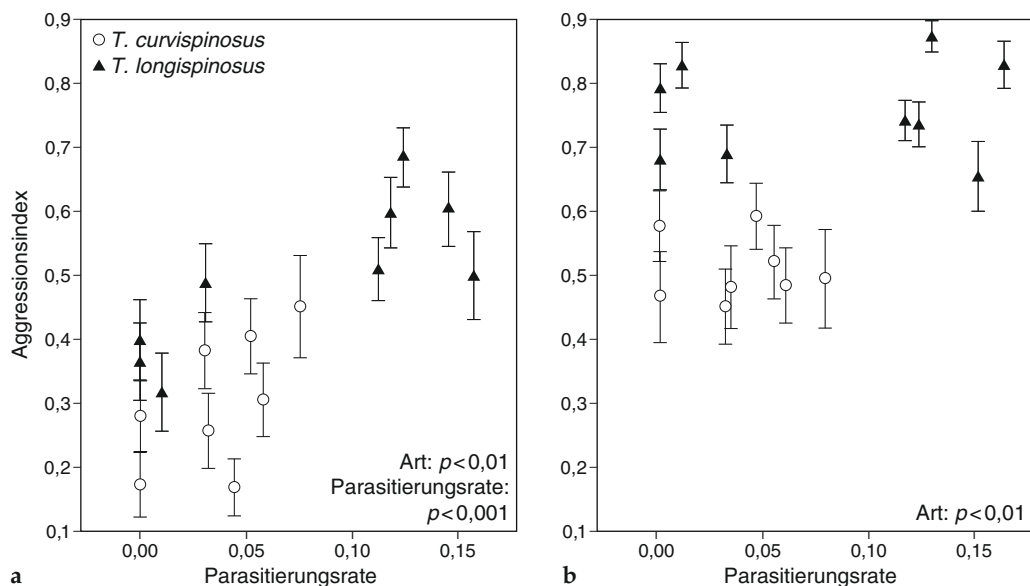


Abb. 9. Aggressive Reaktion (Aggressionsindex) der Wirtsarten *Temnothorax curvispinosus* und *T. longispinosus* auf einen nestfremden Artgenossen (a) und auf einen Sklavenhalter *Protomognathus americanus* (b) in Abhängigkeit von der Parasitierungsrate. – Kleeberg et al. (eingereicht).

2011). Diese Einschränkung im Genfluss erlaubt jeder Population eine gewisse Unabhängigkeit, um eigene Abwehrmerkmale zu entwickeln, deren Ausprägung vom lokalen Parasitendruck abhängen sollte. Wir konnten nun in einer großangelegten Studie mit zwei Wirtsarten und 17 Populationen zeigen, dass die Ausprägung bestimmter Abwehrstrategien in der Tat mit der lokalen Häufigkeit des Sklavenhalters kovariiert (Kleeberg et al. eingereicht). So nimmt mit der Parasitierungsrate die Aggression gegenüber fremden Artgenossen zu, während die Aggression gegenüber dem Sklavenhalter immer maximal hoch bleibt (Abb. 9). Das liegt vermutlich daran, dass eine hohe Aggression gegen Artgenossen mit Kosten verbunden ist und diese Investition sich nur lohnt, wenn sie mit Vorteilen, wie einer besseren Sklavenhalterabwehr, verknüpft ist. Eine starke Aggression gegenüber dem Sklavenhalter kann Vorteile bringen, wenn dieser in der Population vorkommt. Ist der Sozialparasit jedoch abwesend, kann eine hohe Aggression gegenüber diesem Feind nicht mit Kosten verbunden sein, da der Wirt ja gar nicht auf den Parasiten trifft.

Wir konnten experimentell belegen, dass eine hohe Aggression gegenüber Artgenossen tatsächlich vorteilhaft in Interaktionen mit dem Sklavenhalter ist (Pamminger et al. 2012, Kleeberg

et al. 2014). In Feldmanipulationsversuchen konnten aggressivere Kolonien seltener übernommen werden bzw. bei einer Nestübernahme durch die Sklavenhalterkönigin mehr Brut retten. In Labor-experimenten konnten gewarnte Kolonien bei einem Raubzug ebenfalls mehr Brut retten, wenn sie einen höheren Aggressionslevel aufwiesen (Abb. 10a). Wurden sie jedoch nicht rechtzeitig gewarnt, hat die Aggression nicht geholfen (Abb. 10b). Das heißt, es gibt eine Interaktion zwischen der Information (»Sklavenhalter vor der Tür«) und der Aggression als Gruppeneigenschaft (Kleeberg et al. 2014).

Weitere Verhaltensveränderungen mit der Parasitierungsrate konnten in Versuchen gezeigt werden, in denen ein Sklavenhalter in eine Wirtskolonie eindrang (Jongepier et al. 2014). Es zeigte sich, dass kooperative Verteidigungsstrategien wie z.B., dass viele Arbeiterinnen gemeinsam einen Sklavenhalter festhalten (Abb. 11a), mit zunehmender Parasitierungsrate abnehmen. Dies war zunächst überraschend, kann aber erklärt werden. In Gebieten, in denen der Sozialparasit sehr häufig ist, sind Sklavenhalternester groß und es ist daher wenig effektiv, zu versuchen die viel stärkeren Sklavenhalter einzeln festzuhalten, da für die Überwindung eines Sklavenhalters mindestens sechs Wirtsarbeiterinnen benötigt

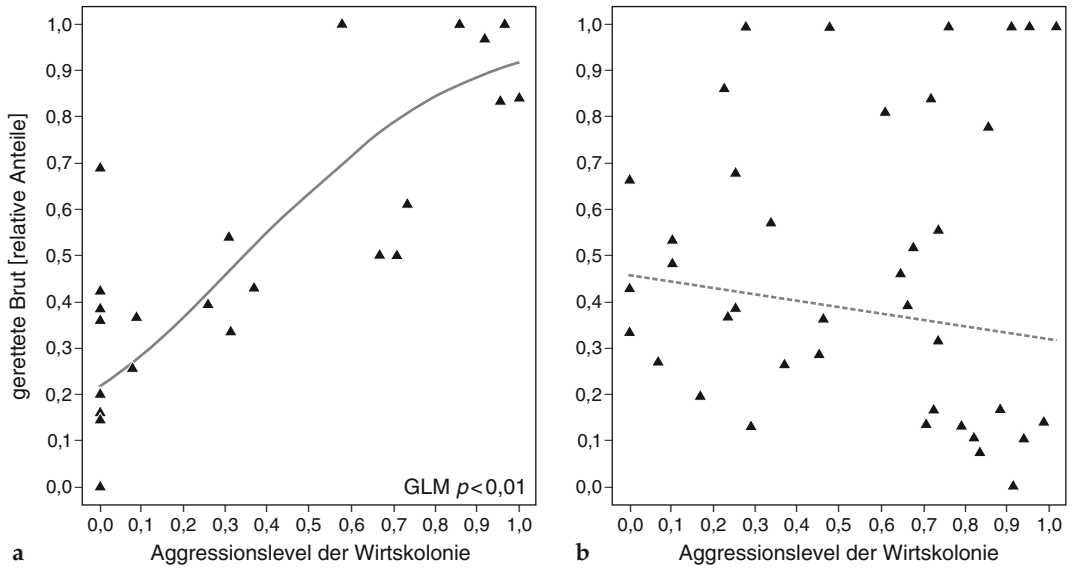


Abb. 10. Gerettete Brut (relative Anteile) von *Temnothorax longispinosus* in Abhängigkeit vom Aggressionslevel der Wirtskolonie, mit (a) und ohne (b) vorherigen Kontakt mit dem Sklavenhalter *Protomognathus americanus*. – Verändert nach Kleeberg et al. (2014).

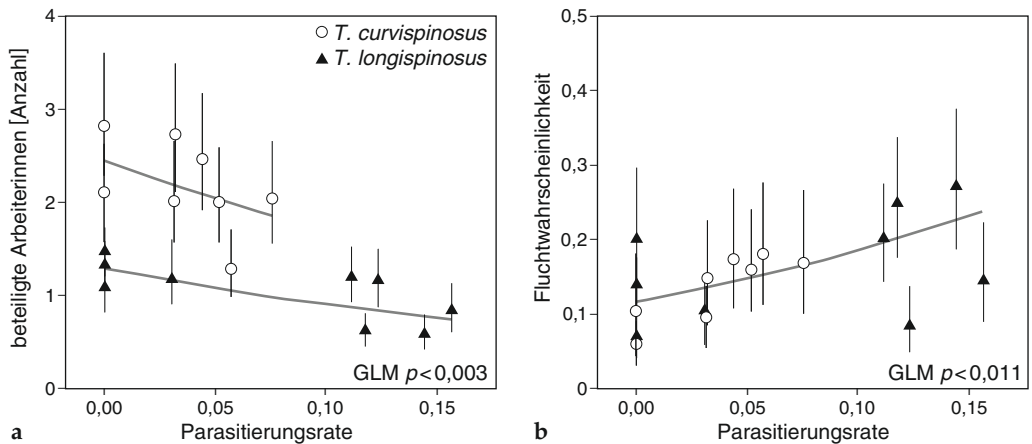


Abb. 11. Veränderungen in der Reaktion auf einen eindringenden Sklavenhalter bei Wirtskolonien der Arten *Temnothorax curvispinosus* und *T. longispinosus* mit der Parasitierungsrate der Population. Die Anzahl der bei der Immobilisierung der Sklavenhalter beteiligten Arbeiterinnen sinkt (a) und die Fluchtwahrscheinlichkeit steigt (b) mit der Parasitierungsrate durch *Protomognathus americanus*. – Jongepier et al. (2014).

werden. Nur wenn die Sklavenhalternester nur aus sehr wenigen Tieren bestehen, macht diese Verteidigung Sinn. In Gebieten mit vielen großen Sklavenhalterkolonien war stattdessen die Wahrscheinlichkeit höher, dass die Kolonie auf das Eindringen des Sklavenhalters mit Flucht

reagierte (Abb. 11b), d.h., statt den Sklavenhalter festzubinden, verlassen die Wirte das Nest und retten dabei die Brut. Zunehmender Parasitierungsdruck führt demnach zu einer Verschiebung des Wirtsverhaltens von Kampf zu Flucht (Jongepier et al. 2014).

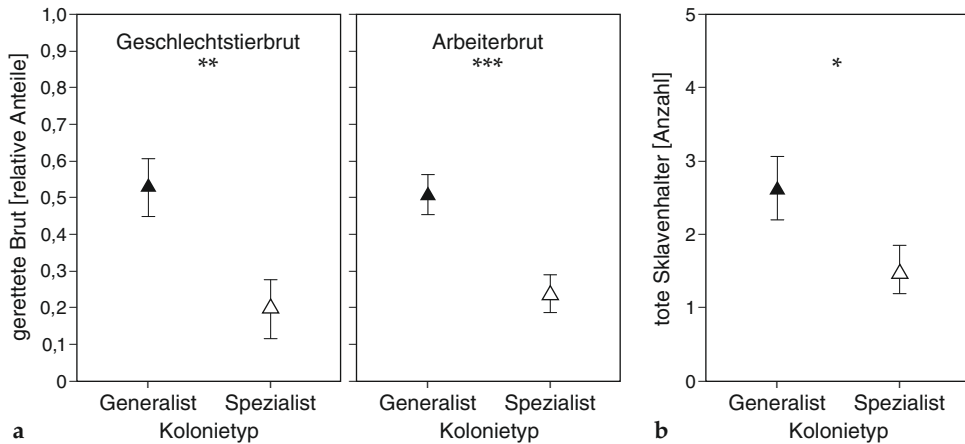


Abb. 12. Auswirkung der Arbeitsteilung auf die Verteidigungsfähigkeit von Wirtsnestern. Der relative Anteil der geretteten Brut (a) und die Anzahl getöteter Sklavenhalter (b) ist höher bei *Temnothorax-longispinosus*-Wirtskolonien mit weniger spezialisierten Arbeiterinnen. – Jongepier & Foitzik (eingereicht).

Arbeitsteilung in den Wirtsnestern

Der Erfolg einer Raubzugsverteidigung hängt auch von der Arbeitsteilung in den Wirtskolonien ab. Dahinter steckt die Überlegung, dass Raubzüge unvorhersehbare Ereignisse darstellen, auf die die Wirtskolonien rasch und effektiv reagieren müssen. Kolonien mit sehr spezialisierten Arbeiterinnen sind zwar produktiver (Modlmeier et al. 2012), aber auch weniger flexibel. Die Spezialisten könnten mit solch unvorhersehbaren Ereignissen schlechter zurechtkommen. In Manipulationsexperimenten konnten wir zeigen, dass Spezialisten weniger Brut retten und weniger Sklavenhalter töten konnten als Wirtskolonien mit weniger spezialisierten Arbeiterinnen, die sich besser auf die neue Situation einstellen konnten (Abb. 12, Jongepier & Foitzik eingereicht). Ein Populationsvergleich zeigte dann auch, dass in Gebieten mit Sklavenhaltern die Wirtskolonien einen geringeren Spezialisierungsgrad oder eine schwächere Arbeitsteilung aufweisen als in Gebieten ohne Sklavenhaltung.

Sklavenrebellion

Neben den Verteidigungsmechanismen gegen die Sklavenraubzüge könnte es eine zweite Verteidigungslinie geben: die Sklavenrebellion. In der Tat, wenn alle Nestverteidigungen fehlergeschlagen sind und Wirtsarbeiterinnen versklavt wurden, lehnen sich Sklaven manchmal gegen

ihre Sklavenhalter auf. Wir konnten zeigen, dass versklavte *Temnothorax*-Wirtsarbeiterinnen die Brut des Sklavenhalters *Protomognathus americanus* bis zu dem Zeitpunkt großziehen, an dem sie sich verpuppt. Dann plötzlich attackieren sie die Sklavenhalterpuppen und töten sie (Abb. 13; Achenbach & Foitzik 2009, Achenbach et al. 2010).



Abb. 13. Sklavenrebellion: Sklavenarbeiterinnen der Art *Temnothorax longispinosus* beim Töten der Sklavenhalterbrut. – Foto: Arbeitsgruppe S. Foitzik.

Durch das Töten der Sklavenhalterbrut ist die Brutüberlebensrate in Sklavenhalternestern viel geringer (Pamminger et al. 2013). Da Sklaven nie eigene Nachkommen haben, kann der evolutive Vorteil dieses Rebellionsverhaltens nur ein indirekter sein. So könnten verwandte Nachbarnester von der Tötung der Sklavenhalterbrut profitieren, da die geschwächten Sklavenhalternester dann weniger Raubzüge unternehmen (Foitzik & Herbers 2001).

Fazit

- Der Sozialparasitismus (Ausbeutung des Brutpflegeverhaltens) ist bei Ameisen weit verbreitet und mehrfach aus verwandten Arten entstanden.
- Sklavenhalter rauben die Brut von Wirtsnestern, um Arbeiterinnen zur Aufzucht ihrer eigenen Brut zu versklaven.
- Sklavenhalter zeigen spezielle Verhaltensweisen und morphologische sowie chemische Anpassungen an ihre Lebensweise.
- Häufige Sklavenhalter üben einen starken Selektionsdruck auf ihre Wirte aus, Gegenanpassungen zu entwickeln, was zur Koevolution führt.
- Die Verteidigungsanpassungen umfassen Verhaltensweisen wie Parasitenerkennung, Aggression, kollektive Verteidigung und Flucht.
- Sklavenrebellion, die Tötung der Sklavenhalterbrut durch die Sklaven, stellt eine zweite Verteidigungslinie dar.
- Die Koevolution zwischen Sozialparasiten und ihrer Wirte dauert an.

Literatur

- Achenbach, A. & S. Foitzik. 2009. First evidence for slave rebellion: Enslaved ant workers systematically kill the brood of their social parasite *Protomognathus americanus*. – *Evolution*, 63 (4): 1068–1075.
- Achenbach, A., V. Witte & S. Foitzik. 2010. Brood exchange experiments and chemical analyses shed light on slave rebellion in ants. – *Behavioral Ecology*, 21 (5): 948–956.
- Alloway, T. M. 1990. Slave-species ant colonies recognize slavemakers as enemies. – *Animal Behaviour*, 39 (6): 1218–1220.
- Ayasse, M. 2014. Chemische Kommunikation bei Hummeln. – In: Bayer. Akademie der Wissenschaften (Hrsg.): *Soziale Insekten in einer sich wandelnden Welt. Rundgespräche der Kommission für Ökologie*, 43. Pfeil, München: 17–28.
- Bauer, S., M. Böhm, V. Witte & S. Foitzik. 2010. An ant social parasite in-between two chemical disparate host species. – *Evolutionary Ecology*, 24 (2): 317–332.
- Beibl, J., R. J. Stuart, J. Heinze & S. Foitzik. 2005. Six origins of slavery in formicoxenine ants. – *Insectes Sociaux*, 52 (3): 291–297.
- Brandt, M., J. Heinze, T. Schmitt & S. Foitzik. 2005. A chemical level in the coevolutionary arms race between an ant social parasite and its hosts. – *Journal of Evolutionary Biology*, 18 (3): 576–586.
- 2006. Convergent evolution of the Dufour's gland secretion as a propaganda substance in the slave-making ant genera *Protomognathus* and *Harpagoxenus*. – *Insectes Sociaux*, 53 (3): 291–299.
- Brandt, M., B. Fischer-Blass, J. Heinze & S. Foitzik. 2007. Population structure and co-evolution between social parasites and their hosts. – *Molecular Ecology*, 16 (10): 2063–2078.
- Buschinger, A. 1968. Untersuchungen an *Harpagoxenus sublaevis* Nyl. (Hymenoptera, Formicidae). – *Insectes Sociaux*, 15 (1): 89–104.
- 2009. Social parasitism among ants: a review (Hymenoptera: Formicidae). – *Myrmecological News*, 12: 219–235.
- Buschinger, A., W. Ehrhardt & U. Winter. 1980. The organization of slave raids in dulotic ants – a comparative study (Hymenoptera; Formicidae). – *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 53 (3): 245–264.
- Darwin, C. 1859. On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life. – John Murray, London. Dt. Übersetzungen: Bronn, H. G. 1860. Über die Entstehung der Arten im Thier- und Pflanzen-Reich durch natürliche Züchtung, Erhaltung der vervollkommenen Rassen im Kampfe um's Daseyn. Carus, J. V. 1876. Über die Entstehung der Arten durch natürliche Zuchtwahl oder die Erhaltung der begünstigten Rassen im Kampfe um's Dasein. Schweizerbart, Stuttgart.
- Davies, N. B., A. F. G. Bourke & M. D. L. Brooke. 1989. Cuckoos and parasitic ants: interspecific brood parasitism as an evolutionary arms race. – *Trends in Ecology & Evolution*, 4 (9): 274–278.
- Dawkins, R. & J. R. Krebs. 1979. Arms races between and within species. – *Proceedings of the Royal Society B, London*, 205 (1161): 489–511.
- Emery, C. 1909. Über den Ursprung der dulotischen, parasitischen und myrmekophilen Ameisen. – *Biologisches Centralblatt*, 29 (11): 352–362.
- Foitzik, S. & J. M. Herbers. 2001. Colony structure of a slavemaking ant: II. Frequency of slave raids and impact on the host population. – *Evolution*, 55 (2): 316–323.

- Foitzik, S., C. J. DeHeer, D. N. Hunjan & J. M. Herbers. 2001. Coevolution in host-parasite systems: Behavioral strategies of slavemaking ants and their hosts. – *Proceedings of the Royal Society B, London*, 268 (1472): 1139–1146.
- Foitzik, S., A. Achenbach & M. Brandt. 2009. Locally-adapted social parasite affects density, social structure and life history of its ant hosts. – *Ecology*, 90 (5): 1195–1206.
- Herbers, J. M. & S. Foitzik. 2002. The ecology of slave-making ants and their hosts in north temperate forests. – *Ecology*, 83 (1): 148–163.
- Hölldobler, B. & C. J. Lumsden, 1980. Territorial Strategies in Ants. – *Science* 210 (4471): 732–739.
- Huber, P. 1810. Recherches sur les mœurs des fourmis indigènes. – J. J. Paschoud, Paris, 328 S.
- Johnson, C. A., R. K. Vander Meer & B. Lavine. 2001. Changes in the cuticular hydrocarbon profile of the slavemaker ant queen, *Polyergus breviceps* Emery, after killing a *Formica* host queen (Hymenoptera: Formicidae). – *Journal of Chemical Ecology*, 27 (9): 1787–1804.
- Jongepier, E. & S. Foitzik. Fitness costs of division of labor in an ant. – *Nature*, eingereicht.
- Jongepier, E., I. Kleeberg, S. Job & S. Foitzik. 2014. Collective defense portfolios of ant hosts shift with social parasite pressure. – *Proceedings of the Royal Society B, London*, 281 (1791): doi: 10.1098/rspb.2014.0225
- Kleeberg, I., T. Pamminger, E. Jongepier, M. Papenhagen & S. Foitzik. 2014. Forewarned is forearmed: aggression and information use determine fitness costs of slave raids. – *Behavioral Ecology*, doi: 10.1093/beheco/aru084
- Kleeberg, I., E. Jongepier, S. Job & S. Foitzik. Colony aggression depends on context and parasite pressure over large geographic ranges. – *Journal of Evolutionary Biology*, eingereicht.
- Kronauer, D. J. C., J. Gadau & B. Hölldobler. 2003. Genetic evidence for intra- and interspecific slavery in honey ants (Genus *Myrmecocystus*). – *Proceedings of the Royal Society B, London*, 270 (1517): 805–810.
- Langmore, N. E., S. Hunt & R. M. Kilner. 2003. Escalation of a coevolutionary arms race through host rejection of brood parasitic young. – *Nature*, 422 (6928): 157–160.
- Modlmeier, A. P., J. A. Liebmann & S. Foitzik. 2012. Diverse societies are more productive: a lesson from ants. – *Proceedings of the Royal Society B, London*, 279 (1736): 2142–2150.
- Pamminger, T., I. Scharf, P. S. Pennings & S. Foitzik. 2011. Increased host aggression as an induced defence against slavemaking ants. – *Behavioral Ecology*, 22 (2): 255–260.
- Pamminger, T., A. P. Modlmeier, S. Suetter, P. S. Pennings & S. Foitzik. 2012. Raiders from the sky: slavemaker founding queens select for aggressive host colonies. – *Biology Letters*, 8 (5): 748–750.
- Pamminger, T., A. Leingärtner, A. Achenbach, I. Kleeberg, P. S. Pennings & S. Foitzik. 2013. Geographic distribution of the anti-parasite trait “slave rebellion”. – *Evolutionary Ecology*, 27 (1): 39–49.
- Pennings, P. S., A. Achenbach & S. Foitzik. 2011. Similar evolutionary potentials in an obligate ant parasite and its two host species. – *Journal of Evolutionary Biology*, 24 (4): 871–886.
- Seifert, B. 2007. Die Ameisen Mittel- und Nordeuropas. – Lutra, Boxberg, 368 S.
- Seifert, B., I. Kleeberg, B. Feldmeyer, T. Pamminger, E. Jongepier & S. Foitzik. 2014. *Temnothorax pilagens* sp. n. – a new slave-making species of the tribe Formicoxenini from North America (Hymenoptera, Formicidae). – *ZooKeys*, 368: 65–77.
- Thompson, J. N. 1994. *The Coevolutionary Process*. – University of Chicago Press, Chicago, IL, USA, 387 S.
- 1999. Specific hypotheses on the geographic mosaic of coevolution. – *American Naturalist*, 153 (S5): S1–S14.
- Van Valen, L. 1973. A new evolutionary law. – *Evolutionary Theory*, 1: 1–30.

Diskussion

M. Ayasse: Als Ergebnis einer Koevolution finden wir häufig die Entstehung neuer Arten. Gibt es auch bei der von Ihnen untersuchten Gruppe Hinweise, dass gerade das koevolutive Wett-rüsten zur Entstehung neuer Arten geführt hat?

S. Foitzik: Für die Gruppen, die wir uns angesehen haben, nicht. Wie der Stammbaum gezeigt hat, hat keine Sklavenhalterart eine nah verwandte andere Sklavenhalterart, was auf eine

Artenentstehung durch Aufspaltung hinweisen würde. Es gibt aber Sklavenhaltergruppen, wo es in der Tat zu einer Arttaufspaltung kommt. Ich denke, dass hier Genfluss sehr wichtig ist. Wir beobachten bei unseren Populationen zwar eine Einschränkung des Genflusses und Unterschiede zwischen den Gebieten, aber der Genfluss ist immer noch vorhanden und seine Einschränkung ist nicht groß genug, dass es zu einer Arttaufspaltung kommt.

K. Freier: Gibt es Hinweise, dass eine Neuanpassung einer Wirtsart dazu geführt hat, dass die entsprechende parasitierende Ameisenart ausgestorben ist?

S. Foitzik: Das ist theoretisch denkbar, aber das Problem ist der Nachweis. Wir haben bei Ameisen nicht so viele Fossilfunde, dass wir das zeigen könnten. Direkt beobachtet haben wir so ein Aussterben bisher nicht. Das Problem dabei ist, dass es bei Generationszeiten von 10–15 Jahren bei diesen Arten nicht zu erwarten ist, dass die Wechsel in der Artenzusammensetzung so extrem schnell stattfinden. Bei den Vogelparasiten wie dem Kuckuck gibt es eine Menge historischer Daten über ihre Verbreitung, aber bei den Ameisen fehlen diese Daten leider. Ich vermute, dass eine Wirtsart tatsächlich einen Abwehrmechanismus entwickeln kann, der dazu führt, dass der Parasit zu selten in ein Nest eindringen kann. Wenn die Populationsgröße des Parasiten zu klein wird, findet die Königin beim Hochzeitsflug keinen Partner mehr, daher wäre ein Aussterben durchaus denkbar. Es kann auch anders herum sein, dass der Parasit zu virulent ist und die Wirtspopulation zu stark schröpft. Wenn ein Parasit mehrere Wirtsarten hat – wie es bei dem von uns untersuchten System ist –, kann es schon dazu führen, dass lokal die Art, die stärker ausgebeutet wird, zurückgedrängt wird gegenüber der Art, die aufgrund besserer Abwehrmechanismen weniger stark ausgebeutet wird. Das heißt, es kann lokal durchaus zu einer stärkeren Ausbreitung einer Wirtsart führen, wenn eine zweite Wirtsart vorhanden ist. Es ist sozusagen gekoppelt: Ist der Parasit häufig, wird der Wirt seltener, gibt es aber mehrere Wirtsarten, kann eine davon profitieren.

J. Heinze: Sie haben eingangs erwähnt, wie bei den Honigtopfameisen Territorialverhalten auch der Ursprung für eine interspezifische Sklavenhaltung sein könnte. Bei den später beschriebenen *Formicoxenini* gibt es aber so gut wie kein Territorialverhalten. Was wäre bei ihnen die Alternative als Erklärung? Wieso ist gerade in dieser Gruppe von so geringer Diversität die interspezifische Sklavenhaltung so oft unabhängig voneinander entstanden?

S. Foitzik: In der Tat sind diese kleinen, in einer Eichel lebenden Ameisen (*Protomognathus americanus*) wenig territorial. Es gibt aber bei ihnen sehr viele Nestumzüge. Es kann sein, dass es teilweise zu einer Nestknappheit kommt und dass zwei Nester um eine Nistgelegenheit kämpfen. Ähnlich wie es bei den Termiten gezeigt worden ist¹, haben wir auch bei den Ameisen Verschmelzungen von Kolonien beobachtet. Bei monogynen Arten, die nur eine Königin haben, überlebt dann auch immer nur eine Königin, das heißt, dass auch innerartlich Sklaven für die »falsche« Königin arbeiten. Anders als bei den Honigtopfameisen könnte ich mir Streitigkeiten um Nistgelegenheiten eher vorstellen als Territorialkämpfe. Warum die Sklavenhaltung so häufig entstanden ist, kann auch daran liegen, dass die Arbeiterinnen den Geruch des Nestes in den Tagen nach dem Schlupf lernen. Das erst ermöglicht es, dass eine Puppe geraubt wird und die Arbeiterin nach dem Schlüpfen anfängt, ihr normales Verhalten abzuspielen und zu arbeiten. Der einzige Fall, wo dies nicht passiert, sind die Rebellionen, bei denen die Sklaven die Brut der Sklavenhalter töten. Ansonsten scheinen sie ihr Standardverhaltensrepertoire abzuspielen.

1 Korb, J. 2014. Sozialverhalten bei Termiten. – In: Bayer. Akademie der Wissenschaften (Hrsg.): Soziale Insekten in einer sich wandelnden Welt. Rundgespräche der Kommission für Ökologie, 43. Pfeil, München: 31–37.