Myrmecologische Nachrichten	1	33 - 37	Bürs, 31. Dezember 1995

Funktionsmorphologische Betrachtung der Mandibeln von *Polyergus rufescens* (LATREILLE, 1798) und *Strongylognathus* MAYR, 1853 (Hymenoptera: Formicidae)

von

Christian O. Dietrich

Abstract

In literature about the mandible dentation of *Polyergus rufescens* incorrect formulations in the sense of "reduced" have become common. Indeed the denticles have characteristics which should be seen as autapomorphics and play an essential role in piercing the enemy caput to destroy the central nervous system. In contrary the *Strongylognathus* which it is often compared to, is toothless but for a preapical denticle. It doesn't pierce the caput like *P. rufescens* as assumed in textbooks but penetrates with it's mandible through the mouth to the brain. The much strained convergence of both taxa is put into question.

Einleitung

Infolge seiner dulotischen Lebensweise und den damit verbundenen eindrucksvollen Raubzügen, haben sich bereits viele Forscher mit *Polyergus rufescens* beschäftigt. Diese „Amazonenameise" fehlt in keinem Lehrbuch oder populärwissenschaftlichen Werk, das sich mit Formiciden beschäftigt. Bezüglich der Mandibularbezahnung haben sich aber ungünstige (im Sinne von reduziert) oder falsche (im Sinne von fehlend) Formulierungen eingebürgert. Tatsächlich sind die Zähnchen sehr klein, aber, abgesehen von Abnutzungen, immer vorhanden und ihre Anzahl übertrifft beträchtlich jene anderer Formicinae. Nirgends billigt man diesen Zähnchen eine Funktion zu.

Im folgenden werden Indizien für die Autapomorphie der Mandibularbezahnung von *Polyergus*, sowie eine funktionelle und evolutive Erklärung vorgestellt. Die unabhängig voneinander entstandenen dulotischen Lebensweisen von *Polyergus* und *Strongylognathus* spiegeln sich scheinbar in der Mandibelform wider, sodaß diese im allgemeinen als konvergent betrachtet wird. Inwieweit hier tatsächlich von Konvergenz gesprochen werden kann, wird ebenfalls diskutiert.

Die autapomorphe Mandibularbezahnung von *Polyergus rufescens*

Im allgemeinen herrscht in Bezug auf die Zähnchen der Mandibeln von *Polyergus* die „Reduktionshypothese" vor: ESCHERICH (1917) „ ... deren Innenränder glatt bzw. nur mit mikroskopisch kleinen Zähnchen ...", HÖLZEL (1941) „ ... Atrophie ...", KUTTER (1969) „...Mandibeln, die eines gezähnten Kaurandes entbehren, ...", DUMPERT (1978) „ ... Überreste von Zähnen ...", COLLINGWOOD (1979) „ ... toothless mandibles ...". Diese Liste ließe sich zweifellos noch fortsetzen. Lediglich STITZ (1939) liefert eine akzeptable Beschreibung „Mandibel schmal, sichelförmig gebogen, am Ende zugespitzt, ohne große Zähne, die distale Hälfte des Innenrandes mit einer Reihe von etwa 12 mikroskopisch kleinen Zähnchen, ...".

Nach AGOSTI (1989) handelt es sich bei der Tribus Formicini (*Formica, Alloformica, Cataglyphis, Polyergus, Proformica, Rossomyrmex*) um ein Monophylum. Als vermutliche Synapomorphien nennt er:
-) Form der weiblichen Mandibel
-) längsgefaltete Sagitta beim männlichen Genital,
-) Chromosomenzahl 2n = 52
Weiters betrachtet er *Formica* und *Polyergus* als Schwesterngruppen, begründet durch die Synapomorphien (AGOSTI 1989): Cranio-medianer Fortsatz der Subgenitalplatte und Abwandlung des Kopfes bei den Männchen.
Außerdem sind alle *Polyergus*-Arten immer mit *Formica*-Arten sozialparasitisch vergesellschaftet (HÖLLDOBLER & WILSON 1990), was ebenfalls für ein Schwesterngruppenverhältnis spricht. Auch die Biogeographie unterstützt diese Hypothese, da *Formica* und *Polyergus* holarktisch auftreten, die übrigen Formicini allerdings nur palaearktisch.
Folgende Indizien sprechen gegen eine „Reduktionshypothese" und für den autapomorphen Charakter der Mandibularbezahnung (Abb. 1):
-) Die Zähnchenzahl (AGOSTI 1989) der Mandibel der Formicini beträgt ursprünglich 5-6, jene der Schwesterngruppe *Formica* 7-8 (inkl. Apikalzahn). Bei *Polyergus rufescens* verdoppelt sich diese Zahl auf 13-15 (inkl. Apikalzahn), vereinzelt durch zusätzliche Kerben auf 18. Zwischenformen existieren nicht.
-) Die Mandibularzähnchen der Ameisen stehen im allgemeinen, und natürlich auch bei *Formica,* normal zum Kaurand, jene von *Polyergus* aber schräg nach apical.
-) Entgegen den ursprünglich von apical nach basal kleiner werdenden Zähnchen, sind jene von *Polyergus rufescens* mehr oder weniger gleich groß.
-) Ursprünglich geht der Kaurand kontinuierlich in den schaufelförmigen Grundkörper der Mandibel über. Hingegen ist bei *P.rufescens* der Kaurand innenseitig vom Mandibelgrundkörper abgesetzt, sodaß er scharfkantig in Erscheinung tritt.

Funktionelle Deutung der Mandibularbezahnung

Die Tötungstaktik der Amazonenameise ist bekannterweise Durchbohrung der gegnerischen Kopfkapsel mit der Mandibel und infolge dessen Zerstörung des Oberschlundganglions (Abbildungen siehe GÖSSWALD 1985:61, HÖLLDOBLER & WILSON 1990:369,457). Der Einstich erfolgt normalerweise zwischen Komplexauge und Stirnleiste, wobei nur eine Mandibel zum Einstich kommt, die zweite wirkt antagonistisch und verhindert das Ausweichen des Kopfes. Ein Loch ist aber nur dann zu sehen, wenn genau das Facettenauge getroffen wird, ansonsten findet man nur einen schwer erkennbaren Riß in der Kopfkapsel.
Angenommen, die Mandibel hätte keine Zähne, dann würde der elastische Chitinpanzer mit zunehmender Eindringtiefe dem kontinuierlich dicker werdenden Kiefer entsprechenden Widerstand entgegen bringen. Der rasche wirkungsvolle Biß, wie wir ihn von *P. rufescens* kennen, wäre vielleicht unmöglich, zumindest aber zeitlich und energetisch aufwendiger.
Zum Durchstoßen des Integuments dient der lange „Apikalzahn" (= Mandibelspitze). Der folgende „Kaurand" mit seinen zahlreichen, kleinen, in die Stoßrichtung weisenden Zähnchen verleitet zu einem Analogieschluß mit einer Säge. Allerdings wäre der Begriff des „Sägens" in diesem Zusammenhang falsch, da es sich hierbei um keinen spanabhebenden Vorgang handelt. Vielmehr muß man von „Zerteilen" (DIN 8588), also mechanisches Trennen ohne Entstehen von formlosen Stoff, sprechen.
Während bei einer zahnlosen Mandibel die Stoßkraft auf den Mandibelumfang verteilt würde, fokussiert sie sich beim bezahnten Kiefer auf das gerade im Eingriff befindliche Zähnchen, d. h. es erhöht sich die Druckbeanspruchung (Spannung = Kraft / Fläche) auf ein Vielfaches. Der Chitinpanzer reißt ein und die Mandibel kann problemlos tiefer eindringen. Infolgedessen nimmt der Kieferumfang an der Kopfkapselöffnung zu, sodaß auch ein

Vorschub normal zur Stoßrichtung erfolgt und das nächste Zähnchen zum Eingriff kommt. Durch den entstandenen Schnitt kann die Mandibel auch wieder leicht herausgezogen werden, während bei einem zahnlosen Kiefer aufgrund der Elastizität des durchstoßenen Materials das Herausziehen erheblich schwieriger sein dürfte; er „klemmt“ [1].
Diese Hypothese zur Funktion der Mandibularbezahnung von *Polyergus* ist allerdings rein deduktiv, ohne empirischen Nachweis.

Evolutive Interpretation der Kampftechnik von *Polyergus rufescens*

Die hochgradige Anpassung von *P.rufescens* an seine obligatorisch dulotische Lebensweise zeigt sich besonders beim ethologischen Vergleich (GRASSO et al. 1992) mit der fakultativ sklavenraubenden *Formica sanguinea*. Letztere verwickelt sich mit der Wirtsart in langandauernde, heftige Kämpfe mit zahlreichen Toten. Dabei endet die Auseinandersetzung nicht immer zugunsten von *F. sanguinea*. Die Angriffe der Amazonen hingegen erfolgen sehr rasch und im allgemeinen ohne Kämpfe. *P. rufescens* benutzt Pheromone, um die Aggression ihrer Gegner zu mindern. Nur wenn er wiederholt von *Serviformica* attackiert wird, setzt er seine tödlichen Mandibeln ein[2].
Man ist versucht, daraus zu folgern, die Evolution hoch spezialisierter Mandibeln sei nicht notwendig, viel entscheidender wäre die Entwicklung eines wirksamen Pheromonbouquets. Ein solcher Ansatz ist in dieser Form falsch. Dulosis kann sich zu Beginn ihrer Evolution nicht alleine durch chemische Signale durchsetzen. Wirtsvölker, die sich alleine durch Pheromone beindrucken ließen, hätten gegenüber solchen, die sich zur Wehr setzen, einen massiven Fitnessverlust. Es ist sinnvoll, sich auch gegen einen starken Gegner, wie es offenbar bei *Formica sanguinea* der Fall ist, zu verteidigen. Allerdings kann der Punkt kommen, an dem die Wirkung der gegnerischen Waffen so bedeutsam wird, daß eine Verteidigung unmöglich ist. In diesem Fall ist eine Kapitulation von vornherein fitnessfördernd. Auf der anderen Seite wäre ein übermäßiges Töten für *P. rufescens* nicht sinnvoll, da die Wirtsnester mehrere Male beerntet werden (es werden nur Puppen geraubt) und die Anzahl solcher Nester um ein *Polyergus* Volk begrenzt ist. Die des öfteren *P.rufescens* angedichtete „Blutrünstigkeit“ ist nicht nur falsch, sondern wäre im hohen Maß unökonomisch. Es scheint sich hierbei um ein gutes Beispiel für interspezifische Signalevolution zu handeln, bei der sowohl dem Sender als auch dem Empfänger Vorteile erwachsen. Der Sender (*Polyergus*) kann Verluste an seinem Wirt minimieren, d. h. dessen nutzbare Produktion bleibt erhalten. Der Empfänger (*Serviformica*) erkennt, wann eine Verteidigung sinnvoll ist und wann nicht, sodaß er dadurch seinen Schaden begrenzen kann. Diese Koevolution setzt eine hohe Effizienz der Waffen des Aggressors voraus, die eine Kapitulation sinnvoll werden läßt. Wer „normale“ Ameisenkämpfe beobachet, weiß, wie langwierig solche Auseinandersetzungen sind. Unter derartigen Umständen dem Gegner die Stirn zu bieten, scheint durchaus angebracht.

Die Mandibeln von *Strongylognathus* und ein Vergleich mit *Polyergus*

Bei *Strongylognathus* kann tatsächlich von einer Zahnreduktion gesprochen werden, doch ist sie nicht so absolut, wie viele meinen und KUTTER (1977) in seiner „Gattungsdiagnose“ festhält. COLLINGWOOD (1979) schreibt „ ... edentate or occasionally with a minute denticle before apex.“ Ein solches praeapicales Zähnchen billigen auch KRATOCHVIL (1940) *Strongylognathus kratochvili* und POLDI (1994) *S. pisarskii* zu, letzterer allerdings nur

---

[1] In schauriger und analoger Weise führt uns das Erich-Maria Remarque in seinem Roman zum 1.Weltkrieg „Im Westen nichts Neues“ vor Augen, wenn er schreibt: „ ... daß man ein Bajonett am besten in den Bauch stößt, weil es da nicht festklemmt wie bei den Rippen.“

[2] Das deckt sich mit eigenen Feldbeobachtungen, die einen Monat (Juli) hindurch gemacht wurden. Ein *P .rufescens* Volk unternahm täglich (sofern es das Wetter zuließ) mindestens einen Raubzug. In der Regel wurde *Formica cunicularia* überfallen, dabei konnten keine Toten beobachtet werden. Lediglich einmal erfolgte ein Überfall auf *Formica fusca*, wo am folgenden Tag 7 *fusca* Leichen beim angegriffenen Nest zu finden waren. Daß sie vom Kampf mit *P.rufescens* herrührten bewiesen die Einstiche in den Kopfkapseln.

manchmal. STITZ (1939:202) erwähnt bei der sozialparasitisch am weitesten „degenerierten" *Strongylognathus*-Art (*S. testaceus*) kein solches Zähnchen. In der Zeichnung von T. Fenzl (GÖSSWALD 1985) ist es hingegen gut zu erkennen. Die von mir dahingehend untersuchten Arbeiter der Arten *S. testaceus*, *S. alpinus*, *S. kratochvili* weisen mehr oder weniger deutlich ein praeapicales Zähnchen auf (Abb. 2).

Im Gegensatz zu *Polyergus rufescens* sind verschiedene *Strongylognathus*-Arten zu selbständiger Nahrungsaufnahme und Erdarbeiten befähigt (KUTTER 1923). Außerdem besteht die Kampftaktik von *Strongylognathus alpinus* darin, den Gegner (*Tetramorium*) mit den Mandibeln festzuhalten und so kampfunfähig zu machen, ohne ihn zu töten. Erdarbeiten sind auch wesentlicher Bestandteil bei ihren Raubzügen (KUTTER 1920,1923). Es ist durchaus vorstellbar, daß der zusätzliche praeapicale Zahn beim Graben und Festhalten wirkungsvoller ist als die bloße Mandibelspitze.

Infolge der scheinbar konvergenten Situation von *Polyergus* und *Strongylognathus* hat sich bis heute das Vorurteil gehalten, auch *Strongylognathus* durchbohre seine Gegner mit den Mandibeln (ESCHERICH 1917, DUMPERT 1978, HÖLLDOBLER & WILSON 1990). Würde das zutreffen, wären meine Hypothesen zur Mandibularbezahnung von *P. rufescens* in Frage gestellt, weil die dentale Situation bei *Strongylognathus* eine völlig andere ist.

Tatsächlich ist die Kopfkapsel von *Tetramorium* verglichen mit jener von *Serviformica* (Wirt von *Polyergus*) weitaus massiver. Es ist, wie schon KUTTER (1923) bemerkte, kaum vorstellbar, daß *Strongylognathus* imstande wäre, die Kopfkapsel von *Tetramorium* zu durchstoßen.

S. alpinus tötet Angehörige des überfallenen Volkes nur, wenn diese starken Widerstand leisten. Wie bei *Polyergus* erfolgt dies durch Zerstörung des Zentralnervensystems. Allerdings erfolgt das auf andere Art und Weise, die KUTTER (1923) eindrucksvoll schilderte: „... und unbarmherzig bohrt der Räuber die Kiefer zwischen den Mundwerkzeugen in die Tiefe hinein, indem er durch hinundherwiegen seines Kopfes den sich vordrängenden Mandibeln den nötigen Druck verleiht und sie so den Weg zu den Nervenzentren finden lässt. Werden die Säbel aus den Wunden gezogen, so stehen die getroffenen *Tetramorium* entweder stundenlang unbeweglich am gleichen Flecke, oder laufen unsinnige Kurven ohne ein Ziel zu erreichen. ... Sie sind tot bei lebendigen Leibe;". Das deckt sich auch mit Beobachtungen von M. Sanetra (mündl. Mitt.). Wasmann (KUTTER 1923) beobachtete dies ansatzweise sogar an *S. testaceus*, der ja mit Sicherheit keine Raubzüge mehr unternimmt. Eine Zähnchenreihe wie sie *P. rufescens* besitzt, wäre im Falle des Eindringens durch die Mundöffnung sogar nachteilig, weil diese an kutikulären Strukturen einhaken und den Stoß verhindern könnte.

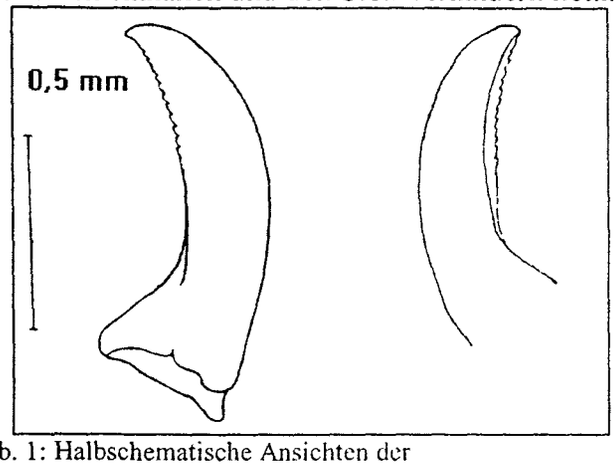

Abb. 1: Halbschematische Ansichten der Mandibel von *Polyergus rufescens* (♀); ohne Beborstung. Der Kaurand ist an der Ventralseite vom Mandibelkörper abgesetzt. (links=dorsal, rechts = ventral)

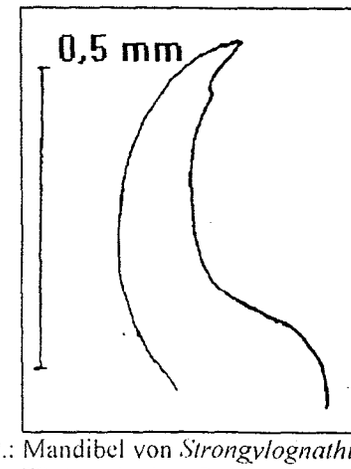

Abb. 2.: Mandibel von *Strongylognathus alpinus* (♀) dorsal, ohne Beborstung.

Oberflächliche Betrachtungen der Mandibeln und des dulotischen Verhaltens von *P.rufescens* und *S. alpinus* mögen auf Konvergenz schließen lassen, doch suggeriert dies unangebrachte Analogieschlüsse, wie im Falle der Mandibeln bereits oben diskutiert (z.B. HÖLLDOBLER & WILSON (1990): „*P. rufescens, Strongylognathus alpinus,* and *Strongylognathus testaceus* have saber-shaped mandibles used to pierce the exoskeletons of their victims"). Im Verhalten beider Arten und ihrer Wirte gibt es eine Reihe von Unterschieden, wobei hier nur der am wichtigsten Erscheinende erwähnt werden soll:
P. rufescens raubt nur Puppen, eine gelegentliche Mitnahme von Larven ist selten und vernachlässigbar. Er zerstört das beraubte Nest nicht, sodaß sich das dort ansässige Volk erholen und zu einem späteren Zeitpunkt erneut überfallen werden kann.
S. alpinus hingegen raubt alles, am Ende sogar die *Tetramorium*-Arbeiter, wobei er sogar von den eigenen „Sklaven" Unterstützung erhält. Letztlich handelt es sich hierbei um eine erzwungene Fusion verschiedener Völkern. Die Überfallenen, deren Geschlechtstiere getötet werden, hören auf, als eigenständiges Volk zu existieren.
Weder im dulotischen Verhalten, noch in der Kampftechnik, noch in der Mandibelmorphologie kann von Konvergenz gesprochen werden. Lediglich Dulosis ansich und der Umstand die Verluste ihrer Wirte gering zu halten, sind als Gemeinsamkeiten zu erkennen.

Literatur

AGOSTI, D. 1989: Versuch einer phylogenetischen Wertung der Merkmale der Formicini (Hymenoptera, Formicidae). Revision der *Formica exsecta*-Gruppe und Liste der Formicidae Europas. - Dissertation der Eidgenössischen Technischen Hochschule Zürich No. 8774, pp.278.

COLLINGWOOD, C.A. 1979: The Formicidae (Hymenoptera) of Fennoscandia and Denmark. Fauna Entomologica Scandinavica 8:1-174. - Scandinavian Science Press LTD: Klampenborg.

DUMPERT, K. 1978: Das Sozialleben der Ameisen. - Pareys Studientexte 18:1-253. Paul Parey: Berlin, Hamburg.

ESCHERICH, K. 1917: Die Ameise. - 2.Aufl. Vieweg und Sohn: Braunschweig, pp.348.

GÖSSWALD, K. 1985: Organisation und Leben der Ameisen. - Wissenschaftliche Verlagsgesellschaft MBH Stuttgart.

GRASSO, D.A., MORI, A., LE MOLI, F. 1992: Analysis of the aggression between slave and slave-making (facultative and obligatory) ant species (Hymenoptera Formicidae). - Ethology Ecology & Evolution, Special Issue 2:81-84.

HÖLLDOBLER, B., WILSON, E.O. 1990: The Ants. - Springer-Verlag: Berlin, Heidelberg, London, Paris, Tokyo, Hong Kong, pp.732.

HÖLZEL, E. 1941: Ameisenstudien und Beobachtungen in der näheren und weiteren Umgebung von Klagenfurt und in den Karawanken. - Carinthia II 131:86-120.

KRATOCHVIL, J. 1940: Beiträge zur Kenntnis der Ameise *Strongylognathus kratochvili* SILHAVY. - Vestnik Ceske Spolecnosti Zoologicke Praze 8:24-46.

KUTTER, H. 1920: *Strongylognathus Huberi* FOR. r. *alpinus* WH. eine Sklaven raubende Ameise. - Biologisches Zentralblatt 40:528-538.

KUTTER, H. 1923: Der Sklavenräuber *Strongylognathus huberi* FOR. ssp. *alpinus* WHEELER. - Revue Suisse de Zoologie 30:387-424.

KUTTER, H. 1969: Die sozialparasitischen Ameisen der Schweiz. - Neujahrsblatt der Naturforschenden Gesellschaft Zürich 171:1-62.

KUTTER, H. 1977: Hymenoptera, Formicidae. - Insecta Helvetica, Fauna 6:1-298. Schweizerische Entomologische Gesellschaft: Zürich.

POLDI, B. 1994: *Strongylognathus pisarskii* species nova (Hymenoptera, Formicidae). - Memorabilia Zoologica 48:187-191.

STITZ, H. 1939: Hautflügler oder Hymenoptera. I: Ameisen oder Formicidae. - Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresteile nach ihren Merkmalen und nach ihrer Lebensweise 37:1-428. G.Fischer: Jena.

Anschrift des Verfassers: Christian O. Dietrich, Stattersdorfer-Hauptstrasse 39, A-3100 St. Pölten.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Myrmecological News = Myrmecologische Nachrichten

Jahr/Year: 1995

Band/Volume: 001

Autor(en)/Author(s): Dietrich Christian O.

Artikel/Article: Funktionsmorphologische Betrachtung der Mandibeln von Polyergus rufescens (Latreille, 1978) und Strongylognathus Mayr, 1853 (Hymenoptera: Formicidae). 33-37