

Zur Biologie myrmekophiler Kurzflügelkäfer der Gattung *Pella* (Coleoptera: Staphylinidae) in Baden-Württemberg unter besonderer Berücksichtigung von chemischer Verteidigung und Mimikry

Von MICHAEL STÖFFLER, Hohenheim

ZUSAMMENFASSUNG

Myrmekophilie, d. h. das Zusammenleben von Tieren mit Ameisen, ist ein seit langem bekanntes und faszinierendes Phänomen. Innerhalb der Käferfamilie der Kurzflügelkäfer (Staphyliniden) sind auffallend viele myrmekophile Arten zu finden und es wird angenommen, dass bestimmte Drüseninhaltsstoffe den Käfern das Zusammenleben mit den Ameisen ermöglichen. Im Rahmen der vorliegenden Arbeit wurde das Sekret der Tergaldrüse von fünf verschiedenen *Pella*-Arten (*P. cognata*, *P. funesta*, *P. humeralis*, *P. laticollis* und *P. lugens*) untersucht. Es enthält Chinone und neben anderen aliphatischen Bestandteilen meist große Mengen Undecan, das bei vielen Aleocharinen als Lösungsmittel der Chinone dient. Des Weiteren wurde bei drei Käfern (*P. cognata*, *P. funesta* und *P. humeralis*) 6-Methyl-5-hepten-2-on (Sulcaton) gefunden. Sowohl Undecan als auch Sulcaton sind als Alarmpheromone bei der glänzenschwarzen Holzameise *Lasius fuliginosus*, dem Hauptwirt dieser Käfer, bekannt. In Biotests zeigte sich, dass Sulcaton eine deterrente Wirkung auf Arbeiter von *L. fuliginosus* hat und daher eher zu den Alarmpheromonen zu zählen ist, die zu Flucht führen. Im Gegensatz dazu lösten die Substanzen Undecan und Chinon aggressives Verhalten bei *L. fuliginosus* aus. Undecan gehört damit zu den Alarmpheromonen, die eher Angriff auslösen. Mischt man Undecan und Chinon mit Sulcaton, wie es im Sekret der Käfer passiert, ist keine aggressionsauslösende Wirkung mehr festzustellen. Sulcaton ist offenbar in der Lage, die aggressivitätssteigernde Wirkung von Undecan und Chinon zu blockieren, und spielt so eine wichtige Rolle bei Interaktionen der Käfer mit ihrer Wirtsameise *L. fuliginosus*. Dies deutet auf chemische Mimikry der Alarmpheromone durch die Käfer hin. Es wird diskutiert, welche weiteren Mechanismen bei Interaktionen mit Ameisen insbesondere bei den Käfern, die nicht über Sulcaton verfügen, zum Tragen kommen und inwieweit die Unterschiede innerhalb der Käfer-Arten zu einer Besetzung unterschiedlicher ökologischer Nischen im Ameisennest führen. Abschließend wird anhand der Daten zur Chemie der Tergaldrüse ein hypothetischer Stammbaum für die Lomechusini erstellt, der auch mit morphologischen Unterschieden zur Deckung zu bringen ist.

Schlagerworte: Myrmekophilie, *Pella*, *Lasius fuliginosus*, Alarmpheromone, chemische Mimikry

ABSTRACT

Myrmecophily is a long known and fascinating phenomenon. Whithin the beetle family of the Staphylinidae one can find a remarkable variety of myrme-

cophilous species. It is assumed that chemicals in the beetles glands allow them to live together with ants. The tergal gland secretion of five different *Pella*-species (*P. cognata*, *P. funesta*, *P. humeralis*, *P. laticollis* and *P. lugens*) was analysed. The defensive secretion consists of quinones and beside other aliphatic compounds great amounts of undecane were found. Undecane serves as a solvent for the quinones in many Aleocharinae. Additionally in the secretion of three of the five beetles (*P. cognata*, *P. funesta* and *P. humeralis*) 6-methyl-5-hepten-2-one (sulcatone) was found. Both substances, undecane and sulcatone, are known as alarm-pheromones in the communication of the jet ant *Lasius fuliginosus*, the host ant of these beetles. In bioassays it was shown that sulcatone had a deterrent effect on workers of *L. fuliginosus*. In contrast to this effect quinones and undecane elicited aggressive behaviour in *L. fuliginosus*. But if undecane or quinones were mixed with sulcatone, like it happens in the tergal gland of the beetles, no more aggression occurred. Obviously sulcatone could block the effects of undecane and quinones. Sulcatone therefore plays an important role in the interactions between the beetles and their host *L. fuliginosus*. This suggests that the beetles use these substances in the sense of chemical mimicry. Some more abilities of the beetles to deal with the ants aggressions are discussed, especially for those *Pella*-species that do not have sulcatone in their tergal secretions. These differences may result in a use of different ecological niches offered by the ant colony. Finally a hypothetical phylogeny for the Lomechusini according to chemical differences was developed.

Key words: myrmecophily, *Pella*, *Lasius fuliginosus*, alarm pheromones, chemical mimicry

EINLEITUNG

Bereits vor über 100 Jahren beobachtete und beschrieb WASMANN (1886) bestimmte Tierarten, die sich in der Nähe oder gar im Nest von Ameisen aufhalten können. Dieses Phänomen wird als Myrmekophilie bezeichnet. Die Vorteile, welche die Eindringlinge durch die Eroberung dieser ökologischen Nische erlangen, sind vielfältig. Gelingt es ihnen, die Abwehrmaßnahmen der Ameisen zu umgehen, können sie Jagd auf Kolonienmitglieder machen, Futterlager parasitieren und auch Schutz vor ihren eigenen Feinden erhalten. Allerdings besitzen Ameisenstaaten ausgeprägte Mechanismen zur Erkennung von Freund und Feind. Dieser Erkennungscode beruht in der Regel auf chemischen Signalen. Bei vielen sozialen Insektenarten dienen offenbar länger-kettige Kohlenwasserstoffe zur Erkennung der Nestgenossen. Diese kutikulären Kohlenwasserstoffe bilden auf der Körperoberfläche der Insekten ein nestspezifisches Geruchsmuster (HOWARD & BLOMQUIST 2005). Eine Möglichkeit die Schutzmechanismen zu überwinden, besteht darin, dieses Muster der Kohlenwasserstoffmoleküle zu imitieren. Eine weitere Möglichkeit könnte die Manipulation der Alarmkommunikation sein, denn durch sie erfolgt die Aktivierung von Abwehrmaßnahmen bei Ameisen.

HÖLLDOBLER und WILSON (1990) betrachten ein Ameisennest als eine öko-



Abb. 1. Teil eines Kartonnestes von *Lasius fuliginosus*. Zwischen den Kartonwänden sind die schwarz glänzenden Arbeiterinnen und die weißen Larven zu sehen.

logische Insel, die eine hohe Diversität an Mikrohabitaten bietet. Diese Mikrohabitats sind die Ameisenstrassen, Abfallplätze, periphere Nestkammern, Vorratskammern, Brutkammern und die Kammer der Königin. Die ausgesprochen volkreichen (bis 2 Mio. Arbeiterinnen) und dauerhaften Kolonien der glänzend schwarzen Holzameise *Lasius (Dendrolasius) fuliginosus* (Latreille 1798) scheinen eine ausgesprochen attraktive „ökologische Insel“ für Ameisengäste zu sein. Bislang sind über 100 Arten als Gäste dieser Ameise beschrieben. Sie kommt in Deutschland fast überall vor und bildet ihr Nest meist in Hohlräumen an der Stammbasis oder im Wurzelwerk von Bäumen. Eine Besonderheit ist die Anlage von Kartonnestern (Abb. 1), deren Wände aus Holzpartikeln und Honigtau gebaut werden. Die Ameisen foragieren bei geeigneten Witterungsbedingungen Tag und Nacht auf deutlich abgegrenzten und stark frequentierten Strassen die zu Bäumen und Büschen führen, an denen Blattläuse zum Melken aufgesucht werden. Eine besonders enge Beziehung scheint zu der Eichenrindenlaus (*Stomaphis quercus*) zu bestehen, die von *L. fuliginosus* betreut wird (SEIFERT 2007).

Zu den Gästen, die man bei dieser Ameise ebenfalls finden kann, gehören Käfer der Gattung *Pella*. Es sind Käfer der Familie der Kurzflügelkäfer (Staphyliniden) innerhalb der eine ganze Reihe myrmekophiler Arten zu finden sind. Sie

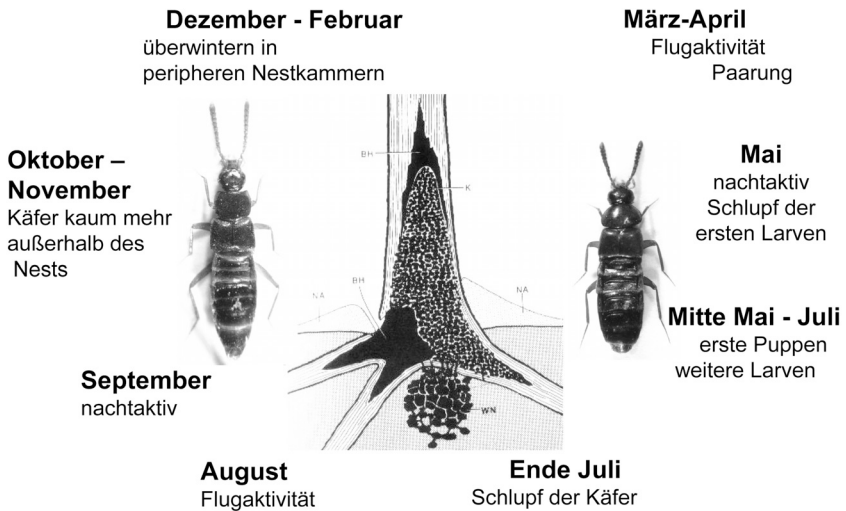


Abb. 2. Lebenszyklus von *Pella funesta* (Bild links) und *P. laticollis* nach Angaben aus HÖLLDOBLER et al. (1981) und Aufbau des Nests von *Lasius fuliginosus*; NA: Nestabfall, WN: Winternest, K: Kartonnest, BH: Baumhöhle (aus MASCHWITZ & HÖLLDOBLER 1970)

scheinen aufgrund ihrer generellen Bevorzugung von feuchten und versteckten Habitaten prädisponiert für eine Adaptation an die ökologischen Nischen, die ein Ameisennest bietet. Noch in FREUDE et al. (1974) wurde *Pella* im Tribus Zyrasini (dann Myrmedoniini, heute Lomechusini) als Untergattung der Gattung *Zyras* angesehen. *Pella* ist mittlerweile aber als eine eigene Gattung etabliert (MARUYAMA 2006). Sie nimmt innerhalb der Lomechusini bezüglich der Integration in Ameisennester eine Mittelstellung ein. HÖLLDOBLER et al. (1981) vermuten daher mit Blick auf evolutionäre Prozesse eine Ähnlichkeit von Vertretern dieser Gattung mit den ursprünglichen Formen, aus denen sich die spezialisierten Gattungen wie *Lomechusa* und *Lomechusoides* entwickelt haben. HÖLLDOBLER et al. (1981) fanden fünf *Pella*-Arten (*P. cognata*, *P. funesta*, *P. humeralis*, *P. laticollis* und *P. lugens*) in der Nähe von Kolonien von *L. fuliginosus*. *P. humeralis* kommt nach ihren Angaben auch bei *Formica polyctena* vor.

Der Lebenslauf der Käfer (Abb. 2) verläuft folgendermaßen: Ende März bis Anfang April halten sich die Käfer in der Nähe des unteren Teils des Nestes auf. An warmen Tagen ist während dieses Zeitraums Bewegungs- und Flugaktivität zu beobachten. Im Labor konnte positive Phototaxis nachgewiesen werden. In dieser Zeit findet auch die Paarung der Käfer statt. Ende April erfolgt die Eiablage (Abb. 3). Ab Mai halten sich die Käfer tagsüber zu mehreren in Verstecken auf, um erst nachts aktiv zu werden. Auch die ersten Larven schlüpfen (Abb. 4). Sie entwickeln sich rasch, so dass schon Mitte Mai die ersten Puppen auftreten. Im



Abb. 3. Ein Ei von *Pella laticollis*, abgelegt an toten Arbeiterinnen von *Lasius fuliginosus*.

Juni sterben die Adulten und ab Ende Juli bis hinein in den August erfolgt der Schlupf der neuen Generation, die anfangs wiederum hohe Flugaktivität und positive Phototaxis zeigt. Danach sind die Käfer wieder nachtaktiv. Ab Oktober werden kaum mehr Käfer außerhalb des Nests gefunden. Die Überwinterung der Käfer erfolgt in peripheren Nestkammern der *L. fuliginosus*-Kolonie (HÖLLEDOBLER et al. 1981).

Die Larven leben in den Abfallhäufen der Ameisen und ernähren sich von toten Ameisen. Lebende Ameisen greifen gewöhnlich die Larven an, dabei streckt die Larve ihren Hinterleib der Ameise entgegen, worauf die Ameise den Angriff abbricht und den Hinterleib beleckt. Diese Unterbrechung reicht der Larve zur Flucht. Eine Drüsenstruktur im dorsalen Bereich des vorletzten Segments der Larve scheint eine beruhigende Substanz zu produzieren, die bei Ameisenangriffen abgegeben wird. Mit radioaktiv markiertem Futter wurde nachgewiesen, dass ein Füttern der Larven durch die Ameisen, wie es bei *Lomechusa* und *Lomechusoides* beobachtet werden konnte (HÖLLEDOBLER 1967), nicht erfolgt.

Die Käfer leben wie die Larven ebenfalls von toten Ameisen oder Abfällen der Kolonie. Jagdverhalten der Käfer tritt dann auf, wenn keine toten Ameisen zur Verfügung stehen. Dabei scheint die Erfolgsrate nicht allzu hoch zu sein. Lediglich 5 % der Angriffe führen zum Erfolg. Zwischen *P. laticollis*, *P. funesta* und

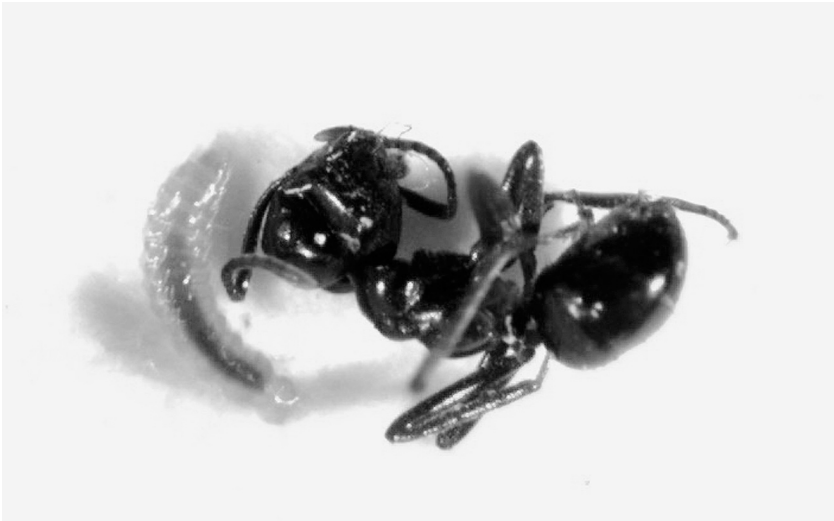


Abb. 4. Eine wenige Tage alte Larve von *Pella lugens*. Sie ernährt sich von toten *Lasius fuliginosus*. Man sieht den gefüllten Darm dunkel durchscheinen.

P. humeralis gibt es bezüglich des Jagdverhaltens keinen Unterschied. Die Ameise wird von hinten angegriffen. Auf dem Rücken der Ameise sitzend, versucht *Pella* die Nervenstränge zwischen Kopf und Thorax zu durchtrennen.

Pella spec. verfügt über verschiedene Drüsensysteme (Abb. 5), die beim Zusammentreffen mit Feinden oder mit Ameisen eingesetzt werden können. Die größte Bedeutung zur Abwehr von Feinden hat dabei die Tergaldrüse, über die viele Staphyliniden verfügen. Im Sekret dieser Drüse wurden gesättigte Kohlenwasserstoffe (Decan, Undecan und Tridecan), kurzkettige Fettsäuren (Isovaleriansäure, Isobuttersäure) und Chinone gefunden. Ähnlichkeit mit dem Mandibularsekret der Ameisen konnte damals nicht festgestellt werden. In einer späteren Arbeit über die Tergaldrüsen der Aleocharinae wurden auch Arten der Gattung *Pella* untersucht. Dabei wurden in Übereinstimmung mit den Ergebnissen von HÖLLDOBLER (1981) ebenfalls die bekannten Chinone als Wehrstoffe und Undecan als Lösungsmittel festgestellt. Darüber hinaus wurde aber auch Sulcaton gefunden (STEIDLE & DETTNER 1993).

Die Wehrdrüse wird von *Pella spec.* bei Begegnungen mit Ameisen aber nur im äußersten Notfall eingesetzt. In den meisten der beobachteten Fälle erfolgt eine Beschwichtigungsgeste, bei welcher der Käfer das Abdomen hochstreckt. Die Ameise untersucht darauf hin die Abdomenspitze des Käfers und ist abgelenkt (Abb. 6). Dies nutzt der Käfer zur Flucht. Wie bei der Larve, befindet sich auch bei den adulten Käfern in den letzten Segmenten des Abdomens eine Drüsenstruktur, die verantwortlich für die Produktion und Sekretion eines beschwichtigenden Stoffes ist. Zur Natur dieses Stoffes ist nichts bekannt. HÖLL-

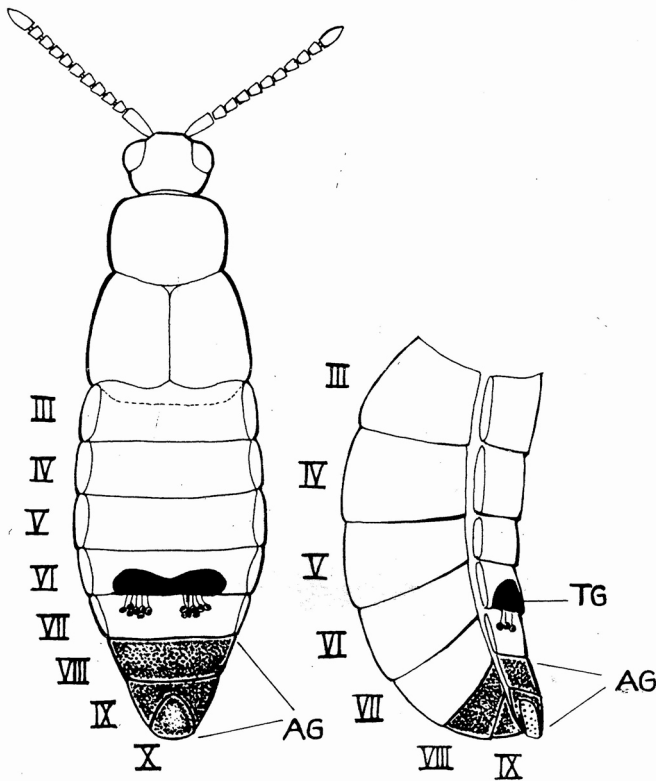


Abb. 5. Drüsen von *Pella spec.* TG: Tergaldrüse = Wehrdrüse; AG: Abdominaldrüse = Beschwichtigungsdrüse; römische Ziffern: Abdominalsegmente; aus HÖLLDOBLER et al. (1981)

DOBLER (1981) nannte diese Abdominaldrüse aufgrund des resultierenden Verhaltens die Beschwichtigungsdrüse (Abb. 5 und 6).

Wie bereits oben erwähnt, kann auch die Manipulation der Alarmkommunikation eine Möglichkeit sein, die Abwehrmaßnahmen der Ameisen zu beeinflussen. MASCHWITZ (1964) und WILSON & REGNIER (1971) beschreiben in ihren Arbeiten die Wirkungen der Alarmpheromone bei Ameisen. Bezüglich des Alarmverhaltens unterscheiden sie zwischen Fluchtreaktion („panic alarm“) und Angriffsreaktion („aggressive alarm“). Erstere tritt eher bei Ameisen auf, die kleine und verteilte Kolonien bilden, während Verteidigungsverhalten („stand and hold“) eher bei Ameisen auftritt, die große Kolonien bilden.

Sulcaton, das in der Tergaldrüse der Käfer gefunden wurde, ist bei einigen *Formica*-Arten als Alarmpheromon bekannt (DUFFIELD et al. 1977). BERNARDI (1967) hat Sulcaton auch in der Mandibulardrüse von *L. fuliginosus* festgestellt, der Wirtsameise der hier beschriebenen Käfer-Arten. Dagegen findet er in einem



Abb. 6. Eine Arbeiterin von *Lasius fuliginosus* inspiziert die erhobene Abdomenspitze eines *Pella cognata*. Dort befindet sich die Beschwichtigungsdrüse.

Extrakt aus dem Abdomen der Ameise Undecan, ein weiteres Alarmpheromon (WILSON & REGNIER 1971), das aus der Dufourdrüse stammt. Beide Substanzen führen zu einer Aktivitätssteigerung bestimmter Antennenregionen bei *L. fuliginosus* (DUMPERT 1972).

Damit nutzt *L. fuliginosus* vermutlich zwei Substanzen als Alarmpheromone, die auch Bestandteile des Abwehrsekrets von *Pella spec.* sind (Tab.1). Dies deutet darauf hin, dass *Pella spec.* diese Stoffe nachahmt und zum eigenen Vorteil nutzt.

So soll im Weiteren geklärt werden, welcher Zusammenhang zwischen der myrmekophilen Lebensweise der Käfer und den Substanzen besteht, die sich im Sekret der Tergaldrüse befinden. Dazu soll mit analytischen Methoden untersucht werden, ob es qualitative und quantitative Unterschiede in der Zusammensetzung des Tergaldrüsensekrets bei verschiedenen *Pella*-Arten gibt. Darüber hinaus sollen Biotests, die mit der Wirtsameise *L. fuliginosus* durchgeführt werden, darüber Aufschluss geben, welche Rolle die Substanzen Sulcaton und Undecan bei Interaktionen der Käfer mit der Wirtsameise spielen.

Tab. 1: Die Funktion und das Vorkommen dreier Drüseninhaltsstoffe in *Pella spec.* und *Lasius fuliginosus*

Substanz	<i>Pella spec.</i>	<i>Lasius fuliginosus</i>
Chinone	Wehrsubstanz	–
Sulcaton (6-Methyl-5-hepten-2-on)	Mimikry?	Alarmpheromon (Mandibeldrüse)
Undecan	Lösungsmittel der Chinone	Alarmpheromon (Dufour-Drüse)

MATERIAL UND METHODEN

Fundorte und Sammelmethoden

Ameisennester wurden im Umkreis von Hohenheim (2 Nester), nordöstlich von Göppingen (1 Nest), südlich von Herrenberg (2 Nester) und südlich von Freiburg/Breisgau (6 Nester) aufgesucht. Um Käfer zu fangen, wurde möglichst viel des um das Nest befindlichen lockeren Substrats eingesammelt und mit einem Käfersieb ausgesiebt. Das Siebgut wurde anschließend auf einer hellen Unterlage ausgebreitet und die Käfer eingesammelt. Für Biotests mit Ameisen wurden möglichst viele Ameisen aus geeigneten Kolonien entnommen und mitsamt Substrat in vorbereitete Behälter überführt.

Hälterung

Käfer

Die Hälterung der Käfer erfolgte aufgrund der Angaben in SCHMINKE (1978). Die Käfer wurden getrennt nach Art, Sammelort und Sammeldatum bei Raumtemperatur in mit Deckel verschlossenen Petrischalen gehalten, die mit einer Gipschicht zur Feuchteregulierung ausgegossen waren. Alle 2 Tage wurden 1–2 tote Ameisen pro Käfer als Futter zugegeben.

Ameisen

Die Hälterung von *L. fuliginosus* erfolgte in Plastikwannen nach MASCHWITZ & HÖLLDOBLER (1970). Um ein Entweichen zu verhindern, wurde der obere Behälterrand mit einer Teflon-Suspension bestrichen. Die Nester wurden regelmäßig befeuchtet. Als zusätzliche Beleuchtung und als Wärmequelle diente eine 40-Watt-Glühlampe (Lichtperiode 9:00 Uhr bis 17:00 Uhr). Die Fütterung erfolgt mit Zuckerwasser ad libitum und Bhatkar-Diät, einer Zubereitung aus Eiweiß, Vitaminen und Mineralien (BHATKAR & WHITCOMB 1970). Jeden zweiten Tag wurden zerkleinerte Mehlwürmer angeboten.

Bestimmung

Alle Staphyliniden wurden unter dem Binokular nach den Angaben in FREUDE et al. (1974) und/oder MARUYAMA (2006) bestimmt. Die Bestimmung der Wirtsameisen erfolgte nach SEIFERT (1996).

Gaschromatographische und Massenspektrometrische Untersuchungen

Flüchtige Bestandteile der Drüseninhaltsstoffe (SPME-Methode)

Der größte Teil der Analysen wurde mit lebenden Tieren gemacht, die zur Abgabe ihrer Sekrete gereizt wurden. Die Ameisen oder Käfer wurden dazu in ein mit einem Gummistopfen verschließbares Glasgefäß (60 ml) gebracht und durch einen innerhalb der Flasche befindlichen magnetischen Rührfisch gereizt, indem das Tier während 10 min. immer wieder vorsichtig gedrückt wurde. Der

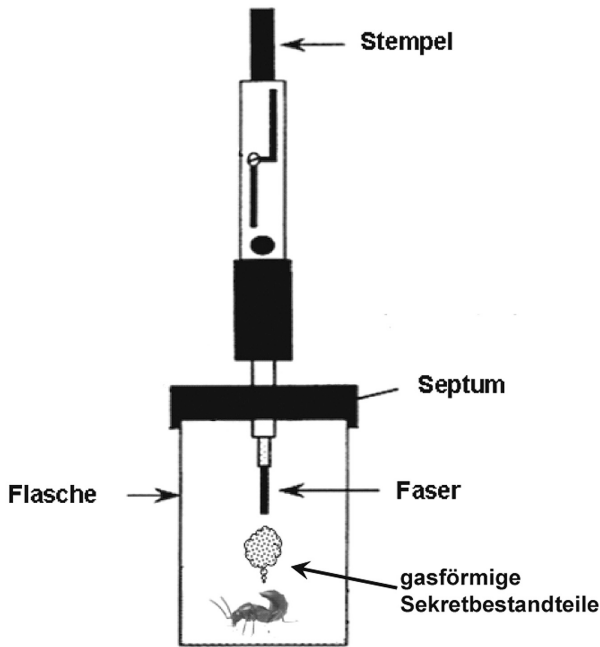


Abb. 7. Schematische Darstellung der SPME-Nadel. Die herauschiebbare Faser wird nach der Aufnahme der flüchtigen Sekretbestandteile aus dem Gasraum eingezogen und kann so zum Gaschromatographen (GC) transportiert werden. Dort wird sie im Injektor des GC wieder ausgefahren.

Rührfisch wurde dabei mit einem magnetischen Stab bewegt, der außen an der Flasche entlang geführt wurde. Waren Ameisen und Käfer zusammen in der Reaktionsflasche, wurde auf eine Reizung mit dem Rührfisch verzichtet, um möglichst natürliche Verhältnisse zu erhalten. Die von den Tieren abgegebenen flüchtigen Bestandteile wurden mit Hilfe der Festphasenmikroextraktion (SPME: Solid Phase Micro Extraction; Supelco™; stationären Phase: 65 µm Polydimethylsiloxane / Divinylbenzene) aus dem Luftraum der Flasche gewonnen (ARTHUR & PAWLISZYN 1990). Die SPME-Faser wurde dazu durch den Gummistopfen für 10 min. in die Flasche eingebracht (Abb. 7). Nach der Entnahme erfolgte die Desorption während 2 min. in dem auf 250°C aufgeheizten Injektor des Gaschromatographen (GC/MS Agilent Technologies; Säule: HP5; Schichtdicke: 0,5 µm; Durchmesser: 0,25 mm; Länge: 30 m; mobile Phase: Helium 1,6 ml/min; Temperaturprogramm: 60°C-3min-3°C/min-300°C-30min; Injektortemperatur 250°C; GC gekoppelt mit Massenspektrometer; EI bei 70 eV). Die gleiche Methode wurde auch zur Quantifizierung der Substanzen Undecan, Sulcaton, Benzochinon und Toluchinon verwendet. Dazu wurden Lösungen der Reinsubstanzen in den Konzentrationen zwischen 1 µg/10µl und 30 µg/10µl eingesetzt. Aus den erhaltenen

Signalen wurde für jede Substanz eine Eichgerade erstellt, die eine Quantifizierung der von den Käfern abgegebenen Stoffe erlaubte. Die Auswertung der Chromatogramme und Massenspektren erfolgte mit der zu den Analysengeräten gehörenden Software (Enhanced Chemstation) und den Spektrenbibliotheken Wiley- (Wiley275) und NIST (NIST Mass Spectral Library 2002 Version).

Biotests

Fütterungsversuch

Dreißig Individuen von *L. fuliginosus* wurden in Petrischalen (\varnothing 90 mm) für zwei Tage ohne Futter gehalten. Danach wurde den Ameisen Futter (Zuckerlösung) auf einem Podest (5 mm hoch, \varnothing 37 mm) angeboten, das in der Mitte eine weitere zylindrische Erhöhung hatte (5 mm hoch, \varnothing 8 mm), um die die Futterlösung ringförmig aufgebracht wurde. Darüber befand sich ein Stück Filterpapier zur Aufnahme der zu untersuchenden Substanz. Das mit der Futterlösung beschickte Podest wurde zu den Ameisen in die Petrischale gestellt. Die hungrigen Ameisen fingen an Nahrung aufzunehmen (Abb. 8). Sobald mindestens 10 Ameisen gleichzeitig auf dem Podest Nahrung aufnahmen, wurden 10 μ l Sulcatonlösung (Konzentrationen: 1 μ g; 0,5 μ g; 0,2 μ g und 0,1 μ g jeweils in 10 μ l Hexan) aufgebracht und anschließend 5 min. lang alle 15 sec. die Zahl der Nahrung aufnehmenden Ameisen notiert.

Aggressionstest (Filterpapierkugeltest)

Jeweils 10 Ameisen von *L. fuliginosus* wurden in eine Petrischale (\varnothing 90 mm) verbracht. Nach einer Beruhigungszeit von 1–2 Stunden wurde mit dem Test be-



Abb. 8. Fütterungsversuch; Hungrige Ameisen haben das Fütterungspodest erklommen, 11 Individuen sind schon dabei Futter aufzunehmen. Über der Futterlösung befindet sich das Filterpapier zur Aufnahme der Testlösung.

gonnen. Den Ameisen wurde ein zu einer Kugel geformtes Stück Filterpapier (1 cm × 1 cm) in der Mitte der Petrischale präsentiert, das mit 10 µl einer Testlösung getränkt wurde. Die Testlösung setzte sich aus verschiedenen Mischungen der Substanzen Benzochinon, Toluchinon, Sulcaton und/oder Undecan zusammen. Das relative Verhältnis der Substanzen entsprach den natürlichen Verhältnissen der Substanzen im Tergaldrüsensekret. Jeder Versuch dauerte 90 Sekunden und wurde auf Video aufgezeichnet. Zur Auswertung wurde die Häufigkeit aggressiver Verhaltensweisen („Aggression“: beide Antennen berühren die Duftquelle **und** die Mandibeln werden aufgesperrt bis hin zum Biss) und nicht aggressiver Verhaltensweisen („Betrillern“: beide Antennen berühren die Filterpapierkugel) herangezogen.

ERGEBNISSE

Käferfunde

In 11 verschiedenen Kolonien von *L. fuliginosus* wurden innerhalb von 3 Jahren bei insgesamt 55 Nestbesuchen mehr als 400 Käfer gesammelt. Bei 6 Nestbesuchen konnten über 20, bei 8 Besuchen über 10 Käfer gleichzeitig gefunden werden. In über der Hälfte aller Nester wurde mehr als eine Käferart aufgefunden. Regelmäßig konnten mehr als 3 Arten gefunden werden, bei einem Nestbesuch sogar einmal 5 Arten gleichzeitig. In Anzahl (über 10 Exemplare/Nest) wurden Käfer der Arten *P. cognata*, *P. laticollis* und *P. lugens* gefunden. Von den anderen Arten wurde selten mehr als 1–2 Exemplare/Nest gefunden. Mit insgesamt über 250 Individuen wurde *P. laticollis* am häufigsten gefunden. Dabei wurden alleine in einem Nest 29 Käfer dieser Art gefunden. *P. cognata* konnte über 80-mal gefunden werden, dabei wurden bei einem Nest allein 12 Exemplare gefunden. *P. funesta* wurde über 50-mal gefunden. *P. lugens* wurde 22-mal, *P. humeralis* nur noch 7-mal gefunden.

Hälterung

Die Käfer wurden meist in Gruppen von 5 Käfern in einer Petrischale gehalten. Dabei konnten insbesondere bei *P. laticollis* das Fortpflanzungsverhalten beobachtet werden. Bei dieser Käferart gelang unter Laborbedingungen (Raumtemperatur, Tageslicht) regelmäßig die Nachzucht. Die Käfer legten einzelne Eier an toten Ameisen ab (Abb. 3), aus denen nach 2–3 Tagen bereits die Larven schlüpften (Abb. 4). Diese ernährten sich von den toten Ameisen und verpuppten sich bereits nach 2–3 Wochen. Nach weiteren 2–3 Wochen schlüpften die Käfer. So produzierten 20 Individuen von *P. laticollis* in einem Zeitraum von einem Monat über 70 Eier, die größtenteils bis zu den Imagines gezogen werden konnten. Bei keiner anderen der gehälterten Käferarten gelang die Nachzucht. Nur einmal konnte bei *P. funesta* die Ablage von 2 Eiern beobachtet werden, aus denen aber keine Larven schlüpften. Bei *P. lugens* konnten 2 Larven beobachtet werden, die allerdings die erste Häutung nicht überlebten. *P. humeralis* oder *P. cognata* (letzterer ebenfalls in Anzahl gefunden) legten nie Eier ab. Zudem

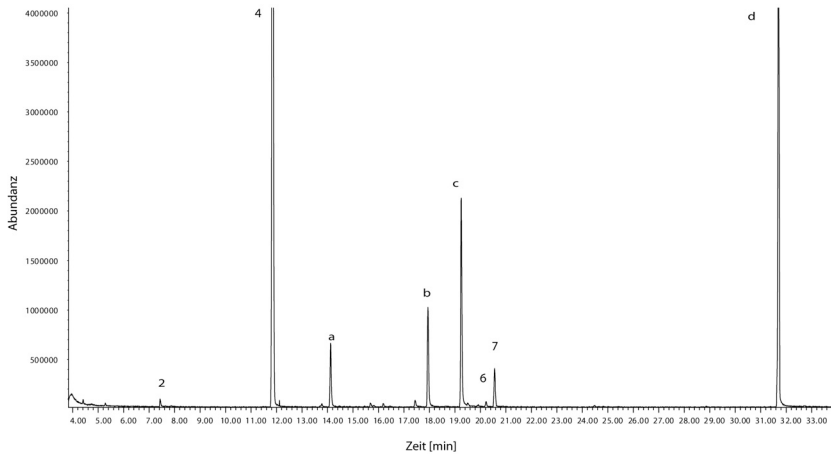


Abb. 9. Totalionenstromgaschromatogramm der von *Lasius fuliginosus* abgegebenen flüchtigen Drüseninhaltsstoffe (Identität der nummerierten Peaks: 2: Sulcaton, 4: Undecan, 6: Tridecen, 7: Tridecan; Substanzen die nur bei *L. fuliginosus* vorkommen, sind mit Buchstaben gekennzeichnet; a: Citronellal; b: Neral; c: Geranial; d: Dendrolasin).

unterschied sich *P. laticollis* von den anderen *Pella*-Arten dadurch, dass diese Art die zur Fütterung bereitgelegten Ameisen unter einem Filterpapier zusammensammelten, das in die Petrischale als Unterschupf eingelegt war. Dieser Haufen aus toten Ameisen wurde dann zur Eiablage benutzt (Abb. 3). In einem Fall konnte auch das Herumtragen eines Eies durch einen Käfer beobachtet werden.

Gaschromatographische und Massenspektrometrische Untersuchungen

Die flüchtigen Drüseninhaltsstoffe, die von den Tieren aufgrund der Reizung mit dem Rührfisch abgegeben wurden, konnten mit Hilfe der SPME-Technik (Abb. 7) aus dem Luftraum über den Tieren aufgefangen und deren Zusammensetzung mit dem GC/MS analysiert werden.

Wurden die Ameisen alleine in die Testflasche gebracht und dort mit dem Rührfisch gereizt, gaben sie vorwiegend die Substanzen Undecan und Dendrolasin ab. Dendrolasin ist ein weiteres Alarmpheromon von *L. fuliginosus* (HÖLLDOBLER & WILSON 1990). Daneben fielen Substanzen wie Citronellal, Neral und Geranial auf, die für den charakteristischen Geruch einer *L. fuliginosus* Kolonie mit verantwortlich sein dürften. Des Weiteren waren Spuren von Sulcaton, Tridecen und Tridecan zu finden (Abb. 9).

Wurden die Käfer in der Testflasche gereizt, gaben sie ihr Sekret aus der Tergaldrüse ab, um sich zu verteidigen. Die Abgabe war alleine schon durch die braune Farbe des Sekrets erkennbar, die sich an dem weißen Rührfisch zeigte. Durch die Analyse des abgegebenen Wehrdrüsensekrets konnten bei den 5 untersuchten *Pella*-Arten (*P. cognata*, *P. funesta*, *P. humeralis*, *P. laticollis* und *P. lugens*) im We-

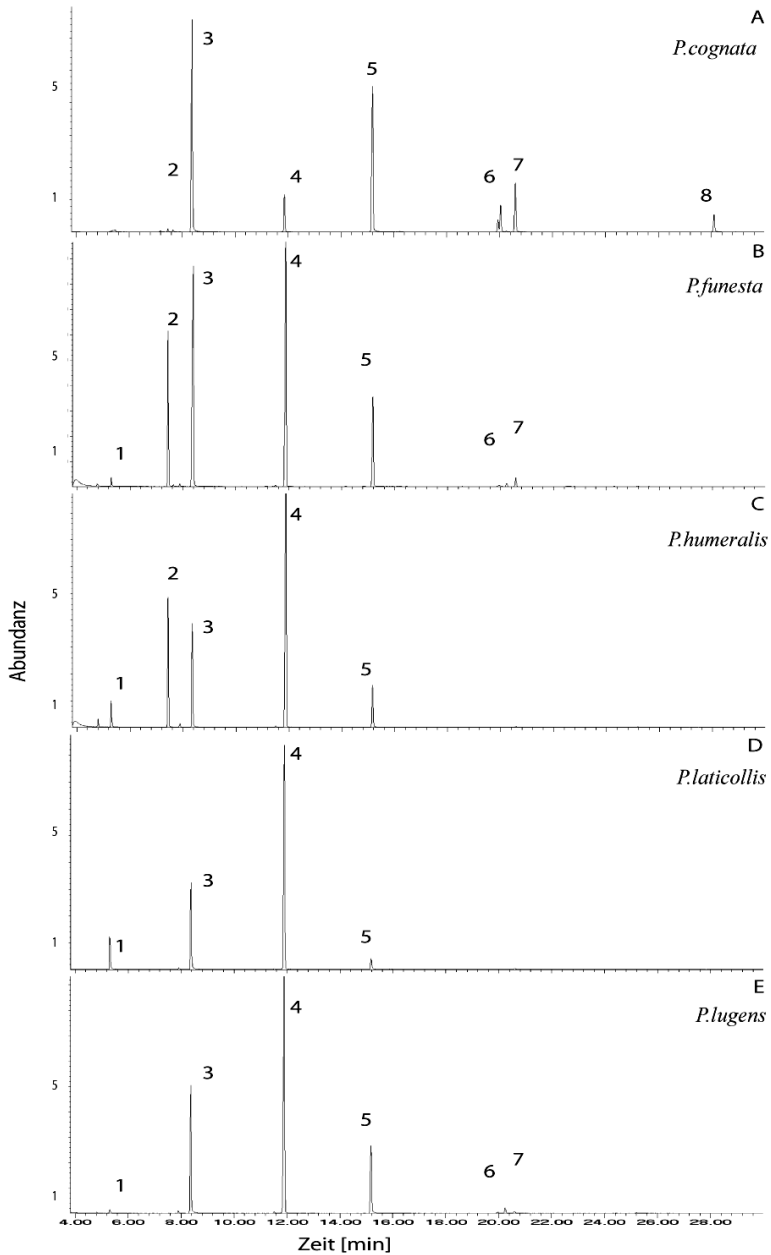


Abb. 10. Totalionenstromgaschromatogramm der von *Pella spec.* abgegebenen flüchtigen Inhaltsstoffe der Tergaldrüse (Identität der nummerierten Peaks: 1: p-Benzochinon, 2: Sulcaton, 3: p-Toluchinon, 4: Undecan, 5: 2-Methoxy-3-methyl-1.4-benzochinon, 6: Tridecen, 7: Tridecan, 8: Pentadecen).

sentlichen 8 flüchtige Substanzen identifiziert werden (Abb. 10). Dabei unterschieden sich die untersuchten Käferarten in dem Vorkommen von Sulcaton, dem Anteil an Undecan und den Anteilen der verschiedenen Chinone (Tab. 2, Spalten A). Bei *P. cognata* kamen Sulcaton und Undecan nur in geringen Mengen vor, dafür waren Tridecen, Tridecan und Pentadecen in größeren Anteilen zu finden. Bei den Chinonen fehlte Benzochinon völlig, während Toluchinon und Methoxymethylbenzochinon in großen Quantitäten vorkamen. Bei *P. funesta* und *P. humeralis* fielen die großen Signale von Sulcaton und Undecan im Chromatogramm auf, wohingegen bei *P. laticollis* und *P. lugens* Sulcaton nicht nachzuweisen war, aber ebenfalls Undecan das Chromatogramm dominierte. Die Substanzen Dendrolasin, Citronellal, Neral und Geranial, die bei *L. fuliginosus* gefunden wurden, kamen bei den untersuchten Käfern nicht vor.

Wurden nun Käfer und Ameisen gemeinsam in die Flasche gebracht, konnten die Stoffe erfasst werden, die bei den Interaktionen zwischen Käfer und Ameise abgegeben wurden. Eine Reizung der Tiere mit dem Rührfisch war dazu nicht erforderlich. Bei der Analyse konnten die gleichen Stoffe wie oben nachgewiesen werden. Jedoch waren die abgegebenen Mengen meist deutlich geringer (Tab. 2, Spalten B). Wie schon bei der Untersuchung der Käfer alleine, kam bei der Art *P. cognata* Sulcaton nur in Spuren vor und Undecan war ebenfalls kaum ver-

Tab. 2: Absolute Mengen der von den verschiedenen *Pella*-Arten abgegebenen Substanzen in μg (Mittelwerte \pm Standardabweichung).

Substanz	<i>P. cognata</i>		<i>P. funesta</i>		<i>P. humeralis</i>		<i>P. laticollis</i>		<i>P. lugens</i>	
	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B
	n= 12	n= 1	n= 6	n= 3	n= 6	n= 2	n= 8	n= 3	n= 8	n= 2
p-Benzochinon	-	-	1.1 ± 1.0	-	16.1 ± 11.1	1.0 ± 1.0	1.4 ± 1.2	0.7 ± 0.0	0.5 ± 0.4	-
Sulcaton	0.3 ± 0.4	0.2	23.4 ± 17.2	25.3 ± 1.0	48.5 ± 34.7	5.6 ± 6.9	-	-	-	-
p-Toluchinon	15.8 ± 7.0	2.2	35.8 ± 24.9	0.6 ± 0.5	41.4 ± 27.8	5.0 ± 4.9	2.8 ± 2.5	4.9 ± 0.0	19.8 ± 14.7	3.5 ± 1.2
Undecan	0.7 ± 0.5	0.2	16.4 ± 8.0	8.0 ± 0.3	45.9 ± 26.3	13.9 ± 11.1	8.3 ± 5.8	6.7 ± 0.8	21.7 ± 12.0	3.1 ± 0.4
2-Methoxy-3-methyl-1.4-benzochinon*	12.3 ± 6.6	3.9	18.6 ± 16.3	0.1 ± 0.0	18.4 ± 10.0	2.6 ± 1.3	0.5 ± 0.5	1.3 ± 0.6	10.7 ± 7.6	2.6 ± 1.3
p-Toluhydrochinon*	-	-	-	6.6 ± 9.4	-	-	-	0.7 ± 0.3	-	0.3 ± 0.4

n: Anzahl der Versuche; A: Käfer mit Rührfisch gereizt; B: Käfer-Ameisen Interaktion; * berechnet anhand der Eichkurve von Toluchinon. Angegeben sind die Mengen in μg , die in das Volumen der Flasche (60 ml) während 10 min. abgegeben wurden.

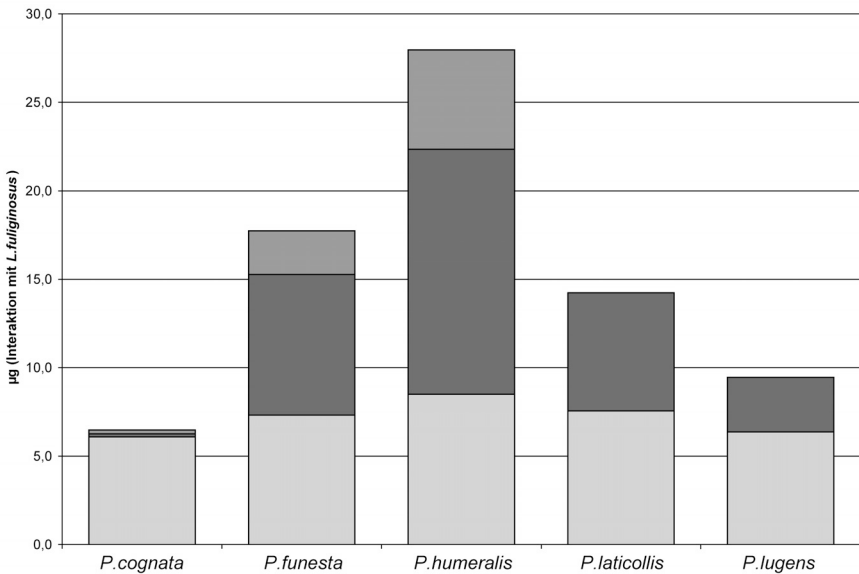


Abb. 11. Vergleich zwischen den Käferarten. Dargestellt sind die Mengen abgegebener Substanzen in μg während der Käfer-Ameisen Interaktionen. Grün: Sulcaton; Rot: Undecan; Gelb: Chinone. Die Sekrete von *P. funesta* und *P. humeralis* enthalten Sulcaton und Undecan in Mengen (grüne und rote Balken), während *P. cognata* nur Spuren beider Stoffe enthält. Die Sekrete von *P. laticollis* und *P. lugens* enthalten kein Sulcaton, jedoch Undecan. Die gelben Balken stehen für die Chinone, die von allen Käfern abgegeben werden.

treten. Waren *P. funesta* oder *P. humeralis* zusammen mit Ameisen, war Sulcaton und Undecan in hohen Anteilen festzustellen (Abb. 11: grüne und rote Balken). Bei den Interaktionen von *L. fuliginosus* mit *P. laticollis* oder *P. lugens* war kein Sulcaton zu finden. Bei beiden wurde aber Undecan in großen Mengen gefunden. Alle Käfer gaben während der Interaktion mit den Ameisen ungefähr die gleiche Menge an Chinonen ab (gelbe Balken in Abb. 11).

Biotests

Fütterungsversuch

Mit diesem Test wurde die Reaktion von Ameisen auf Sulcaton untersucht. Dazu ließ man sie 2 Tage hungern und bot danach Futter an (Abb. 8). Sammelten sich die Ameisen dann an der Futterstelle, wurde die Testsubstanz Sulcaton zugegeben. Die Ameisen verließen daraufhin trotz des Hungers den unmittelbar angrenzenden Bereich der Futterstelle und mieden diesen Bereich im Vergleich zu einer Kontrollsubstanz länger. Vergleicht man die Zahl der Nahrung aufnehmenden Ameisen ist zu erkennen, dass die Zahl der Ameisen an der Futterstelle

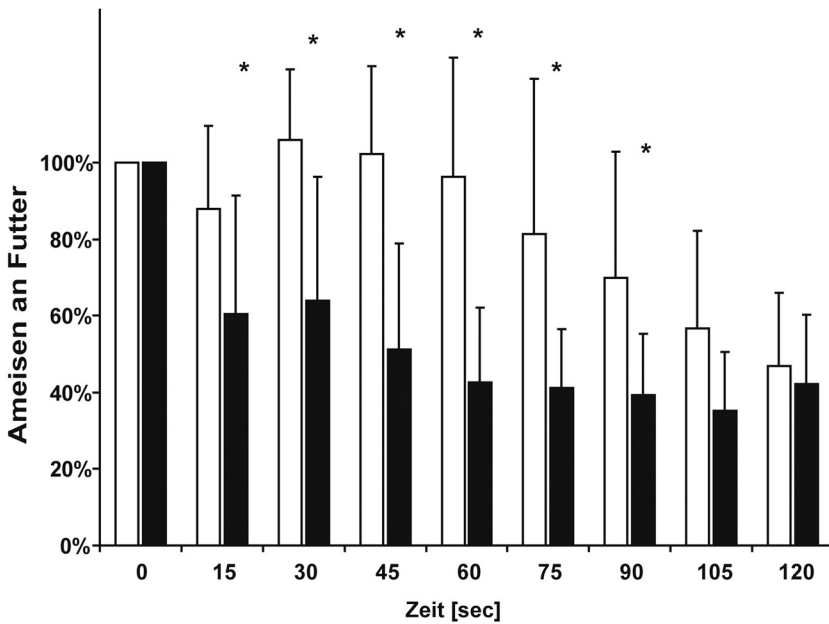


Abb. 12. Sulcaton hat abschreckende Wirkung! Graphische Darstellung der Ergebnisse des Sulcaton-Fütterungsversuches. Schwarze Balken: Ameisen an der Futterstelle unter Einfluss von Sulcaton; Weiße Balken: Kontrolle mit reinem Hexan. Bei den Werten um 15 sec. ist sowohl bei der Kontrolle als auch bei der Testlösung ein Einbruch festzustellen, der durch das Lösungsmittel Hexan verursacht wird. Dieser Effekt ist aber nach 30 sec. überwunden und die reine Sulcatonwirkung tritt hervor. (Mann-Whitney-U-Test mit anschließender sequentieller Bonferroni-Korrektur; $n = 12$; * = signifikant; $p = 0,05$).

in Gegenwart von Sulcaton ($1 \mu\text{g}/10 \mu\text{l}$) bis zu 1:30 min. nach Versuchsbeginn geringer war als bei der Kontrolle (Abb. 12). Dieser Effekt war auch bei einer Konzentration von nur $0,1 \mu\text{g}/10 \mu\text{l}$ bis zu 1 min. nachweisbar. Diese Ergebnisse zeigen, dass Sulcaton eine unmittelbare und abschreckende Wirkung auf *L. fuliginosus* hat.

Aggressionstest (Filterpapierkugeltest)

Der Aggressionstest wurde verwendet, um die Wirkung verschiedener Bestandteile des Tergaldrüsensekrets der Käfer einzeln oder in Kombination auf *L. fuliginosus* zu testen. Dazu wurde den Ameisen eine mit der Testlösung getränkte Filterpapierkugel präsentiert. Die Ameisen reagierten auf die präsentierten Substanzen unterschiedlich aggressiv. Wurde eine Mischung von Chinonen, den Wehrstoffen der Käfer, auf die Filterpapierkugel aufgebracht, war die Reaktion der Ameisen deutlich aggressiver als gegen eine unbehandelte Kon-

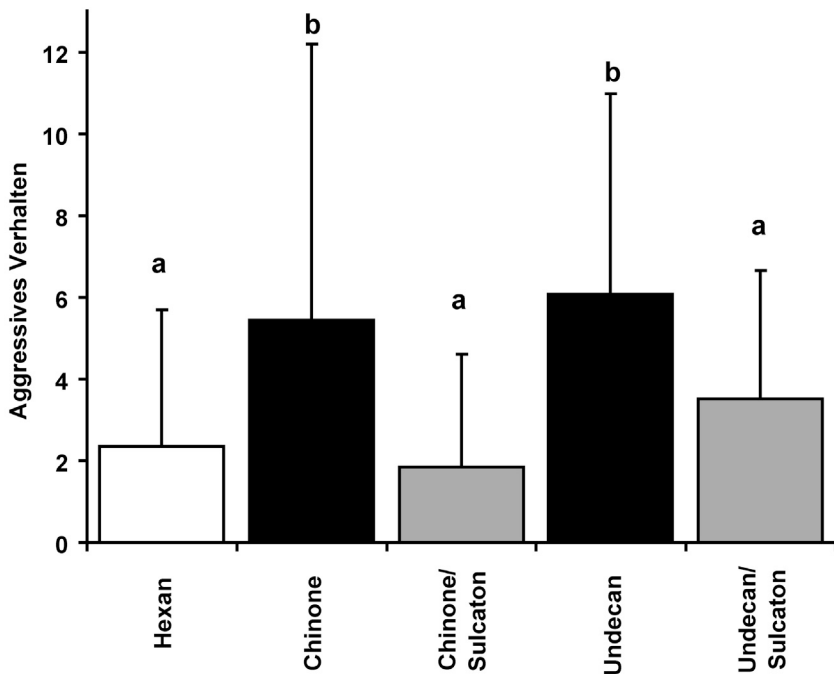


Abb. 13. Ergebnisse des Aggressionstests. Mittelwerte aggressiver Verhaltensweisen von 10 Ameisen während 90 sec gegenüber einer mit den genannten Stoffen getränkten Papierkugel. Undecan und Chinone lösen deutlich mehr aggressive Reaktionen aus, als die Mischungen dieser Substanzen mit Sulcaton. (Mann-Whitney-U-Test mit anschließender sequentieller Bonferroni-Korrektur; $n = 30$; a zu b signifikant; $p = 0,05$).

trollkugel. Dasselbe konnte auch für eine mit Undecan behandelte Kugel beobachtet werden. Wurden diese aggressionsauslösenden Substanzen zusammen mit Sulcaton auf die Testkugel aufgetragen, nahm die Zahl der aggressiven Handlungen der Ameisen deutlich ab und war vom Verhalten gegen die unbehandelte Kontrollkugel nicht zu unterscheiden. Somit konnte nachgewiesen werden, dass Undecan und Chinon Aggressionsverhalten auslösen und Sulcaton diese aggressionsauslösende Wirkung aufhebt (Abb. 13).

DISKUSSION

Die Auswertung der Funddaten und der Beobachtungen während der Hälterung der Käfer deuten darauf hin, dass die unterschiedlichen *Pella*-Arten zwar gemeinsam in ein und derselben Ameisenkolonie vorkommen, aber dort unterschiedliche ökologische Nischen besetzen. *P. laticollis* wurde bei weitem am häufigsten in unmittelbarer Nestnähe gefunden. Die Fundzahlen von *P. funesta* machten nur ein Fünftel der von *P. laticollis* aus. Die verwendete Sammel-

methode, bei der vorwiegend die Streu um das Nest zusammengesammelt und ausgelesen wurde, erfasste eher die in Nestnähe lebende Käfer, weiter vom Nest entfernt lebende Käfer wurden weniger häufig gefunden. MAIER (2007) fand ebenfalls *P. laticollis* am häufigsten. *P. funesta* wurde aber in annähernd gleicher Anzahl gefunden. MAIER sammelte die Käfer jedoch einzeln, sobald sie sich im Bereich des Nestes und entlang der Strassen zeigten, ohne sich auf die Streu direkt am Nest zu beschränken. Dabei stellte sie fest, dass *P. laticollis* häufiger näher am Nest als beispielsweise *P. cognata* oder *P. funesta* gefunden wurde. Es ist daher sehr wahrscheinlich, dass *P. laticollis* eher in unmittelbarer Nestnähe lebt, wo die Ameisen ihren Abfall entsorgen, von dem der Käfer lebt. Tote Ameisen trägt *P. laticollis* an geschützten Stellen zusammen und legt an ihnen auch seine Eier ab. Dieses Verhalten kann als Brutfürsorge bezeichnet werden (LENGERKEN 1939) und konnte im Labor fast immer beobachtet werden. Die anderen *Pella*-Arten, die ebenso häufig und ebenso lange im Labor beobachtet wurden, zeigten dieses Verhalten nicht oder nur äußerst selten. Es ist daher sehr wahrscheinlich, dass diese Arten andere Nischen im Bereich der Ameisenkolonie, beispielsweise die Ränder der Ameisenstrassen, besetzen.

Neben diesen Verhaltensunterschieden zwischen den *Pella*-Arten konnten für die Arten *P. cognata*, *P. funesta*, *P. humeralis*, *P. laticollis* und *P. lugens* hier auch erstmals Daten zu den während der Käfer-Ameisen-Interaktion abgegebenen Substanzen vorgelegt werden. Dies wurde insbesondere durch die SPME-Methode (Abb. 7) ermöglicht, die es im Vergleich zu früher praktizierten Untersuchungsmethoden erlaubte, die mehr oder weniger freiwillig abgegebenen Substanzen der Käfer und/oder Ameisen zu untersuchen, ohne die Tiere töten zu müssen. Darüberhinaus lagen zur Zusammensetzung des Tergaldrüsensekrets von *P. cognata* bisher keine Daten vor, wohingegen für *P. funesta*, *P. humeralis*, *P. laticollis* und *P. lugens* bereits Angaben in der Literatur (STEIDLE & DETTNER 1993, HÖLDOBLER et al. 1981) zu finden waren.

Im Wesentlichen bestehen die Unterschiede zwischen den Käferarten im Vorkommen von Sulcaton, der Menge an Undecan und den Anteilen der verschiedenen Chinonderivate. So gab *P. cognata* Sulcaton nur in geringen Mengen ab, während bei Analysen mit *P. funesta* und *P. humeralis* regelmäßig große Mengen gefunden wurden. Bei den beiden kleineren Arten *P. laticollis* und *P. lugens* wurde Sulcaton nicht nachgewiesen. Undecan kommt bei allen Käfern bis auf *P. cognata* in großen Mengen vor. Diese Substanz ist bei Zimmertemperatur flüchtig und dient als Lösungsmittel für die eigentlichen Wehrstoffe, die Chinone. Zusätzlich verbessert Undecan die Spreitung der Chinone über die Oberfläche des Angreifers (STEIDLE & DETTNER 1993). Diese Funktion muss bei *P. cognata* von anderen Substanzen, wie beispielsweise Pentadecen oder Tridecan übernommen werden, die in auffällig höheren Anteilen bei diesem Käfer vorkommen (Abb. 10). Bezüglich der Chinone bestanden bei 4 der 5 untersuchten Käferarten nur quantitative Unterschiede, so gab *P. laticollis* bei den meisten Analysen die geringste Menge an Chinonen ab. Einzig bei *P. cognata* gab es auch einen qualitativen Unterschied. Bei diesem Käfer konnte Benzo-

chinon, eines der 3 Chinonderivate, die regelmäßig gefunden wurden, nicht nachgewiesen werden.

Bei der Interaktion der Käfer mit Ameisen wurden die gleichen Stoffe gefunden, wie bei der Rührfischreizung der Käfer. Allerdings wurde insgesamt eine geringere Menge an Tergaldrüsensekret abgegeben (Tab. 2, Spalten B). Offensichtlich stellt die Manipulation mit dem Rührfisch eine größere Reizung dar, als die Anwesenheit von Ameisen. Die beiden Substanzen Sulcaton und Undecan, die Bestandteile des Käfersekrets sind, wurden bei *L. fuliginosus* ebenfalls unter Rührfischreizung gefunden. Literaturdaten deuteten für Undecan eher auf eine aggressionsfördernde Wirkung („aggressive alarm“) hin, wohingegen für Sulcaton Hinweise vorlagen, dass es eher Flucht- oder Ausweichreaktionen („panic alarm“) auslöst (MASCHWITZ 1964; WILSON & REGNIER 1971).

Um diese Frage genauer zu untersuchen, wurden die beschriebenen Biotests durchgeführt. Dabei belegte der Fütterungstest (Abb. 8) in eindrucksvoller Weise die deterrente Wirkung von Sulcaton auf *L. fuliginosus* (Abb. 12). Selbst eine Menge von nur 100 ng der Substanz war noch in der Lage, die hungrigen Ameisen für eine gewisse Zeit vom Fressen abzuhalten. Diese Ergebnisse zeigen, dass Sulcaton eher bei den „panic alarm“ Pheromonen einzuordnen ist, die Fluchtreaktionen auslösen. Im Aggressionstest wurde die Wirkung von Undecan, Chinonen, Sulcaton und Mischungen dieser Substanzen getestet. Dabei löste Undecan Aggressionen mit Annäherung und Biss der Ameisen in die Duftquelle aus und ist deshalb den Alarmpheromonen zuzuordnen, die Rekrutierung und Angriff auslösen (Abb. 14).

Interessanterweise lösten auch Chinone, trotz ihrer Wirkung als „chemische Kampfstoffe“, bei diesen Tests aggressives Verhalten der Ameisen aus. Mischt man aber Undecan oder Chinone mit Sulcaton, ist keine aggressionsauslösende Wirkung der Substanzen mehr zu beobachten (Abb. 13). Diese Wirkung von Sulcaton konnte auch im Freiland, an belebten Ameisenstrassen belegt werden (MAIER 2007). Diese Daten deuten darauf hin, dass Sulcaton offenbar die aggressionsauslösende Wirkung von Undecan und Chinonen blockiert. Eine Eigenschaft von Sulcaton, die für die Käfer von Vorteil ist. Kommt das Tergaldrüsensekret zur Verteidigung zum Einsatz, wird zusammen mit der Chinonladung auch eine große Menge Undecan abgegeben, ein Alarmpheromon von *L. fuliginosus*, welches weitere Ameisen alarmiert und herbeiruft. Der Käfer ist mit seiner chemischen Keule zwar eine Ameise losgeworden, aber mit Undecan wird er weitere herbeirufen. So wird deutlich, dass diejenigen Käfer, deren Tergalsekret Sulcaton enthält (*P. funesta* und *P. humeralis*), doppelt profitieren. Einmal überlagert Sulcaton die aggressionsauslösende Wirkung von Undecan und zum anderen vertreibt es die den Käfer bedrängenden Ameisen aufgrund der deterrenten Wirkung (Abb. 15) (STÖFFLER et al. 2007). Die Käfer (*P. humeralis* und *P. funesta*) scheinen dabei auf Nummer sicher zu gehen, indem sie bei den Interaktionen mit Ameisen Mengen an Sulcaton einsetzen, welche die im Fütterungstest eingesetzte Menge um das 50–250fache überstiegen.

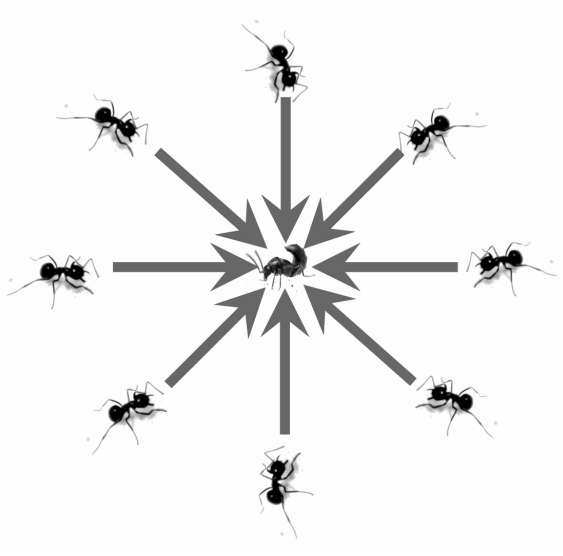


Abb. 14. Undecan ist ein Alarmpheromon von *Lasius fuliginosus* und löst Rekrutierung und Angriff aus („aggressive alarm“). Im Wehrsekret des Käfers ist es ebenfalls enthalten. Würde der Käfer nur Undecan mit seinem Wehrsekret abgeben, liefe er Gefahr, weitere Angriffe zu provozieren.

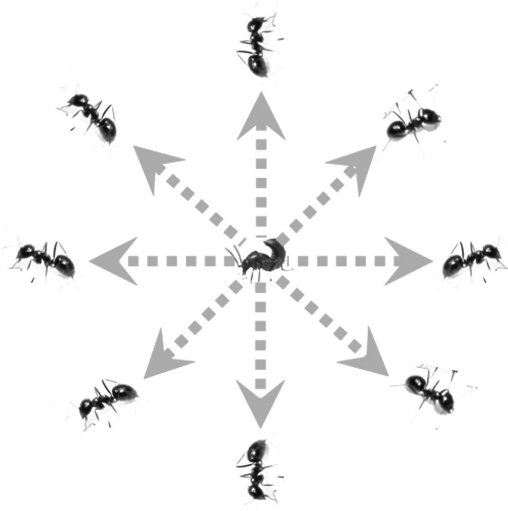


Abb. 15. Sulcaton ist ein Alarmpheromon von *Lasius fuliginosus* das Flucht auslöst („panic alarm“). Es ist auch im Wehrsekret der Käfer (*Pella funesta* und *P. humeralis*) enthalten. Dort überdeckt es die aggressivitätssteigernde Wirkung von Undecan. Der Käfer profitiert doppelt.

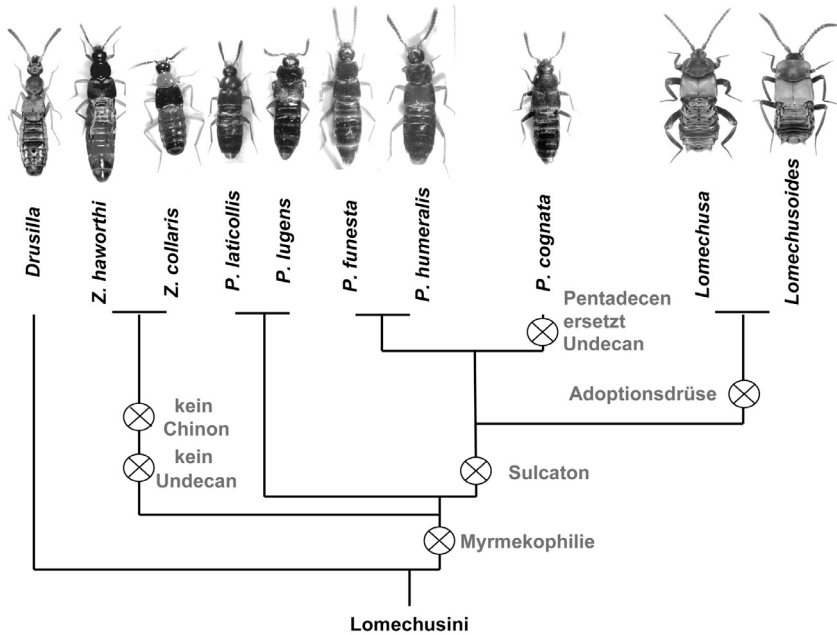


Abb. 16. Hypothetischer Stammbaum der Lomechusini anhand chemischer Merkmale erstellt. (Z: Gattung *Zyras*, P: Gattung *Pella*; Photographien von *Drusilla*, *Lomechusa* und *Lomechusoides* aus TRONQUET, M. 2006)

Eine andere Möglichkeit, dem Problem der Alarmierung weiterer Ameisen beim Einsatz der Wehrdrüse zu entgehen, besteht darin, das Alarmpheromon Undecan durch andere Stoffe zu ersetzen. Diesen Weg hat offensichtlich *P. cognata* eingeschlagen. Bei ihm ist Undecan nur noch in Spuren vorhanden.

Noch effizienter wäre natürlich, Mechanismen zu entwickeln, die den Einsatz der Tergaldrüse gegen die Wirtsameisen erst gar nicht erforderlich machen. Möglicherweise ist dies bereits bei *P. laticollis*, den man am häufigsten in Nestnähe findet, und *P. lugens* geschehen. Bei diesen Käfern wurde im Wehrsekret kein Sulcaton gefunden, aber dennoch große Mengen Undecan. Der Einsatz der Wehrdrüse durch diese beiden Käfer könnte also in einer Kolonie von *L. fuliginosus* unvorteilhaft sein. Ohnehin scheint ihre Anwendung erst das allerletzte Mittel der Käfer gegenüber der Aggression der Ameisen zu sein. Denn die meisten Begegnungen zwischen Gast und Wirt verlaufen friedlich (HÖLDOBLER et al 1981). Andere, für die verschiedenen *Pella*-Arten noch in Frage kommende Mechanismen, wie chemische Insignifikanz (DETTNER und LIEPERT 1994), Mimikry der Kohlenwasserstoff-Profile (AKINO 2002) oder auch die bereits beschriebene Wirkung der Beschwichtigungsdrüse, deren Chemie noch nicht geklärt ist (HÖLDOBLER et al 1981), spielen sicher eine Rolle, müssen aber noch untersucht werden.

Anhand der chemischen Unterschiede konnte ein hypothetischer Stammbaum der Lomechusini erstellt werden (Abb. 16). An der Basis steht die Eigenschaft der Myrmekophilie, welche *Drusilla canaliculata* als nicht myrmekophil von allen anderen Arten des Tribus abtrennt. Die selten zu findenden Käfer der Gattung *Zyras* unterscheiden sich durch eine völlig andere Zusammensetzung des Tergaldrüsensekrets. Bei diesen Arten konnten bisher im Sekret weder Chinone noch Undecan nachgewiesen werden (STÖFFLER, unveröffentlichte Ergebnisse). Sulcaton trennt die verbleibenden Lomechusini von *P. laticollis* und *P. lugens*, bei denen diese Substanz im Sekret nicht nachzuweisen ist. Den Unterschied zu den *Pella*-Arten bei *Lomechusa* und *Lomechusoides* begründet die Adoptionsdrüse, die hoch attraktive Stoffe für deren Wirtsameisen enthält. Sie ermöglicht diesen beiden Arten eine weit stärkere Integration in die Kolonien ihrer Wirte (HÖLLDOBLER 1967). *P. cognata* schließlich unterscheidet sich von *P. funesta* und *P. humeralis* durch den Ersatz von Undecan durch Pentadecan als Lösungsmittel.

Dieser Stammbaum ist sicher ein vorläufiges Ergebnis, das der Verfeinerung bedarf und nur unzureichend den Verlauf der Evolution innerhalb der Lomechusini wiedergibt, die zu einer unterschiedlichen Einnischung bei den Ameisenwirten führte. Wie bereits im vorigen Abschnitt angedeutet, besteht hier noch ein spannendes Betätigungsfeld, um die verbleibenden Mechanismen, welche die *Pella*-Arten im Umgang mit ihren Ameisenwirten nutzen, weiter aufzuklären.

DANKSAGUNG

Als Apotheker und spät berufener Biologe, quasi im 2. Bildungsweg, gilt mein besonderer Dank meiner Frau Barbara, die nicht nur diese Arbeit ermöglichte sondern auch noch tatkräftig mithalf. Auch danke ich Herrn Professor Steidle, dessen Sachverstand und Begeisterung für chemisch-ökologische Themen immer hilfreich und mitreißend war. Schließlich danke ich auch der Gesellschaft für Naturkunde in Baden-Württemberg für die Verleihung des Walter-Schall-Preises und dem großzügigen Stifter dieses Preises.

LITERATURVERZEICHNIS

AKINO, T. (2002): Chemical camouflage by myrmecophilus beetles *Zyras comes* (Coleoptera: Staphylinidae) and *Diaritiger fossulatus* (Coleoptera: Pselaphidae) to be integrated into the nest of *Lasius fuliginosus* (Hymenoptera: Formicidae). *Chemoecology* 12: 83–89.

ARTHUR, C. L. und PAWLISZYN, J. (1990): Solid phase microextraction with thermal desorption using fused silica optical fibers. *Anal. Chem.* 62: 2145–2148.

BERNARDI, R., CARDANI, C., GHIRINGHELLI, D., SELVA, A., BAGGINI, A., und PAVAN, M. (1967): On the components of secretion of mandibular glands of the ant *Lasius (Dendrolasius) fuliginosus*. *Tetrahedron Lett.* 40: 3893–3896.

BHATKAR, A.P. und WHITCOMB, W. H. (1970): Artificial diet for rearing various species of ants. *Fla. Entomol.* 54: 229–232.

- DETTNER, K. und LIEPERT, C. (1994): Chemical mimicry and camouflage. *Annu. Rev. Entomol.* 39: 129–154.
- DUFFIELD, R. M., BRAND, J. M., und BLUM, M. S. (1977): 6-Methyl-5-hepten-2-one in *Formica* species: identification and function as an alarmpheromone. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 70: 309–310.
- DUMPERT, K. (1972): Alarmstoffrezeptoren auf der Antenne von *Lasius fuliginosus* (Latr.) (Hymenoptera, Formicidae). *Z. vergl. Physiol.* 76: 403–425.
- FREUDE, H., HARDE, K. H., und LOHSE, G. A. (1974): Die Käfer Mitteleuropas: Band 5. Goethe und Evers Verlag, Krefeld.
- HÖLLDOBLER, B. (1967): Zur Physiologie der Gast-Wirt-Beziehungen (Myrmekophilie) bei Ameisen. I. Das Gastverhältnis der *Atemeles*- und *Lomechusa*-Larven zu *Formica*; *Z. vergl. Physiol.* 56: 1–21.
- HÖLLDOBLER, B. und WILSON, E. O. (1990): *The Ants*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- HÖLLDOBLER, B., MÖGLICH, M., und MASCHWITZ, U. (1981): Myrmecophilic relationship of *Pella* (Coleoptera: Staphylinidae) to *Lasius fuliginosus* (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche* 88: 347–374.
- HOWARD, R. W. und BLOMQUIST, G. J. (2005): Ecological, behavioral and biochemical aspects of insect hydrocarbons. *Annu. Rev. Entomol.* 50: 371–393.
- LENGERKEN, V. H. (1939): *Ergebnisse der Insektenbiologie Band 1: Die Brutfürsorge- und Brutpflegeinstinkte der Käfer*, Akademische Verlagsgesellschaft m.b.H, Leipzig
- MAIER, T. S. (2007): *Habitatwahl und chemische Abwehr bei myrmekophilen Kurzflüglern*. Diplomarbeit am Institut für Zoologie – Fachgebiet Tierökologie der Universität Hohenheim Januar 2007
- MARUYAMA, M. (2006): Revision of the Palearctic species of the myrmecophilous genus *Pella* (Coleoptera, Staphylinidae, Aleocharinae). *National Science Museum Monographs*: 32.
- MASCHWITZ, U. (1964): Gefahrenalarmstoffe und Gefahrenalarmierung bei sozialen Hymenopteren. *Z. vergl. Physiol.* 47: 596–655.
- MASCHWITZ, U. und HÖLLDOBLER, B. (1970): Der Kartonnestbau bei *Lasius fuliginosus*. *Z. vergl. Physiol.* 66: 176–189.
- SCHMINKE, G. (1978): Einfluss von Temperatur und Photoperiode auf Entwicklung und Diapause einiger Staphylinidae. *Pedobiologia* 18: 1–21.
- SEIFERT, B. (1996): *Ameisen: Beobachten, Bestimmen*. Naturbuchverlag, Augsburg
- SEIFERT, B. (2007): *Die Ameisen Mittel- und Nordeuropas*. Iutra – Verlags- und Vertriebsgesellschaft, Tauer.
- STEIDLE, J. L. M. and DETTNER, K. (1993): Chemistry and morphology of the tergal gland of free-living adult aleocharinae (Coleoptera: Staphylinidae) and its phylogenetic significance. *Syst. Entomol.* 18: 149–168.
- STOEFFLER, M., MAIER, T.S., TOLASCH, T., und STEIDLE, J. L. M. 2007. Foreign-language skills in rove-Beetles? Evidence for chemical mimicry of ant alarm pheromones in myrmecophilous *Pella* beetles (Coleoptera: Staphylinidae). *J. Chem. Ecol.* 33:1382–1392
- TRONQUET, M. (2006): *Catalogue iconographique des coléoptères des pyrénées-orientales*. Institut de Biologie de l'Université de Pau et des Pays de l'Adour, Pau.

tales Vol. 1 Staphylinidae; Supplément au tome XV de la Revue de l'Association Rousillonaise d'Entomologie

WASMANN, E. (1886): Über die Lebensweise einiger Ameisengäste I. Deut. Entomol. Z. 30: 49–66.

WILSON, E. O. und **REGNIER, F. E.** (1971): The evolution of the alarm-defense system in the formicine ants. Am. Nat. 105: 279–289.

Anschrift des Verfassers:

Universität Hohenheim, Institut für Zoologie, Fachgebiet Tierökologie 220c,

Garbenstr. 30, 70593 Stuttgart, Germany

Fon: 0049 (0) 711 459 24242

Fax: 0049 (0) 711 459 23814

Email: mstoeffl@uni-hohenheim.de