

Invasive Ameisen: Superkolonien – super Dominanz

Volker Witte*

Zusammenfassung

Überaus artenreich, äußerst zahlreich und hochgradig kooperativ gehören Ameisen zu den erfolgreichsten Lebensformen auf der Erde. Zunehmend werden Arten auch durch den Menschen verbreitet. Bestimmte Ameisenarten können sich dann invasiv verhalten. Das heißt, sie etablieren sich nicht nur in neuen Gebieten, sondern vermehren sich massiv, dominieren einheimische Arten und führen zu drastischen Veränderungen in Ökosystemen. Eine typische Merkmalskombination begünstigt die Dominanz invasiver Ameisen, wobei die Koloniestruktur eine besondere Rolle spielt. Diese Ameisen haben besonders viele Königinnen und sie bilden gigantische Netzwerke kooperierender Kolonien, welche über Hunderte oder Tausende von Kilometern reichen können. So können stellenweise außergewöhnlich große Individuendichten erreicht, Futterquellen dominiert und Konkurrenten eliminiert werden.

Die Massenvorkommen von Ameisen stehen oft mit menschlichen Interessen in Konflikt, ihre Bekämpfung gestaltet sich jedoch als äußerst schwierig. Meist sind Vergiftungsmaßnahmen die einzige Lösung. Diese sind aber meist nur von kurzer Wirkung, da Verluste rasch aus umliegenden Nestern ausgeglichen werden können. Während die weltweit schädlichsten Ameisenarten nur in warmen Klimaten überleben und vor allem dort zum Problem werden können, sind zwei weniger bekannte Arten, *Lasius neglectus* und *Formica fuscocinerea*, frostresistent. Sie besitzen dadurch ein großes Ausbreitungspotenzial in gemäßigten Breiten.

Summary

Invasive ants: supercolonies – super dominance. Ants belong to the most successful life forms on earth, with an exceptional diversity and abundance and a pronounced cooperative behaviour. As humans increasingly disperse organisms worldwide, some ant species can become invasive by their establishment in introduced areas, a following expansion and the domination of native species. This can lead to drastic ecological changes. A typical combination of traits, most importantly their colony structure, facilitates the dominance of invasive ants. They possess numerous queens and form extensive networks of cooperating colonies, which can spread over thousands of kilometres. This way, invasive ants can reach exceptionally high densities, dominate food sources and eliminate competitors.

Ant mass occurrences often conflict with human interests; however, their eradication appears very complicated. Chemical treatments are often the only possible countermeasures but they often show only short-lasting effects, because ants from surrounding nests can migrate quickly into the treated areas. While the most devastating ant species occur mainly in warmer latitudes, two species, *Lasius neglectus* and *Formica fuscocinerea*, are cold resistant. Consequently, these two species might have a high potential for expansion in temperate zones.

* Witte, Volker, Priv.-Doz. Dr., Ludwig-Maximilians-Universität München, Department Biologie II, Verhaltensökologie, Großhaderner Straße 2, 82152 Planegg-Martinsried; witte@bio.lmu.de

Einführung

Von invasiven Arten sprechen wir, wenn zwei Kriterien erfüllt sind: Die Arten treten in einem für sie unnatürlichen, neuen Verbreitungsgebiet auf, in dem sie bisher nicht zu finden waren, breiten sich dort aus und verursachen einen Schaden. Diese Schäden können sehr unterschiedlich sein. Es kann sich z. B. um eine Verdrängung von einheimischen Arten handeln, wie bei dem Asiatischen Marienkäfer (*Harmonia axyridis*), oder um einen direkten Schaden, wie bei der Fruchtfliege *Drosophila suzukii*, die Obstbauern große Sorgen bereitet, weil sie im Gegensatz zu anderen Fruchtfliegen nicht verrottendes Material befällt, sondern frisches Obst.

Verbreitung invasiver Arten

Eine Möglichkeit, wie invasive Arten in ihr unnatürliches Verbreitungsgebiet gelangen können, ist eine Ausdehnung ihres natürlichen Verbreitungsgebiets (range expansion). Streng genommen spricht man in diesem Fall jedoch nicht von einer invasiven Art. Es muss sich vielmehr um eine Verschleppung handeln, d. h., die Art wird über eine längere Distanz verfrachtet (long distance dispersal). Diese Verschleppung findet sehr häufig durch den Menschen statt, z. B. im Zuge des zunehmenden Fernverkehrs und weltweiten Gütertransfers. Die Wahrscheinlichkeit, dass eine Art verschleppt wird, ist sehr unterschiedlich und hängt von der Lebensweise der Art ab. Der sog. propagule pressure (engl. propagule: Fortpflanzungs-, Ausbreitungseinheit), eine wichtige Eigenschaft in der Invasionsbiologie, drückt aus, wie häufig eine Art über große Entfernungen verfrachtet wird und wie groß der Ausbreitungsdruck dieser Art auf andere Gebiete ist.

Generell sind drei Schritte notwendig, damit eine Art invasiv wird: Einschleppung, Etablierung und Ausdehnung. Sind die ersten beiden Schritte erfüllt, spricht man häufig und v. a. im Zusammenhang mit Ameisen von sog. Tramp-Arten. Diese Arten müssen aber nicht unbedingt negativ auftreten, d. h. Schäden verursachen. Erst wenn es zu einer massiven Ausdehnung und zu Schäden kommt, spricht man von invasiven Arten.

Invasive Ameisenarten

Invasive Arten werden weltweit intensiv untersucht. Die Invasive Species Specialist Group (ISSG) hat eine Liste der 100 schlimmsten invasiven Arten publiziert (Lowe et al. 2000), d. h. der 100 Arten, die den weltweit größten ökonomischen und ökologischen Schaden anrichten. In dieser Liste sind Pflanzen, Tiere, Pilze und Mikroorganismen enthalten, darunter fünf Ameisenarten (Abb. 1): *Anoplolepis gracilipes* (Gelbe Spinnerameise), *Linepithema humile* (Argentiniische Ameise), *Pheidole megacephala* (Großköpfige Ameise), *Solenopsis invicta* (Rote Feuerameise) und *Wasmannia auropunctata* (Kleine Feuerameise). Diese Vertreter stammen aus tropischen oder subtropischen Regionen und betreffen uns in Deutschland weniger. Sie richten bei uns zwar z. B. in botanischen oder zoologischen Gärten Schäden an, können sich aber nicht im natürlichen Ökosystem etablieren, weil sie nicht kälteresistent sind. Der natürliche Lebensraum der Argentinischen Ameise kommt unseren Verhältnissen noch am nächsten; von ihr wird später noch die Rede sein. Neben diesen fünf genannten Arten gibt es noch eine Reihe anderer invasiver Ameisenarten, die ebenfalls große Schäden anrichten können.

Schäden durch invasive Ameisenarten

Invasive Arten sind sehr konkurrenzstark gegenüber anderen Ameisenarten und können diese dadurch verdrängen und stark dezimieren, teilweise sogar komplett in einem Gebiet ausrotten. Wenn die betroffenen Arten wichtige Funktionen in Ökosystemen einnehmen, kann ihr Ausfall zu Kaskadeneffekten und am Ende zu dramatischen Veränderungen in einem Ökosystem führen. Daneben sind invasive Ameisen auch gegenüber anderen Tierarten sehr dominant und können diese dezimieren und töten, v. a. frisch geschlüpfte oder Jungtiere. Auch dies kann zu Kaskadeneffekten führen und ganze Ökosysteme verändern. Ameisen können auch direkte Schäden am Menschen verursachen, z. B. die Rote Feuerameise in den USA, die sehr schmerzhaft sticht und, wenn sie in großen Massen auftritt, zu extremen Problemen innerhalb und außerhalb von Gebäuden führen kann.

Nicht zu unterschätzen ist ihr Einfluss auf die Pflanzenwelt. Viele Ameisen, nicht nur invasive, machen Gebrauch von Honigtau, der von

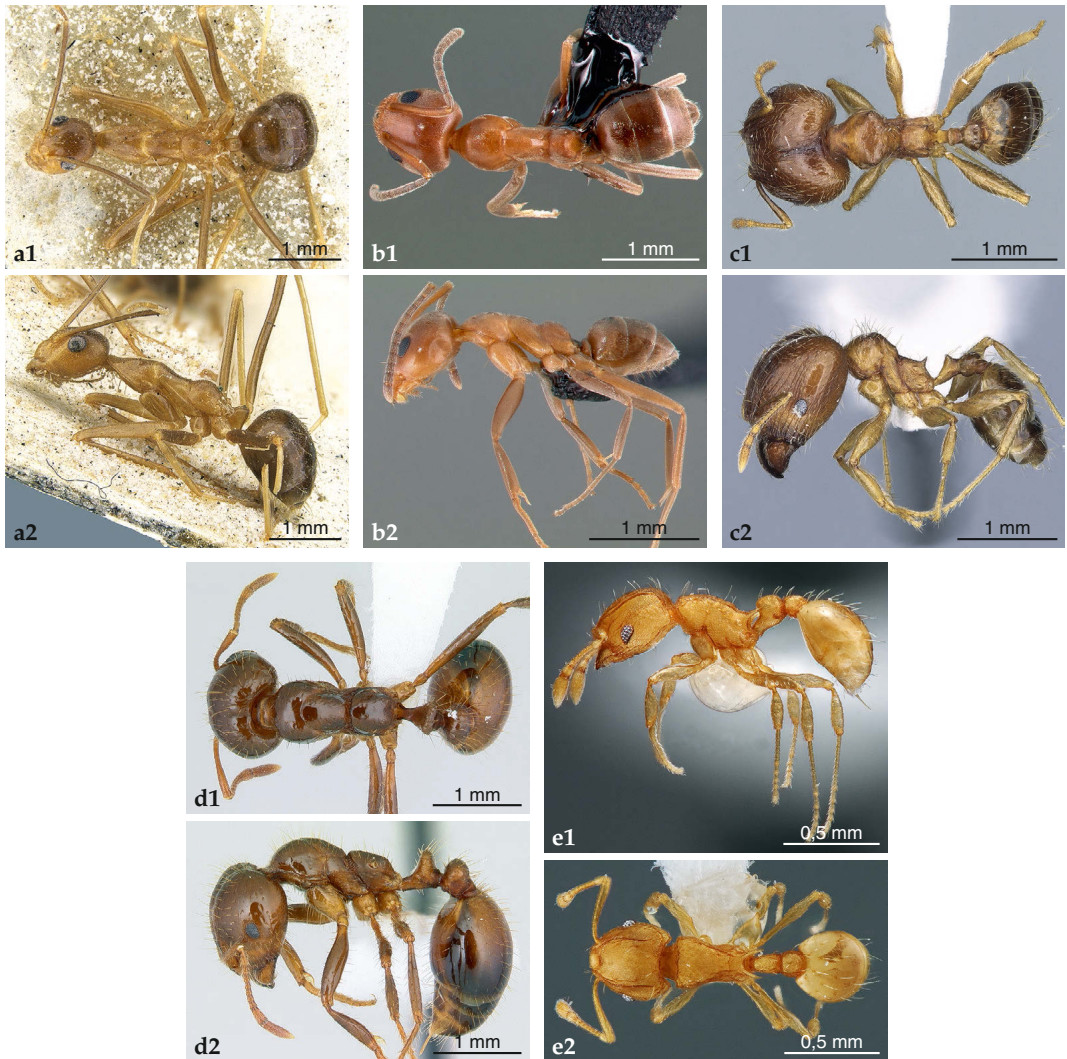


Abb. 1. Invasive Ameisenarten. **a**, *Anoplolepis gracilipes* (Gelbe Spinnerameise); **b**, *Linepithema humile* (Argentinische Ameise); **c**, *Pheidole megacephala* (Großköpfige Ameise); **d**, *Solenopsis invicta* (Rote Feuerameise); **e**, *Wasmannia auropunctata* (Kleine Feuerameise). – Fotos von www.antweb.org (03.07.2014); a,c: Will Ericson; b,d: April Nobile; e: Gracen Brilmyer.

pflanzensaugenden Insekten ausgeschieden wird. Durch massive Nutzung dieses Honigtaus werden die Populationen der Insekten (z. B. Blatt- oder Schildläuse) durch die Anwesenheit der Ameisen geschützt, was zu einer starken Vermehrung der Lauspopulationen führt. Dies wiederum führt zu Schäden an den Pflanzen, sowohl direkt durch den Abzug von Energie als auch durch sekundäre Infektionen an den durch die Insekten verursachten Wunden. Derartige Wechselbeziehungen, bei

denen eine Art Nahrung anbietet und eine andere Art diese aufnimmt und dafür eine Gegenleistung erbringt, heißen Trophobiosen.

Warum sind invasive Ameisenarten so konkurrenzstark?

Die Tatsache, dass unter den 100 weltweit schlimmsten invasiven Organismen fünf Amei-

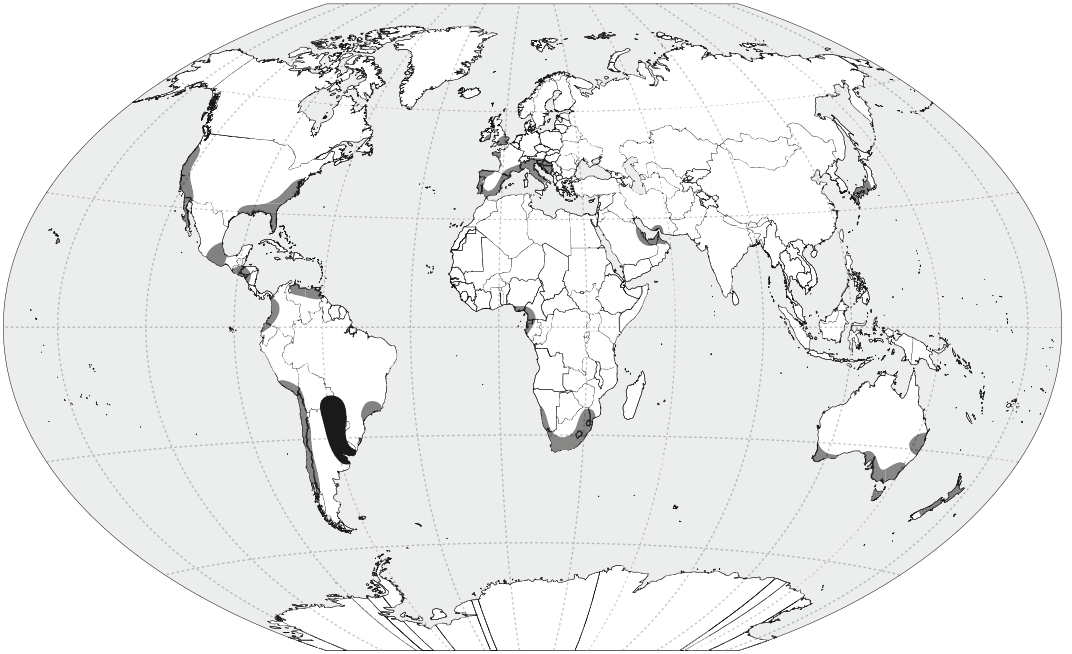


Abb. 2. Verbreitungskarte (schematisch) von *Linepithema humile*; schwarz: ursprüngliches Verbreitungsgebiet in Südamerika, grau: eingeschleppt. – Zusammengestellt nach Karten aus www.antweb.org (03.07.2014), A. Wild (www.myrmecos.net, 03.07.2014), van Wilgenburg et al. (2010).

senarten sind, wirft die Frage auf, was diese Arten so besonders macht und warum sie im Vergleich zu anderen Ameisenarten so große Schäden verursachen können.

Von den bekannten Gründen seien hier nur einige genannt.

- (1) Die Arten sind Opportunisten, was z. B. ihre Ernährung oder Nistweise betrifft. Dies führt dazu, dass sie leicht verschleppt und sich woanders schnell etablieren können.
- (2) Sie sind polydom, d. h., sie besitzen viele Nester und bilden daraus Netzwerke, und sie sind polygyn, d. h., sie haben viele Königinnen und nicht nur eine wie z. B. Honigbienen oder viele Ameisenarten. Dadurch kann es zum Entstehen von Superkolonien kommen.

Diese beiden Eigenschaften finden wir nicht nur bei invasiven Ameisen, sondern auch bei anderen Ameisenarten, aber die Kombination der beiden Merkmale ist typisch und kann zu Invasionen führen.

- (3) Sie sind klein. Man weiß, dass (grob verallgemeinert) bei Ameisen die Körpergröße bei Auseinandersetzungen nicht unbedingt eine

wichtige Rolle spielt, sondern u. a. die Anzahl der Individuen. Mehrere kleine Ameisen können in vielen Fällen größere Individuen anderer Arten überwinden.

- (4) Die »enemy release«-These besagt, dass Arten durch die Verschleppung in ein neues Gebiet ihren natürlichen Feinden wie z. B. Parasiten, Räubern (Prädatoren) oder Krankheitserregern entgehen, die nicht mitverschleppt werden.

Es gibt noch eine Reihe weiterer Thesen, im Folgenden soll jedoch speziell auf die Koloniestruktur eingegangen werden.

Koloniestruktur invasiver Ameisenarten

Im Normalfall bilden Ameisen Einzelkolonien, d. h. einzelne Nester mit Ameisenstraßen, die zur Futtersuche in die Umgebung führen. Diese Kolonien stehen in Konkurrenz miteinander. Begegnen sich ihre Individuen, kommt es zu Kämpfen und normalerweise wird eine Ameise von der anderen getötet. Bei dieser Art von Koloniesystem kann keine besonders hohe Dichte

erreicht werden, da sonst die Reibungsverluste zwischen den Kolonien zu hoch werden würden. Meist bilden sich daher mosaikartige Strukturen von Nestern, zwischen denen sich andere Arten ansiedeln können.

Invasive Ameisenarten bilden dagegen Superkolonien, d. h. Netzwerke von Einzelnestern, die miteinander interagieren und über Straßen miteinander verbunden sind. Sie teilen z. B. Nahrung miteinander und bekämpfen gemeinsam Feinde. Dadurch können die Dichten extrem hoch werden und andere Ameisennester können leichter angegriffen und überwältigt werden. Invasive Arten verhalten sich stark territorial gegenüber anderen Arten. Die Bekämpfung dieser Superkolonien ist extrem schwierig, denn auch wenn man erfolgreich einen Teil der Kolonie z. B. durch Insektizide zu 100 % eliminiert, kann die entstandene Lücke leicht von umgebenden Kolonieteilen wieder aufgefüllt werden, wenn die Insektizide im Boden abgebaut worden sind.

Linepithema humile

Die Argentinische Ameise (*Linepithema humile*) ist weltweit verbreitet, in Europa v. a. im Mittelmeerraum in Küstennähe (Abb. 2; Wild 2004, 2007, van Wilgenburg et al. 2010). In den einzelnen Verbreitungsgebieten gibt es z. T. mehrere Superkolonien. Entlang der Mittelmeerküste gibt es z. B. eine große Kolonie von Portugal bis Italien, aber auch andere kleinere Superkolonien z. B. auf Korsika und in Spanien.

Bringt man Ameisen dieser Superkolonien von verschiedenen Punkten der Erde (z. B. von Europa, Japan, Kalifornien, Australien, Neuseeland) im Labor zusammen, so bilden selbst diese Ameisen eine Superkolonie. Das heißt, die Tiere kooperieren und teilen Futter, als gehörten sie zum selben Nest (van Wilgenburg et al. 2010). Zum einen liegt das daran, dass sich die Ameisen anhand von chemischen Stoffen auf ihrer Körperoberfläche als zugehörig erkennen (vgl. Beitrag Foitzik (2014) in diesem Band). Je ähnlicher sie sich in diesen Erkennungssignalen sind, desto weniger Aggression zeigen sie. Wahrscheinlich sind von bestimmten Ursprungskolonien Teile in verschiedene Regionen der Welt verschleppt worden. Tatsächlich korreliert zumindest bei der Argentinischen Ameise die chemische Ähnlichkeit stark mit der genetischen (van Wilgenburg et al. 2010).

Lasius neglectus

Die auch bei uns vorkommende invasive Art *Lasius neglectus* (Invasive Gartenameise, auch: Vernachlässigte Wegameise, Abb. 3) ist bereits vorgestellt worden (vgl. Beitrag Cremer (2014) in diesem Band). Sie ist kältetolerant und kann sich daher in den gemäßigten Breiten etablieren. In Deutschland kommt sie bereits in Jena und Passau vor und sie ist im Begriff, sich von Osten her weiter auszubreiten. Ihr Ursprung liegt vermutlich in Kleinasien (Seifert 2000). Auch *L. neglectus* bildet Superkolonien und verdrängt dadurch andere Ameisenarten sehr effizient, wie ein Vergleich mit der Koloniestruktur der nicht invasiven Art *L. turcicus* zeigt, die im Hochland der Türkei monodom lebt, in niederen Lagen jedoch polydom (Abb. 4, Cremer et al. 2008).

Vorkommen von *Formica fuscocinerea* in München und Umgebung

Eine ebenfalls kältetolerante Art mit großem Ausbreitungspotenzial ist *Formica fuscocinerea* (Abb. 5), die im Alpenvorland vorkommt. Sie tritt an über 30 Stellen in München (Parks, Grünanlagen, Spielplätze) in hohen Dichten auf, an stark befallenen Stellen können 120 Nesteingänge/m² (max.: 212, min.: 68, $n=12$) auftreten. Das führt seit etwa vier Jahren zu großem medialen Interesse und zu Schlagzeilen wie »Spielplätze: Stadt sagt Ameisen den Kampf an« (Münchner Merkur, 01.02.10), »Ameisen: Invasoren in Süddeutschland« (Focus online, 17.06.10), »Ameisen bilden Superkolonien wie im Horrorfilm« (Die Welt, 23.08.13), »Ameisen: Superkolonien breiten sich aus« (Spiegel online, 25.08.13) oder »Alpen-Ameisen fallen in Massen über Deutschland her« (Tiroler Tageszeitung, 15.11.13). Dies zeigt, wie groß der Konflikt zwischen dem massenhaften Auftreten von Ameisen und vom Menschen stark genutzten Flächen ist.

Verbreitung und Koloniegrenze

Abbildung 6 zeigt einige Verbreitungspunkte von *F. fuscocinerea*. Ob sich die Art natürlich vom Alpenvorland aus ausbreitet oder ob sie verschleppt wird, ist noch nicht sicher geklärt. Wir kennen einen gesicherten Fall einer Verschleppung, bei dem *F. fuscocinerea* vom Allgäu mit Baumaterial an den Universitätscampus in Tübingen transportiert worden ist (B. Seifert, persönl. Mitteilung).



Abb. 3. *Lasius neglectus*, Arbeiterin. – Foto: Gert Brovad.

Die Art existiert in vielen Kiesgruben, daher ist die Wahrscheinlichkeit ihrer Verschleppung (propagule pressure) relativ groß. Ich selber habe in der letzten Zeit mehrfach Meldungen aus der

Bevölkerung vom Auftreten von *F. fuscocinerea* an Orten erhalten, an denen sie bisher nicht zu finden war. Auch wenn wir noch nicht wissen, ob es sich um eine Ausbreitung oder um eine Verschleppung handelt, so hat *F. fuscocinerea* zumindest das Potenzial für eine invasive Art.

In einer Kiesgrube bei Dachau, die sehr stark befallen ist, haben wir anhand von Aggressionstests die Netzwerke der Kolonien untersucht. Nachdem auf einer Distanz von 60 m keine Aggression zwischen den Individuen messbar war (Abb. 7, links), haben wir die Untersuchungen auf München und das Umland ausgedehnt und haben schließlich bis Murnau, in einer Entfernung von 50 km, keine Koloniegrenze feststellen können (Abb. 7, rechts). Hier handelt es sich um Dimensionen, die wir sonst aus unserer Region nicht kennen und die stark an invasive Ameisen erinnern. Mittlerweile haben wir schon Individuen aus Österreich getestet und auch diese zeigen keine Aggression und damit keine Koloniegrenze.

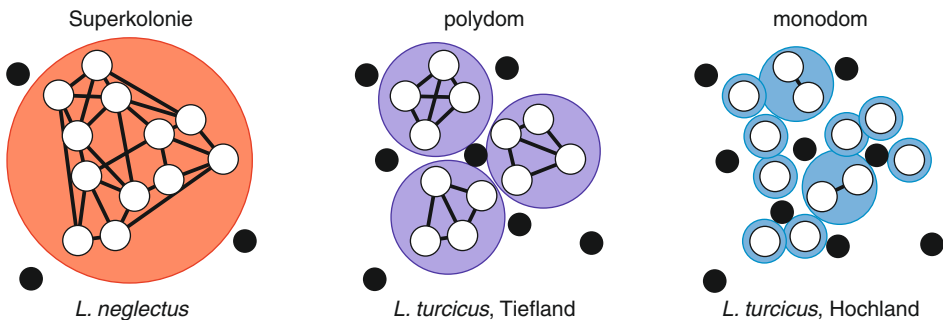


Abb. 4. Schema der Koloniestrukturen von *Lasius neglectus* und *L. turcicus* (Türkei): Verdrängung anderer Ameisenarten durch Bildung von Superkolonien. ●: Nester anderer Arten; ○: benachbarte Nester; farbige Kreise: Kolonien. – Cremer et al. (2008).



Abb. 5. *Formica fuscocinerea*; **b**, mit Blattläusen (Trophobiose). – Fotos: Volker Witte.

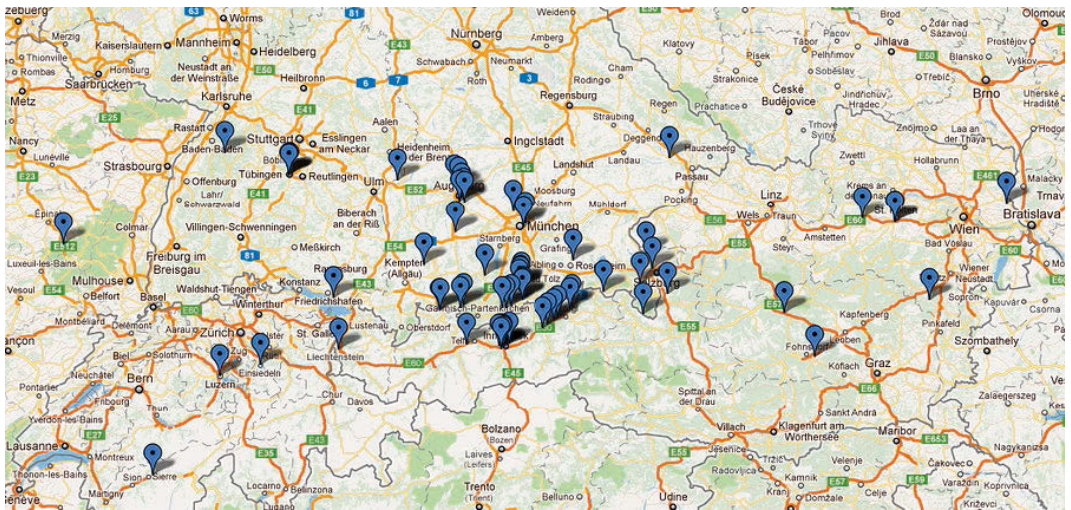


Abb. 6. Verbreitungsgebiet von *Formica fuscocinerea* in Bayern und angrenzenden Gebieten. – Persönliche Mitteilung Bernhard Seifert, Senckenberg Museum für Naturkunde Görlitz, Map Data © 2014 Google, Seifert.

Konkurrenzstärke

In der bereits genannten Kiesgrube bei Dachau haben wir die Verteilung der dort vorkommenden Ameisenarten untersucht und dazu über einen Zeitraum von etwa 3 Wochen Köderstationen mit Honig u. Ä. ausgelegt. Neben einem Bereich, in dem *F. fuscocinerea* allein vorkommt, gibt es einen Überlappungsbereich mit der einheimischen, weit verbreiteten Art *Myrmica ruginodis* (Waldknotenameise) und ein Vorkommen von *Lasius niger* (Schwarze Wegameise). Außerdem konnten wir in dem Bereich, in dem *F. fuscocinerea* allein vorkommt, eine sehr starke ausgeprägte Trophobie

mit Läusen feststellen. Neben Verdrängungseffekten spielen bei der der Verteilung sicher auch Habitatstrukturen eine Rolle. *M. ruginodis* bevorzugt z. B. ein schattiges, kühleres Habitat, während *F. fuscocinerea* mehr heiße, sonnenexponierte Habitate bevorzugt, die jedoch auch gern von *L. niger* genutzt werden.

Mit Konkurrenzversuchen sind wir im Labor der Frage der Verdrängung nachgegangen. Wir haben dabei einer Art (1500 Individuen) erlaubt, 15 Minuten eine Futterquelle zu besetzen. Nach 15 Minuten bekam eine andere Art (1500 Individuen) ebenfalls Zutritt zu dieser Futterquelle; die in den nächsten 15 Minuten stattfindenden Interaktionen

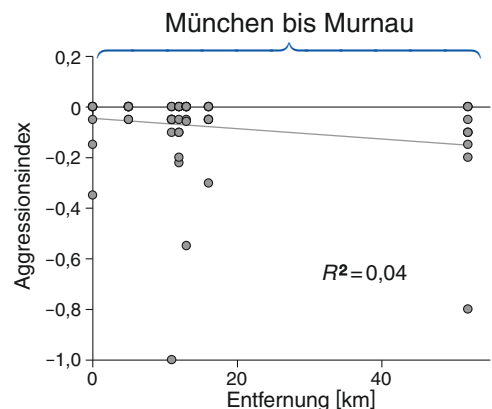
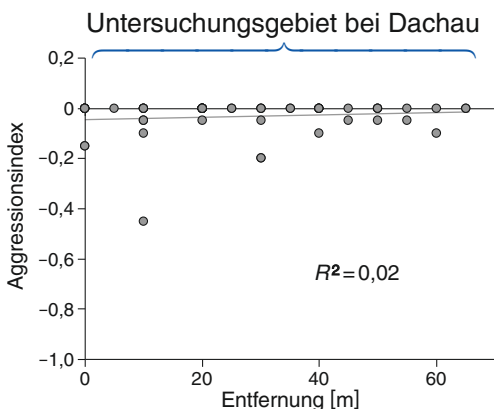


Abb. 7. Aggressionsindex von Individuen von *Formica fuscocinerea* in Abhängigkeit von der näheren (links, in m) und weiteren (rechts, in km) Entfernung zu einem Nest in einer Kiesgrube bei Dachau. – Nach eigenen Daten.

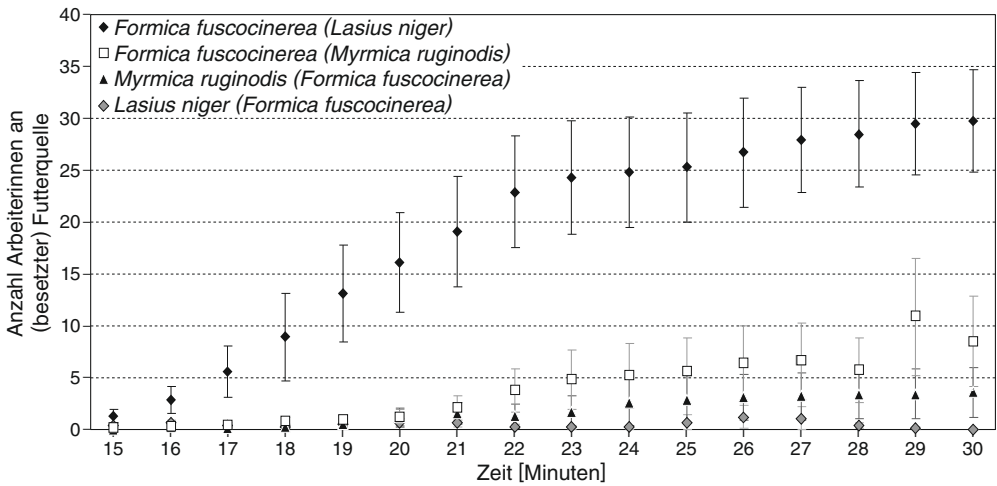


Abb. 8. Konkurrenzversuch: Anzahl der Arbeiterinnen verschiedener Ameisenarten an einer Futterquelle, die 15 Minuten von einer anderen Art (Name in Klammern) besetzt worden ist, über die nächsten 15 Minuten. – Nach eigenen Daten.

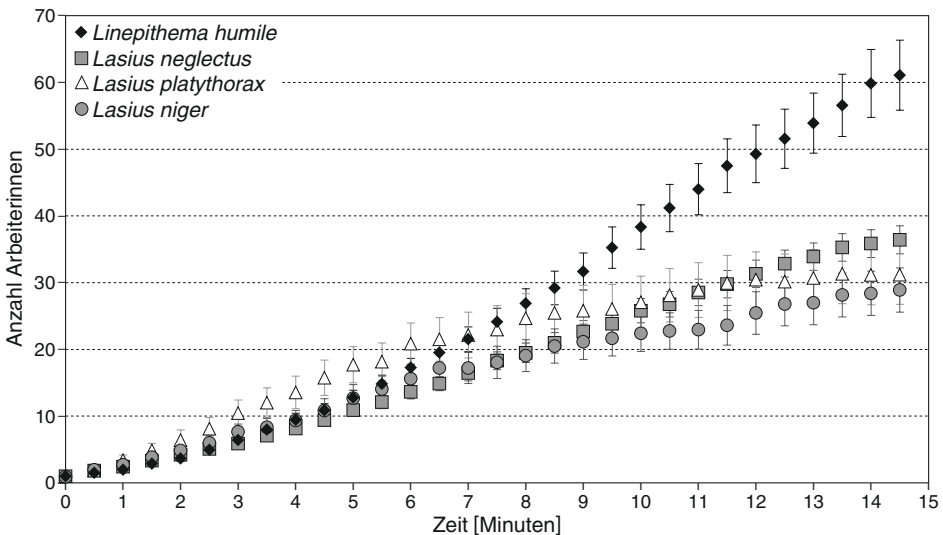


Abb. 9. Anzahl der Arbeiterinnen verschiedener Ameisenarten an einer Futterquelle in den ersten 15 Minuten eines Konkurrenzversuchs (vgl. Abb. 8 bzw. Text). – Nach eigenen Daten.

wurden festgehalten. Uns hat dabei besonders interessiert, ob die zweite Art in der Lage ist, die erste Art zu verdrängen, oder ob die erste Art die Futterquelle besetzt halten kann. Es zeigte sich, dass *F. fuscocinerea* die Futterquelle extrem schnell von *L. niger* und weniger schnell von *M. ruginodis* übernehmen kann, während *L. niger* bzw. *M. ruginodis* sich an einer von *F. fuscocinerea* besetzten Futterquelle kaum bzw. gar nicht

etablieren können (Abb. 8). Wir sehen also eine starke kämpferische Übernahme von Ressourcen, auch bei nicht vorhandener zahlenmäßiger Überlegenheit. Dies ist ein wichtiger Punkt, da die Konkurrenzverhältnisse meist von der Anzahl der Individuen abhängen. Wenn z. B. die invasive Art *Technomyrmex albipes* 1:1, d. h. in gleicher Zahl, gegen *L. niger* antritt, kann sie nur etwa 40 % der Ressourcen einnehmen, wenn sie aber bereits 2:1

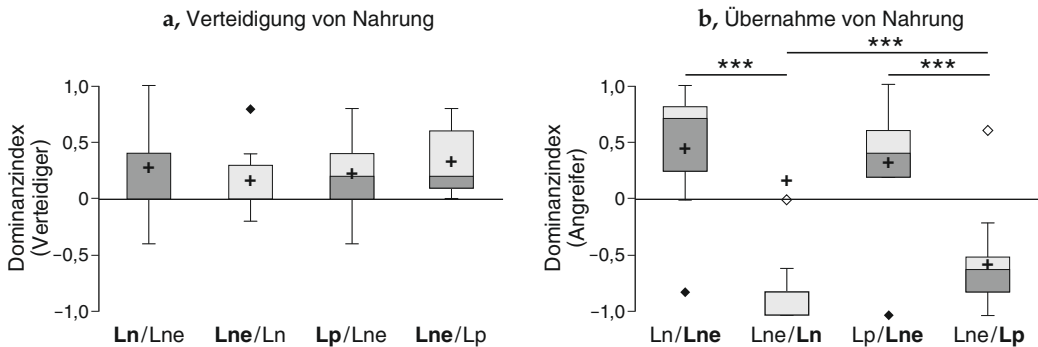


Abb. 10. Dominanzindex (a) der Art, die eine Nahrung besetzt hat (fett gedruckt), bei der Verteidigung der Nahrung gegen eine hinzukommende Art und (b) der Art, die zu einer besetzten Nahrungsquelle kommt (fett gedruckt), bei der Übernahme der Nahrung von der bereits vorhandenen Art. Ln: *Lasius niger*; Lne: *L. neglectus*; Lp: *L. platythorax*; hellgrau: oberes; dunkelgrau: unteres Quartil; Kreuze: Mittelwerte; Quadrate: Ausreißer. – Nach eigenen Daten.

überlegen ist, kann sie etwa 80 % der Ressourcen einnehmen (Oliver et al. 2008). Die Autoren dieser Studie kommen zu dem Schluss, dass bei einer Invasion die Anfangsphase entscheidend ist. Es wird ja immer nur ein kleines Koloniefragment (propagule) eingeschleppt, das in der folgenden Etablierungsphase wachsen muss. Erst, wenn eine bestimmte Zahl an Individuen überschritten ist, kann es zu einem exponentiellen Wachstum kommen, weil dann die Superkolonien extrem dominant sein können.

Strategien invasiver Arten in der Etablierungsphase

Wir haben uns für diese Etablierungsphase, in der die Invasoren noch nicht in der Überzahl sind, interessiert und untersucht, welche Faktoren den Erfolg invasiver Arten in der Anfangsphase ausmachen. Dabei können v.a. zwei Strategien wichtig sein:

- eine dominante Strategie, z. B. durch aggressive Übernahme der Beute,
- eine opportunistische Strategie, z. B. durch einen schnellen Abtransport von Ressourcen, ermöglicht durch eine schnellere Rekrutierung von Nestgenossen.

In den oben beschriebenen standardisierten Versuchen sticht die Argentinische Ameise (*Linepithema humile*) als besonders schnell heraus, während sich die *Lasius*-Arten, einschließlich der invasiven Art *L. neglectus*, in der Geschwindigkeit, mit der sie eine Futterstelle besetzen, ähneln (Abb. 9).

Für die Hypothese, dass die Kommunikation bei invasiven Arten möglicherweise etwas komplexer ist, sodass sie schneller ihre Nestgenossen rekrutieren können, gibt es Hinweise bei der Argentinischen Ameise (Choe et al. 2012), die verschiedene Drüsensubstanzen benutzt. Spurpheromone gibt es bei *L. humile* nicht nur in der Pavanschen Drüse, welche bei den sog. Drüsenameisen (Formicidae: Dolichoderinae) gut bekannt ist, sondern auch in der Pygidialdrüse. Als besonders wirksam hat sich im Versuch eine Kombination aus den Schlüsselsubstanzen beider Drüsen erwiesen. Bei genaueren Untersuchungen zu den Ameisenarten *Paratrechina longicornis* und *Anoplolepis gracilipes*, die für ihr opportunistisches Verhalten bekannt sind, zeigte sich, dass neben dem klassischen Spurpheromonen aus dem Rektum die Rekrutierung durch andere Drüsen mitgesteuert wird (Witte et al. 2007a,b, Lizon à l'Allemand & Witte 2010).

Wie kann nun die Invasive Gartenameise dominant werden, auch wenn sie nicht schneller als andere *Lasius*-Arten ist (vgl. Abb. 9)? In der zweiten Phase unserer Konkurrenzversuche lag der Dominanzindex aller 3 getesteten *Lasius*-Arten (*L. niger*, *L. neglectus*, *L. platythorax*) im positiven Bereich, d. h., die Tiere liefen nicht weg, sondern verteidigten die von ihnen besetzte Nahrung (Abb. 10a), aber nur *L. neglectus* zeigte auch einen hohen Dominanzindex, wenn sie zu einer bereits besetzten Nahrungsquelle dazukam (Abb. 10b). Die anderen Ameisen tendierten hingegen nicht dazu, Nahrung aggressiv zu übernehmen.

Fazit

- Es gibt zahlreiche invasive Ameisenarten, davon fünf weltweit besonders schädliche, und zwei möglicherweise invasive und kältetolerante Arten, die bei uns eine wichtige Rolle spielen.
- Zur Invasion gehören drei Schritte: Einschleppung, Etablierung, Ausbreitung.
- Invasive Ameisen sind durch eine Kombination typischer Merkmale gekennzeichnet; keines dieser Merkmale ist ausschließlich bei invasiven Ameisen zu finden.
- Die letztendliche Dominanz invasiver Ameisenarten kommt durch die Bildung von Superkolonien zustande (zahlenmäßige Überlegenheit).
- In der Etablierungsphase, in der die Arten noch nicht zahlenmäßig überlegen sind, finden wir verschiedene Gründe (propagule pressure, enemy release) und Strategien (Opportunismus, Dominanz durch Aggression), die zum Erfolg der invasiven Arten führen.

Literatur

- Choe, D.-H., D. B. Villafuerte & N. D. Tsutsui. 2012. Trail pheromone of the Argentine ant, *Linepithema humile* (Mayr) (Hymenoptera: Formicidae). – PLoS One, 7(9): e45016, doi: 10.1371/journal.pone.0045016
- Cremer, S. 2014. Soziale Immunität: Wie sich der Staat gegen Pathogene wehrt. – In: Bayer. Akademie der Wissenschaften (Hrsg.): Soziale Insekten in einer sich wandelnden Welt. Rundgespräche der Kommission für Ökologie, 43. Pfeil, München: 65–72.
- Cremer, S., L. V. Ugelvig, F. P. Drijfhout, B. C. Schlick-Steiner, F. M. Steiner, B. Seifert, D. P. Hughes, A. Schulz, K. S. Petersen, H. Konrad, C. Stauffer, K. Kiran, X. Espadaler, P. d'Ettorre, N. Aktaş, J. Eilenberg, G. R. Jones, D. R. Nash, J. S. Pedersen & J. J. Boomsma. 2008. The evolution of invasiveness in garden ants. – PLoS One, 3(12): e3838, doi: 10.1371/journal.pone.0003838
- Foitzik, S. 2014. Sklavenhaltung bei Ameisen. – In: Bayer. Akademie der Wissenschaften (Hrsg.): Soziale Insekten in einer sich wandelnden Welt. Rundgespräche der Kommission für Ökologie, 43. Pfeil, München: 39–51.
- Lizon à l'Allemand, S. & V. Witte. 2010. A sophisticated, modular communication contributes to ecological dominance in the invasive ant *Anoplolepis gracilipes*. – Biological Invasions, 12(10): 3551–3561.
- Lowe S. J., M. Browne & S. Boudjelas. 2000. 100 of the World's Worst Invasive Alien Species. – IUCN/SSC Invasive Species Specialist Group (ISSG), Auckland, Neuseeland, 12 S.; www.issg.org (Publications).
- Oliver, T. H., T. Pettitt, S. R. Leather & J. M. Cook. 2008. Numerical abundance of invasive ants and monopolisation of exudate-producing resources – a chicken and egg situation. – Insect Conservation and Diversity, 1(4): 208–214.
- Seifert, B. 2000. Rapid range expansion in *Lasius neglectus* (Hymenoptera, Formicidae) – an Asian invader swamps Europe. – Deutsche Entomologische Zeitschrift, 47(2): 173–179.
- van Wilgenburg, E., C. W. Torres & N. D. Tsutsui. 2010. The global expansion of a single ant supercolony. – Evolutionary Applications, 3(2): 136–143.
- Wild, A. L. 2004. Taxonomy and distribution of the Argentine ant *Linepithema humile* (Hymenoptera: Formicidae). – Annals of the Entomological Society of America, 97(6): 1204–1215.
- 2007. Taxonomic revision of the ant genus *Linepithema* (Hymenoptera: Formicidae). – University of California Publications in Entomology, 126. University of California Press, Berkeley, Los Angeles, London, 151 S.
- Witte, V., L. Abrell, A. B. Attygalle, X. Wu & J. Meinwald. 2007a. Structure and function of Dufour gland pheromones from the crazy ant *Paratrechina longicornis*. – Chemoecology, 17(1): 63–69.
- Witte, V., A. B. Attygalle & J. Meinwald. 2007b. Complex chemical communication in the crazy ant *Paratrechina longicornis* Latreille. – Chemoecology, 17(1): 75–62.

Diskussion

T. Gschlößl: Gibt es einen Zusammenhang zwischen dem Auftreten invasiver Ameisenarten und dem Klimawandel?

V. Witte: Generell kann es diesen Zusammenhang geben. Wenn die Winter milder werden, steigt die Wahrscheinlichkeit, dass sich weniger kältetolerante Arten auch weiter nördlich etablieren. Bei den beiden Arten *Lasius neglectus* und *Formica fuscocinerea*, die bereits in Deutschland vorkommen, bin ich aber sicher, dass sie auch sehr strenge Winter gut überstehen können. Sie gehen sehr tief in den Boden und haben auch die langen, kalten Winterperioden in den letzten Jahren problemlos überstanden. Sobald die ersten warmen Tage da sind, kommen sie wieder aus dem Boden hervor.

M. Matern: Spielt bei den invasiven Ameisen die Art der Nahrung eine Rolle?

V. Witte: Die Art der Nahrung spielt immer eine Rolle, aber grundsätzlich können nur dort Superkolonien mit so vielen Ameisen auftreten, wo genügend Nahrung vorhanden ist. Unsere Theorie, die wir mittlerweile in den Beobachtungen sehr gut bestätigt finden, ist die, dass ein Großteil der Energie aus dem Honigtau kommt, den die Ameisen über ihre Trophobionten erhalten. Der Honigtau liefert zwar wenig an Proteinen zum Aufbau von Biomasse, aber sehr viel Kohlenhydrate. Dadurch können sich die Arbeiterinnen eine hohe Aktivität erlauben und einen sehr großen Radius absuchen, um Proteine zu finden. Diese Ameisenarten sind unglaublich aktiv im Sammeln und teilweise im Erjagen von proteinreicher Nahrung. Insofern bin ich ganz sicher, dass die Art der Nahrung eine wichtige Rolle spielt.

M. Lingenauber: Sie haben gezeigt, dass sich die kalifornischen Vertreter einer invasiven Art gut mit den mitteleuropäischen Vertretern verstehen. Ist dieses globale Verständnis nicht gleichzeitig ein gutes Einfallstor für Parasiten? Wenn Parasiten erst einmal die kolonieeigene Pheromonsignatur überwunden haben, können sie doch dann überall in der Welt in diese Kolonien einfallen.

V. Witte: Der Parasit hat ja nicht unbedingt die Möglichkeit, zwischen Kalifornien, Europa und Japan zu wechseln. Daher gilt im Prinzip für die Parasiten das gleiche wie für die Ameisen, nämlich dass sie mehr oder weniger zufällig verschleppt werden müssen. Ich kann mir keinen direkten Zusammenhang vorstellen, der Parasiten das Eindringen erleichtert, nur weil sich die Kolonien in Amerika, Japan und Europa ähneln. Aber generell sind natürlich Parasiten sehr wichtig und sie werden intensiv untersucht als mögliche Mittel zur Bekämpfung der invasiven Ameisenarten. Man muss dabei aber immer berücksichtigen, dass es sehr gefährlich sein kann, einen Parasiten einzuführen. Wenn dieser auf einem Kontinent in eine Kolonie eindringt, macht er das auf einem anderen Kontinent vielleicht nicht, weil er dort etwas Besseres findet.

P. Rosenkranz: Womit und wie erfolgreich werden die invasiven Ameisen bekämpft?

V. Witte: Es gibt leider keine gute Art und Weise, sie zu bekämpfen. Wenn überhaupt, hilft die chemische Keule in Form von Insektiziden, aber auch diese wirken temporär nur sehr begrenzt. Sobald das Gift im Boden abgebaut ist, erholen sich die Ameisenzahlen durch die Struktur der Superkolonie schnell wieder. Es gibt ein paar Herangehensweisen über biologische Kontrolle, zum Beispiel mit Parasiten oder mit Hilfe von Pheromonen. Wenn wir die Pheromone entschlüsseln, mit denen die Ameisen kommunizieren, können wir sie manipulieren und so das natürliche Verhalten der Ameisen damit stören. Diese Ansätze sind aber noch in der Entwicklungsphase und werden noch nicht erfolgreich im Freiland angewandt.

D. Herm: Mir ist nicht ganz klar geworden, welche großen Schäden die invasiven Ameisen anrichten. Gibt es zum Beispiel Holz zerstörende Ameisen? Sonst kann ich mir eigentlich keine wirklich großen Schäden vorstellen.

V. Witte: Es gibt Ameisen, die ein bisschen am Holz knabbern und ihre Nester darin bauen, aber sie zerstören Holz nicht in großem Maßstab wie die Termiten. In diesem Sinn sind Ameisen also völlig harmlos. Aber ich kann Sie an Stellen

bringen, an denen Sie sicher zu einer anderen Meinung über die Schäden kommen. Da gibt es so viele Ameisen, dass Sie es keine Minute dort aushalten würden. Und wenn die Ameisen dann auch noch stechen und beißen, sind sie wirklich eine erhebliche Störung. Die befallenen Spielplätze können tatsächlich nicht mehr genutzt werden. Besorgte Eltern rufen ständig bei Städten und Gemeinden an, dass dieser oder jener Spielplatz nicht mehr benutzbar ist, und die Städte und Gemeinden sind dann in Zugzwang und müssen irgendwie reagieren. Meine eigenen Kinder haben auch schon zu weinen angefangen, weil sie von diesen Ameisen bekrabbelt worden sind. Mittlerweile haben sie aber, glaube ich, ihre Einstellung durch meine eigene Einstellung ein Stück weit geändert.

J. Heinze: Das scheint mir ein sehr schönes Schlusswort zu sein! An dieser Stelle darf ich allen Vortragenden und Diskussionsteilnehmern sowie allen anderen Gästen sehr herzlich danken dafür, dass Sie dieses Rundgespräch mitbestritten haben. Ich hoffe, Sie haben ein bisschen etwas Neues über soziale Insekten erfahren können, auch wenn wir Ihnen nur ganz kleine Ausschnitte aus der faszinierenden Welt von Ameisen, Bienen, Wespen und Termiten zeigen konnten. Ich denke aber, es ist durch manche Vorträge klar geworden, dass diese interessante Welt auch durch unsere Aktivitäten bedroht ist. Ihnen allen nochmal vielen Dank für Ihre Teilnahme – und wenn Sie demnächst einmal bei sich in der Küche eine Ameisenstraße sehen, dann schimpfen Sie nicht und streuen Sie kein Gift darauf, sondern setzen Sie sich daneben und beobachten Sie die Tiere!