

ABHANDLUNGEN UND BERICHTE DES NATURKUNDEMUSEUMS GÖRLITZ

Band 68, Nummer 1

Abh. Ber. Naturkundemus. Görlitz 68, 1: 77–86 (1994)

ISSN 0373-7568

Manuskriptannahme am 15. 8. 1994

Erschienen am 9. 10. 1994

KÄLTERESISTENZ UND STRATEGIEN DES ÜBERWINTERNS BEI AMEISEN¹

Von BERNHARD SEIFERT

Mit 3 Abbildungen und 1 Tabelle

Für die Beschreibung des Überwinterns von Insekten existiert eine verwirrende Vielzahl von Begriffen, die teilweise uneinheitlich gebraucht werden. Um das Verständnis des unten Mitgeteilten zu fördern, sollen einleitend einige kurze Begriffsbestimmungen vorgenommen werden.

Es gibt drei grundsätzliche Strategien für Insekten, winterliche Frostperioden zu überleben. Die eine Strategie ist die *Gefrier-toleranz* (engl. freeze tolerance). Das ist die Fähigkeit, die Bildung von Eis in den Körpergeweben und -flüssigkeiten zu tolerieren. Es wird allgemein angenommen, daß das Gefrieren bei gefrier-toleranten Insekten nur in den extrazellulären Gewebereichen erfolgt, um das tödliche intrazelluläre Gefrieren zu vermeiden. Die andere Strategie ist die *Unterkühlung* (engl. supercooling) bei der wässrige Lösungen unterhalb ihres Schmelzpunktes ungefroren bleiben - d.h. der Gefrierpunkt wird deutlich unter den Schmelzpunkt abgesenkt. Als *Unterkühlungspunkt* (UKP, engl. supercooling point) wird die Temperatur bezeichnet, bei der in einer unterkühlten Flüssigkeit spontanes Gefrieren einsetzt. Eine stark unterkühlte Probe friert dann in Bruchteilen von Sekunden völlig durch. Wird die Temperaturkurve beim langsamen, kontinuierlichen Abkühlen einer Probe aufgezeichnet, dann bewirkt die plötzliche Freisetzung von Erstarrungswärme beim Gefrieren einen scharfen Ausschlag nach oben, wodurch der Unterkühlungspunkt präzise angezeigt wird. Gefrierpunkt und Schmelzpunkt können in bestimmten Systemen weit auseinander liegen. Hochgereinigtes Wasser kann stark unterkühlt werden und gefriert erst bei -40°C , schmilzt aber bei 0°C . Der *Schmelzpunkt* (SP) ist die Temperatur, bei der das letzte Eiskristall in einer aufgeheizten, gefrorenen Probe verschwindet. Bei gefrier-toleranten Insekten gibt es auch eine Mischstrategie, wobei zunächst beträchtlich unterkühlt werden kann und bei Überschreiten des Unterkühlungspunktes ein kontrolliertes Gefrieren erfolgt, das noch

¹ Herrn Prof. Dr. rer. nat. habil. Wolfram Dunger zum 65. Geburtstag gewidmet.

überlebt werden kann. Als dritte, bei Insekten zweifellos sehr seltene Strategie zum Überdauern von Winterkälte, kann noch die *Thermoregulation* durch aktive Erzeugung metabolischer Wärme genannt werden. Hierfür ist das Zusammenballen zu einer Überwinterungstraube, ausreichende Energievorräte und eine wirksame Wärmeisolation erforderlich. Der bekannteste Anwender dieser Strategie ist die Honigbiene.

Diese drei physiologischen Strategien der Überwinterung bei Insekten werden in den meisten Fällen noch wirksam durch ethologische Anpassungen ergänzt bzw. vorbereitet. Das sind z.B. das gezielte Aufsuchen geeigneter Überwinterungsorte oder das aktive Bauen von Überwinterungsneuern.

Die Kälteresistenz der Ameisen wird durch ihre Unterkühlungsfähigkeit bestimmt – das Überwintern am Kältepol der Nordhalbkugel

Unter den kälteresistenten Ameisenarten sind bisher keine gefrierintoleranten Arten bekannt. Sämtliche untersuchten Arten der Holarktis folgen der Unterkühlungsstrategie. Allerdings überleben zur Unterkühlung fähige Ameisen das Gefrieren ihres Kropfinhaltes - wohl deshalb, weil der Kropf ein vom übrigen Verdauungstrakt und dem umgebenden Gewebe gut isolierter Raum ist. Sie sterben erst, wenn am Unterkühlungspunkt extra- und intrazelluläre Bereiche des Körpergewebes gefrieren.

Die Unterkühlungsfähigkeit bei gefrierintoleranten Insekten muß beträchtlich sein, wenn ihre Überwinterungsorte der Kälte direkt ausgesetzt sind. Die Larve einer Gallmücke der Gattung *Rhabdophaga* (Diptera: Cecidomyiidae) aus dem borealen Kanada, die Gallen an Weidenzweigen bildet, hat einen Unterkühlungspunkt von -66°C (LEATHER, WALTERS & BALE 1993). Dieses Extrembeispiel ist auf Ameisen nicht übertragbar, da sie an weniger kälteexponierten Orten überwintern. Wie weit kann aber die Fähigkeit zur Unterkühlung bei Ameisen gehen? Sehr interessante Untersuchungen über die Kälteresistenz von Ameisen am sibirischen Kältepol der Nordhalbkugel verdanken wir den russischen Ameisenforschern (BERMAN, LEIRICH & SHIGULSKAJA 1982, LEIRICH 1989). In normalen Wintern sinkt im Gebiet von Oimjakon oder Werchojansk die Lufttemperatur an den kältesten Tagen um die Jahreswende bis -57°C . Bei einer Schneehöhe von 37 cm werden dann an der Bodenoberfläche und in den obersten 5 cm des Bodens -25°C gemessen. Entscheidend für das langfristige Überleben von Populationen ist aber nicht, wie sie mit durchschnittlichen Wintern fertig werden, sondern wie gut ihre Anpassung (Vorsorge) an Extremsituationen ist. So treten in manchen Wintern härtere Situationen auf: Die Lufttemperatur kann tageweise bis -69°C fallen und bei nur geringer Schneedecke (etwas Schnee scheint es dort immer zu geben) kann die Temperatur an der Bodenoberfläche beinahe bis -40°C abfallen.

	Juli		Januar			
	UKP	UKP-SP	UKP	UKP-SP	Glucose	Polyole
<i>Lep. muscorum</i>	(-6)	(3 K)	-40,4			
<i>Lep. acervorum</i>	(-6)	(3 K)	-40,0	10 K	(1 %)	16,0 %
<i>Camp. herculeanus</i>	(-10)	(4 K)	-38,5	8 K	(2 %)	16,0 %
<i>Myr. aboriginica</i>	(-5)	(3 K)	-29,0	12 K	(1 %)	12,0 %
<i>For. gagatoides</i>	(-15)	(10 K)	-28,8	16 K	(4-5 %)	1,2 %
<i>For. transkaukasica</i>	(-14)	(10 K)	-27,1	15 K	(4-5 %)	1,0 %
<i>For. lemani</i>	(-15)	(10 K)	-21,1	14 K	(3 %)	
<i>For. exsecta</i>	(-8)	(4 K)	-20,5	14 K	(3 %)	0,5 %
<i>For. sanguinea</i>	(-11)	(8 K)	-17,2	13 K	(3 %)	

Tab. 1 Mittlere Unterkühlungspunkte (UKP) und mittlere Differenz des Unterkühlungspunktes und des Schmelzpunktes (UKP-SP) bei Arbeitern von 9 sibirischen Ameisenarten im Juli und Januar. Dargestellt ist weiterhin der winterliche Gehalt an Glucose und Polyolen in % der Trockenmasse. Die gezeigte Übersicht wurde aus den bei LEIRICH (1989) sowie BERMAN, SHIGULSKAJA & LEIRICH (1982) im Text verstreuten Angaben abgeleitet. Da diese Autoren

nicht immer für alle Arten explizite Zahlenangaben machten, mußten fehlende Daten aus den Graphiken entnommen oder aus Differenzangaben im Text berechnet werden. Diese Daten sind in Klammern gesetzt und sollen nur der schnellen Orientierung über grundsätzliche Eigenschaften dienen. Es wurden Mittelwerte gebildet. Die untersuchten Tiere wurden an ihren natürlichen Überwinterungsorten entnommen.

Formica lemni, *exsecta* und *sanguinea* kommen im Gegensatz zu den anderen Arten nicht am sibirischen Kältepol vor, sondern finden sich erst weiter südlich. Dementsprechend ist ihre Kälteresistenz mit -17 bis -21°C nicht sehr stark.

Es ergibt sich daher die Frage, wie die dort lebenden Ameisenarten unter solchen Extremsituationen überleben können. Wir finden am Kältepol die Arten *Leptothorax acervorum* (Fabricius) und *muscorum* (Nylander), mindestens zwei *Myrmica*-Arten aus der *lobicornis*-Gruppe (wovon eine als *M. aborigenica* Shigulskaja, 1991 beschrieben wurde), *Camponotus herculeanus* (Linnaeus) sowie *Formica gagatoides* Ruzsky und *transkaukasica* Nasonov (Tab. 1). Besonders kälteresistent müssen die auch im Winter nahe der Bodenoberfläche verbleibenden *Leptothorax* sein. Die Vertikalwanderungen von wenigen Zentimetern, die die dortigen *Leptothorax* vor dem Einwintern ausführen können (BERMAN, SHIGULSKAJA & LEIRICH 1982), bedeuten einen Temperaturgewinn von nur 1-2 K gegenüber der Bodenoberfläche. Folglich muß die physiologische Anpassung besonders effektiv sein. LEIRICH und Mitarbeiter ermittelten für Arbeiter beider Arten als Populationsmittel einen Unterkühlungspunkt von -40°C. Da die Unterkühlungspunkte der einzelnen Individuen jedoch um diese Mittelwerte streuen (einzelne Tiere überlebten noch eine kurzfristige Unterkühlung bis -49°C), würde selbst bei -40°C noch nahezu die Hälfte aller *Leptothorax* überleben. Damit wird klar, daß selbst die härteste Winterkälte, die in der Holarktis auftritt, kein wirklich limitierender Faktor für die Verbreitung von *L. muscorum* und *acervorum* ist. Für andere am Kältepol lebende Arten (*Myrmica aborigenica*, *Formica gagatoides* und *F. transkaukasica*) gilt das gleiche. Allerdings ziehen sich diese im Winter in tiefere Bodenschichten zurück, wo die Temperaturminima nicht so extrem sind. Ihre Unterkühlungspunkte liegen entsprechend bei -27 bis -29°C. Warum *Camponotus herculeanus* einen ähnlich niedrigen Unterkühlungspunkt wie die *Leptothorax* entwickelt hat, ist nicht ganz klar. Es könnte daran liegen, daß sie vornehmlich in Holz überwintern und daß an Stellen, wo die wärmeisolierende Schneedecke von Stämmen durchbrochen wird, punktuelle Temperaturabsenkungen auch in tiefere Horizonte reichen können. Möglicherweise überwintert *C. herculeanus* auch in relativ oberflächennahen Bereichen, um Nässeproblemen im Frühjahr zu entgehen.

Es gibt bisher keine vergleichbaren Untersuchungen zur Kälteresistenz mitteleuropäischer Ameisen. Obwohl hier niemals so extreme Winterkälte wie in Sibirien auftritt, muß man insbesondere bei einigen *Leptothorax*-Arten eine erhebliche Kälteresistenz fordern, da sie oberflächennah an exponierten Orten überwintern und eine isolierende Schneedecke häufig fehlt. Eine eigene Beobachtung sei genannt: Im Januar 1985 fiel die Oberflächentemperatur auf den z.T. schneefreien Basaltklippen der Landeskrone bei Görlitz zeitweilig auf -28°C. Die in Basaltspalten wenige Zentimeter unter der Oberfläche überwinternden *Leptothorax nigriceps* Mayr haben diesen extremen Winter ohne ersichtliche Einbußen überstanden. Messungen in den feinen Spalten, wo sicher höhere Temperaturen herrschten, waren mir nicht möglich. Es ist aber wohl keine Übertreibung, wenn man annimmt, daß die *L. nigriceps* zeitweilig Temperaturen von -20°C ausgesetzt waren.

Abb. 1 stellt die jahreszeitliche Veränderung des Unterkühlungs- und Schmelzpunktes am Beispiel von *Leptothorax acervorum* dar. Der Unterkühlungspunkt wird schon ab Ende Juli abgesenkt und fällt kontinuierlich bis Ende Dezember auf seinen Tiefpunkt bei -40°C, der bis Ende März gehalten wird. Mitte April erfolgt ein steiler Anstieg auf die Sommerwerte, die Mitte Mai praktisch schon erreicht sind.

Welche physiologischen Anpassungen ermöglichen den von BERMAN, SHIGULSKAJA & LEIRICH untersuchten Ameisenarten ihre Kälteresistenz? Abb. 2 zeigt die jahreszeitliche Veränderung des Wassergehaltes und des Trockenmasseanteiles bestimmter Kohlenwasserstoffe bei den Arbeitern von *Camponotus herculeanus*. Sehr ähnliche Verhältnisse finden wir bei *Leptothorax acervorum* und vergleichbare Verhältnisse bei *Myrmica aborigenica*. Der sommerliche Wassergehalt beträgt bei Formicinen etwa 70 % und bei den stärker sklerotisierten Myrmicinen etwa 58-60 % des Lebendgewichtes. Schon ab Ende Juli/Anfang August erfolgt eine Reduktion des Wassergehaltes, der bereits im September den winterlichen Tiefstwert erreicht. Bei beiden Gruppen beläuft sich die

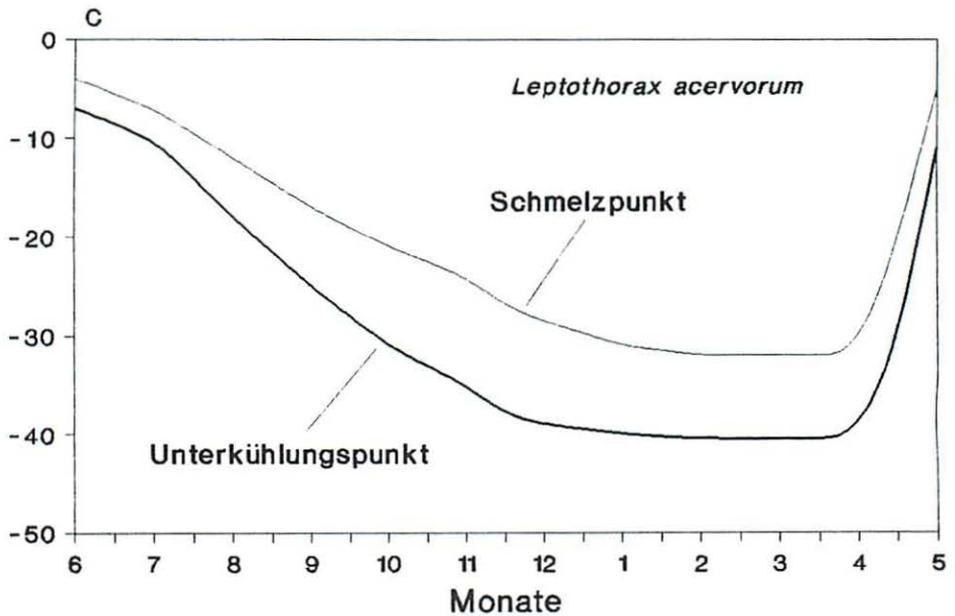


Abb. 1 Jahreszeitliche Veränderung des Unterkühlungs- und Schmelzpunktes bei Arbeitern von *Leptothorax acervorum* (Fabr.) aus dem Gebiet der Kolyma/Sibirien (nach BERMAN, SHIGULSKAJA & LEIRICH 1987, verändert)

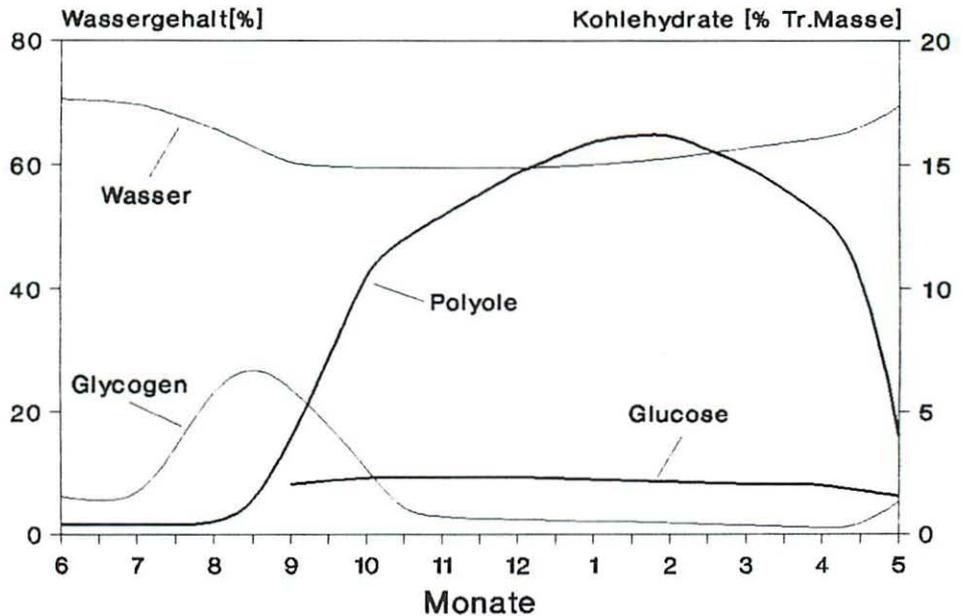


Abb. 2 Jahreszeitliche Veränderung des Wasser-, Glycogen-, Glucose- und Polyolgehaltes bei Arbeitern von *Camponotus herculeanus* (L.) aus dem Gebiet der Kolyma/Sibirien (nach BERMAN, SHIGULSKAJA & LEIRICH 1987, verändert). Der Wassergehalt ist in % der Frischmasse und die Kohlehydratgehalte in % der Trockenmasse ganzer Tiere angegeben.

Absenkung auf etwa 85 % des Sommerwertes. Bei Larven ist die Reduktion des Wassergehaltes noch stärker – so bei *Leptothorax acervorum* bis auf 70 % des Sommerwertes. Diese Dehydratation senkt einerseits den Unterkühlungspunkt und soll andererseits zu einer Maskierung von Gefrierkeimen (engl. ice nucleators) beitragen. Eine Eisbildung im Körper (auch außerhalb der Zellen und Gewebe) muß bei gefrierintoleranten Insekten unbedingt vermieden werden, da über der Eisphase ein deutlich niedrigerer Wasserdampfdruck als über der flüssigen Phase im Gewebe herrscht. Die Folge wäre ein sehr schneller und tödlicher Wasserübertritt vom Gewebe auf die Eisoberfläche.

Weiterhin zeigt Abb. 2 eine zunächst starke Glycogenbildung in der zweiten Sommerhälfte. Ab Ende August wird das Glycogen bei den genannten Arten *L. acervorum*, *C. herculeanus* und *M. aborigenica* vornehmlich in Polyole (mehrwertige Alkohole) umgewandelt. Bei *L. acervorum* und *C. herculeanus* handelt es sich dabei um Glycerol, bei *M. aborigenica* zu 50 % um Glycerol und je 25 % um Mannitol und Sorbitol. Die Polyolgehalte steigen dann bis zum Januar bei *L. acervorum* und *C. herculeanus* auf 16 % der Trockenmasse. Das ist mehr als das 30fache des Sommerwertes. Die Bildung von Glucose ist dagegen bei allen drei Arten recht schwach. Eine ganz andere Strategie wird von den kälteresistenten Arten *Formica gagatoides* und *transkaukasica* angewendet. Hier wird der Gehalt an Glucose deutlich erhöht, während die Polyolbildung recht bescheiden ausfällt.

Bei *Formica exsecta* Nylander ließ sich überhaupt keine winterliche Zunahme der Polyolkonzentration nachweisen. Als Polyole konnten bei *Formica gagatoides* Sorbitol, Mannitol und Dulcitol nachgewiesen werden, jedoch kein Glycerol. Die sommerlichen Polyolgehalte liegen bei allen 9 in der Tabelle ausgewiesenen Arten etwa bei 0,5 %. Bei der nordamerikanischen Art *Camponotus obscuripes* hat Glycerol eine ähnlich hohe Bedeutung für die Entwicklung einer Kälteresistenz wie bei *C. herculeanus* (TANNO 1962). Bei Larven von *L. muscorum*, *L. acervorum* und *C. herculeanus* kann der Anteil der Polyole im Überwinterungszustand bis 20-24 % der Trockenmasse betragen. Wegen des weitgehenden Fehlens sklerotisierter Körperteile bei Larven fällt deren Trockenmasse bezogen auf den Lebendzustand allerdings deutlich stärker ab, so daß, bezogen auf die Frischmasse, wohl ähnliche Polyolgehalte wie bei den Imagines vorliegen.

Die Wirkungsmechanismen der Polyole als Gefrierschutzsubstanzen sind noch nicht genauer aufgeklärt. Ihnen wird aber eine sehr komplexe, auf alle schädlichen Folgen der Unterkühlung abzielende Wirkung zugeschrieben. Es sollen durch sie mechanischen Schäden an Zellmembranen, Elektrolytungleichgewichte und die Unterschreitung kritischer Zellvolumen vermieden werden (LEATHER, WALTERS & BALE, 1993).

Welche Signalgeber bei Ameisen die physiologische Umstellung auf den Überwinterungszustand bewirken ist kaum untersucht. Bei mitteleuropäischen Leptothoracinen spielt das Temperaturregime offenbar eine große Rolle (BUSCHINGER 1973, KNOTH 1978). Das Einwintern der Larven, sichtbar durch ein deutliches Schrumpfen als Ausdruck der Senkung des Wassergehaltes, kann hier experimentell durch Einstellen eines diurnalen, für Spätsommertage typischen Temperaturwechsels hervorgerufen werden (morgens 0°C, mittags 20°C). Allein durch Veränderungen der Photoperiode konnte von BUSCHINGER und KNOTH kein Einwintern erzeugt werden, was jedoch nicht heißen muß, daß die Photoperiode keine Rolle spielt.

Eine ethologische Anpassung für das Überwintern frisch begatteter Junköniginnen aus der *Leptothorax acervorum*-Gruppe in den arktischen Tundren ist die verstärkte Neigung, im ersten Winter eine Adoption in einem Nest der eigenen Art zu suchen oder in Gruppen von mehreren Jungköniginnen zu überwintern. Die Überlebensrate von im Zentrum eines Nestclusters oder auch von in Gruppen überwinternden Tieren ist signifikant höher als die isolierter Individuen (HEINZE & HÖLLDOBLER 1994). Dadurch haben diese Tiere bessere Aussichten für die Gründung einer eigenen Kolonie im folgenden Frühjahr.

Überwintern und Thermoregulation bei Waldameisen

Für die im wesentlichen boreo-montan verbreiteten Waldameisen kann als sicher gelten, daß sie grundsätzlich zur Unterkühlung fähig sind. In welchem Maße das möglich ist, ist bisher nicht umfassend untersucht worden. Da jedoch alle Arten, wenn auch in sehr unterschiedlicher Häufigkeit, die Möglichkeit einer sozialparasitischen Koloniegründung bei Arten des Subgenus *Serviformica* nutzen, muß die Kälteresistenz denen ihrer Wirtsameisen ähnlich sein. Beispielsweise kann *Formica uralensis* Ruzsky bei *F. transkaukasica* gründen, *Formica lugubris* Zetterstedt bei *F. lemni* Bondroit oder die Arten des *F. rufa/polycytena*-Komplexes vornehmlich bei *F. fusca* Linnaeus. Zum anderen können sehr kleine Waldameisennester mit Sicherheit keine aktive Thermoregulation durchführen (auch große Nester machen das häufig nicht) - die Tiere müssen daher zur Unterkühlung fähig sein. Eine besonders starke Kälteresistenz ist bei *Formica uralensis* zu erwarten, die in winterkalten und winterharten Gebieten vorkommt und zum anderen mindestens in Moorhabitaten die Angewohnheit hat, außerhalb des Nestes sehr oberflächennah zu überwintern (ROSENGREN 1969, MÜNCH 1991).

ERPENBECK & KIRCHNER (1982) untersuchten die Kälteresistenz eines mitteleuropäischen Nestes von *Formica polycytena* Förster. Bemerkenswerterweise konnten sie keine größeren jahreszeitlichen Schwankungen des Unterkühlungspunktes feststellen, und die Unterkühlungsfähigkeit war geringer als bei anderen *Formica*-Arten. Dies ist wahrscheinlich eine etwas abweichende Eigenschaft der mitteleuropäischen Flachlandpopulationen von *Formica polycytena*. Selbst in Extremwintern fällt hier die Temperatur in den gut isolierten, unterirdischen Überwinterungskammern eines intakten Nestes nicht unter -10°C . ERPENBECK & KIRCHNER fanden im Januar für Tiere aus dem Erdnestbereich einen mittleren Unterkühlungspunkt von $-16,4^{\circ}\text{C}$. Der UKP war dabei stark abhängig vom physiologischen Zustand der Ameisen. Er schwankte individuell zwischen -10°C und -23°C . Die höchste Unterkühlungsfähigkeit hatten Arbeiter, deren Speichergewebe sehr gut entwickelt, deren Ovarien voll entwickelt, deren Rectalblase leer und deren Kropf voll war.

Es ist bekannt, daß große Waldameisennester zu einer Thermoregulation unabhängig von der Umgebungstemperatur und Sonneneinstrahlung fähig sein können. Es ist mittlerweile auch klar, daß das Aufheizen hauptsächlich direkt von den Ameisen durch Freisetzung metabolisch erzeugter Wärmemengen bewirkt wird. Daß auch die metabolische Aktivität von Mikroorganismen im Nestmaterial einen nachweisbaren aufheizenden Effekt haben kann, gilt nur für seltene Situationen und ist in der Gesamtbilanz unwesentlich (HORSTMANN 1990). Die enorme spätsommerliche und herbstliche Fetteinlagerung im Gewebe junger Arbeiter schafft die energetische Grundlage für die Aufheizungsfähigkeit in Zeiten, wenn externe Energiequellen (vor allem Honigtau) nicht verfügbar sind. Bei einer südfinnischen Waldameise aus der *Formica rufa/polycytena*-Verwandtschaft können Nester mit mehr als einer Millionen Arbeiter im Frühling und Sommer selbst bei tagelangen Minusgraden außerhalb des Nestes dessen Kerntemperatur konstant bei $26-29^{\circ}\text{C}$ halten (ROSENGREN et. al. 1987). DLUSSKY (1980) berichtet ganz ähnliches aus der Moskauer Gegend für Arten des *Formica rufa/polycytena*-Komplexes. Nester ab 1,3 m Kuppeldurchmesser (das sind vielleicht 400000 Arbeiter) können hier die Temperatur des Nestkernes im Frühling und Sommer auch bei Außentemperaturen von nur $3 - 4^{\circ}\text{C}$ und fehlender Besonnung bei $25 - 27^{\circ}\text{C}$ halten.

Besonders beindruckend und viele Fragen aufwerfend sind die Beobachtungen von ROSENGREN et. al. (1987) und DLUSSKY (1980) über das schlagartige Aufheizen großer Waldameisennester im Spätwinter. Bei den in borealen und montanen Gebieten lebenden Waldameisen kann die Nahrungssuche oft nur in der Zeit von Mai bis September erfolgen. In manchen Jahren liegt noch Anfang Mai eine geschlossene Schneedecke, oder der Wintereinbruch kann schon im September erfolgen. Wegen dieses engen Zeitrahmens ist es von großem adaptiven Wert, wenn die zu einer optimalen Entwicklung der Brut erforderliche Nesttemperatur schon dann eingestellt werden kann, wenn draußen noch winterliche Bedingungen herrschen. Durch diese witterungsunabhängige Regelung wird die schnelle Entwicklung von Geschlechtstieren entscheidend gefördert. Die Finnen nennen Situationen, wo die Geschlechtstiere unmittelbar nach dem Wegtauen der Schneedecke voll entwickelt auf der Nestoberfläche erschienen. Das plötzliche Aufheizen des Nestkernes erfolgt sowohl in Südfinnland als auch in der Moskauer Gegend Ende März/Anfang April. Das Aufheizen wird

auch dann schlagartig eingeleitet, wenn die Oberfläche der Nestkuppel von einer 10 cm dicken Eisschicht und einer Schneeauflage von 25 cm bedeckt ist (ROSENGREN et. al. 1987). Es ist bei einer derartig starken Abschirmung (selbst das Einstechen der Meßsonden machte Schwierigkeiten) zweifelhaft, ob die Ameisen über das Restlicht optische oder thermische Informationen aus der Außenwelt empfangen konnten, die ihnen das Fortschreiten der Jahreszeit anzeigen. Das Signal zum Aufheizen dürfte eher über andere, verlässlichere Zeitgeber erfolgen. Zuerst wäre an eine endogene Uhr zu denken, die eine circannuale Rhythmik steuert. Ob elektromagnetische Phänomene (z.B. die Änderung des Erdmagnetfeldes in Abhängigkeit vom Sonnenstand) als externe Signalgeber dienen könnten, ist vorerst sehr spekulativ. Daß Magnetfelder von Arthropoden wahrnehmbar sein müssen, ist zumindest für die Honigbiene nachgewiesen (LINDAUER & MARTIN 1969).

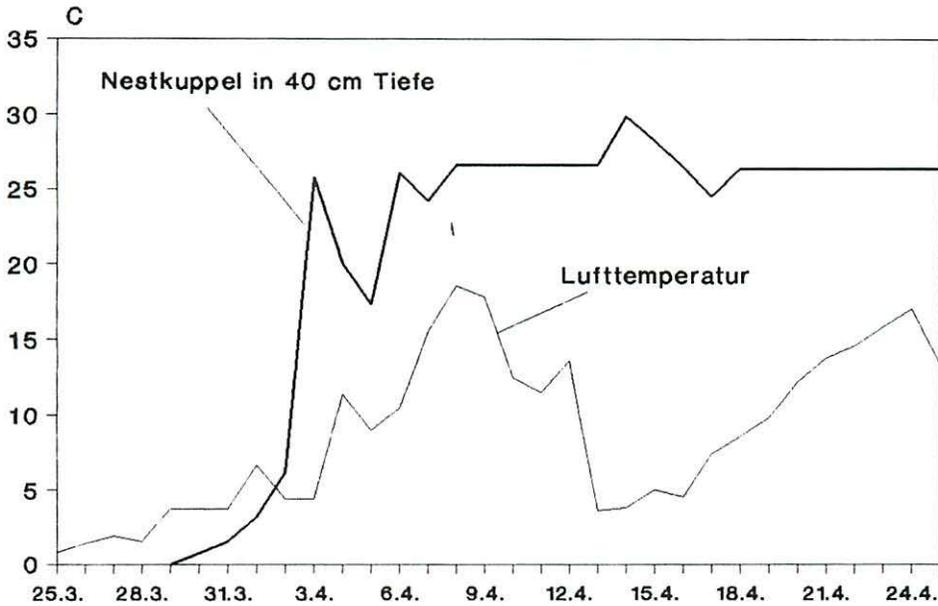


Abb. 3 Phänologie der Frühjahrsaufheizung eines Nests einer Waldameise aus dem *Formica rufa/polyctena*-Komplex im Frühjahr 1975 in der Gegend von Moskau (nach DLUSSKY 1980)

Abb. 3 zeigt das von DLUSSKY (1980) in der Moskauer Gegend untersuchte Aufheizen eines *Formica rufa*-Nests mit 1,6 m Basisdurchmesser der Nestkuppel, das vielleicht 800 000 Arbeiter beherbergt haben dürfte. Dieses Nest hatte am 29. März 1975 in 40 cm Tiefe noch eine Temperatur um 0°C, wies aber am 3. April schon 26°C auf. Die Tagesmittel der Lufttemperaturen schwankten in diesem Zeitraum nur wenig um 4°C. Besonders extrem war der Temperatursprung des Nestkernes vom 2. zum 3. April von 6 auf 26°C, während das Tagesmittel der Lufttemperatur an beiden Tagen konstant bei 4°C blieb. Die vollständige Thermoregulationsfähigkeit dieses Nests war wohl erst um den 8. April erreicht. Ab diesem Zeitpunkt wurde die Temperatur weitgehend konstant zwischen 26 und 27°C gehalten. Bemerkenswerterweise scheint die sehr starke Abkühlung der Witterung vom 12. zum 13. April von 14°C auf 3,5°C eine überschießende Regulation ausgelöst zu haben, denn die Temperatur in 40 cm Tiefe stieg kurzfristig sogar auf 30°C.

Es muß gesagt werden, daß nur der kleinere Teil der von DLUSSKY und ROSENGREN et al. untersuchten, großen Waldameisennester die Eigenschaft der aktiven Frühjahrsaufheizung und Thermostabilität zeigten. Die Innentemperaturen anderer großer Nester folgten mit einer Phasenverschiebung von etwa 3 – 4 Tagen weitgehend passiv der Änderung der Außentemperaturen. Die

absolute Populationsgröße ist zwar eine notwendige aber keine hinreichende Bedingung. Es müssen offensichtlich auch interne physiologische Faktoren und eine günstige Relation von Individuenzahl zu Nestvolumen gegeben sein. DLUSSKY stellte fest, daß die mittleren Frischmassen der Arbeiter in einem aufheizenden, thermoregulatorischen Nest und in einem nicht aufheizenden Nest am 3. April mit 12,75 bzw. 12,85 mg praktisch gleich waren. Allerdings betrug bei den »Aufheizern« das Gastergewicht 61 % und bei den »Nichtaufheizern« nur 56,5 % des Gesamtgewichtes. Das spricht stark dafür, daß die »Nichtaufheizer« im Vorjahr keine ausreichenden Fettreserven im Hinterleib anlegen konnten.

Um Energieverluste während der Überwinterung zu vermeiden, wäre es für die zur Thermoregulation fähigen Waldameisennester optimal, die Temperatur in den Überwinterungskammern möglichst niedrig einzustellen. Andererseits dürfen aber die Lebensfunktionen nicht so weit reduziert werden, daß die Regulationsfähigkeit verloren geht und der richtige Zeitpunkt der Frühlingsaufheizung verpaßt wird. ROSENGREN et al. berichten, daß die Temperatur in den unterirdischen Überwinterungskammern unabhängig von der Umgebungstemperatur konstant bei 1-2°C blieb. Das spricht für einen Regulationsmechanismus seitens der Ameisen. Ein klarer Beweis dafür steht aber noch aus.

Zum Überwintern tropischer und subtropischer Ameisen im Südteil der Holarktis

Haben tropische oder subtropische Ameisen, die ihr Areal im Gefolge menschlicher Besiedlung in den Südteil der Holarktis ausdehnen konnten, Anpassungen zum Überdauern der Winter im Freiland ausgebildet? Besondere physiologische Anpassungen sind offenbar nicht entwickelt worden. Das Überdauern von Wintern im Freiland wird bei diesen Arten durch das Aufsuchen frostfreier Orte ermöglicht.

Ein interessanter Fall ist die Ponerine *Hypoponera punctatissima* Roger, die ein Kosmopolit mit subtropischem Verbreitungsschwerpunkt und kein ursprünglicher Bestandteil der mitteleuropäischen Ameisenfauna ist. Ihr Vorkommen beschränkt sich bei uns vornehmlich auf beheizte Gebäude wie Gewächshäuser oder Tropenhäuser. Sie kann relativ volkreiche Kolonien bilden. Die flügellosen Männchen begatten die Jungköniginnen im Nest. Diese können dann einen weitreichenden Ausbreitungsflug durchführen und wurden wiederholt abseits menschlicher Siedlungsbereiche gefangen. Nun sind aus einigen Ländern Mitteleuropas, der Britischen Inseln und Skandinaviens Freilandvorkommen bekannt. Diese fanden sich regelmäßig auf Kippen diverser organischer Abfälle, die Dekompositionswärme freisetzen (COLLINGWOOD 1979, SEIFERT 1982). Allerdings wurden gelegentlich auch einzelne Arbeiter in Naturhabitaten gefunden. Da der Ausbreitungsflug und die Koloniegründung durch die Königinnen hauptsächlich von Juli bis September erfolgt, ist mit dem Erscheinen der ersten Arbeiter erst im nächsten Jahr zu rechnen. Somit sollten diese Arbeiterfunde in Naturhabitaten mindestens eine erfolgreiche Überwinterung signalisieren. Besonders erwähnenswert sind in diesem Zusammenhang die neueren Funde aus einem Moor bei Kaiserslautern 1992 und auf einer Granitkuppe bei Görlitz 1994. Diese lassen vermuten, daß die Folge von sehr milden Wintern das Überleben von *Hypoponera*-Nestern in Naturhabitaten stark begünstigt hat. Untersuchungen zum Unterkühlungspunkt von *H. punctatissima* scheint es bisher nicht zu geben.

Bei der subtropischen Feuerameise *Solenopsis invicta* Buren, die in Texas eingeführt wurde und dort bis ins winterkalte Lubbock (980 m NN, 33.30 N) vorgedrungen ist, beträgt der Unterkühlungspunkt etwa -6°C. In 30 cm Tiefe, wo die Überwinterung erfolgt, ist der Boden in Lubbock im Winter nie gefroren. Es gibt keine Hinweise darauf, daß bei *invicta* jahreszeitliche Veränderungen des Unterkühlungspunktes stattfinden (TABER et al. 1987).

Kann sich die in beheizten Häusern äußerst schädlich werdende, tropische Pharaoameise *Monomorium pharaonis* (L.) in Mitteleuropa auch im Freiland halten? Nach den Daten über die sehr geringe Kälteresistenz dieser Art erscheint das kaum möglich. Arbeiter aus Laborkolonien von *Monomorium pharaonis* zeigen bereits bei Temperaturen um +10°C deutliche Verhaltensstörungen und sterben bei einer Temperatur von -3°C nach spätestens 4 Tagen (BERNDT & EICHLER 1987). Aus Böhmen ist allerdings bekannt, daß *Monomorium* auf einer Müllkippe Kolonien etablieren

konnte und dabei auch Winter mit strengen Frösten überlebte (KOHN & VLCEK 1984). Allerdings war in diesem Falle die bei der Dekomposition organischer Abfälle freiwerdende Wärmemenge beträchtlich. Bei einer Außentemperatur von -15°C wurden in der oberflächennahen Schicht zwischen $+38$ und $+42^{\circ}\text{C}$ gemessen.

Literatur

- BERNDT, K. P. & W. D.EICHLER (1987): Die Pharaoameise, *Monomorium pharaonis*. - Mitt. Zool. Mus. Berl. **63**, 1: 3-186
- BERMAN, D. I., S. A. SHIGULSKAJA & A. N. LEIRICH (1982): Ekologia *Leptothorax muscorum* (H. F.) v basseine verchnej Indigirki. - Zoologitscheskij Shurnal **56**, 10: 1509-1516
- S. A. SHIGULSKAJA & A. N.LEIRICH (1987): Simnaja ecologia polarnovo muravja (*Formica gagatoides*) v verchovjach Kolymy. - Zoologitscheskij Shurnal **66**, 3: 373-384
- BUSCHINGER, A. (1973): The role of daily temperature rhythms in brood development of ants of the tribe Leptothoracini (Hymenoptera; Formicidae). - In W. WIESNER (ed.): Effects of temperature on ectothermic organisms. Berlin, Heidelberg, New York, p. 229-232
- COLLINGWOOD, C. A. (1979): The Formicidae of Fennoscandia and Denmark. - Fauna Entomologica Scandinavica **8**, Klampenborg, 1979
- DLUSSKY, G. M. (1980): Temperaturny reshim v gnesdach nekotorych vidov i puti evoljuzii termoreguljazii u muravjev roda *Formica*. - The Physiological and Populational Ecology of Animals **6**, 8: 13-16
- ERPENBECK, A. & W. KIRCHNER (1983): Zur Kälteresistenz der Kleinen Roten Waldameise *Formica polyctena* Foester. (Hymenoptera, Formicidae). - Zeitschr. f. angew. Entomol. **96**: 271-281
- FERENZ, H. J.(1987): Frostschutz bei Insekten. - Naturw. Rundschau **40**, 3: 92-97
- HEINZE, J. & B. HÖLLDOBLER (1994): Ants in the cold. - Memorabilia Zoologica, Warszawa **48**: 99-108
- HORSTMANN, K. (1990): Zur Entstehung eines Wärmezentrums in Waldameisennestern (*Formica polyctena* Förster; Hymenoptera, Formicidae). - Zool. Beitr. N. F. **33**: 105-124
- KNOTH, M. (1978): Untersuchungen zur Bedeutung tagesperiodischer Wechseltemperaturen für die Ameise *Leptothorax acervorum* (Fabricius) (Hym.; Form.). - Dissertation TU Darmstadt
- KOHN, M. & M. VLCEK (1984): The outdoor persistence of *Monomorium pharaonis* colonies in Czechoslovakia. - Acta ent. bohemoslov. **81** 186-189
- LEATHER, S. R., K. F. A. WALTERS & J. S. BALE (1993): The ecology of insect overwintering. - University Press, Cambridge, England, 255 pp.
- LEIRICH, A. N. (1989): Sesonnyje ismenenija cholidoustoijschiwosti murawjew na werchnej Kolyme. - Iswestija Akademii Nauk, Seria Biologitscheskaja **5**: 752-759
- LINDAUER, M. & H. MARTIN (1969): Special sensory performances in the orientation of the honey bee. -In M. MAROIS (ed.): Theoretical physics and biology. North Holland, Amsterdam, pp. 332-338

- MAAVARA, W. J. (1971): O chłodoustoijkosti nekotorych vidov muravjev. - In: Chłodoustoijkost nasekomych i kleshchej. Materialy Simpos, Tartu, 68-71
- MÜNCH, W. (1991): Die Ameisen des Federseegebietes - eine faunistisch-ökologische Bestandsaufnahme. - Diss. Tübingen, 411 S.
- ROSENGREN, R. (1969): Notes regarding the growth of a polycalic nest system in *Formica uralensis* Ruzsky. - *Notulae Entomologicae* **49**: 211-230
- W. FORTELIUS, K. LINDSTRÖM & A. LUTHER (1987): Phenology and causation of nest heating and thermoregulation in red wood ants of the *Formica rufa* group studied in coniferous forest habitats in southern Finland. - *Ann. Zool. Fennici* **24**: 147-155
- SEIFERT, B. (1982): *Hypoponera punctatissima* (Roger) - eine interessante Ameisenart in menschlichen Siedlungsgebieten. - *Entomol. Nachr. Ber.* **26**, 4: 173-175
- TABER, S. W., J. C. COCKENDOLPHER & O. FRANCKE (1987): Supercooling points of red imported fire ants, *Solenopsis invicta* (Hymenoptera: Formicidae) from Lubbock, Texas. - *Ent. News* **98**, 4: 153-158
- TANNO, K. (1962): Frost resistance in a carpenter ant *Camponotus obscuripes obscuripes*. - The relation of glycerol to frost resistance. - *Low Temperat. Sci. Ser. B*, **20**: 25-34

Anschrift des Verfassers:

Dr. Bernhard Seifert
 Staatliches Museum für Naturkunde Görlitz
 PF 300 154
 D-02806 G ö r l i t z