

STOMODEAL UND PROCTODEALE SEKRETE VON AMEISENLARVEN UND IHRE BIOLOGISCHE BEDEUTUNG

Margarete Wüst, Arbeitsgruppe Sozio-Ökologie im Fachbereich Biologie
der Universität Frankfurt

EINLEITUNG Formicidenlarven nehmen am Stoffaustausch im Volk teil. Sie nehmen nicht nur Nahrung auf, sondern geben stomodeale und proctodeale Sekrete an ihre Pflegerinnen ab, wie beispielsweise Wheeler (1918, 1928), Le Masne (1953), Haskins and Whelden (1954) sowie Gösswald und Kloft (1960) nachgewiesen haben. Eingehendere Untersuchungen über die biologische Bedeutung dieser Flüssigkeiten fehlen jedoch bei Ameisen bisher. Diese Autoren nehmen an, dass sie Ernährungsfunktion besitzen. Erste Befunde von Maschwitz (1966) deuten ebenfalls in diese Richtung.

Mein Ziel ist es daher, Zusammensetzung und biologische Bedeutung stomodealer und proctodealer Sekrete zu klären. Erste Ergebnisse sollen hier vorgelegt werden.

MATERIAL UND METHODE Die Versuche wurden mit der Pharaoameise Monomorium pharaonis durchgeführt, die nach einer Methode von Buschinger and Petersen (1971) gezüchtet wurde.

Chemische Nachweismethoden: Larvenspeichel und Rectalflüssigkeit wurden qualitativ untersucht auf Aminosäuren (Brenner et al.), Kohlenhydrate (Roe and Dailey, 1966), Lipide (Romeis, 1968), Proteine (Anfärbung mit Ponceau-S) und Proteasen (Pickford and Dorris, 1934).

Statistik: Die statistische Auswertung der Versuchsergebnisse erfolgte durch eine semilogarithmisch transformierte lineare Regression. Die Steigungen der Regressionsgeraden wurden mit dem t-Test gegeneinander bzw. gegen die Waagrechte gesichert. Unterschiede galten als signifikant, bei denen $p < 0.01$ war.

ERGEBNISSE

1. Verhaltensbeobachtungen

Bei mechanischer Reizung geben die Larven von Monomorium pharaonis wie andere Myrmecinen sowohl stomodeal als auch proctodeal Flüssigkeitströpfchen ab. Durch Füttern der Larven mit Azorubin-S haltigem Honigwasser lässt sich zeigen, dass es sich bei der stomodeal abgegebenen Flüssigkeit nicht um Regurgitat sondern um das Sekret der Labialdrüse handelt. Durch Verhaltensbeobachtungen kann festgestellt werden, dass die Arbeiterinnen die Larven sowohl am Mund wie am Rectum zur Flüssigkeitsabgabe stimulieren und die Tröpfchen fressen. Setzt man hungrige Arbeiterinnen mit Larven zusammen, nehmen diese nach durchschnittlich 6 Min. rectale oder labiale Flüssigkeit auf. Die Flüssigkeiten werden nicht nur von den Arbeiterinnen gefressen, sondern auch an bettelnde Nestgenossen weitergegeben, wie sich durch Direktbeobachtung nachweisen lässt.

2. Hungerversuche mit Arbeiterinnen mit und ohne Larven

Da die Arbeiterinnen also gerne und schnell die Larvenflüssigkeit aufnehmen und weitergeben, soll untersucht werden, ob hungernde Arbeiterinnen mit Larven länger als ohne Larven überleben können. Folgende Versuchsgruppen wurden in Nester mit feuchtem Gipsboden

ohne Futter gegeben:

- I. 100 Arbeiterinnen
 - II. 100 Arbeiterinnen + 1 Weibchen. Hier sollte ein eventueller sozialer Effekt des Weibchens geprüft werden. Diese Versuchsgruppe musste unterteilt werden in
 - a. Weibchen, das keine Eier legte
 - b. Weibchen, das Eier legte.Die Eier wurden täglich entfernt.
 - III. 100 Arbeiterinnen + 50 Larven
 - IV. 100 Arbeiterinnen + 50 Larven
- Diese Arbeiterinnen wurden als Kontrollgruppen täglich mit Kohlenhydrat- und Proteinnahrung gefüttert.

Um gleiche Bedingungen zu erhalten, wurden möglichst Larven des letzten Larvenstadiums verwendet. Die Versuche I, IIa und IIb wurden bis zum Tod aller Arbeiterinnen, die Versuchsreihen III und IV bis zum Ausschlüpfen der ersten jungen Arbeiterinnen durchgeführt. Es zeigte sich, dass unter den verschiedenen Versuchsbedingungen die Arbeiterinnen unterschiedlich schnell starben.

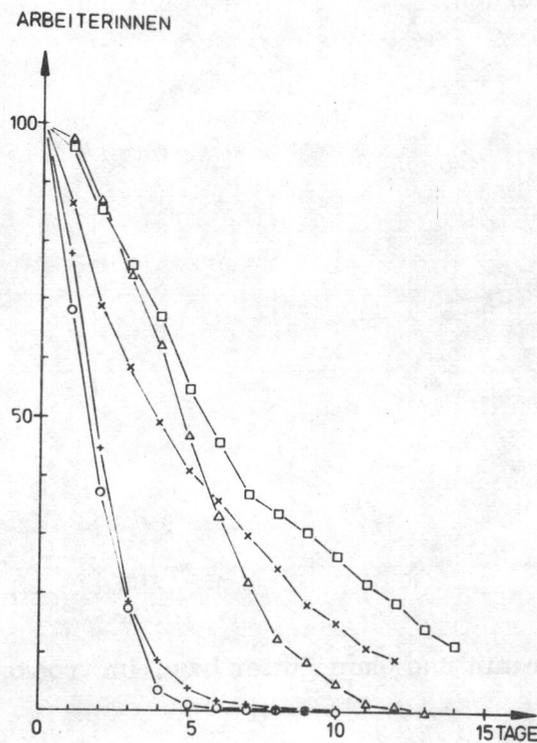


Abb. 1: Sterblichkeit der Arbeiterinnen mit und ohne Larven, je 100 Arbeiterinnen, jeweils $n = 5$.

Versuch I : ○—○
Versuch IIa : +—+
Versuch IIb : △—△
Versuch III : ×—×
Versuch IV : □—□

Abb. 1 gibt die Mittelwerte der überlebenden Arbeiterinnen von jeweils 5 Versuchen als Funktion der Zeit an. Für die Werte aus jeder Versuchsbedingung wurde die Regressionsgerade errechnet, sie sind alle von der Waagrechten verschieden ($p < 0.001$). Zwischen den Versuchen I und IIa ist keine statistische Sicherung möglich ($p < 0.8$). Alle anderen Versuche sind mit $p < 0.001$ gut gegeneinander gesichert.

Das heisst, dass die Larven lebensverlängernd auf die Arbeiterinnen wirken.

Die Versuche IIa und IIb zeigen, dass Weibchen, die keine Eier legen, nicht lebensverlängernd wirken, während eierlegende Weibchen das Absterben der Arbeiterinnen verlangsamen können. Die Weibchen hören unter Versuchsbedingungen nach durchschnittlich 5 Tagen auf, Eier zu legen, dann erfolgt das Absterben der Kolonie rasch. Daraus darf man schliessen, dass die abgelegten Eier gefressen werden und auf diese Weise lebensverlängernd wirken. Vom Weibchen selbst geht keine lebensverlängernde Wirkung aus.

Die Unterschiede in der Sterblichkeit der Arbeiterinnen in den Versuchen III and IV lassen die Möglichkeit offen, dass hungrige Arbeiterinnen Larven töten und fressen. Um dies auszuschliessen, wurden die Larven ebenfalls gezählt. Die Mittelwerte sind in Abb. 2 als Funktion der Zeit dargestellt. Die Steigungen der Regressionsgeraden sind wiederum gegen die Waagrechte mit $p < 0.001$ gesichert. Unterschiede in der Larvensterblichkeit kann zwischen dem Versuchen III and IV nicht nachgewiesen werden. ($p > 0.1$). Die Larven wirken also nicht deshalb lebensverlängernd für die Arbeiterinnen, weil sie von diesen gefressen werden.

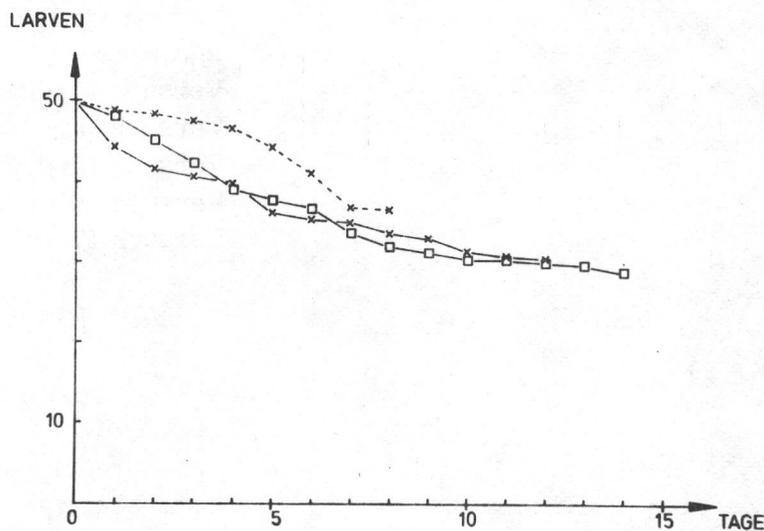


Abb. 2: Sterblichkeit der Larven mit und ohne Futter bzw. im trockenen Nest, je 50 Larven, jeweils $n = 5$.

Versuch III: x—x

Versuch IV: □—□

Versuch VI: x---x

3. Versuche im trockenen Nest

Monomorium pharaonis gedeiht am besten bei relativ hoher Luftfeuchtigkeit im Nest (Eichler, 1963). Deshalb wurde untersucht, ob Larven einen lebensverlängernden Effekt auf Arbeiterinnen in trockenen Nestern ausüben können. Dazu wurden folgende Versuche durchgeführt:

- V. 100 Arbeiterinnen
 VI. 100 Arbeiterinnen + 50 Larven

Die überlebenden Arbeiterinnen werden als Funktion der Zeit in Abb. 3, die überlebenden Larven in Abb. 2 zusammen mit den Larven der Versuche III und IV wiedergegeben.

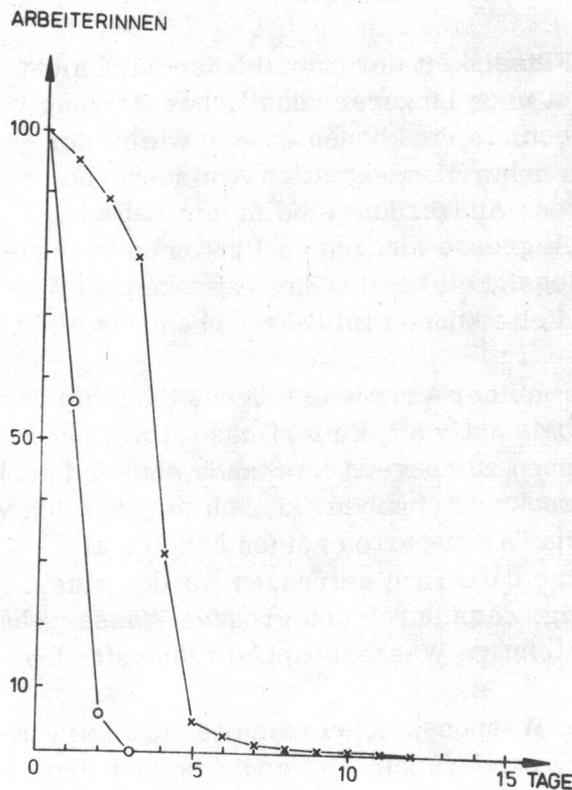


Abb. 3: Sterblichkeit der Arbeiterinnen im trockenen Nest mit und ohne Larven und ohne Futter, je 100 Arbeiterinnen, jeweils $n = 5$
 Versuch V : ○—○
 Versuch VI: ×—×

In den trockenen Nestern sterben die Arbeiterinnen signifikant schneller als in den vergleichbaren Versuchen I und III ($p < 0.001$). Ebenso wie bei den Versuchen I und III mit feuchten Nestern ist die Sterberate der Arbeiterinnen in den Versuchen V und VI signifikant verschieden ($p < 0.001$). Die Larven in Versuch VI zeigen in ihrer Sterberate keinen sicherbaren Unterschied zu den Larven der Versuche III und IV (je $p > 0.2$). Diese Versuche zeigen, dass die Larven die Arbeiterinnen vor dem Verdursten bewahren können.

Larven wirken also lebensverlängernd. Da hierfür nur die Sekrete der Labialdrüse und der Rectalblase in Frage kommen können, wurde ihre chemische Zusammensetzung untersucht.

4. Chemische Zusammensetzung der Sekrete

Da bei der Grosse der Larven (1 - 2 mm) nur sehr kleine Mengen an Sekreten zu erhalten waren, wurden die Nachweise zunächst nur qualitativ durchgeführt.

a. Rectalblase

Schon bei leichter Berührung geben die Larven aus der Rectalblase eine wässrige, nur schwach viskose

Flüssigkeit ab, die beim Trocknen krustige Festsubstanzen hinterlässt. Es können in grösseren Konzentrationen verschiedenen Amino-säuren nachgewiesen werden. Proteine sind nur in Spuren enthalten. Fette und Kohlenhydrate können nicht nachgewiesen werden.

b. Labialdrüse

Die stark viskose Flüssigkeit der Labialdrüse wird nicht sofort, sondern erst nach längerer künstlicher Reizung von den Larven abgegeben. In ihr können ebenso wie in der Rectalflüssigkeit in hoher Konzentration Aminosäuren nachgewiesen werden. Ausserdem sind in der Labialdrüsensubstanz noch grosse Mengen an Proteinen vorhanden. Die Speichelflüssigkeit besitzt Proteaseaktivität. Kohlenhydrate und Fette können im Sekret ebenfalls nicht gefunden werden.

DISKUSSION Die Ergebnisse meiner Versuche zeigen, dass die Larven von Monomorium pharaonis aktiv am Futterfluss teilnehmen. Da sie länger als die Arbeiterinnen zu hungern im Stande sind und auch in Mangelperioden ihre Nährsekrete abgeben, können sie, ähnlich wie es Maschwitz (1966) für einige Wespenarten zeigen konnte, als Nahrungsreserve dienen, ohne dass Brut gefressen werden muss.

Weiterhin ist wichtig, dass durch den grossen Wassergehalt der Sekrete ausserdem kurzfristige Wasserknappheit überstanden werden kann.

Im Unterschied zum Wespenspeichel enthalten die Larvensekrete keine Kohlenhydrate, sondern nur Aminosäuren und Proteine. Dies konnte nicht nur bei Monomorium pharaonis sondern auch bei anderen Ameisenarten aus verschiedenen Unterfamilien nachgewiesen werden (Wüst und Maschwitz, unveröffentlicht). Da die Arbeiterinnen von Monomorium pharaonis in ihrem Mitteldarm selbst Proteasen besitzen und Eiweiss abbauen können, dient der soziale Futtertausch nicht dazu, für die Arbeiterinnen unverdauliche Futtersubstanzen aufzubereiten und umzubauen, wie dies Ishay (1968) und Ishay and Ikan (1968 a+b) für Vespa orientalis nachweisen konnten.

Die Proteaseaktivität der Speicheldrüsenflüssigkeit weist darauf hin, dass die Larven dieses Sekret nicht nur an die Imagines abgeben sondern auch bei der eigenen Nahrungsaufnahme einsetzen.

ZUSAMMENFASSUNG

1. Ameisenlarven geben bei Reizung an ihre Pflegerinnen stomodeal und proctodeal Flüssigkeit ab. Hungrige Arbeiterinnen nehmen die Sekrete auf und füttern diese an andere hungrige Arbeiterinnen weiter.
Die stomodeale Flüssigkeit entstammt der Labialdrüse, die proctodeale der Rectalblase.
2. Arbeiterinnen, die mit Larven hungern, leben länger als Arbeiterinnen ohne Larven. Lebende Larven werden im Gegensatz zu Eiern nicht gefressen.
3. Der hohe Wassergehalt der Sekrete ermöglicht den

- Arbeiterinnen, Trockenperioden zu überdauern.
4. Chemische Untersuchungen ergaben für die Rectalblase als Hauptbestandteil Aminosäuren, Proteine sind in Spuren vorhanden. Kohlenhydrate und Fette konnten nicht nachgewiesen werden.
Die Hauptbestandteile des Speichels sind Aminosäuren und Proteine, Kohlenhydrate und Fette sind ebenfalls nicht nachweisbar. Das Sekret besitzt Proteaseaktivität.
 5. Die Nährfunktion der Sekrete wird diskutiert.

SUMMARY

1. When stimulated, ant larvae give the worker ants stomodeal and proctodeal substances. Hungry workers collect these secretions and feed them to other hungry workers. The stomodeal secretion comes from the labial gland, the proctodeal from the rectal bladder.
2. Unfed workers with larvae live longer than unfed workers without larvae. Living larvae are not eaten, although eggs are. The presence of a queen does not prolong the life-span of unfed workers.
3. The high water-content of the secretions enables the workers to survive dry periods.
4. Chemical analysis has shown the main constituent of the proctodeal secretion to be amino acids, there being only traces of protein. No carbohydrates or fats have been found. The saliva consists mainly of amino acids and proteins. No trace of carbohydrates and fats could be found. The secretion shows protease activity.
5. The function of the secretion in nutrition is discussed.

LITERATUR

- BUSCHINGER, A. u. PETERSEN, M. (1971) Die Dauerzucht der Pharaoameise *Monomorium pharaonis* (L.) im Labor. Anz. Schädlingssk. u. Pfl. Schutz. 46, 103-106
- BRENNER, M., NIEDERWIESER, A. u. PATAKI, G. (1967) Aminosäuren und Derivate, in: Stahl, E.: Dünnschichtchromatographie, S. 696-749. (Springer-Verlag, Berlin, 2. Aufl.
- EICHLER, W. (1963) Beobachtungen über Lebensweise und Verbreitung der Pharaoameise. Dt. ent. Z. (N.F.) 10, 207-214
- GOSSWALD, K. u. KLOFT, W. (1960) Neuere Untersuchungen über die sozialen Wechselbeziehungen im Ameisenvolk, durchgeführt mit Radio-Isotopen. Zool. Beitr. 5, 519-556
- HASKINS, C.P. a. WHELDEN, R.M. (1954) Note on the exchange of ingluvial food in the genus *Myrmecia*. Insectes soc., 1, 34-37
- ISHAY, J. (1968) Untersuchungen über die Trophallaxis bei *Vespa orientalis* L. Insectes soc. 15, 245-250
- ISHAY, J. a. IKAN, R. (1968) Food exchange between adults and larvae in *Vespa orientalis* F. Anim. Behav. 16, 298-303
- ISHAY, J. a. IKAN, R. (1968) Gluconeogenesis in the oriental hornet, *Vespa orientalis* F. Ecology 49, 169-171
- LE MASNE, G. (1953) Observations sur les relations entre le couvain et les adultes chez les fourmis. Annl. Sci. nat. (Zool.) 15, 1-56
- MASCHWITZ, U. (1966) Das Speichelsekret der Wespenlarven und seine biologische Bedeutung. Z. vergl. Physiol. 53, 228-252
- PICKFORD, G.E. a. DORRIS, F. (1934) Micro-methods for the detection of proteases and amylases. Science N. Y. 80, 317-319
- ROE, J.H. a. DAILEY, R.E. (1966) Determination of glycogen with the anthrone reagent. Analyt. Biochem. 15, 245-250
- ROMEIS, B. (1968) Mikroskopische Technik. (R. Oldenbourg-Verlag, München, 16. Aufl.
- WHEELER, W.M. (1918) A study of some ant larvae, with a consideration of the origin and meaning of the social habit among insects. Proc. Am. phil. Soc. 57, 293-343
- WHELLER, W.M. (1928) The social insects, their origin and evolution. (New York)