

**Mechanismen zur Regulierung der Nestgröße
während des Koloniewachstums
bei Blattschneiderameisen**

**DISSERTATION ZUM ERLANGEN DES NATURWISSENSCHAFTLICHEN
DOKTORGRADES DER BAYERISCHEN JULIUS-MAXIMILIANS-UNIVERSITÄT
WÜRZBURG**

VORGELEGT VON

KERSTIN FRÖHLE

AUS

GIENGEN-BURGBERG

WÜRZBURG 2009

Eingereicht am:

Mitglieder der Prüfungskommission:

Vorsitzender:.....

1. Gutachter: Prof. Dr. Flavio Roces
2. Gutachter: Prof. Dr. Judith Korb

Tag des Promotionskolloquiums:.....

Doktorurkunde ausgehändigt am:.....

Inhaltsverzeichnis

SUMMARY	1
ZUSAMMENFASSUNG	5
KAPITEL 1	9
GENERELLE EINFÜHRUNG	
Einleitung und Generelle Fragestellung	11
Fragestellungen der einzelnen Kapitel	13
KAPITEL 2	15
KOLONIEGRÜNDUNG: DIE KONTROLLE DER NESTTIEFE BEI KÖNIGINNEN DER ART <i>ATTA VOLLENWEIDERI</i>	
KURZBESCHREIBUNG	17
1. EINLEITUNG	18
2. MATERIAL UND METHODEN	21
2.1 <i>Feldnester</i>	21
2.2 <i>Untersuchungen der Mechanismen die die Nesttiefe kontrollieren</i>	21
2.2.1 <i>Versuchsaufbau und Durchführung</i>	21
2.2.2 <i>Versuchsreihen</i>	23
2.3 <i>Statistik</i>	25
3. ERGEBNISSE	25
3.1 <i>Feldnester</i>	25
3.2 <i>Untersuchung der Mechanismen die die Nesttiefe kontrollieren</i>	27
3.2.1 <i>Grabeverhalten der Königinnen</i>	27
3.2.2 <i>Graben, bis eine festgelegte Tiefe erreicht ist?</i>	27
3.2.3 <i>Graben, für ein bestimmtes Zeitintervall?</i>	28
3.2.4 <i>Tunnellänge versus Grabezeit</i>	32
3.3 <i>Regulierung der Kammergröße</i>	35
4. DISKUSSION	37
4.1 <i>Mechanismen zur Kontrolle der Nesttiefe</i>	37
4.2 <i>Regulation der Kammergröße</i>	41

KAPITEL 3

45

INDIVIDUELLES GRABEVERHALTEN UND KOLLEKTIVE ANTWORTEN: REGULIERUNG DER KAMMERVERGRÖSSERUNG UND DAS ANLEGEN VON TUNNELN

KURZBESCHREIBUNG	47
1. EINLEITUNG	48
2. MATERIAL UND METHODEN	49
2.1 <i>Versuchsreihen</i>	49
A. Unterschiedliche, bereits existierende Anfangsbedingungen und Erhöhung der Gruppengröße bei keinem Platzangebot	50
2.2 <i>Versuchsaufbau</i>	50
2.3 <i>Versuchsdurchführung</i>	50
2.3.1 <i>Ansetzen der Versuche</i>	51
2.3.2 <i>Aufnahme der einzelnen Parameter</i>	53
B. Erhöhtes Platzangebot durch unterschiedlich große Kammergrößen	56
2.4 <i>Versuchsaufbau</i>	56
2.5 <i>Versuchsdurchführung</i>	57
2.5.1 <i>Ansetzen der Versuche</i>	57
2.5.2 <i>Aufnahme der einzelnen Parameter</i>	57
2.6 <i>Statistik</i>	58
3. ERGEBNISSE	58
3.1 <i>Einfluss von unterschiedlichen, bereits existierenden Anfangsbedingungen auf die Veränderung der Strukturen</i>	58
3.2 <i>Einfluss eines reduzierten Platzangebots auf die Veränderung der Strukturen</i>	62
3.2.1 <i>Anteil der Gruppen, die eine Grabeaktivität zeigten</i>	62
3.2.2 <i>Verhaltensweisen der Ameisen</i>	63
3.2.3 <i>Grabeaktivität und Veränderung der Strukturen</i>	65
3.2.4 <i>Kammergröße</i>	69
3.2.5 <i>Tunnellänge und -breite</i>	73
3.3 <i>Einfluss eines erhöhten Platzangebots auf die Veränderung der Strukturen</i>	74
3.3.1 <i>Pilzeintrag</i>	74
3.3.2 <i>Grabeaktivität und Veränderung der Strukturen</i>	75
4. DISKUSSION	77
4.1 <i>Regulierung der Grabeaktivität</i>	77
4.2 <i>Kammervergrößerung und das Anlegen von Tunnel</i>	79
4.3 <i>Entstehung der Neststrukturen</i>	82

KAPITEL 4	85
KOLONIESTADIUM: REGULIERUNG DER PILZKAMMERGRÖSSE BEI <i>ACROMYRMEX LUNDI</i>	
KURZBESCHREIBUNG	87
1. EINLEITUNG	88
2. MATERIAL UND METHODEN	89
2.1 <i>Versuchsaufbau</i>	89
2.2 <i>Versuchsreihen</i>	90
2.3 <i>Versuchsdurchführung</i>	90
2.3.1 <i>Ansetzen der Versuche am Tag 1</i>	90
2.3.2 <i>Aufnahme der einzelnen Parameter am Tag 4</i>	91
2.4 <i>Statistik</i>	93
3. ERGEBNISSE	93
3.1 <i>Allgemeine Beobachtungen</i>	93
3.2 <i>Regulierung der Pilzkammergröße</i>	94
3.3 <i>Arbeitsleistung gemessen am ausgetragnem Lehm</i>	97
3.4 <i>Dynamik</i>	100
4. DISKUSSION	105
4.1 <i>Regulierung der Pilzkammergröße</i>	105
4.2 <i>Arbeitsleistung gemessen am ausgetragenen Lehm</i>	107
4.3 <i>Dynamik</i>	109
KAPITEL 5	111
ALLGEMEINE DISKUSSION	113
LITERATURVERZEICHNIS	121
ANHANG	129
1. <i>Eichung des Pilzvolumens vor und nach den Versuchen</i>	131
2. <i>Kleine Ameisengruppen: Umfahrung der einzelnen Strukturen mittels Corel Draw</i>	132
3. <i>Kleine Ameisengruppen: Graphische Darstellung der farbig markierten Strukturen pro Versuchsreihe</i>	133
4. <i>Koloniewachstum: Einzelne Aktivitätsprofile</i>	186
PUBLIKATIONEN UND KONFERENZEN	197
CURRICULUM VITAE	199
DANKSAGUNG	201
ERKLÄRUNG	205

Summary

The emergence of ant nest structures is discussed as a self-organized process in which the single ant has only local information without an overview over the global system. The entire structure rather results from numerous interactions between the individuals directly or between the individuals and their environment. The aim of this work was to investigate the criteria leaf-cutting ants comply with during nest construction in order to answer the question if nest structures can emerge solely from interactions of the ants with their environment or if direct social interactions are additionally necessary. For this purpose the control of nest size during different stages of colony ontogeny was considered: in the colony founding phase in which the queen has to make her decisions alone and without social interactions, in the following establishing phase in which the workers modify the structures either alone or in small groups as well as in the adult phase in which the building activity can be performed by several thousand ants.

Founding queens dig a founding nest immediately after the nuptial flight. The founding nest consists of a vertical tunnel and a horizontal chamber, in which the first brood and the fungus are reared. A queen starts by digging headfirst into the ground with her mandibles excavating a tunnel slightly wider than her own diameter. Once the desired tunnel length is reached, she switches from vertical tunnel to horizontal chamber digging and starts to close the tunnel with the now excavated clay particles. It is unclear how *Atta vollenweideri* queens estimate the tunnel length in order to initiate the switch to chamber digging. The results of this study suggest that queens estimate both the tunnel length, probably through proprioception, as well as the digging time and compare them with an internal reference. Accordingly, the queens continued tunnel digging if neither the expected length nor the maximal invested time was reached. The switch from tunnel to chamber digging was initiated as, depending on soil conditions, the queens reached first either the expected tunnel length or the invested time. The queens then started chamber digging and used the now excavated particles to close the tunnels. As the tunnels were closed from top to bottom chamber sizes varied in dependence on the tunnel length. However, if the queens were confronted with tunnels that had experimentally been elongated beyond the desired length, then these tunnels were not closed over the whole distance but in several sections, indicating that a further mechanism is involved in the regulation of chamber size.

The first workers generally eclose after 2-3 month at which point the colony enters the growth phase. With the growth of the colony, the founding nest is altered through the enlargement of the already existing fungus chamber and construction of new tunnels. The rules that guide worker digging behaviour are unknown. This study shows that *Acromyrmex lundii* workers start to enlarge a nest if the available free space within the nest is reduced and that they stop when enough space is available. An increase in group size (1, 2, 6 and 12

ants) resulted in an increase of excavated volume, so that the digging effort of the colony rose proportionally with group size. However, whether the pre-existing fungus chamber was enlarged during the digging process or new tunnels were built depended on the stimulus combination. A lack of space triggered through a large number of workers relative to nest size, lead to lengthening of already existing tunnels or building of new ones. On the other hand chambers were only enlarged if fungus was present and the space inside the chamber reduced. Workers reacted to the same stimuli with the same behaviour pattern independent of whether they were digging alone or within a group. However, with increasing group size the chambers were increasingly enlarged but not in proportion to group size. This suggests that the enlargement depends on the number of ants participating in digging simultaneously who enlarge the chamber until they have enough space. The number of ants participating in digging however increases with increasing group size which is why the chambers were bigger in larger groups. Simultaneously with the enlargement of the structure the ants started to deposit the excavated clay particles in the chamber. As a consequence, especially the bigger chambers were reduced in size afterwards until a defined distance between chamber wall and fungus was reached. This distance was approximately the width of two ants. The deposition of the clay particles thus resulted in a better adaptation of the chamber size to the fungus volume. Similar results could be seen for tunnel construction. These were also enlarged according to the number of ants simultaneously participating in digging and reduced in width afterwards through the deposition of clay particles. But tunnels additionally increased in length in dependence on the group size, so that group size regulates the nest size.

Grown *Acromyrmex lundii* nests consist of a big central chamber and of several tunnels connecting the chamber with the surface. How the size of the fungus chamber is regulated in the adult phase was so far unknown. Both the existing fungus volume and the number of ants were considered as possible criteria. The results of this study show that the chambers increased in size as more fungus volume was available. This suggests that during chamber construction the fungus volume serves as a template organising the digging behaviour in space. In contrast, an increase in the number of ants caused an enlargement of the nest volume through the building of tunnels. Thus the overall excavated volume and hence the digging activity increased with group size. However, this increase was not proportional to colony size as could be shown in the small groups. It is assumed that both the chamber as well as the nest enlargement is regulated over the density of the individuals. Thus the digging process would be initiated if the density exceeds a threshold value and stopped if it in turn falls below the threshold value. However there is evidence that the digging activity may be regulated additionally by a rhythmical digging during the night.

Taken together it could be shown that the queens react to stimuli in the environment by assessing the depth of the founding nest through the estimation of the tunnel length already dug. Nest construction, however, is not regulated over a simple

stimulus response mechanism as queens' additional factor in the already invested digging time indicating an internal cue. Chamber size also seems to be regulated by at least two mechanisms. Thus in the assessment over the tunnel length as well as in the regulation of the chamber size more than one criteria was integrated into the decision process. Like the queens, single individuals reacted to different stimuli in their environment whereby different nest structure emerged. The ants start to enlarge a nest if the available space within the nest is reduced. When the fungus grows the distance between the fungus and the chamber wall is reduced which is a signal for the ants to enlarge the chamber. The fungus is thereby used as a template coordinating the digging process in space. If, on the other hand, the space is reduced due to colony growth, ants start to construct tunnels whereby nest size is adjusted to colony size. However, it is assumed that the number of digging ants as well as their digging effort depends on group size. According to this, individuals are not just sensitive to stimuli of the environment but change their behaviour additionally in dependence of the social context.

Zusammenfassung

Die Strukturen der Ameisennester, so wird seit einiger Zeit vermutet, entstehen aufgrund eines selbstorganisierten Prozesses, bei dem die einzelne Ameise nur über lokale Informationen verfügt, ohne eine Übersicht über das globale Muster zu haben. Die Gesamtstruktur resultiert demnach viel eher durch multiple Interaktionen, die entweder direkt zwischen den Individuen oder zwischen den Individuen und ihrer Umgebung stattfinden. Ziel dieser Arbeit war es, die Kriterien zu untersuchen, nach denen sich die Blattschneiderameisen während des Nestbaus richten, um so die Frage zu beantworten, ob es für die Entstehung der Strukturen nur der Interaktion mit der Umgebung bedarf oder ob direkte soziale Interaktionen auch einen Einfluss darauf haben. Betrachtet wurde dazu die Kontrolle der Nestgröße während verschiedener Stadien der Kolonieentwicklung: in der Gründungsphase, in der die Königin die Entscheidungen alleine und ohne soziale Interaktionen fällt; in der darauf folgenden Etablierungsphase, in der Arbeiterinnen entweder alleine oder in kleinen Gruppen die bereits existierenden Strukturen verändern; sowie im adulten Stadium, in der die Bautätigkeit von mehreren Tausend Arbeiterinnen ausgeführt werden kann.

Königinnen graben unverzüglich nach dem Hochzeitsflug ein Gründungsnest, das aus einem vertikalen Tunnel und einer horizontalen Kammer besteht, in welcher die erste Brut und der Pilz gezüchtet werden. Um ein Gründungsnest zu graben, muss die Königin zuerst mit ihren Mandibeln kopfüber am Boden graben. Hierbei legt sie einen Tunnel an, der einen etwas größeren Durchmesser als sie selbst besitzt. Ist dann die gewünschte Tunnellänge erreicht, so wechselt sie vom vertikalen Tunnel zum horizontalen Kammergraben, worauf anschließend der Tunnel verschlossen wird. Die Frage, die sich nun stellt, ist, wie *Atta vollenweideri* Königinnen die Länge des Tunnels bewerten, um den Wechsel zum Kammergraben einzuleiten. Aufgrund der Ergebnisse wird angenommen, dass die Königinnen sowohl die Länge des Tunnels, wahrscheinlich über Propriozeption, als auch die Grabezeit abschätzen und mit einer internen Referenz vergleichen. Wurde demnach weder die erwartete Länge noch die maximal schon investierte Zeit erreicht, so fuhren die Königinnen fort den Tunnel zu verlängern. Der Wechsel vom Tunnel zum Kammergraben wurde dann eingeleitet, wenn die Königinnen, in Abhängigkeit von den jeweiligen Bodenbedingungen, entweder zuerst die erwartete Länge oder die zu investierende Zeit erreicht hatten. Daraufhin fingen sie an die Kammer zu bauen, wobei sie die nun ausgegrabenen Lehmartikel dazu benutzten, den Tunnel zu verschließen. Diese wurden von oben bis unten komplett verschlossen, womit die Kammergrößen von den Tunnellängen abhängig waren. Wurden die Königinnen jedoch mit Tunneln konfrontiert, die experimentell über die erwartete Länge hinaus verlängert wurden, so wurden diese nicht mehr über die komplette Strecke, sondern in mehreren Teilabschnitten verschlossen. Dies

deutet darauf hin, dass bei der Regulierung der Kammergröße ein weiterer Mechanismus involviert ist.

Nach 2-3 Monaten schlüpfen in der Regel die ersten Arbeiterinnen, womit die Kolonie in die Wachstumsphase eintritt. Mit dem Wachsen der Kolonie wird das Gründungsnest verändert, wobei die Arbeiterinnen die bereits existierende Pilzkammer vergrößern und neue Tunnel anlegen. Nach welchen Kriterien sie sich dabei richten, war allerdings nicht bekannt. Gezeigt werden konnte, dass *Acromyrmex lundii* Arbeiterinnen anfangen ein Nest zu vergrößern, wenn sich der frei für die Ameisen zur Verfügung stehende Platz innerhalb des Nestes reduziert und dass sie aufhören, wenn wiederum genügend Platz vorhanden ist. Eine Zunahme in der Gruppengröße (1, 2, 6 und 12 Tiere) bewirkte somit, einen proportionalen Anstieg des ausgegrabenen Volumens und damit der Arbeitsleistung der Kolonie. Ob beim Graben aber eher die schon vorhandenen Pilzkammer vergrößert oder neue Tunnel angelegt werden, hing von der Stimuluskombination ab. So bewirkte ein Platzmangel, ausgelöst durch eine, relativ zur Nestgröße, große Zahl an Arbeiterinnen, das bereits existierende Tunnel verlängert oder neue angelegt wurden. Eine Kammervergrößerung konnte dagegen nur beobachtet werden wenn Pilz vorhanden und der Platz in der Kammer reduziert war. Die Arbeiterinnen reagierten dabei, auf dieselben Stimuli mit denselben Verhaltensmustern, unabhängig davon ob sie alleine oder in einer Gruppe gruben. Je mehr Ameisen sich aber in der Gruppe befanden desto mehr wurden die Kammern zunächst vergrößert, wobei sich jedoch keine Korrelation mit der Gruppengröße zeigte. Dies lässt darauf schließen, dass die Vergrößerung von den sich gleichzeitig am Graben beteiligenden Ameisen abhängt, die die Kammern so lange vergrößern bis genügend Platz vorhanden ist. Die Zahl der Ameisen die sich jedoch am Graben beteiligen nimmt mit steigender Gruppengröße zu, weswegen die Kammern bei großen Ameisenzahlen größer wurden. Gleichzeitig mit dem Vergrößern fingen die Ameisen jedoch an ausgegrabene Lehmartikel in der Kammer zu deponieren. Dies bewirkte, dass vor allem größere Kammern im Nachhinein verkleinert wurden, bis ein bestimmter Abstand zum Pilz erreicht war, bei dem eventuell zwei Ameisen aneinander vorbeilaufen konnten. Somit hatte die Einlagerung der Lehmartikel in der Kammer zur Folge, dass die Kammergröße im Nachhinein besser dem Pilzvolumen angepasst wurde. Ähnlich wie bei der Kammervergrößerung verhielt es sich beim Anlegen der Tunnel. Auch diese wurden umso breiter je mehr Tiere sich gleichzeitig am Graben beteiligten und wurden dann im Nachhinein durch Einlagerung von Lehmartikeln auf eine bestimmte Breite reduziert. Zusätzlich wurden die Tunnel aber auch umso länger je mehr Ameisen sich in der Gruppe befanden, weshalb die Nestgröße über die Größe der Gruppe reguliert wurde.

Acromyrmex lundii Nester bestehen in der Regel aus einer großen zentralen Pilzkammer und aus mehreren Tunneln, die diese mit der Erdoberfläche verbinden. Wie die Ameisen in dem adulten Stadium die Größe der Pilzkammer regulieren, wurde bisher noch nicht

untersucht. Als mögliche Kriterien, nach denen sich die Ameisen richten könnten, wurde sowohl das vorhandene Pilzvolumen als auch die Anzahl an Arbeiterinnen in Betracht gezogen. Gezeigt werden konnte, dass die Kammern umso größer werden, je mehr Pilzvolumen vorhanden ist. Aufgrund dessen wird angenommen, dass der Pilz beim Bau der Pilzkammer als Vorlage dient und somit das Grabeverhalten räumlich organisiert. Eine Erhöhung der Ameisenzahlen bewirkte dagegen eine Vergrößerung des Nestvolumens durch das Anlegen von Tunneln. Dadurch nahm das insgesamt ausgegrabene Volumen und damit die Grabeaktivität mit der Größe der Kolonie zu. Allerdings stieg es nicht, wie bei den kleinen Gruppen beobachtet werden konnte, proportional zur Koloniegröße an. Vermutet wird, dass sowohl die Kammer- als auch die Nestvergrößerung über die Individuendichte reguliert wird. Demnach würden die Tiere anfangen zu graben, wenn die Individuendichte über einen Schwellenwert ansteigt und aufhören, wenn die Dichte wiederum unter diesen Schwellenwert fällt. Allerdings gibt es Hinweise darauf, dass die Grabeaktivität nicht nur über die Individuendichte, sondern zusätzlich noch durch ein rhythmisches Graben in der Nacht geregelt zu sein scheint.

Zusammengenommen konnte also gezeigt werden, dass Königinnen auf Stimuli in ihrer Umgebung reagieren, indem sie die Tiefe des Gründungsnestes durch das Abschätzen der schon gegrabenen Tunnellänge bestimmen. Das Nestgraben erfolgt allerdings nicht nach einem einfachen Stimulus-Antwort-Mechanismus, sondern die Königinnen richten sich zusätzlich noch nach der Zeit, was einen internen Messfaktor darstellt. Ebenfalls scheint die Kammergröße durch mindestens zwei Mechanismen reguliert zu werden. Somit fließen sowohl bei der Bestimmung der Tunnellänge als auch bei der Regulation der Kammergröße mehrere Kriterien in die Entscheidung mit ein. Ebenso wie die Königinnen reagieren einzelne Individuen auf unterschiedliche Stimuli in ihrer Umgebung, wodurch unterschiedliche Neststrukturen entstehen können. So fangen Ameisen an ein Nest zu vergrößern, wenn sich der zur Verfügung stehende Platz innerhalb des Nestes reduziert. Wächst der Pilz so reduziert sich der Abstand zwischen Pilz und Kammerwand, was für die Tiere ein Signal ist, die Kammer zu vergrößern. Dabei wird der Pilz als Vorlage verwendet, der das Graben räumlich organisiert. Ist der Platz innerhalb des Nestes dagegen aufgrund des Koloniewachstums reduziert, so fangen die Arbeiterinnen an Tunnel auszugraben, so dass die Nestgröße der Koloniegröße angepasst wird. Allerdings, so wird vermutet, hängt die Anzahl der sich am Graben beteiligenden Ameisen sowie auch deren Arbeitsleistung von der Größe der Gruppe ab. Demnach sind die Individuen nicht nur sensitiv auf die Stimuli, die aus ihrer Umgebung kommen, sondern ändern ihr Verhalten auch in Abhängigkeit von dem sozialen Umfeld, in dem sie sich befinden.

Kapitel 1

Generelle Einführung

Einleitung und Generelle Fragestellung

Ameisen haben sich im Laufe der Evolution in weiten Teilen der Welt ausgebreitet. Sie haben mit Hilfe vielfältiger anatomischer und verhaltensökologischer Anpassungen die unterschiedlichsten ökologischen Nischen besetzt. Besonders entscheidend für diesen Erfolg war die Ausnutzung unterschiedlicher Nistplätze und der damit verbundenen Vielfalt an Nestarchitekturen. Die Bandbreite reicht von der Nutzung bereits vorhandener Hohlräume bis zur aktiven Konstruktion von unterirdischen Nestern (Maschwitz und Hölldobler 1970, Janzen 1966, Hölldobler und Wilson 1977, Whitford et al. 1976). Letztere setzen sich aus horizontal angelegten Kammern, in denen Brut und manchmal auch Abfall gelagert wird, und aus Tunneln, die die Kammern untereinander und mit der Umgebung verbinden, zusammen. Aus den unterschiedlichsten Kombinationsmöglichkeiten dieser beiden Grundelemente entstehen so die für die Arten typischen Architekturen, deren Komplexitätsgrade oftmals mit der Größe der Kolonie korrelieren (Tschinkel 2003).

Die größten und komplexesten unterirdischen Nester werden von den Blattschneiderameisen gebaut (Weber 1972), die in ihren Kammern einen Pilz züchten, der die Hauptnahrungsquelle für die Brut und die Königin darstellt. Ihre Nester können einen Umfang von mehreren Metern erreichen und bestehen in der Regel aus vielen, tief im Erdreich gelegenen Pilzkammern und einem kuppelähnlichen Nesthügel (Jonkman 1980a). Vergleiche der Neststrukturen innerhalb der Blattschneiderameisen zeigen jedoch, dass es hinsichtlich der Nestgröße und der Zahl und der Größe an Pilzkammern Abweichungen sowohl zwischen als auch innerhalb den beiden Gattungen *Atta* und *Acromyrmex* gibt (Weber 1972, Bonetto 1959). Diskutiert wird, dass diese Unterschiede Anpassungen an die jeweiligen Standortbedingungen darstellen, um die, für ein optimales Wachstum von Brut und Pilz benötigten mikroklimatischen Bedingungen im Nest gewährleisten zu können (Bollazzi und Roces 2002, Bollazzi, 2008, Roces und Kleineidam 2000, Farji-Brener 2000, Lapointe et al. 1998).

Alle unterirdisch angelegten Nester der Blattschneiderameisen haben jedoch gemeinsam, dass sie sich aus derselben Anfangsstruktur entwickeln. Diese als Gründungsnest bezeichnete Struktur besteht aus einem vertikalen Tunnel und einer horizontal angelegten Kammer und wird von den Jungköniginnen nach dem Hochzeitsflug zur Etablierung einer neuen Kolonie gegraben. Die Gründungsphase, in der die Königinnen ihren vom Elternnest mitgebrachten Pilz spucken und Eier legen, dauert in der Regel 2-3 Monate (von Ihering 1898, Huber 1905, Bruch 1921, Autuori 1942). Dann schlüpfen die ersten Arbeiterinnen und die Kolonie tritt in die Wachstumsphase ein, bis sie nach 2-3 Jahren den adulten Zustand erreicht hat (Weber 1966, Hölldobler und Wilson 1990). Mit dem Wachsen der Kolonie wird allerdings auch mehr Platz benötigt, wodurch anzunehmen ist, dass die Neststruktur mit der Kolonie wächst. In Abhängigkeit von der

Art kann dabei entweder die bestehende Gründungskammer vergrößert und gleichzeitig neue Tunnel angelegt werden oder aber die Arbeiterinnen graben von der Gründungskammer aus einen vertikalen Schacht nach unten und legen in einer tieferen Erdschicht neue Kammern und Tunnel an. Eine zentrale Frage, die sich dadurch stellt, ist, wie wird die kollektive Bautätigkeit während der Nestvergrößerung koordiniert, um die schon existierenden Strukturen zu vergrößern oder um neue anzulegen.

Einen Mechanismus, durch den die Organisation und Koordination der Grabeaktivität erklärt werden kann, basiert auf der Verwendung von einer Vorlage (*template*). Bei einer Vorlage liegt die Schablone für das Nest bereits in der Umgebung in Form physischer oder chemischer Heterogenitäten vor oder aber die Individuen selbst können als Vorlage dienen (Theraulaz et al. 1998). So kann zum Beispiel ein Konzentrationsgradient eines Pheromons das Graben räumlich organisieren, indem nur innerhalb eines bestimmten Konzentrationsfensters die Bautätigkeit stattfindet (Brunisma 1979, Bonabeau et al. 1998). Ferner wird angenommen, dass das Bauverhalten durch einen selbstorganisierten Prozess koordiniert wird (Bonabeau et al. 1997). Selbstorganisation wird als ein Mechanismus beschrieben, bei dem es keine übergeordnete Einheit gibt, die das System durch Beobachtung und Informationsaustausch auf der Kolonieebene organisiert (Camazine et al. 2001). Die einzelne Ameise besitzt nur lokale Informationen, ohne eine Übersicht über das globale Muster zu haben (Bonabeau et al. 1997). Die Neststrukturen entstehen viel eher durch multiple Interaktionen entweder direkt zwischen den Individuen, zwischen den Individuen und ihrer Umgebung oder zwischen den Individuen und den Elementen, die durch sie während des Bauens manipuliert werden. Letzteres ist ein Mechanismus, der von Grassé (1959) als *Stigmergy* bezeichnet wurde und die indirekte Kommunikation über die Veränderung der Umgebung beschreibt. Dieser erklärt wie einzelne Arbeiterinnen unabhängig voneinander die Strukturen verändern können, ohne dabei direkt miteinander interagieren zu müssen. Inwiefern es für die Entstehung der Neststrukturen aber nur der Interaktionen mit der Umgebung bedarf oder ob direkte soziale Interaktionen auch einen Einfluss darauf haben, wurde noch nicht untersucht.

Ziel dieser Arbeit war es die Mechanismen zu identifizieren, die das Verhalten der Arbeiterinnen während des Nestbaus steuern. Dazu wurde die Kontrolle der Nestgröße während verschiedener Stadien der Kolonieentwicklung untersucht: in der Gründungsphase, in der die Königin die Entscheidungen alleine und ohne soziale Interaktionen fällt; in der darauf folgenden Etablierungsphase, in der Arbeiterinnen entweder alleine oder in kleinen Gruppen die bereits existierenden Strukturen verändern; sowie im adulten Stadium, in der die Bautätigkeit von mehreren Tausend Arbeiterinnen ausgeführt werden kann.

Fragestellungen der einzelnen Kapitel

Die vorliegende Arbeit beinhaltet 5 Kapitel. Kapitel 2 bis 4 stellen eigenständige, experimentelle Kapitel dar, die wie eine wissenschaftliche Publikation mit einer Zusammenfassung, Einleitung, Methodenteil, Ergebnissen und einer eigenständigen Diskussion aufgebaut sind. Die aus den einzelnen Kapiteln gewonnen Erkenntnisse werden dann in Kapitel 5 diskutiert.

In Kapitel 2 wird die Kontrolle der Nesttiefe bei Gründungsnestern der Art *Atta vollenweideri* untersucht. Um ein Gründungsnest anzulegen, müssen die Königinnen zuerst einen vertikalen Tunnel graben, um dann, nachdem die gewünschte Tiefe erreicht ist, die horizontale Kammer anzulegen. Die Frage, die sich dadurch stellt, ist, wie die Königinnen die Länge des Tunnels bewerten, um den Wechsel vom Tunnel zum Kammergraben einzuleiten. Als mögliche Kriterien sind sowohl das Messen der Tunnellänge, über Propriozeption, als auch das Abschätzen der schon investierten Grabezeit denkbar. Um dies zu untersuchen, wurden den Königinnen unterschiedliche, bereits existierende Tunnellängen präsentiert sowie die Bodenbedingungen so verändert, dass die Königinnen den Tunnel entweder langsamer oder schneller graben konnten. In allen Versuchsansätzen wurden sowohl die gegrabene Tunnellänge als auch die dafür benötigte Grabezeit protokolliert.

Kapitel 3 untersucht die Kriterien nach denen sich die Arbeiterinnen in der ersten Phase nach der Koloniegründung richten, um die schon existierende Pilzkammer zu vergrößern und neue Tunnel anzulegen. Mit dem Schlüpfen der ersten Arbeiterinnen tritt die Kolonie in die Wachstumsphase ein, wodurch sowohl die Anzahl der Kolonienmitglieder als auch das Volumen des Pilzes zunehmen. Da sich dadurch der für die Ameisen freie zur Verfügung stehende Platz, innerhalb des Nestes reduziert, wurde das vorhandene Platzangebot als ein möglicher Faktor für eine Nestvergrößerung in Betracht gezogen. So sollten Ameisen anfangen ein Nest zu vergrößern, wenn das Platzangebot reduziert ist und aufhören, wenn genügend Platz zur Verfügung steht. Mit Hilfe kleiner Ameisengruppen, die aus einer adulten *Acromyrmex lundii* Kolonie entnommen wurden, wurden drei Versuchsreihen durchgeführt. Zuerst wurde der Einfluss von unterschiedlichen, bereits existierenden Anfangsbedingungen, wie ein Tunnel, eine leere Kammer und eine mit Pilz gefüllte Kammer untersucht. Ferner wurden Ameisengruppen unterschiedlicher Größe mit jeweils einer Pilz gefüllten Kammer konfrontiert, wodurch die Ameisen in der Kammer keinen Platz zur Verfügung hatten. In einer weiteren Reihe wurde das Platzangebot in der Kammer erhöht, indem einer konstanten Ameisenzahl bei einem konstanten Pilzvolumen, unterschiedliche Kammervolumina präsentiert wurden. In allen Versuchsreihen wurde das insgesamt gegrabene Volumen ebenso protokolliert wie die Teilvolumina, die jeweils durch das Vergrößern der Kammer oder das Anlegen von Tunneln zustande kamen.

Kapitel 4 beschäftigt sich mit der Regulierung der Pilzkammergröße in großen Ameisenkolonien. Ein adultes Nest der Art *Acromyrmex lundii* besteht in der Regel aus einer großen zentralen Pilzkammer und aus mehreren Tunneln, die die Kammer mit der Umgebung verbinden. Wie die Größe der Pilzkammer reguliert wird, ist noch unbekannt. Die Ameisen könnten sich aber sowohl nach dem vorhandenen Pilzvolumen als auch nach der Anzahl an Ameisen richten. Untersucht wurde der Einfluss des Pilzvolumens, durch Experimente mit unterschiedlichen Pilzvolumina, aber konstanten Arbeiterinnenzahlen. In einer zweiten Versuchsreihe wurde der Einfluss der Arbeiterinnenzahl auf die Kammergröße überprüft, indem ein konstantes Pilzvolumen mit variierenden Ameisenzahlen getestet wurde. In beiden Versuchsreihen wurde sowohl das Pilzvolumen als auch die Vergrößerung des Kammervolumens gemessen. Da die Ameisen außer dem Vergrößern der Kammer auch Tunnel anlegten, dienten die insgesamt ausgetragenen Lehmartikel als Maß für die allgemeine Grabeaktivität.

Kapitel 5 vergleicht die Mechanismen, die in den Koloniestadien angewandt werden, um die Größe des Nestes zu regulieren und diskutiert, inwieweit soziale Interaktionen und Interaktionen mit der Umgebung für die Entstehung der Neststrukturen entscheidend sind.

Kapitel 2

Koloniegründung:

Die Kontrolle der Nesttiefe bei Königinnen der
*Art *Atta vollenweideri**



Kurzbeschreibung

Unverzüglich nach dem Hochzeitsflug graben verpaarte Königinnen der Blattschneiderameise *Atta vollenweideri* ein Gründungsnest, das aus einem vertikalen Tunnel und einer horizontalen Kammer besteht, in welcher die erste Brut und der Pilz gezüchtet werden. Um ein Gründungsnest zu graben, müssen die Königinnen zuerst mit ihren Mandibeln kopfüber am Boden graben. Hierbei legt sie einen Tunnel an, der einen etwas größeren Durchmesser als sie selbst besitzt. Ist dann die gewünschte Tunnellänge erreicht, so wechseln sie vom vertikalen Tunnel zum horizontalen Kammergraben, worauf anschließend der Tunnel verschlossen wird. Die Frage, die sich dadurch stellt, ist, wie die Königinnen die Länge des Tunnels bewerten um den Wechsel vom Tunnel zum Kammergraben einzuleiten. Es konnte gezeigt werden, dass die Königinnen zwei Mechanismen benützen: Sie graben bis sie eine gewünschte Tiefe erreicht haben und für ein bestimmtes Zeitintervall. Aufgrund der Ergebnisse wird angenommen, dass die Königinnen sowohl die Länge des Tunnels, wahrscheinlich über Propriozeption, als auch die Grabezeit abschätzen und mit einer internen Referenz vergleichen. Ist demnach weder die erwartete Länge noch die maximal schon investierte Zeit erreicht, so werden die Königinnen fortfahren den Tunnel zu verlängern. Der Wechsel vom Tunnel zum Kammergraben wird dann eingeleitet, wenn die Königinnen, in Abhängigkeit von den jeweiligen Bedingungen, entweder zuerst die erwartete Länge oder die zu investierende Zeit erreicht haben. Der Vorteil dieses binären Systems besteht darin, dass auf unterschiedliche Bodenbedingungen flexibel reagiert werden kann, um die gewünschte Nesttiefe zu erreichen und um sowohl die Energieinvestitionen als auch das Prädationsrisiko zu minimieren.

Im Weiteren wurde die Regulierung der Kammergröße untersucht. Nachdem die Königinnen aufhören den Tunnel zu verlängern, fangen sie an eine Kammer zu graben, wobei sie die nun ausgegrabenen Lehmartikel benützen, um den Tunnel zu verschließen. Gezeigt werden konnte, dass die Tunnel über die gesamte Länge verschlossen werden, wodurch kleinere Kammern bei kürzeren Tunneln und größere Kammern bei längeren Tunneln entstanden sind. Wurden die Königinnen jedoch mit Tunneln konfrontiert, die experimentell über die erwartete Länge hinaus verlängert wurden, so wurden diese nicht über die komplette Strecke, sondern in mehreren Teilabschnitten verschlossen. Dies deutet darauf hin, dass bei der Regulierung der Kammergröße ein weiterer Mechanismus involviert ist.

1. Einleitung

Die Hochzeitsflüge der Blattschneiderameise *Atta vollenweideri* finden an bestimmten Tagen im Jahr, vor allem nach großen Regenfällen statt. Dabei strömen Tausende Geschlechtstiere aus dem elterlichen Nest, verpaaren sich in der Luft und werfen, nachdem sie wieder auf dem Boden gelandet sind, ihre Flügel ab. Anschließend graben sie ein Gründungsnest, das aus einem vertikalen Tunnel und einer horizontalen Kammer besteht. Dies erfordert zwei aufeinanderfolgende Verhaltenssequenzen. Zuerst müssen sie kopfüber mit ihren Mandibeln am Boden graben, um einen Tunnel anzulegen, der einen etwas größeren Durchmesser als sie selbst besitzt. Dann, nachdem die Königinnen eine gewünschte Tunnellänge erreicht haben, wechseln sie vom Tunnel- zum Kammergraben, indem sie das Ende des Tunnels auf einer Seite erweitern. Wenn nun der vorhandene Platz so groß wird, dass die Königinnen sich umdrehen können, fangen sie an den Tunnel zu verschließen. Durch das Verschließen wird die claustrale Gründungsphase eingeleitet, in der die Königinnen im verschlossenen Nest bleiben, bis die ersten Arbeiterinnen geschlüpft sind und anfangen Blätter zu sammeln. Innerhalb dieser Zeit sind die Königinnen ausschließlich auf ihre Körperreserven angewiesen, um sich selbst und die Brut zu ernähren und um den Pilz zu züchten (Janet 1907, Hölldobler und Wilson 1990). Der Koloniegründungserfolg hängt somit von der Fähigkeit der Königinnen ab mit dieser limitierten Energie zu Haushalten.

Allerdings kann das Überleben der Kolonie auch durch die Wahl der Nesttiefe beeinträchtigt werden. Gründungsnerter sollten so gebaut sein, dass sie optimale Bedingungen für das Überleben der Königinnen sowie ihrer Nachkommen bieten. Da dies durch die Wahl der Nesttiefe beeinflusst werden kann, ist die Entscheidung über die Tunnellänge sehr wichtig. Entscheiden sich die Königinnen somit Nester mit kurzem Tunnel zu graben, so hat dies den Nachteil, dass sich die Kammern innerhalb der ersten Erdschicht befinden, in der sehr große Temperatur und Feuchtigkeitsschwankungen vorkommen (Passerat de Silans et al. 2006, Alvalá et al. 2002). Sowohl die Brut als auch der Pilz brauchen für ein schnelles Wachstum Temperaturen zwischen 20°C und 25°C (Powell and Stradling 1986, Bollazzi and Roces 2002) sowie eine möglichst hohe Feuchtigkeit für den Pilz (Roces and Kleineidam 2000). Sehr variable Klimabedingungen können deshalb die Aufzucht negativ beeinflussen und ferner die Chancen für eine erfolgreiche Koloniegründung minimieren. Deshalb sollten sich Königinnen dazu entscheiden Nester mit langem Tunnel zu graben, in denen sich die Kammern in stabileren Klimabedingungen befinden. Allerdings haben diese den Nachteil, dass die Königinnen mehr Zeit brauchen, um den Tunnel zu graben. Dadurch erhöht sich zum einen das Prädationsrisiko, da die Königinnen öfters das Nest verlassen müssen, um die ausgegrabenen Erdpartikel draußen abzulegen. Zum anderen wird angenommen, dass das Graben sehr energieaufwendig ist und somit könnte die höhere Zeit-Energie Investition den Koloniegründungsprozess

zusätzlich beeinträchtigen. Die Entscheidung über die optimale Tunnellänge sollte demnach ein Kompromiss aus maximaler Tunneltiefe bei minimaler Zeitinvestition sein. Allerdings ist immer noch unklar wie die Tunneltiefe von den Königinnen bewertet wird.

Königinnen graben so lange einen vertikalen Tunnel, bis sie ein Kriterium erreichen, dass den Wechsel zum distalen Kammergraben auslöst. Drei Möglichkeiten sind denkbar anhand derer die Königinnen den Wechsellpunkt und damit die Tiefe des Tunnels bewerten können. Erstens, da der Kolonieüberlebenserfolg von einem bestimmten Mikroklima in der Erde abhängt, könnten die Königinnen den Tunnel so lange verlängern bis bevorzugte Klimabedingungen erreicht sind. Zweitens, da die Königinnen die ausgegrabenen Erdpartikel außerhalb des Nestes deponieren, müssen sie den Tunnel mehrmals auf und ab laufen, wodurch sie Informationen über dessen Länge bekommen könnten. Demnach könnte der Tunnel so lange verlängert werden, bis die erwartete Tunnellänge erreicht ist. Drittens, der Wechsel vom Tunnel zum Kammergraben könnte eingeleitet werden, nachdem die Königinnen für das Tunnelgraben eine maximale Zeit/Energie investiert haben.

Grabwespen der Art *Sphex ichneumoneus* graben, ebenso wie die *Atta* Königinnen, einen vertikalen Tunnel einer bestimmten Länge und anschließend eine horizontale Kammer. Um zu untersuchen ob die Wespen die Länge des Tunnels bestimmen, indem sie ihn verlängern bis bevorzugte Klimabedingungen erreicht sind, maß Brockmann (1976) unterschiedliche Umweltparameter und korrelierte sie mit der Länge des Tunnels. Über die Jahre der Untersuchung hinweg konnte sie jedoch keine konstant signifikante Korrelation finden, weswegen sie schlussfolgerte, dass diese Parameter bei der Bestimmung der Tunneltiefe wahrscheinlich nicht relevant sind. Jedoch hatte sie in einem weiteren experimentiellen Ansatz die Tunnellängen verändert, während die Wespen gruben, und konnte beobachten, dass die Tunnel bei Verkürzung verlängert und bei einer Verlängerung durch Einlagerung von Partikeln wieder verkürzt wurden (Brockmann 1980). Dieses Verhalten konnte in einem ähnlichen Versuch auch bei *Atta sexdens* Königinnen beobachtet werden (Ribeiro 1995). Die Königinnen gruben weniger, wenn der Tunnel während des Grabens verlängert, und mehr, wenn der Tunnel verkürzt wurde. Deshalb wurde angenommen, dass Königinnen den Tunnel so lange verlängern, bis sie eine erwartete Länge erreicht hatten. Aber obwohl Ribeiro in seiner Arbeit eine Konstanz in der Tunnellänge zeigen konnte, beobachtete Stein und Xavier (1984), dass Königinnen in dichtere Erde kürzere Tunnel und in weniger dichter Erde längere Tunnel graben. Wenn aber die Tunnel so lange verlängert werden, bis eine bestimmte Tiefe erreicht wird, wie können dann solche Unterschiede entstehen? Ein Vergleich der Arbeit von Ribeiro (1995), bei dem *Atta sexdens* Königinnen ihr Nest im Labor, und Autuori (1942), bei dem ebensolche ihr Nest im Feld graben, zeigt, dass die Königinnen im Feld kürzere Tunnel graben, obwohl sie für das Graben dieselbe Zeit brauchen wie die Königinnen im Labor. So könnte die Tunneltiefe zusätzlich noch durch einen zweiten Mechanismus kontrolliert

werden, bei dem die Königinnen aufhören den Tunnel zu verlängern, nachdem eine maximale Zeit investiert wurde.

In dieser Arbeit soll die Kontrolle der Nesttiefe bei Gründungsnestern der Blattschneiderameise *Atta vollenweideri* untersucht werden. Es wird angenommen, dass zwei Mechanismen zur Bewertung der Tunneltiefe benützt werden: Graben bis eine gewünschte Tiefe erreicht wird und Graben für ein bestimmtes Zeitintervall. Wenn die Königinnen graben, bis sie eine bestimmte Tiefe erreicht haben, dann sollten sie aufhören den Tunnel zu verlängern, wenn unabhängig von der Zeit diese Tiefe erreicht ist. Graben sie dagegen für ein bestimmtes Zeitintervall, so ist das Ablaufen dieser Zeit das Signal um, unabhängig von der Tunnellänge, zum Kammergraben zu wechseln. Das Graben bis zum Erreichen einer bestimmten Tiefe wurde untersucht, indem den Königinnen Tunnel unterschiedlicher Länge vorgegeben wurden. Entsprechend dem Mechanismus, sollten die Königinnen dann in der Lage sein, die unterschiedlichen Längen zu differenzieren und folglich kürzere Tunnel verlängern, bis die bestimmte Tiefe erreicht ist oder sofort anfangen eine Kammer zu bauen, wenn der präsentierte Tunnel zu lang ist. Der zweite Mechanismus, Graben bis eine maximale Zeit investiert wurde, wurde mit Experimenten untersucht, in denen die Bodenbedingungen so verändert wurden, dass die Königinnen den Tunnel entweder schneller oder langsamer graben konnten. Dementsprechend sollte innerhalb eines bestimmten Zeitintervalls der Tunnel länger sein, wenn die Königinnen schneller graben und kürzer, wenn sie langsamer sind. Da gleichzeitig mit dem Graben eines Tunnels auch automatisch Zeit investiert wird, sollten beide Informationen in einer weiteren Versuchsreihe voneinander entkoppelt werden. Dazu wurde der von den Königinnen gegrabene Tunnel während des Grabens mehrmals verkürzt, wodurch die Königinnen keine Rückkopplung über die schon gegrabene Strecke erhält. Müssen die Königinnen nun den Tunnel ablaufen, um die Länge abzuschätzen, so sollten sie nach dem letzten Kürzen die gesamte Tunnellänge noch einmal graben. Müssen sie den Tunnel aber nicht ablaufen, sondern richten sich eventuell nach der Zeit, dann würde der Tunnel nach dem letzten Kürzen nur noch so lange verlängert werden, bis diese Zeit abgelaufen ist.

Des Weiteren sollte die Regulierung der Kammergröße untersucht werden. Königinnen fangen nach dem Wechsel vom Tunnel zum Kammergraben an den Tunnel mit den nun anfallenden Lehmteilchen zu verschließen. Angenommen wird, dass der Tunnel vom Anfang bis zum Ende komplett verschlossen wird, weswegen die Kammergröße von der Tunnellänge abhängen sollte.

2. Material und Methoden

Die Experimente wurden auf der Biologischen Station „El Bagual“ in Formosa, Nordargentinien in den Jahren 2005, 2006 und 2008 durchgeführt. Die Hochzeitsflüge der Blattschneiderameise *Atta vollenweideri* finden nach schweren Regenfällen kurz nach Sonnenuntergang von Ende Oktober bis Anfang November statt.

2.1 Feldnester

Um die Tiefen der Gründungsnerster im Feld zu untersuchen wurden 2005 und 2006 jeweils 18 und 24 Nester mit einem Pflock einen Tag nach dem Hochzeitsflug markiert. Da die Nester aufgrund der charakteristischen Lehmartikel und deren einzigartiger Positionierung um den Nesteingang gut erkannt werden konnte, war es kein Problem die Markierung auch noch am folgenden Morgen durch zu führen. Zwei bis vier Wochen nach dem Flug wurden die Nester geöffnet, um die Tunnellänge von der Erdoberfläche bis zum Ende des Tunnels zu messen.

2.2. Untersuchung der Mechanismen die die Nesttiefe kontrollieren

Um die Mechanismen zu untersuchen, die den Wechsel vom Tunnel zum Kammergraben kontrollieren, wurden Experimente im Labor unter standardisierten Bedingungen 2005, 2006 und 2008 durchgeführt. Dafür wurden Königinnen gesammelt, nachdem sie ihre Flügel abgeworfen, aber bevor sie angefangen hatten zu graben. Sie wurden einzeln in Plastikbecher (Medizinbecher der Fa. Medchrom, 30ml), in denen sich zusätzlich noch befeuchtete Baumwolle befand, überführt, um sie dort zu halten, bis die Experimente im Labor begannen.

2.2.1 Versuchsaufbau und Durchführung

Der Versuchsaufbau bestand aus einem mit Erde gefüllten Abflussrohr, dass im Durchmesser 11cm betrug und je nach Versuchsansatz 80cm oder 120cm hoch war (Abb. 2.1). Auf der Erdoberfläche wurde ein Plastikbecher befestigt, in dessen Mitte sich ein Loch befand, in das ein Plastikring (d=1.8cm; h=1cm) befestigt wurde. Dies diente den Tieren als Zugang zur Erde und hatte zudem noch den Vorteil, dass die Königinnen nicht am Rand des Abflussrohres gruben.



Abb. 2.1: Versuchsaufbau. *Links*: Ein mit Erde gefülltes Abflussrohr mit einer Höhe von 80cm. *Rechts*: Plastikbecher, der sich auf der Erdoberfläche befand. In der Mitte des Becherbodens befand sich eine Öffnung so, dass einerseits das Graben am Rand verhindert wurde, andererseits aber ein Zugang zur Erde vorhanden war.

Die Grabezeit, wurde als Zeit definiert, die eine Königin benötigt, um einen Tunnel zu graben. Gemessen wurde von dem Moment an, in dem die Königin anfang zu graben bis zu dem Zeitpunkt, an dem die erste Erdpartikelschicht den Tunneleingang verschloss. Dies ist ein gutes Maß für das Ende des Tunnelgrabens, da sich die Königinnen erst umdrehen und den Tunnel verschließen können, nachdem sie angefangen haben das Ende des Tunnels auf einer Seite zu vergrößern. Um sicher zu sein, dass der Grabeprozess beendet und somit das Gründungsnest fertig gegraben wurde, wurden die Rohre erst drei Tage nach dem Beginn des Experiments geöffnet. Gemessen wurden die Tunnellänge von der Erdoberfläche bis zum Ende des Tunnels (ohne Kammerhöhe) und die Strecke in der der Tunnel verschlossen wurde. Des Weiteren wurde das Kammervolumen bestimmt, indem die Kammer mit Gips ausgegossen und das Volumen des Gipsabdrucks durch Wasserverdrängung ermittelt wurde.

Um die Experimente unter standardisierten Bedingungen durchzuführen, wurde mit einer Klimaanlage die Lufttemperatur des Raumes und dadurch auch die Temperatur der Erde in den Rohren konstant gehalten. 2005 und 2006 wurde jeweils die Erdtemperatur in den Rohren und 2008 die Lufttemperatur im Raum mit einem Datalogger (Gemini Data Loggers-Tinytag) aufgezeichnet. Zusätzlich wurde für jedes Experiment die Feuchtigkeit der Erde bestimmt, indem ein Stück Erde vor und nach dem Trocknen gewogen wurde.

2.2.2 Versuchsreihen

Versuche unter Standardbedingungen

An jedem Experimentiertag wurden Experimente durchgeführt in denen die Königinnen ohne Manipulation graben konnten. Dazu wurden die Abflussrohre mit einem Lehm einer alten, verlassenen *Atta* Kolonie gefüllt. Dieser hatte eine Feuchtigkeit von $17.47 \pm 1.61\%$. Die Temperatur des Lehms wurde 2005 und 2008 auf $20.5 \pm 0.6^\circ\text{C}$ und $20.6 \pm 1.5^\circ\text{C}$ gehalten und erhöhte sich 2006 aufgrund eines Stromausfalls auf $24.1 \pm 0.8^\circ\text{C}$. Um die Tunnellänge der Nester im Feld mit denen im Labor zu vergleichen wurden 10 Experimente einen Tag nach dem Hochzeitsflug 2005 und 4 einen Tag nach dem Hochzeitsflug 2006 durchgeführt. Diese Standardexperimente dienten aber gleichzeitig auch als Kontrollen für die Experimente in denen manipuliert und die einen Tag nach dem jeweiligem Hochzeitsflug durchgeführt wurden. Für weitere Vergleiche wurden fünf Tage nach dem Hochzeitsflug 2006 zusätzliche Standardexperimente durchgeführt. Aufgrund einer minimalen Anzahl an Königinnen die 2006 pro Flug gesammelt werden konnten, wurden 7 Experimente mit Königinnen vom Flug 1 und 9 Experimente mit Königinnen vom Flug 2 durchgeführt. Weitere 14 wurden 2008 einen Tag nach dem Hochzeitsflug getestet.

Versuchsreihen mit Manipulation

Um zu verstehen wie die Königinnen die Tunnellänge bewerten, wurden Versuche durchgeführt in denen in jeder Versuchsreihe jeweils ein Parameter der Standardbedingungen verändert und die restlichen konstant gehalten wurden.

Nach dem ersten Mechanismus hören die Königinnen auf den Tunnel zu verlängern, nachdem eine festgelegte Tiefe erreicht ist. Dies wurde untersucht indem den Königinnen unterschiedliche Tunnellängen präsentiert wurden. Die Experimente wurden fünf Tage nach dem ersten Hochzeitsflug 2006 durchgeführt. In sechs Experimenten wurden Tunnel mit einer Länge von 15cm und in sieben Experimenten Tunnel mit einer Länge von 80cm präsentiert. Die Tunnel wurden in der Lehmmitte mit einem Bohrer einer Stärke von 1.4cm ausgebohrt.

Der zweite Mechanismus, Graben bis ein bestimmtes Zeitintervall erreicht ist, wurde mit Experimenten untersucht, in denen das Graben entweder beschleunigt oder verlangsamt wurde. Damit die Königinnen für das Graben des Tunnels weniger Zeit brauchen, wurde die Lehmtemperatur erhöht. Dadurch wurden die Königinnen aktiver und gruben schneller. Zehn Experimente wurden mit einer Bodentemperatur von $27.2 \pm 0.5^\circ\text{C}$ einen Tag nach dem Hochzeitsflug 2005 durchgeführt. Die Rohre wurden in einer Box aus Styroporschaum um ein weiteres Rohr derselben Höhe angeordnet. In diesem befand sich über einem Coaxiallüfter ein Heizelement, um die Luft in der Box und damit die Erde in den Rohren gleichmäßig zu erwärmen. Ferner konnten die Königinnen in einer weiteren

Versuchsreihe in Sand graben, wodurch das Graben einfacher und wiederum schneller wurde. Neun Experimente wurden fünf Tage nach dem zweiten Hochzeitsflug 2006 durchgeführt. Um zu verhindern, dass die von den Königinnen gegrabenen Strukturen danach nicht wieder zusammenfielen, wurde der Sand bis zu einem Wassergehalt von $7.94 \pm 2.60\%$ befeuchtet.

Damit die Königinnen für das Graben des Tunnels mehr Zeit benötigen, wurde zum einen der Wassergehalt des Lehms reduziert, wodurch der Lehm hart wurde und es für die Königinnen schwerer war zu graben. Zum anderen wurde der Zeitabstand zwischen Hochzeitsflug und Experiment vergrößert, da die Königinnen umso langsamer graben je länger sie warten müssen. Harter Lehm wurde vorbereitet indem derselbe Lehm, der in den Standardexperimenten benutzt wurde, für drei bis vier Tage in der Sonne trocknete bis er einen Feuchtigkeitsgehalt von $7.18 \pm 2.52\%$ erreichte. Fünf Experimente wurden fünf Tage nach dem ersten Hochzeitsflug 2006 durchgeführt. Für die Versuche mit dem Zeitabstand zwischen Hochzeitsflug und Experiment wurden vierzehn, acht und vierzehn Experimente unter Standardbedingungen am 1., 5. und 16. Tag nach dem Hochzeitsflug 2008 durchgeführt.

Ferner wurde in einer weiteren Versuchsreihe die Information über die gegrabene Tunnellänge von der über die schon investierte Zeit entkoppelt. Dazu wurden die Königinnen während des Grabens mehrmals umgesetzt und erhielten demnach keine Rückkopplung über die schon gegrabene Strecke. Dieser Versuch wurde zweimal durchgeführt, einmal wurden acht Experimente fünf Tage nach dem zweiten Hochzeitsflug 2006 und einmal neun einen Tag nach dem Hochzeitsflug 2008 durchgeführt. In den Experimenten, die 2006 stattfanden, wurden die Königinnen insgesamt zweimal umgesetzt (Abb. 2.2). Die Königinnen fingen im ersten Rohr an zu graben, bis sie einen Tunnel von 10cm Länge erreicht hatten. Dann wurden sie, während sie die Lehmartikel in der Plastikbox ablegten, in das zweite Rohr umgesetzt. Dort befand sich schon eine Vertiefung von 2cm, was die Tiere zum weiter Graben animieren sollte. Die Königinnen konnten nun wiederum so lange graben, bis sie eine Länge von 10cm erreicht hatten, bevor sie in das letzte Rohr überführt wurden, in dem auch schon eine Vertiefung von 2cm ausgespart war. In diesem Rohr konnten die Tiere nun entsprechend ihrer Kriterien einen Tunnel anlegen. Die Versuche 2008 liefen ähnlich ab. Der Unterschied bestand darin, dass die Tiere dreimal umgesetzt wurden, die Vertiefung im zweiten und dritten Rohr betrug 5cm und die Tiere konnten in den ersten drei Rohren, jedesmal 10cm graben bevor sie umgesetzt wurden.

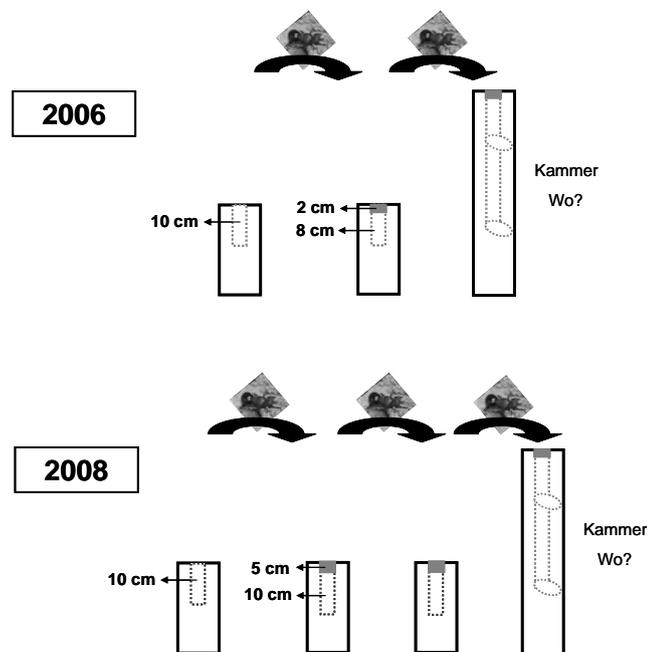


Abb. 2.2: Versuchsdesign zu den Experimenten in denen die Königinnen ohne Rückkopplung über die schon gegrabene Tunnellänge graben konnten. (Erklärung siehe Text)

2.3 Statistik

Unterschiede zwischen zwei Gruppen wurden mit einem Mann-Whitney U-test verglichen ($\alpha=0.05$). Bei Daten, die mehr als zwei Gruppen miteinander vergleichen, wurde ein Kruskal-Wallis H-Test mit einem U-Test als Post-hoc und eine anschließende Bonferroni Korrektur durchgeführt (2 Tests pro Datensatz: $\alpha=0.025$).

3. Ergebnisse

3.1. Feldnester

Von den 18 Gründungsnestern, die 2005 markiert wurden, sind 3 Nester aufgrund von Überschwemmungen zusammen gefallen und in 8 konnte zwar ein Tunnel jedoch aber keine Kammer gefunden werden. Die restlichen 7 Nester bestanden allerdings aus einem verschlossenen Tunnel an dessen Ende sich eine Kammer befand. In dieser saßen die Königinnen, welche zu dem Zeitpunkt als das Nest geöffnet wurde, schon angefangen hatten ihren Pilz zu züchten und Eier zu legen. Die Tunnel in diesen Nestern erreichten eine durchschnittliche Länge von 20cm und mit einer Bandbreite, die von 13.5cm bis 27cm reichte (Abb. 2.3). Im Gegensatz dazu gruben die Königinnen unter standardisierten Bedingungen im Labor einen Tag nach dem Hochzeitsflug eine durchschnittliche Tunnellänge von 36.8cm bei einer Minimallänge von 26cm und einer Maximallänge von

46cm und unterschieden sich somit von denen im Feld (Mann-Whitney U-Test, $n=17$, $U=1.5$, $p < 0.001$).

Auch von den 24 markierten Nestern im Jahr 2006 konnten 3 nicht mehr gefunden werden und in 4 wurde wiederum ein Tunnel aber keine Kammer gegraben. 17 Nester waren jedoch komplett angelegt worden, wovon in 7 die Königin tot aufgefunden wurde und in den restlichen 10 die Aufzucht schon begonnen hatte. Die Tunnel in diesen Nestern erreichten eine durchschnittliche Länge von 30cm mit einem Mindest und Maximalwert von 7.5cm und 42cm. Im Vergleich zu diesen Ergebnissen gruben Königinnen unter standardisierten Bedingungen im Labor einen Tag nach dem Hochzeitsflug Tunnellängen von 40.4cm, die von 24.5cm bis 44.2cm reichten und sich nicht von denen im Feld unterschieden (Mann-Whitney U-Test, $n=21$, $U=14.5$, $p > 0.05$). Somit konnte bei den Nestern im Feld in beiden Jahren eine hohe Variabilität hinsichtlich ihrer Tiefen beobachtet werden, aber Nester, die im Labor unter standardisierten Bedingungen gegraben wurden unterschieden sich nicht in ihrem absoluten Wert (Mann-Whitney U-Test, $n=14$, $U=15$, $p > 0.05$).

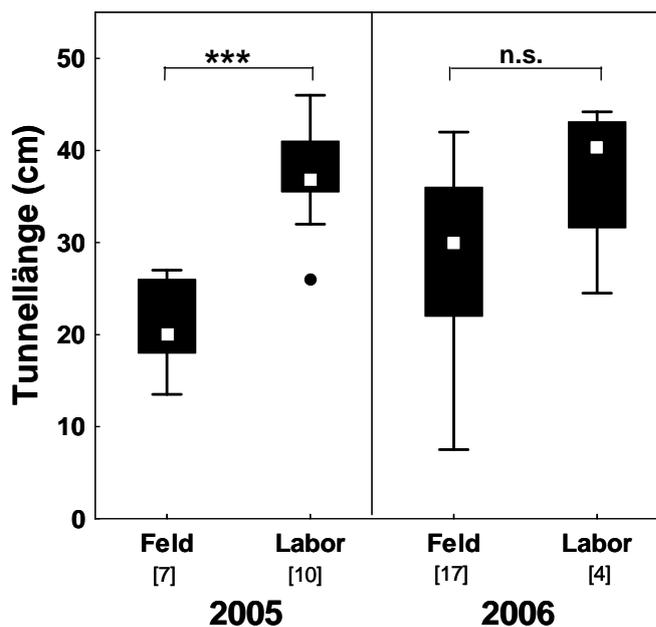


Abb. 2.3: Vergleiche der Tunnellängen der im Feld und im Labor gegrabenen Nester der Jahre 2005 und 2006. In Klammern: die Stichprobenzahlen der komplett gegrabenen Nester. Die Daten werden in Median \pm 1./3.Quartil; Bereich ohne Ausreißer präsentiert. Ausreißer (•) werden als das 1.5-fache des Interquartilabstandes dargestellt. (***) $p < 0.001$, n.s.= nicht signifikant)

3.2. Untersuchung der Mechanismen, die die Nesttiefe kontrollieren

3.2.1. Grabeverhalten der Königinnen

Königinnen graben mit ihren Mandibeln. Dabei werden durch mehrmaliges „beißen“ Lehm-partikelchen herausgetrennt, die dann zu einem größeren Partikel zusammengeklebt werden. Exemplarisch wurden davon bei einer Königin 16h bzw. 20h nach Versuchsbeginn mehrere der Partikel gewogen, die ein durchschnittliches Gewicht von 203.75 ± 51.65 mg erreichten. Um somit, wie in ihrem Fall, eine Tunnellänge von 32.7cm zu graben, musste die Königin 438 Partikel aus dem Nest transportieren. Ferner benötigte sie für das Graben des Tunnels 18h 3min, wodurch sie eine durchschnittliche Geschwindigkeit von 1.81cm/h erreichte.

3.2.2 Graben, bis eine festgelegte Tiefe erreicht ist?

Um zu untersuchen, ob Königinnen die Tunnellänge kontrollieren, indem sie Graben, bis eine festgelegte Tiefe erreicht wird, wurden ihnen Tunnel unterschiedlicher Länge vorgegeben. Königinnen, die ohne vorgegebenen Tunnel fünf Tage nach dem zweiten Hochzeitsflug 2006 ihr Nest gruben, gruben eine durchschnittliche Tunnellänge von 27.8cm mit einer Spannbreite von 22.5cm bis 35.6cm. Die Zeit, die sie für das Graben benötigten, reichte von 9h 41min bis 13h 30min und lag durchschnittlich bei 11h 25min (Abb. 2.4; a und b, 0cm). Wurden 15cm, also ungefähr die Hälfte des Tunnels vorgegeben, so konnte beobachtet werden, dass eine Königin sofort anfang den Tunnel zu verschließen, wodurch die Kammer bei einer Tunnellänge von 15cm angelegt wurde. Die anderen fünf dagegen verlängerten den Tunnel bis auf eine Länge von 28cm die sich nicht von der Tunnellänge ohne Vorgabe unterschied (Kruskal-Wallis H-Test, $H_{(2,N=20)}=12.00$; Post-hoc: Mann-Whitney U-Test und Bonferroni Korektur, 15cm vs. 0cm: $n=14$, $U=22$, $p > 0.025$). Da die Königinnen somit nur die Hälfte des „Standardtunnels“ selbst gruben, wäre zu erwarten, dass sie zum Graben auch nur die Hälfte der Zeit brauchten. Diese Unterschied sich zwar von der Zeit ohne vorgegebenen Tunnel, betrug aber nicht 5h 43min, was die Hälfte wäre, sondern lag mit 8h 15min deutlich darüber (Kruskal-Wallis H-Test, $H_{(2,N=20)}=16.54$; Post-hoc: Mann-Whitney U-Test und Bonferroni Korektur, 15cm vs. 0cm: $n=14$, $U=1$, $p < 0.01$). Wurden 80cm Tunnellänge vorgegeben, was ungefähr dem 2 $\frac{1}{2}$ -fachen des „Standardtunnels“ entspricht, so wurde der Tunnel von keiner der Königinnen verlängert. Stattdessen begannen sie sofort die Kammer anzulegen. Dabei kletterte eine Königin den Tunnel wieder hinauf und legte ihre Kammer bei einer Tunnellänge von 48cm an, während die anderen sechs die letzten 2-3cm des Tunnels benützten (Mann-Whitney U-Test und Bonferroni Korrektur, 80cm vs. 0cm: $n=15$, $U=0$, $p < 0.001$; 80cm vs. 15cm: $n=11$, $U=0$, $p < 0.01$). Da die Tunnel in diesem Versuch nicht verlängert wurden, betrug

die Grabezeit dementsprechend 0h (Mann-Whitney U-Test und Bonferroni Korrektur, 80cm vs. 0cm: n=15, U=0, p< 0.001; 80cm vs. 15cm: n=11, U=0, p< 0.01).

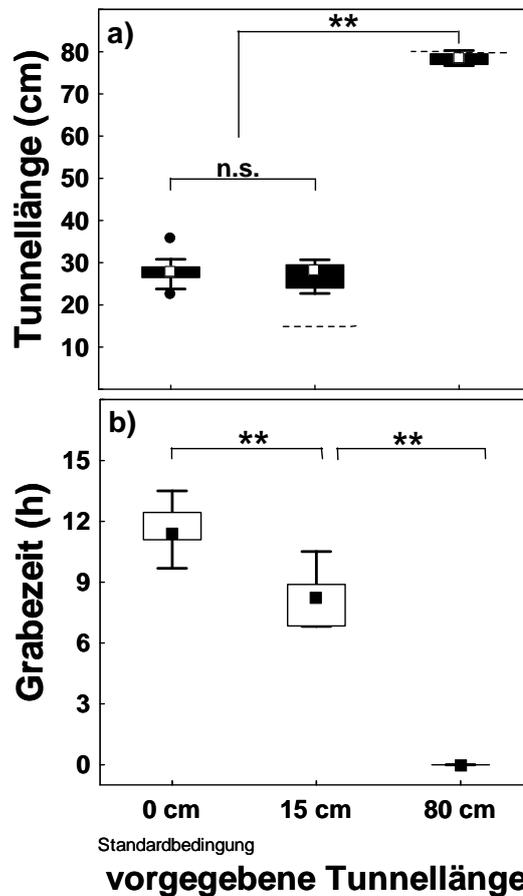


Abb. 2.4: Graben bis eine festgelegte Tunneltiefe erreicht ist. Tunnellänge (a) und Grabezeit (b) bei unterschiedlichen vorgegebenen Tunnellängen. In 9 Experimenten konnten die Königinnen ohne vorgegebenen Tunnel graben (0cm; Kontrolle), in 5 wurden 15cm und in 6 wurden 80cm vorgegeben. Die vorgegebenen Tunnellängen wurden im oberen Graphen durch die gestrichelte Linie symbolisiert. Die Experimente wurden fünf Tage nach dem zweiten Hochzeitsflug 2006 durchgeführt und die Daten werden in Median±1./3.Quartil; Bereich ohne Ausreißer präsentiert. Ausreißer (●) werden als das 1.5-fache des Interquartilabstandes dargestellt. (**p< 0.01, n.s.=nicht signifikant)

3.2.3 Graben, für ein bestimmtes Zeitintervall?

Nach dem zweiten Mechanismus, Graben für ein bestimmtes Zeitintervall, hören die Königinnen auf den Tunnel zu verlängern, nachdem sie eine maximale Grabezeit investiert haben. Dies wurde mit Experimenten untersucht, in denen das Graben entweder beschleunigt oder verlangsamt wurde.

Königinnen, die bei einer erhöhten Bodentemperatur sowie in dem weniger dichten Sand gruben, waren aktiver und gruben somit schneller (Abb. 2.5). Aber anders als nach der Hypothese erwartet, beendeten sie das Tunnelgraben nicht nach einem bestimmten Zeitintervall, sondern gruben sowohl bei 27.2°C als auch in Sand einen Tunnel der genauso

lang war wie der, der unter den jeweiligen Standardbedingungen gegraben wurde. In beiden Fällen benötigten sie dafür aber weniger Zeit (Mann-Whitney U-Test, Tunnellänge: 20.5°C vs. 27.2°C: n=20, U=46.5, p> 0.05; Lehm vs. Sand: n=18, U=23, p> 0.05; Grabezeit: 20.5°C vs. 27.2°C: n=20, U=7, p< 0.001; Lehm vs. Sand: n=18, U=0, p< 0.001). Beim Vergleich der beiden Versuchsansätze fällt auf, dass sich sowohl die Tunnellänge als auch die Grabezeit unterscheiden. Dieser Unterschied kam dadurch zustande, dass die beiden Versuchsreihen sowohl an unterschiedlichen Tagen nach dem Hochzeitsflug als auch in unterschiedlichen Jahren durchgeführt wurden. Unterschiedliche Jahre beeinflussten die Länge des Tunnels nicht, wie unter Punkt 3.2.1 gezeigt wurde, hat aber durch unterschiedliche Fitnesszustände der Königinnen Einfluss auf die Zeit, die sie zum Graben investieren. Das Durchführen der Versuche an unterschiedlichen Tagen nach dem Hochzeitsflug bewirkte dagegen eine Abnahme in der Tunnellänge, weswegen die Tunnel 2006 generell kürzer waren als in 2005.

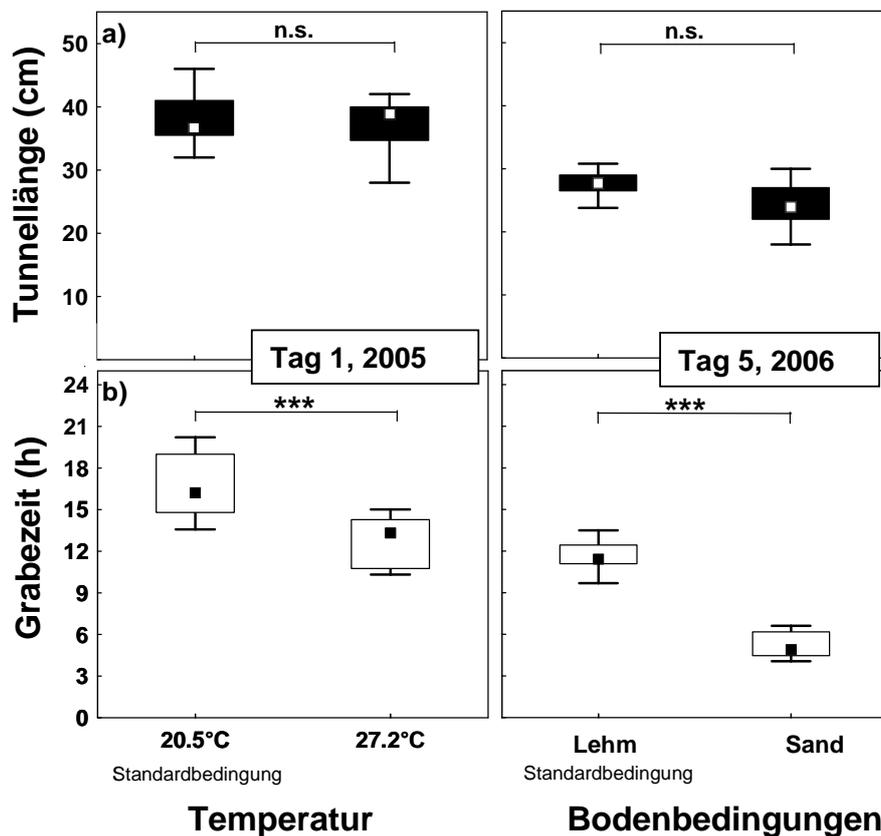


Abb. 2.5: Graben für ein bestimmtes Zeitintervall. Tunnellänge (a) und Grabezeit (b) bei Bodentemperaturen von 20.5°C und 27.2°C sowie bei den Bodenbedingungen Lehm und Sand. 10 Experimente wurden für jede Bodentemperatur einen Tag nach dem Hochzeitsflug 2005 und 9 Experimente für jede Bodenbedingung fünf Tage nach dem Hochzeitsflug 2006 durchgeführt. Die Daten werden in Median±1./3.Quartil; Bereich ohne Ausreißer präsentiert. (** p< 0.001, n.s.=nicht signifikant)

Wurden die Gründungsnerster dagegen in hartem Lehm angelegt, so war das Graben für die Königinnen schwieriger, wodurch sie mehr Zeit brauchten, um einen Tunnel anzulegen (Abb. 2.6). In diesem Fall gruben die Königinnen einen kürzeren Tunnel als im weichem Lehm, benötigten für das Graben aber dieselbe Zeit (Mann-Whitney U-Test, Tunnellänge: $n=12$, $U=0$, $p < 0.01$; Grabezeit: $n=12$, $U=9$, $p > 0.05$).

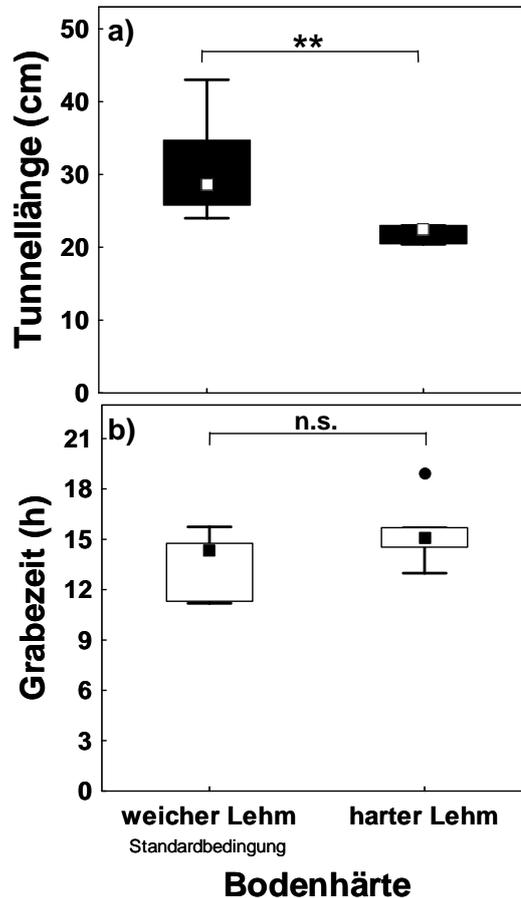


Abb. 2.6: Graben für ein bestimmtes Zeitintervall. Tunnellänge (a) und Grabezeit (b) der Nester, die im weichem und im harten Lehm gegraben wurden. Die Experimente wurden fünf Tage nach dem zweiten Hochzeitsflug 2006 durchgeführt. Die Stichprobengröße betrug beim weichem Lehm $n=7$ und beim hartem Lehm $n=5$. Die Daten werden in Median \pm 1./3.Quartil; Bereich ohne Ausreißer präsentiert. Ausreißer (●) werden als das 1.5-fache des Interquartilabstandes dargestellt. (** $p < 0.01$, n.s.=nicht signifikant)

Dasselbe Ergebnis erhielt man auch, als das Graben durch einen größeren Zeitabstand zwischen Hochzeitsflug und Experiment verlangsamt wurde (Abb. 2.7). Königinnen, die am 1., 5. oder 16. Tag nach dem Hochzeitsflug gruben, gruben einen umso kürzeren Tunnel je länger sie warten mussten (Kruskal-Wallis H-Test_(2,N=36)=27.64; Post-hoc: Mann-Whitney U-Test und Bonferoni Korrektur, 1. vs. 5. Tag: $n=22$, $U=6$, $p < 0.001$; 1. vs. 16. Tag: $n=28$, $U=0$, $p < 0.001$; 5. vs. 16. Tag: $n=22$, $U=9$, $p < 0.001$). Die Zeit aber, die sie zum Graben benötigten, unterschied sich nicht zwischen den

unterschiedlichen Tagen, ausgenommen der Vergleich zwischen dem 1. Tag und dem 5. Tag (Kruskal-Wallis H-Test_(2,N=36)=8.43; Post-hoc: Mann-Whitney U-Test und Bonferroni Korrektur, 1. vs. 5. Tag: n=22, U=17, p< 0.01; 1. vs. 16. Tag: n=28, U=54, p> 0.025; 5. vs. 16. Tag: n=22, U=39, p> 0.025).

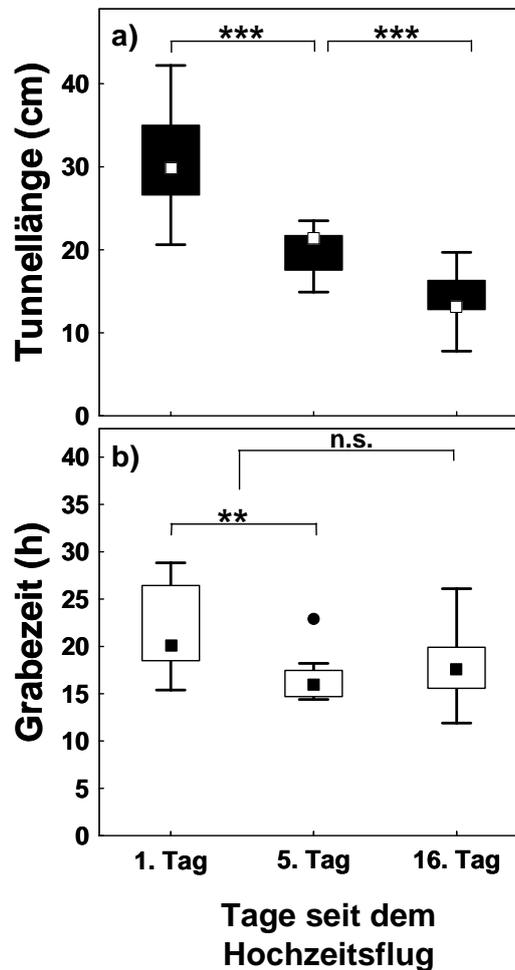


Abb. 2.7: Tunnellänge (a) und Grabezeit (b) bei Nestern, die entweder 1, 5 oder 16 Tage nach dem Hochzeitsflug 2008 gegraben wurden. Die Stichprobenzahl beträgt n=14 bei Tag 1, n=8 bei Tag 5 und n=14 bei Tag 16. Die Daten werden in Median±1./3.Quartil; Bereich ohne Ausreißer präsentiert. Ausreißer (●) werden als das 1.5-fache des Interquartilabstandes dargestellt. (**p< 0.01, ***p< 0.001, n.s.=nicht signifikant)

Somit führte eine Beschleunigung des Grabens dazu, dass die Königinnen die gewünschte Tunnellänge schneller erreichten. Eine Verlangsamung bewirkte aber, dass sie nach einem bestimmten Zeitintervall aufhörten den Tunnel zu verlängern.

3.2.4 Tunnellänge versus Grabezeit

Da gleichzeitig mit dem Graben eines Tunnels nicht nur die Länge des Tunnels zunimmt, sondern auch die Zeit, die investiert wird, sollte in einer weiteren Versuchsreihe die Information über die gegrabene Länge von der über die investierte Zeit getrennt werden. Dazu wurden die Königinnen, nachdem sie einige Zentimeter gegraben hatten, entweder zweimal (Abb. 2.8) oder dreimal (Abb. 2.9) in ein jeweils neues Rohr umgesetzt und erhielten so keine Rückkopplung über die schon gegrabene Strecke. Wenn die Königinnen den Tunnel ablaufen müssen um die Länge zu messen, so sollten sie nach dem letzten Umsetzen die gesamte Tunnellänge in dem letzten Rohr noch einmal graben. Aber wenn sie den Tunnel nicht ablaufen müssen, sondern sich eventuell nach der Zeit richten, dann würden sie nach dem letzten Umsetzen so lange weiter graben bis die Zeit abgelaufen ist, wodurch im letzten Rohr kürzere Tunnel entstehen.

Königinnen, die mit Rückkopplung über die schon gegrabene Strecke graben konnten, gruben eine Tunnellänge von 27.8cm in einer Zeit von 11h 25min (Abb. 2.8). Dagegen erreichten die Königinnen, die während des Grabens dreimal umgesetzt wurden, eine Gesamttunnellänge von 44.8cm in einer Zeit von 15h 15min. Somit gruben die Tiere ohne Rückkopplung einen insgesamt längeren Tunnel und benötigten dazu auch mehr Zeit (Mann-Whitney U-Test, Tunnellänge: $n=17$, $U=1$, $p < 0.001$; Grabezeit: $n=17$, $U=10$, $p < 0.05$). Ein Vergleich des letzten Rohres mit den Versuchen unter Standardbedingungen zeigt, dass sich die beiden gegrabenen Tunnellängen nicht unterscheiden. Allerdings benötigen die Königinnen für die Tunnellänge im letzten Rohr weniger Zeit (Mann-Whitney U-Test, Tunnellänge: $n=17$, $U=20$, $p > 0.05$; Grabezeit: $n=17$, $U=2$, $p < 0.001$).

Ein ähnliches Ergebnis zeigte sich auch bei der Wiederholung des Versuches im Jahr 2008 (Abb. 2.9). Auch hier gruben die Königinnen insgesamt einen längeren Tunnel in den Versuchen ohne Rückkopplung und benötigten dafür auch mehr Zeit (Mann-Whitney U-Test, Tunnellänge: $n=23$, $U=0$, $p < 0.001$; Grabezeit: $n=23$, $U=5$, $p < 0.001$). In diesem Fall gruben die Königinnen im letzten Rohr allerdings einen kürzeren Tunnel, benötigten zum Graben aber dieselbe Zeit wie die Königinnen mit Rückkopplung (Mann-Whitney U-Test, Tunnellänge: $n=23$, $U=0$, $p < 0.001$; Grabezeit: $n=23$, $U=38$, $p > 0.05$).

Demnach schienen sich die Königinnen in diesem Versuch nicht nach der Gesamtlänge bzw. nach der Gesamtgrabezeit zu richten, sondern hörten auf den Tunnel zu verlängern, als im letzten Rohr entweder die erwartete Länge oder die zu investierte Grabezeit erreicht worden war.

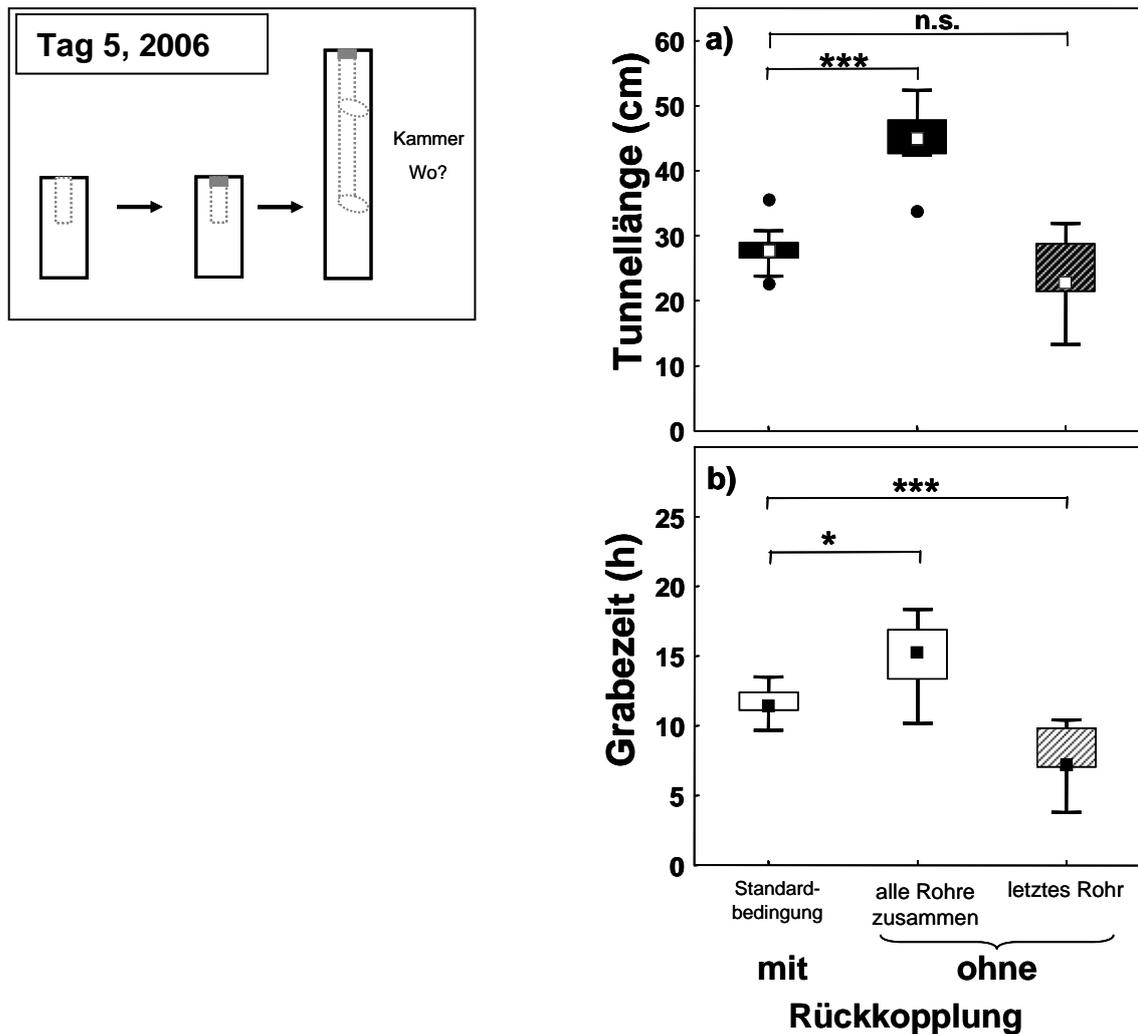


Abb. 2.8: *Links*: Schema der Versuchsdurchführung *Rechts*: Tunnellänge (a) und Grabezeit (b) bei Versuchen mit und ohne Rückkopplung über die schon gegrabene Tunnellänge. Bei den Versuchen ohne Rückkopplung wird die Länge und die Zeit sowohl für alle Rohre zusammen als auch nur für das letzte Rohr dargestellt. Die Versuche wurden fünf Tage nach dem zweiten Hochzeitsflug 2006 durchgeführt. Die Stichprobenzahl betrug $n=9$ bei den Versuchen mit Rückkopplung und $n=8$ bei den Versuchen ohne Rückkopplung. Die Daten werden in Median \pm 1./3.Quartil; Bereich ohne Ausreißer präsentiert. Ausreißer (●) werden als das 1.5-fache des Interquartilabstandes dargestellt. ($p < 0.05$, *** $p < 0.001$, n.s.=nicht signifikant)

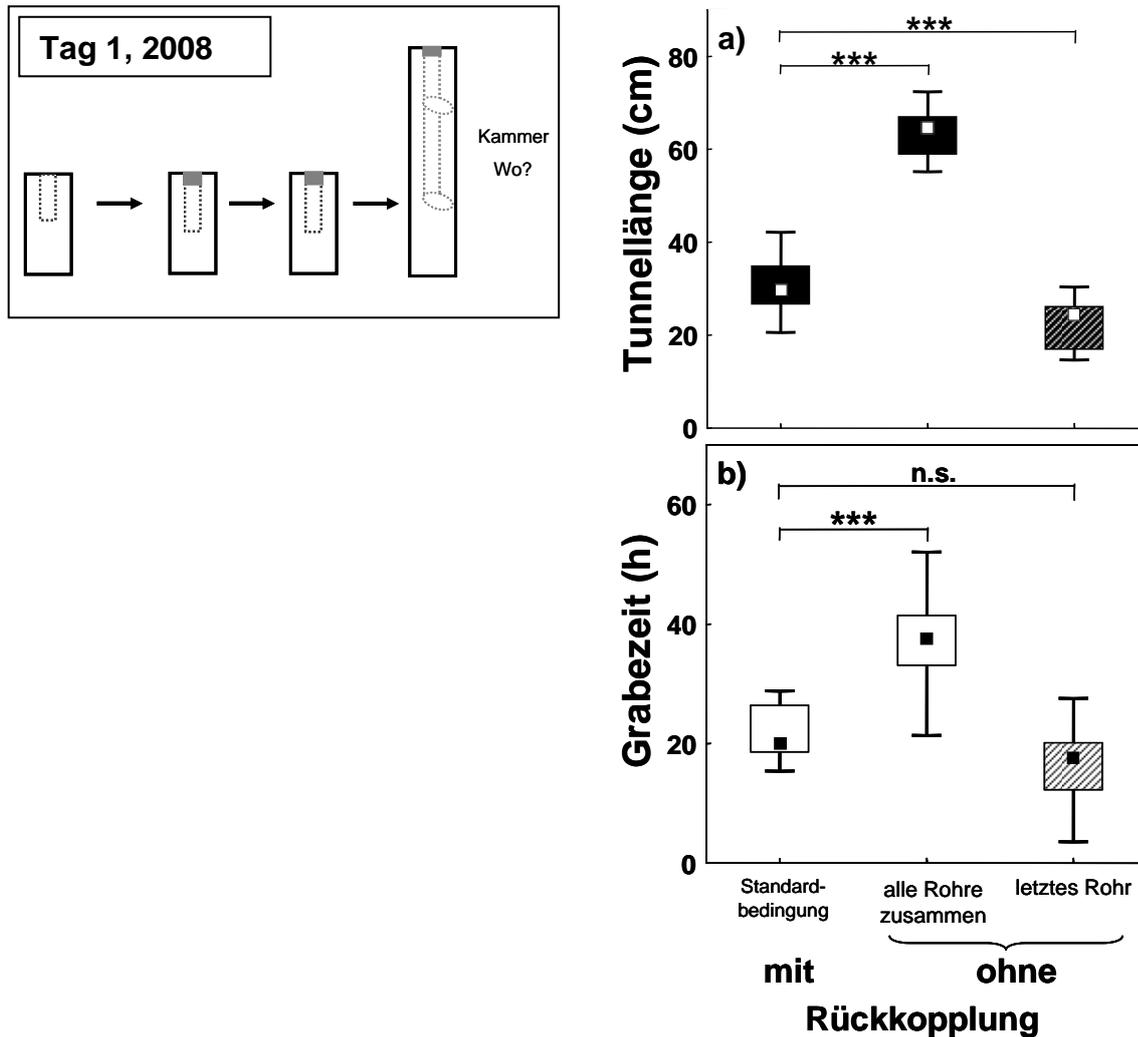


Abb. 2.9: *Links:* Schema der Versuchsdurchführung *Rechts:* Tunnellänge (a) und Grabezeit (b) bei Versuchen mit und ohne Rückkopplung über die schon gegrabene Tunnellänge. Bei den Versuchen ohne Rückkopplung wird die Länge und die Zeit sowohl für alle Rohre zusammen als auch nur für das letzte Rohr dargestellt. Die Versuche wurden einen Tag nach dem Hochzeitsflug 2008 durchgeführt. Die Stichprobenzahl betrug $n=14$ bei den Versuchen mit Rückkopplung und $n=9$ bei den Versuchen ohne Rückkopplung. Die Daten werden in Median \pm 1./3.Quartil; Bereich ohne Ausreißer präsentiert. (** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$, n.s.=nicht signifikant)

3.3. Regulierung der Kammergröße

Sobald die Königinnen die gewünschte Tunnellänge erreicht haben wechseln sie zum Kammergraben, indem sie den Tunnel auf einer Seite verbreitern. Dadurch vergrößert sich der vorhandene Platz, so dass sich die Königinnen umdrehen und anfangen können mit den nun ausgegrabenen Lehmteilchen den Tunnel zu verschließen. Angenommen wird, dass die Königinnen den Tunnel über dessen gesamte Länge verschließen, weswegen die Größe der Kammer von der Tunnellänge abhängen sollte. Um dies zu untersuchen wurden die verschlossenen Tunnellängen sowie die Kammergrößen in den Experimenten protokolliert, in denen Unterschiede in der Tunnellänge beobachtet werden konnten. Diese beinhalteten die Versuche unter Standardbedingungen, die am 1. (n=6), am 5. (n=7) und am 16. (n=11) Tag nach dem Hochzeitsflug 2008 durchgeführt worden waren sowie die Experimente mit hartem Lehm (n=5) und jene in denen 80cm Tunnellänge vorgegeben wurden (n=4). Die reduzierten Stichprobenzahlen gegenüber denen, die für die Analyse der Tunnellängen verwendet wurden, entstanden weil Experimente, in denen die Kammern die Rohrwände erreichten oder nicht komplett mit Gips ausgegossen waren, ausgeschlossen wurden.

In allen Experimenten außer in einem wurden die Tunnel innerhalb der ersten fünf Zentimeter von der Erdoberfläche bis zu den letzten fünf bis zehn Zentimetern am Tunnelende verschlossen (Abb. 2.10a). Dementsprechend variierte die geschlossene Strecke in Abhängigkeit von der Tunnellänge ($y = -6.4555 + 0.9106x$, $r^2 = 0.69$, $n = 29$, $p < 0.001$). Zudem wurden die Kammern umso größer angelegt je länger der Tunnel verschlossen wurde (Abb. 2.10b; $y = 7.513 + 0.8133x$, $r^2 = 0.78$, $n = 33$, $p < 0.001$). Eine Ausnahme von diesem Ergebnis stellten die Experimente dar, in denen 80cm Tunnellänge vorgegeben wurden. Dort wurden die Tunnel nicht über die gesamte Länge sondern in zwei oder drei Teilabschnitten verschlossen. Durch Addition der einzelnen Teilstrecken, erhielt man jedoch eine Gesamtstrecke die vergleichbar war mit der, die am Stück verschlossen wurde. Somit erreichten die Kammern bei einer vorgegeben Tunnellänge von 80cm ein mit den anderen Experimenten vergleichbares Kammervolumen.

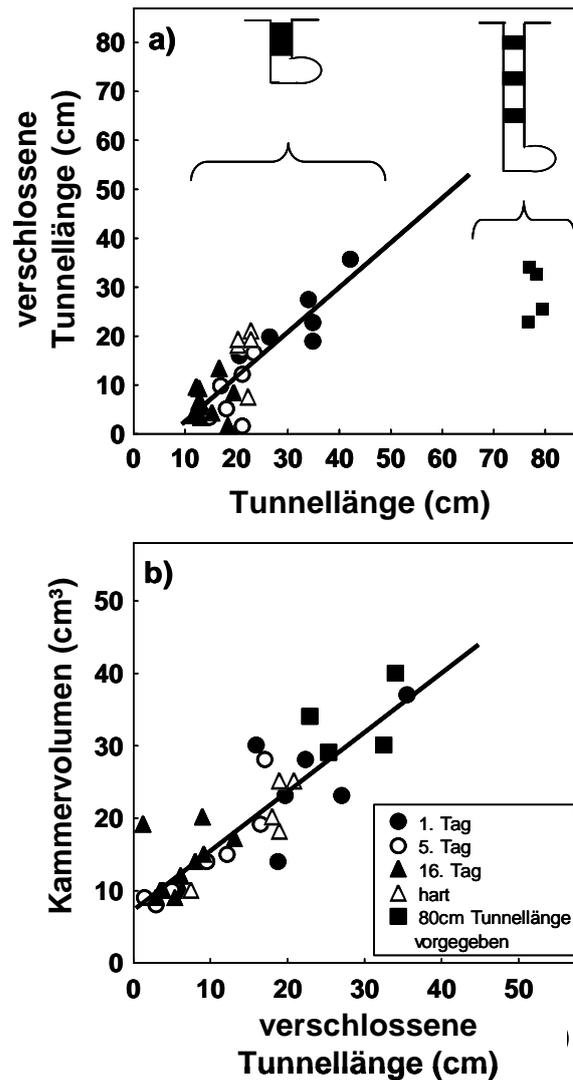


Abb. 2.10: Regulierung der Kammergröße. Die Strecke der verschlossenen Tunnellänge und das Kammervolumen von den Experimenten in denen Unterschiede in der Tunnellänge beobachtet werden konnte. Diese beinhalten die Versuche unter Standardbedingungen, die am 1., 5. und 16. Tag durchgeführt wurden sowie die Versuche mit hartem Lehm und als 80cm Tunnellänge vorgegeben war. a) Die verschlossene Tunnellänge in Abhängigkeit von der gegrabenen Tunnellänge. Regression ohne die Experimente in denen 80cm Tunnellänge vorgegeben wurde: $y = -6.4555 + 0.9106x$, $r^2 = 0.69$, $n = 29$, $p < 0.001$. Die Zeichnungen symbolisieren ein Gründungsnest und die Art und Weise wie es verschlossen wurde. Entweder an einem Stück oder wie in dem Fall als 80cm Tunnellänge vorgegeben wurde, in zwei oder drei Teilabschnitten b) Abhängigkeit des Kammervolumens von der verschlossenen Tunnellänge. $y = 7.513 + 0.8133x$, $r^2 = 0.78$, $n = 33$, $p < 0.001$.

4. Diskussion

4.1. Mechanismen zur Kontrolle der Nesttiefe

Die Ergebnisse, die hier präsentiert wurden, deuten darauf hin, dass *Atta vollenweideri* Königinnen zwei Mechanismen benützen um, die Länge des Tunnels zu bewerten: Sie graben, bis eine festgelegte Tiefe erreicht ist und für ein bestimmtes Zeitintervall.

Hinweiße, dass die Königinnen den Tunnel verlängern, bis sie eine festgelegte Tiefe erreicht haben, zeigten die Experimente, in denen unterschiedliche Tunnellängen vorgegeben wurden. Dort verlängerten die Königinnen kürzere Tunnel bis sie die erwartete Tiefe erreicht hatten und begannen sofort eine Kammer zu bauen als der Tunnel zu lang war. Die Königinnen konnten somit Unterschiede in den Längen wahrnehmen, was vermuten lässt, dass sie in der Lage sind Entfernungen abzuschätzen. Das Ameisen Entfernungen abschätzen können, konnte an *Cataglyphis* Ameisen gezeigt werden, deren Beinlängen experimentell verändert wurden (Wittlinger et al. 2006, 2007). Nachdem Futtersammelnde Ameisen vom Nest zum Futterplatz gelaufen waren, wurden ihre Beine entweder durch Stelzen verlängert oder durch Abschneiden verkürzt, um zu sehen, ob diese Veränderungen einen Unterschied in den Schrittlängen und damit eine Fehleinschätzung der gelaufenen Strecke bewirkt. Dabei konnte beobachtet werden, dass Ameisen mit Stelzen längere Schritte machten und so die Strecke überschätzten, während Ameisen mit kürzeren Beinen kürzere Schritte ausführten und somit die Strecke unterschätzten. Erst als sie sowohl den Hin- als auch den Rückweg mit der veränderten Beinlänge zurückgelegt hatten, konnten sie die Strecke richtig abschätzen. Mittels Berechnungen, die aufgrund der Schrittlängen anderer Ameisen angefertigt wurden, wurde zudem Vorausgesagt, dass die Ameisen beim Hin- und Rückweg dieselbe Schrittzahl gelaufen sein müssen. Ameisen besitzen an vielen Gelenkregionen spezielle Mechanorezeptoren, so genannte Propriozeptoren, die ihnen Informationen über die Stellung der einzelnen Körperteile zueinander geben (Mittelstaedt und Mittelstaedt 1973). Aufgrund dessen wird vermutet, dass Ameisen während des Laufens durch die Bewegung der Beine propriozeptive Informationen erhalten, die sie nutzen können, um durch „Zählen der Schritte“ Entfernungen zu messen. Folglich könnten die Königinnen der Blattschneiderameisen, durch Ablaufen des Tunnels auch propriozeptive Informationen erhalten, anhand dessen sie die Länge des Tunnels bewerten können.

Der zweite Mechanismus, Graben für ein bestimmtes Zeitintervall, wurde untersucht, indem das Graben beschleunigt oder verlangsamt wurde. Dadurch sollten innerhalb einer Zeitspanne längere oder kürzere Tunnel entstehen. Königinnen graben schneller durch Erhöhung der Bodentemperatur oder durch das Graben in dem weniger dichten Sand. Dabei gruben sie gleich lange Tunnel wie bei den jeweiligen Standardbedingungen, benötigten aber weniger Zeit. Das heißt, aufgrund des schnelleren Grabens wurde die

erwartete Tunnellänge früher erreicht, was für die Tiere das Signal war um zum Kammergraben zu wechseln, obwohl die maximale Zeit noch nicht abgelaufen war. Dies spricht somit dagegen, dass die Tiere weiter graben würden, bis ein bestimmtes Zeitintervall erreicht wurde. Allerdings konnte bei Königinnen, die im harten Lehm oder einige Tage nach dem Hochzeitsflug graben, gezeigt werden, dass sie kürzere Tunnel als bei den jeweiligen Standardbedingungen graben, dafür aber dieselbe Zeit brauchten. So wurde die gewünschte Tunnellänge innerhalb des Zeitintervalls nicht erreicht, weswegen sie aufhörten den Tunnel zu verlängern nachdem sie eine maximale Zeit investiert hatten. Da die Königinnen in den Versuchen mit Zeitabstand zwischen Hochzeitsflug und Experiment 5 oder 16 Tage nach dem Fangen erst graben durften und da dies eine unnatürliche Situation darstellt, könnte nun argumentiert werden, dass dieses Ergebnis aufgrund einer fehlenden Motivation entstand. Eine fehlende Motivation äußerte sich jedoch darin, dass einige Königinnen überhaupt nicht anfangen zu graben. So gruben am 1. Tag nach dem Hochzeitsflug von 16 getesteten Tieren alle, wobei in zwei Fällen nur ein Tunnel aber keine Kammer angelegt wurde. 16 Tage nach dem Hochzeitsflug dagegen wurden 20 Tiere getestet, von denen 1 Tier nicht anfang und 5 keine Kammer bauten. Das heißt, die jeweils restlichen 14 Tiere am 1. und am 16. Tag, die auch in den jeweiligen Graphen dargestellt wurden, gruben komplette Nester. Dabei führten sie das volle Grabeverhalten aus, was darauf hindeutet, dass das Motorprogramm auch noch 16 Tage nach dem Hochzeitsflug funktioniert.

Dass Tiere fähig sind sich nach zeitlichen Informationen zu richten, ergibt sich aus dem Vorhandensein von zeitlichen Lernprozessen und dem Zeitgedächtnis (Aschoff 1984, Bogdany 1978). Nach Gallistel (1990) sind zwei Zeitgedächtnisformen zu unterscheiden. Die Tiere besitzen einen Phasensinn, was heißt, dass sie sich an bestimmte Ereignisse zu einem festen Zeitpunkt am Tag erinnern können (Beling 1929, Kolterman 1971, Wahl 1932, 1933). Zum anderen besitzen sie einen Intervallsinn, der den Tieren erlaubt die Länge eines Ereignisses zu messen (Krebs und Kacelnik 1984, Stubbs et al. 1984). Church (siehe Gibbon und Allan 1984, S.469) postulierte, dass die beiden Zeitformen auf unterschiedlichen Verarbeitungssystemen basieren. Demnach wird der Phasensinn durch einen endogenen zircadianen Oszillator vermittelt und der Intervallsinn durch einen Intervallzeitgeber, der gestartet, gestoppt und auf Null gestellt wird, durch das Ereignis selbst. Hinweise, dass soziale Insekten Zeitintervalle abschätzen können, gibt es wenige. Seeley (1989, 1992) konnte zum Beispiel zeigen, dass die Zeit die verstreicht bevor eine Biene ihren Nektar abladen kann, die Entscheidung beeinflusst, ob weitere Nestgenossinnen zum Sammeln oder zum Verarbeiten rekrutiert werden. Ferner hängt die Rentabilität eines Sammeltrips bei einer Biene von dem aufgenommenen Volumen und der Zeit, die sie an der Quelle verbringt, ab (Wainelboim et al. 2003). Die Zeitintervalle in den bisherigen Untersuchungen befanden sich jedoch alle im Sekunden- bis Minutenbereich (Schilman und Roces 2003). Umso erstaunlicher ist es, dass die Königinnen der

Blattschneiderameisen im Labor erst nach einem Zeitintervall von 20h aufhören den Tunnel zu verlängern.

Aufgrund der Ergebnisse wird also vermutet, dass Königinnen die Nesttiefe bestimmen, indem sie sowohl die Tunnellänge als auch die dafür benötigte Grabezeit messen (Abb. 2.11). Um über den Punkt des Wechsels entscheiden zu können, müssen die Königinnen die momentan gemessenen Werte mit einer internen Referenz vergleichen. Ist somit weder die erwartete Länge noch die maximal zu investierende Zeit erreicht, werden die Königinnen fortfahren den Tunnel zu verlängern, bis einer der gemessenen Werte mit der internen Referenz übereinstimmt.

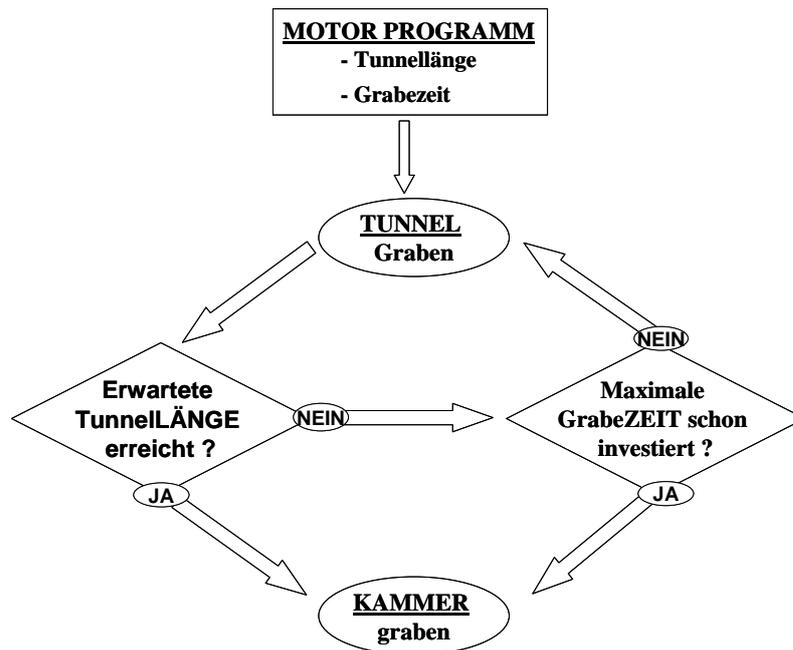


Abb. 2.11: Hypothetischer Algorithmus der dem Grabeverhalten der Königin zugrunde liegt. *Atta vollenweideri* Königinnen benützen zwei Mechanismen um die Tunnellänge zu bewerten: sie schätzen sowohl die Tunnellänge, wahrscheinlich durch Propriozeption, als auch die Grabezeit ab. Der Wechsel vom Tunnel zum Kammergraben wird dann eingeleitet, wenn entweder die erwartete Länge oder die maximale Grabezeit erreicht wurde.

Die unterschiedlichen Tunnellängen der Feldnester 2005 und 2006 könnten dann so erklärt werden, dass die Königinnen aufgrund von unterschiedlichen Bodenbedingungen schneller oder langsamer graben und dementsprechend entweder zuerst die erwartete Länge oder die maximal zu investierende Zeit erreichen. Stellen die Königinnen während es Grabens dagegen fest, dass der aktuell gemessene Wert nicht mit dem aus vorherigen Messungen übereinstimmt, so wird das Messsystem wieder auf Null gesetzt. Diese Vermutung wurde aufgestellt aufgrund der Ergebnisse aus den Versuchen ohne Rückkopplung über die schon gegrabene Strecke. Ausgangsidee des Versuches war, die Informationen über die gegrabene Länge von der über die schon investierte Zeit zu

trennen, um zu prüfen, ob sich die Tiere wirklich nach der Zeit richten. Dazu wurden die Königinnen entweder zweimal oder dreimal in ein jeweils neues Rohr umgesetzt, nachdem sie 8cm oder 10cm gegraben hatten. Müssen die Königinnen den Tunnel ablaufen, um ihn zu messen, so sollten sie im letzten Rohr den kompletten Tunnel noch einmal graben. Müssen sie den Tunnel dagegen nicht ablaufen, sondern richten sich nach der Zeit, so sollten sie im letzten Rohr nur noch wenige Zentimeter graben, bevor sie anfangen eine Kammer zu bauen. Die Ergebnisse der beiden Jahre haben gezeigt, dass Königinnen ohne Rückkopplung über die schon gegrabene Strecke insgesamt, d.h. alle Teilabschnitte zusammen, einen längeren Tunnel graben sowie auch mehr Zeit zum Graben benötigen. Allerdings wechselten sie zum Kammergraben, wenn im letzten Rohr entweder die erwartete Länge oder die zu investierende Zeit erreicht wurde. Dieses Ergebnis spricht somit gegen beide aufgestellten Hypothesen und lässt vermuten, dass die Tiere von vorne anfangen zu messen, wenn der vorher gemessene Wert nicht mit dem aktuellen übereinstimmt.

Grabesequenzen, die wie das Graben eines Gründungsnestes nur einmal in dem Leben eines Tieres vorkommen, sind typischerweise eher unflexibel und im Wesentlichen durch interne Faktoren kontrolliert (Hansell 1984). Das heißt, das Verhalten ist vorprogrammiert und einmal ausgelöst wird es bis zum Ende ausgeführt ohne Veränderungen in der Umgebung zu berücksichtigen. Im Gegensatz dazu konnte bei Tieren, die eine Grabesequenz wiederholt in ihrem Leben ausführen, beobachtet werden, dass sie bei Zerstörung des Nestes, das Nest wieder in den Originalzustand bauen können (Koenig 1951). Deshalb wurde argumentiert, dass die Tiere auf die Stimuli reagieren, die ihnen die Architektur selbst bietet. Demnach löst jeder Stimulus eine Verhaltensantwort aus, was zu einer Veränderung der Struktur führt. Durch die Veränderung jedoch wird ein neuer Stimulus freigesetzt auf die die Tiere dann mit einer neuen Verhaltenssequenz antworten. Somit ist es den Tieren möglich dieselbe Nestarchitektur mehrmals wiederholt zu bauen oder halbfertige Nester zu vervollständigen. Ein Beispiel bei dem die Tiere das Nest nach einem Stimulus-Antwort Mechanismus bauen ist der Nestbau bei *Paralastor sp.* (Smith 1978). Diese bauen ein 2-5 zelliges Lehmnest in der Erde und einen Art „Trichter“ über dem Nesteingang. Der Bau des „Trichters“ erfolgt in 5 verschiedenen Abschnitten, wobei jeder Abschnitt durch einen spezifischen Stimulus eingeleitet wird. Manipulationen in der Nestarchitektur in der aktuellen Bauphase führen dazu, dass die Tiere diese Verhaltenssequenz so lange ausführen bis der neue Stimulus vorhanden ist. Manipulationen in einer schon beendeten Bauphase werden dagegen von den Tieren nicht wahrgenommen und führten zu Anomalien in den Nestarchitekturen. Aufgrund dieser Ergebnisse wird vermutet, dass die Tiere den „Trichter“ aufgrund eines Stimulus-Antwort Mechanismus bauen, welcher 1959 von Grassé als *Stigmergy* bezeichnet wurde. Grassé behauptete zudem, dass Tiere bei einfachen Stimulus-Antwort-Mechanismen ausgetauscht werden könnten, wobei das neue Tier dasselbe Nest bauen würde wie das vorherige. Betrachtet man bei den

Königinnen der Blattschneiderameisen nur den Mechanismus, Graben bis eine bestimmte Länge erreicht ist, so müsste man Grassés Behauptungen zustimmen. Da das Messen der Länge ein Stimulus ist, der vom Nest selbst kommt, also einen externen Messfaktor darstellt, könnte man die Königinnen austauschen und dasselbe Ergebnis würde zustande kommen. Dieses wurde schon durch die Experimente in denen unterschiedliche Tunnellängen vorgegeben wurden gezeigt. Allerdings besitzen die Königinnen nicht nur dieses externe Messsystem sondern richten sich zusätzlich noch nach der Grabezeit, was einen internen Messfaktor darstellt. Aufgrund dessen könnten nur dann dieselben Tunnellängen entstehen, wenn beide Königinnen vor dem Umsetzen schon gegraben und zur selben Zeit angefangen hätten. Anderenfalls würden durch die Unterschiede in den Zeitintervallen verschieden lange Tunnel resultieren. Würden die Königinnen dieses zweite Messsystem nicht besitzen, so müssten diejenigen, die für das Graben des Tunnels mehr Zeit brauchen, viel länger graben um die erwartete Länge zu erreichen. Dies würde eine zeitliche und somit auch eine energetische Investition bedeuten, die die Chancen für eine erfolgreiche Koloniegründung minimieren könnte. Zusätzlich würden die Königinnen einem erhöhten Prädationsrisiko ausgesetzt sein. Der Vorteil dieses binären Systems besteht also darin, dass auf unterschiedliche Bodenbedingungen flexibel reagiert werden kann, um die gewünschte Nesttiefe zu erreichen und um sowohl die Energieinvestitionen als auch das Prädationsrisiko zu minimieren.

4.2 Regulation der Kammergröße

Wie gezeigt werden konnte, wird die Größe der Kammer über das Verschließen des Tunnels reguliert, wodurch kleinere Kammern bei kürzeren Tunneln und größere Kammern bei längeren Tunneln entstehen. Dieses Bild zeigt sich auch beim Vergleich von Nestern, die von *Atta vollenweideri* und *Atta capiguara* Königinnen (Literaturwerte) gegraben wurden (Abb. 2.12). Beide Arten graben im Feld ähnliche Tunnellängen, wodurch ähnliche Kammervolumina entstehen. Die Nester, die von *A. vollenweideri* Königinnen jedoch unter standardisierten Bedingungen einen Tag nach dem Hochzeitsflug 2005 im Labor gegraben wurden, hatten viel längere Tunnel und dementsprechend größer wurden die Kammern angelegt.

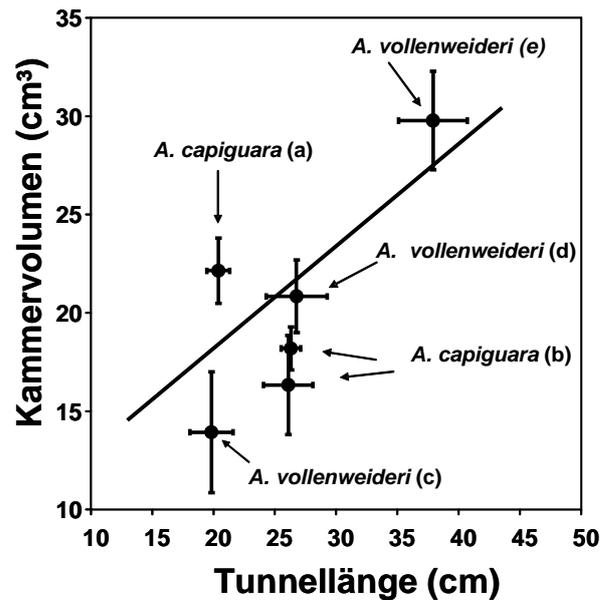


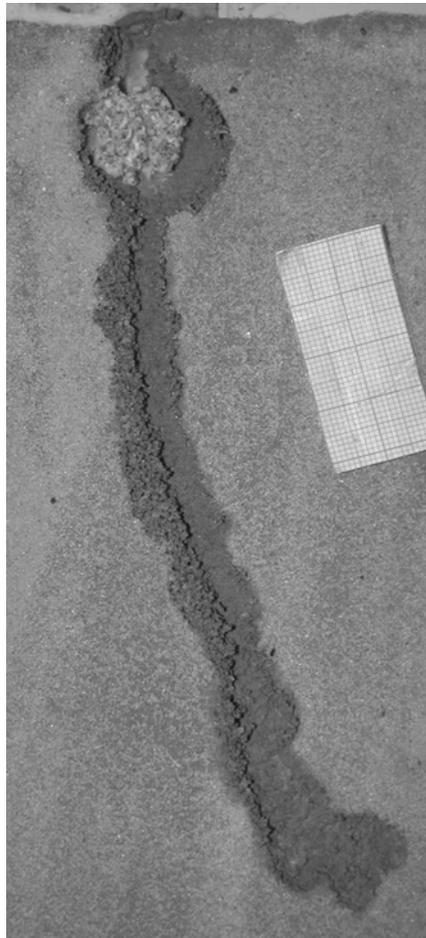
Abb. 2.12: Kammervolumen in Abhängigkeit von der Tunnellänge, für Gründungsnester der Art *Atta capiguara* (Literaturwerte) und *Atta vollenweideri*. Die Daten werden in $MW \pm SE$ dargestellt. Die Kammervolumina wurden in ihrer Länge, Breite und Höhe vermessen und das Volumen wurde anschließend mit der Formel eines Ellipsoids $V = \pi/6 * l * h * b$ berechnet. Regression: $y = 7.8428 + 0.5185x$; $r^2 = 0.21$; $p < 0.001$. Erklärung der Symbole: (a): *A. capiguara*, $n = 37$, Pereira-da-Silva et al. (1982); (b): *A. capiguara*, $n = 16$ und $n = 12$, Mariconi (1974); (c): *A. vollenweideri*, $n = 6$, Feld Nester 2005; (d): *A. vollenweideri*, $n = 15$ Feld Nester 2006; (e): *A. vollenweideri*, $n = 6$, Labornester, die einen Tag nach dem Hochzeitsflug 2005 gegraben wurden.

Eine Ausnahme von dem Ergebnis, je länger ein Tunnel desto größer die Kammern, stellten die Experimente dar in denen 80cm Tunnellänge vorgegeben worden waren. Diese Tunnel waren 2.6-mal länger als die Tunnel, die die Tiere ohne Vorgabe selbst gegraben hatten. Wären demnach die Tunnel auch komplett verschlossen worden, so wären Kammergrößen entstanden, die um das 2.6 fache größer sind. In diesem Fall jedoch hatten die Königinnen die Tunnel nicht komplett, sondern in zwei oder drei Teilabschnitten verschlossen. Dadurch ergab sich durch Addition der einzelnen Teilabschnitte eine verschlossene Gesamtstrecke, die genauso lang war wie in den Versuchen ohne Vorgabe, womit sich auch die Kammergrößen nicht unterschieden. Dieses Ergebnis weist somit darauf hin, dass es noch einen weiteren Mechanismus geben muss, der verhindert, dass eine maximale Kammergröße überschritten wird. Eine Möglichkeit besteht darin, dass die Königinnen, wie es für den Nestbau bei Webervögel beschrieben wurde (Collias und Collias 1962), ihren eigenen Körper als Vorlage benutzen und die Kammern zwei oder dreimal so groß anlegen. Ferner könnte sich bei einem ungleichen Pilz/Kammerverhältnis entweder die Temperatur, Feuchtigkeit oder CO_2 -Konzentration verändern. Durch messen dieses Wertes könnten die Königinnen dann aufhören die Kammer noch weiter zu vergrößern wenn dieser Wert einen Schwellenwert überschreitet,

um so die Entstehung ungünstiger Klimabedingungen, die die Aufzucht von Brut und Pilz negativ beeinflussen würden, zu verhindern. Allerdings wird die Kammvergrößerung nach diesen hier vorgeschlagenen Mechanismen gestoppt, nachdem eine bestimmte Größe erreicht wurde. Das heißt, die Königinnen hätten oben anfangen können den Tunnel zu verschließen bis zu dem Punkt an dem der zweite Mechanismus wirkt, wodurch der Tunnel zwar nicht komplett, aber am Stück verschlossen worden wäre. Da dies jedoch nicht der Fall ist bleibt es weiterhin unklar, wie die Kammergröße zusätzlich reguliert wird.

Kapitel 3

Individuelles Grabeverhalten und kollektive Antworten: Regulierung der Kammervergrößerung und das Anlegen von Tunneln



Kurzbeschreibung

In diesem Projekt sollten die Kriterien untersucht werden, nach denen sich die Arbeiterinnen in der ersten Phase nach der Koloniegründung richten, wenn sie die schon existierende Pilzkammer vergrößern und neue Tunnel anlegen. Da sich mit dem Wachsen der Kolonie der freie, zur Verfügung stehende Platz innerhalb des Nestes reduziert, wurde das vorhandene Platzangebot als ein mögliches Kriterium für eine Vergrößerung in Betracht gezogen. Drei Versuchsreihen wurden durchgeführt, in denen kleine Ameisengruppen der Art *Acromyrmex lundii* in einer mit Lehm/Sand gefüllten Glasarena graben konnten. Zuerst wurde der Einfluss von unterschiedlichen, bereits existierenden Anfangsbedingungen, wie ein Tunnel, eine leere Kammer und eine mit Pilz gefüllte Kammer untersucht. Ferner wurden Ameisengruppen unterschiedlicher Größe mit einer pilzgefüllten Kammer konfrontiert, wodurch die Ameisen in der Kammer keinen Platz zur Verfügung hatten. In einer weiteren Reihe wurde dann das Platzangebot in der Kammer erhöht, indem jeweils einer konstanten Ameisenzahl bei einem konstanten Pilzvolumen, unterschiedliche Kammervolumina präsentiert wurden.

Beobachtet werden konnte, dass die Ameisen anfangen zu graben, als das Platzangebot innerhalb des Nestes reduziert war. Dabei wurde umso mehr Lehmvolumen ausgegraben je größer die Gruppe war. Dieses Volumen konnte sowohl durch eine Kammervergrößerung als auch durch das Anlegen von Tunneln entstehen. Eine Kammer wurde allerdings nur dann vergrößert wenn diese mit Pilz gefüllt und der Platz innerhalb der Kammer zu gering war, anderenfalls wurden Tunnel angelegt. Je mehr Ameisen sich so in der Gruppe befanden desto mehr wurden die Kammern vergrößert, wobei sie aber nicht mit der Gruppengröße korrelierten. Gleichzeitig mit dem Graben fingen die Ameisen an die ausgegrabenen Lehmartikel in der Kammer zu deponieren. Dies bewirkte, dass vor allem größere Kammern im Nachhinein verkleinert wurden bis ein bestimmter Abstand zum Pilz erreicht war. Ebenso wie die Kammer wurden auch die Tunnel in Abhängigkeit von der Gruppengröße umso länger und umso breiter. Die unterschiedlichen Tunnelbreiten wurden allerdings auch hier im Nachhinein wiederum durch Lehmteilereinlagerungen auf eine konstante Breite reduziert. Eine geringe oder keine Grabeaktivität konnte dagegen beobachtet werden, als das Platzangebot innerhalb des Nestes erhöht war

Aufgrund der Ergebnisse lässt sich vermuten, dass die Kammergröße von dem Pilzvolumen das sich in der Kammer befindet, abhängt. Wächst der Pilz, so reduziert sich der Abstand zwischen Pilz und Kammerwand, was für die Tiere ein Signal ist um die Kammer zu erweitern. Ist dagegen der Platz innerhalb des Nestes aufgrund des Koloniewachstums reduziert, so fangen die Arbeiterinnen an einen Tunnel auszugraben, so dass die Nestgröße der Koloniegröße angepasst wird.

1. Einleitung

Acromyrmex lundii, die hier untersuchte Art, baut Nester, die aus einer großen zentralen Pilzkammer mit einem Durchmesser von 50cm und aus Tunneln, die diese mit der Erdoberfläche verbinden, bestehen (Zolessi de und Gonzáles 1978). Ausgangspunkt für die Entstehung eines solchen Nestes stellt das Gründungsnest dar, das einen vertikalen Tunnel und eine horizontale Kammer besitzt. Dieses wird von den ersten Arbeiterinnen nach dem Schlüpfen verändert und wahrscheinlich an die neue Koloniegröße angepasst, wobei die bereits existierende Pilzkammer vergrößert und neue Tunnel angelegt werden. Durch welche Faktoren die Nestvergrößerung reguliert wird ist ebenso noch nicht bekannt wie die Kriterien, die die Entscheidung, ob ein Tunnel gegraben oder eine Pilzkammer angelegt/vergrößert wird, beeinflussen.

Da mit dem Schlüpfen der ersten Arbeiterinnen die Kolonie in die Wachstumsphase eintritt, nimmt sowohl die Anzahl an Arbeiterinnen als auch das Pilzvolumen innerhalb einer Kolonie zu. Mit Erhöhung der Arbeiterinnenzahl erhöht sich die Individuendichte, was nach Rasse und Deneubourg (2001) der auslösende Faktor für eine Nestvergrößerung darstellt. Gleichzeitig nimmt aber auch der frei zur Verfügung stehende Platz pro Individuum ab. Ähnlich verhält es sich mit der Zunahme des Pilzvolumens. Wächst der Pilz, so reduziert sich der Abstand zwischen Pilz und Kammerwand und damit der Platz innerhalb der Kammer. Demnach könnte das vorhandene Platzangebot innerhalb des Nestes als ein möglicher Faktor für eine Nestvergrößerung in Betracht gezogen werden. So würden Ameisen anfangen ein Nest zu vergrößern, wenn sich der frei zur Verfügung stehende Platz reduziert und aufhören, wenn wiederum genügend Platz vorhanden ist. Ob während des Grabens aber eher die Pilzkammer vergrößert oder Tunnel angelegt werden, hängt von den jeweiligen Bedingungen ab. Wie in bisherigen Untersuchungen gezeigt werden konnte, bauen Termiten eine Königinnenkammer, indem sie das von der Königin emittierte Pheromon als Vorlage benutzen (Brunisma 1979, Bonabeau et al. 1998). Isoliert grabende Ameisen, die nur einen Tunnel als Vorgabe besaßen, verlängerten dagegen nur diesen Tunnel, ohne aber ein Kammer zu graben (Sudd 1970, 1970). Die Ergebnisse lassen von daher vermuten, dass eine Kammer erst angelegt wird, wenn ein bestimmter Stimulus vorhanden ist. So wäre vorstellbar, dass der Pilz der Blattschneiderameisen als Stimulus für das Kammergraben fungiert. Ein Kammergraben würde dabei erst ausgelöst werden, wenn Pilz vorhanden und der Platz innerhalb der Kammer zu klein ist. Wäre aber anderenfalls der Platz in der Kammer groß genug, innerhalb des Nestes jedoch zu klein, so wäre zu erwarten, dass die Tiere, wie in Sudds Experimenten, anfangen einen Tunnel zu graben

Im Rahmen dieses Projektes sollten die Kriterien untersucht werden, nach denen sich die Arbeiterinnen in der ersten Phase nach der Koloniegründung richten, um die schon existierende Pilzkammer zu vergrößern und neue Tunnel anzulegen. Mit Hilfe kleiner Ameisengruppen, die aus einer adulten Kolonie der Art *Acromyrmex lundii* entnommen

wurden, wurden drei Versuchsreihen durchgeführt. Zuerst wurde untersucht, welchen Einfluss unterschiedliche, bereits existierende Anfangsbedingungen auf die Entscheidung, ob eine Pilzkammer angelegt/vergrößert oder ein Tunnel gegraben wird, haben. Dazu wurden Gruppen mit jeweils zwei Ameisen entweder mit einem Tunnel, einer Kammer oder einer mit Pilz gefüllten Kammer konfrontiert. Angenommen wird, dass die Tiere unabhängig von der präsentierten Struktur einen Tunnel anlegen und dass eine Kammer erst dann angelegt oder vergrößert wird, wenn Pilz vorhanden ist. Im Weiteren wurden unterschiedlich große Ameisengruppen mit einer pilzgefüllten Kammer konfrontiert, wodurch die Ameisen in der Kammer keinen Platz zur Verfügung hatten. In diesem Fall wäre zu erwarten, dass die Ameisen anfangen zu graben bis genügend Platz vorhanden ist. Offen bleibt allerdings, ob die Kammern dabei in Abhängigkeit von der Gruppengröße vergrößert werden, wodurch genügend Platz für die Gruppe entstehen würde. Oder ob ein von der Gruppengröße unabhängiger Abstand zwischen Pilz und Kammerwand entsteht. Da in diesem Fall das Platzangebot aber wahrscheinlich weiterhin reduziert bleibt, wäre zu erwarten, dass die Ameisen zusätzlich noch Tunnel anlegen. In einer weiteren Versuchsreihe wurde das Platzangebot in der Kammer erhöht, indem jeweils eine konstante Ameisenzahl bei einem konstanten Pilzvolumen, unterschiedliche Kammer volumina präsentiert wurden. Hier wäre zu erwarten, dass die größte Kammer genügend Platz bietet, weswegen die Ameisen nicht anfangen sollten zu graben.

2. Material und Methoden

Für die Versuche standen zwei Hauptkolonien der Art *Acromyrmex lundii* zur Verfügung (A und B). Die zwei Gründungsköniginnen wurden in der Nähe von Buenos Aires, Argentinien 1993 und in Sarandí del Yi, Uruguay 2004 gefangen und seitdem in einer Klimakammer (25 °C; 55 % Luftfeuchtigkeit, 12 h: 12 h-Tag/Nacht-Wechsel) gehalten.

2.1 Versuchsreihen

In Versuchsteil A wurde der Einfluss von unterschiedlichen, bereits existierenden Anfangsbedingungen auf das Vergrößern der Kammer oder das Anlegen von Tunneln untersucht. Dazu wurden Gruppen von jeweils 2 Ameisen entweder mit einem Tunnel, einer leeren Kammer oder einer mit Pilz gefüllten Kammer konfrontiert. Des Weiteren wurden Gruppen von jeweils 1, 2, 6 und 12 Tieren eine mit Pilz gefüllte Kammer präsentiert, um den Einfluss eines reduzierten Platzangebots zu untersuchen. In Versuchsteil B wurde dann das für die Ameisen zu Verfügung stehende Platzangebot erhöht, indem Gruppen von jeweils 10 Tieren, bei gleicher Pilzgröße, unterschiedliche Kammergrößen präsentiert wurden.

A Unterschiedliche, bereits existierende Anfangsbedingungen und Erhöhung der Gruppengröße bei keinem Platzangebot

2.2 Versuchsaufbau

Die mit einem Stativ befestigte Grabearena bestand aus zwei Glasplatten (23x23cm oder 23x40cm), die mit Plastikleisten (23x1.5x0.4cm oder 40x1.5x0.4cm) auf der linken und rechten Seite auf einen Abstand von 0.4cm gehalten wurden (Abb. 3.1). Zwischen den Glasplatten wurde ein Sand/Lehmgemisch gefüllt. Um ein Austrocknen des Lehms zu verhindern, wurde die Glasarena in eine mit Wasser gefüllte Plastikbox gestellt, wodurch über die offene untere Seite der Lehm feucht gehalten werden konnte. Auf der oberen Seite der Glasarena wurde die jeweilige Struktur ausgespart. Darüber wurde eine mit einem Deckel verschlossene, kleinere Plastikbox mit Knetmasse befestigt, in welche die Ameisen platziert wurden. Diese konnten dann über eine Öffnung im Boden zu der vorgegebenen Struktur in der Lehmarena gelangen und diese nach eigenen Kriterien verändern. Des Weiteren wurde der Versuchsaufbau in eine Holzkiste (70x50x85cm) gestellt, damit die Ameisen im Dunkeln graben konnten.

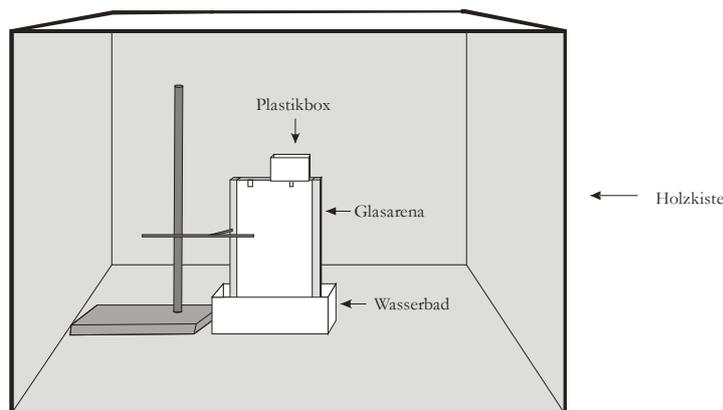


Abb. 3.1: Versuchsaufbau. Als Grabearena dienten zwei Glasscheiben, die in einem Abstand von 0.4cm mit einem Sand/Lehm-Gemisch (1/3) gefüllt wurden. Die Tiere befanden sich in der kleinen Plastikbox, die sich über der präsentierten Struktur (hier ist als Beispiel ein Tunnel) auf der rechten Seite der Arena befand. Durch eine Öffnung im Boden der Plastikbox konnten die Ameisen in die Grabearena gelangen und die bereits existierenden Strukturen nach eigenen Kriterien verändern. Um die Versuche im Dunkeln zu halten, wurde die Glasarena in eine Holzkiste gestellt.

2.3 Versuchsdurchführung

Die Versuche fanden von Juni 2006 bis Juli 2008 statt. Ein Versuch dauerte 48 Stunden gemessen von dem Zeitpunkt an dem Ameisen mit den jeweiligen Anfangsbedingungen konfrontiert wurden.

2.3.1 Ansetzen der Versuche

Präparieren der Arenen

Die Arenen wurden mit einem feuchtem Sand/Lehm-Gemisch (1/3; Wasseranteil von 18% bis 21%) ebenmäßig gefüllt und die Lehmoberfläche zusätzlich noch mit Sand bestreut (weißer Vogelsand von Vitakraft). Dies hatte den Vorteil, dass sich ein kleiner Spalt zwischen Lehm und Glasscheibe bildete, wodurch die Tiere einen besseren Angriffspunkt zum Graben hatten. Dadurch wurden die Strukturen auf der vorderen, dem Betrachter zugewandten Seite der Arena verändert und zum photographieren sichtbar gemacht.

Die Strukturen, die von den Ameisen verändert werden sollten, wurden mit einer Schablone in der rechten Seite der Arena am oberen Rand ausgespart (Abb. 3.2). Abhängig von der Versuchsreihe bestanden diese aus einem Tunnel (2.0x1.0x0.4cm, V=0.8ml), aus einem Gang, der in eine leere Kammer (Gang: 1.0x0.7x0.4cm, V=0.28ml; Kammer: d=2cm, h=0.4cm, V=1.26ml) oder aus einem Gang, der in eine mit Pilz gefüllte Kammer mündete (Gang: 1.0x0.7x0.4cm, V=0.28ml; Kammer: d=2cm, h=0.4cm, V=1.26ml). Zusätzlich zu den zu veränderten Strukturen wurde in allen Versuchen noch eine als Grabemotivation dienende Vertiefung (Abb. 3.2.a, 2.0x1.0x0.4cm) auf der oberen linken Seite präpariert.

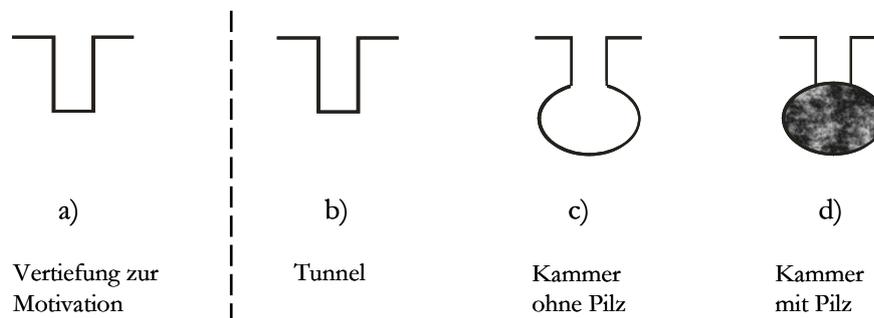


Abb. 3.2: Unterschiedliche, bereits existierende Anfangsbedingungen, die den Ameisen präsentiert wurden. a) Vertiefung, die sich an der oberen linken Seite der Arena befand und den Tieren als Grabemotivation diente. b-d) als bereits existierende Strukturen wurden ein Tunnel, eine leere und eine mit Pilz gefüllte Kammer präsentiert.

Das Pilzvolumen wurde so gewählt, dass die Kammer komplett mit Pilz gefüllt wurde. Nach einer eigens entwickelten Methode (Ringmethode) wurde im Vorfeld das Pilzvolumen bestimmt. Dabei wurden mit einem Messingring ($r=1.0\text{cm}$, $h=0.5\text{cm}$, $V=1.57\text{ml}$) mindestens fünf Proben aus einem Pilz ausgestanzt. Die einzelnen Proben wurden gewogen und anschließend wurde der Mittelwert ermittelt. Anhand des Ringvolumens konnte errechnet werden, wie viel Gramm Pilz man abwiegen musste um das gewünschte Pilzvolumen zu bekommen. Allerdings wurde beim Einstechen, auf den

Pilz ein großer Druck ausgeübt, wodurch sich dessen Zwischenräume verkleinerten und man unterschiedliche Gewichte für das gleiche Volumen erhielt. Um die Methode dennoch zu Standardisieren, wurden für die jeweiligen Volumina die Gewichte in einem Diagramm aufgetragen (Anhang, Abb. 1). Durch die einzelnen Punkte wurde dann eine Ausgleichsgerade gelegt, mit deren Gleichung bestimmt wurde, dass 0.18g Pilz abgewogen werden mussten, um ein Volumen von 1.26ml zu bekommen.

Versuchsdurchführung

Um die Ameisen in einem naturgetreuen Kontext zum Graben zu motivieren, wurde von den Mutterkolonien pro Woche jeweils eine Subkolonie angesetzt. Diese bestand aus einem Pilzgarten, einer Futter und einer Abfallbox und wurde auf der Holzkiste platziert (Abb. 3.3a). Vom Pilzgarten ausgehend gelangten die Ameisen über einen Schlauch in eine Plastikbox, die sich im Zentrum auf der Holzkiste befand. Von dort führte durch den Boden der Plastikbox bzw. durch den Deckel der Holzkiste ein weiterer Schlauch zu einer zur Hälfte mit Lehm gefüllten Petrischale im inneren der Kiste.

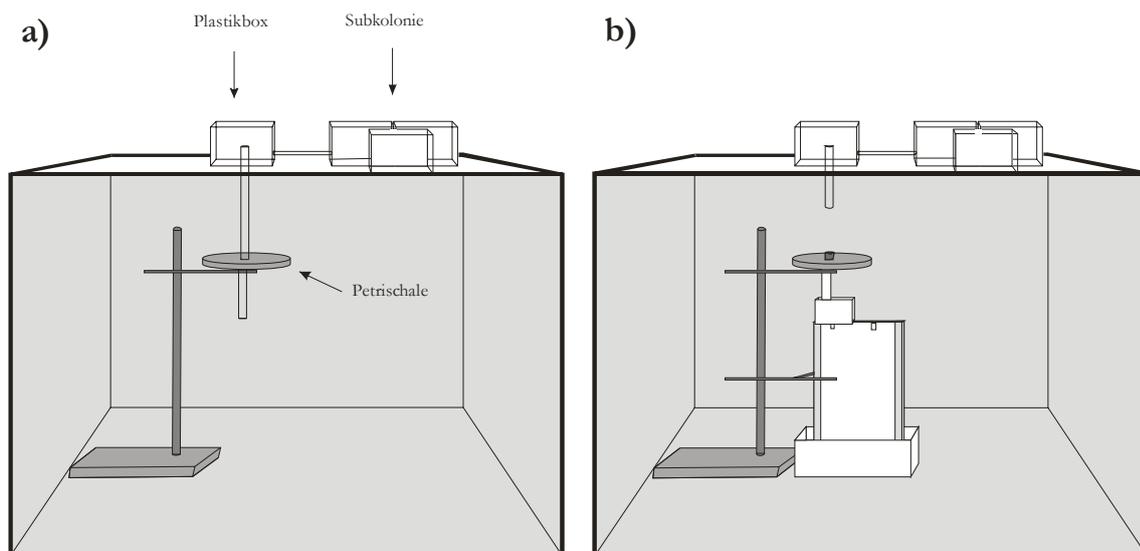


Abb. 3.3: Versuchsdurchführung. a) Von der Subkolonie konnten die Tiere über eine Verbindungsbox in eine Petrischale gelangen, die zur Hälfte mit einem Sand/Lehm Gemisch gefüllt war. b) Herrschte in der Petrischale eine genügend hohe Grabeaktivität, wurde die Verbindung unterbrochen und die Tiere in eine Plastikbox weiter geleitet, die sich auf der zum Graben motivierenden Vertiefung befand. Herrschte auch dort eine genügend hohe Grabeaktivität, so wurden die Petrischale und die „überschüssigen“ Ameisen entfernt bis die gewünschte Anzahl an Ameisen erreicht war. Anschließend wurde die Plastikbox auf die rechte, eigentlich zu untersuchende Struktur geschoben.

Nachdem sich dort eine gewisse Grabeaktivität etabliert hatte, wurde die Petrischale vom Schlauch getrennt (Abb. 3.3b). Durch einen vorher am unteren Boden der Petrischale befestigten weiteren Schlauch war es nun möglich die zum Graben motivierten Tiere in die

eigentliche Plastikbox weiter zu leiten. Diese wurde über der linken Struktur auf den Glasscheiben mittels Knetmasse fixiert. Nachdem sich auch dort eine Grabeaktivität entwickelt hatte, wurde die Petrischale mit dem Schlauch aus der Box entfernt. Ferner wurden die „überschüssigen“ Ameisen vorsichtig mit einer Pinzette entfernt, bis sich die gewünschte Anzahl an grabenden Tieren in der Box befand. Nun wurde die Knetmasse gelöst und die Plastikbox samt Ameisen vorsichtig und schnell auf die eigentliche Struktur geschoben. Als Futter wurde je ein Schälchen mit Wasser und Honigwasser in die obere Plastikbox gestellt sowie die Plastikbox verschlossen, um ein Austrocknen des oberen Lehms oder des Pilzes zu verhindern.

2.3.2 Aufnahme der einzelnen Parameter

Feuchtigkeitsgradient im Lehm

Damit der Lehm in den Glasplatten über den Versuchszeitraum nicht austrocknet, wurde die Arena in eine mit Wasser gefüllte Plastikbox gestellt. In Vorversuchen wurde untersucht, wie sich innerhalb von 24h und 48h sowohl in kleinen Arenen 23x23x0.4cm als auch in großen Arenen 23x40x0.4cm ein Feuchtigkeitsgradient aufbaut. Dazu wurden von jeder Größe 5 Arenen in jeweils ein Wasserbad gestellt. Die Probeentnahme erfolgte von oben (neben den Strukturen) nach unten (Kontakt mit Wasser). Bei den kleinen Arenen wurde die Messung erst nach 1cm begonnen und in einem Abstand von 3cm fortgesetzt. Die der großen Arenen begann bei 0cm und wurde in einem Abstand von 5cm fortgesetzt. Die entnommenen Proben wurden dann sowohl feucht als auch trocken gewogen, wodurch es möglich war, den Wassergehalt des Lehms zu bestimmen. Der Lehm, der sich in der Nähe des Wassers befand, hatte im Verhältnis zu dem in der Nähe der Strukturen bei den kleinen Platten nach 24h $0.95 \pm 1.08\%$ und nach 48h $1.38 \pm 0.61\%$ mehr Wasser gezogen. Bei den großen Platten dagegen war diese Lehmprobe nach 24h um $1.94 \pm 1.19\%$ und nach 48h um $3.33 \pm 4.12\%$ feuchter.

Pilzgewicht und ausgegrabene Partikel

Zu Versuchende wurde aus den einzelnen Strukturen (Gang, Kammer und Tunnel) und aus der Plastikbox jeweils der Pilz und die Lehmartikel getrennt voneinander entfernt und entweder sofort (Pilz) oder nach Trocknung (Lehmartikel) gewogen.

Volumenbestimmung der gegrabenen Strukturen

Um die Grabeaktivität, und damit die Veränderung der einzelnen Strukturen, analysieren zu können, wurden die Arenen vor Versuchsbeginn (0h), nach 24h und nach 48h photographiert und die einzelnen Flächen anschließend im Computer berechnet. Als Größenreferenz diente ein Millimeterpapier, welches bei jedem Versuch und zu jedem Zeitpunkt mit photographiert wurde. Mit dem Zeichenprogramm Corel Draw (Kodak

Company, Version 13) wurden dann die Umriss der einzelnen Strukturen umfahren und farbig markiert (Abb. 3.4; genaue Anleitung siehe Anhang, Punkt 2). Da die Veränderung über die einzelnen Zeitpunkte graphisch dargestellt werden sollte, wurden links und rechts neben die Anfangsstrukturen auf die Glasplatte Kreuze aufgezeichnet. Indem auch sie zu den einzelnen Zeitpunkten mit photographiert und abgezeichnet wurden, war es möglich die einzelnen Zeichnungen anhand der Kreuze aufeinander zu legen.

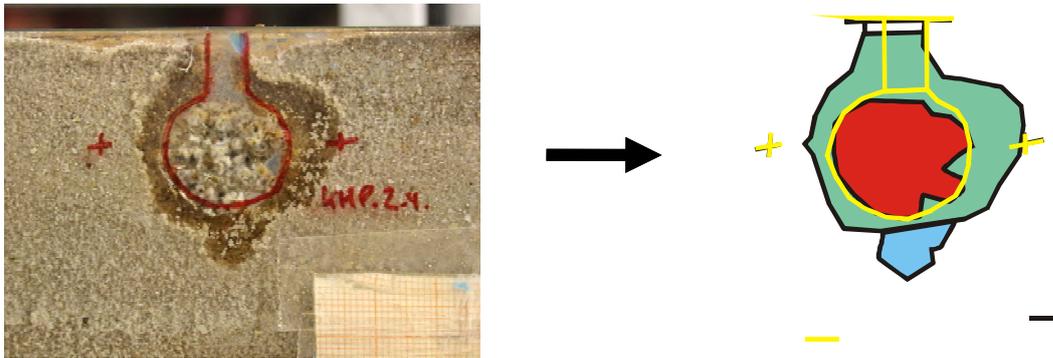


Abb. 3.4: Ein exemplarisches Beispiel wie die photographierten Strukturen mit dem Zeichenprogramm Corel Draw einzeln abgezeichnet wurden. Das Bild entstand nach 48h, also zu Versuchende. Die roten Linien auf dem Photo entsprechen den gelben Linien in der Zeichnung und stellen die Anfangssituation dar, ein Gang und eine mit Pilz gefüllte Kammer. Indem die Zeichnungen der einzelnen Zeitpunkte aufeinander geschoben werden können (durch die Kreuze), war es möglich die Veränderung der Strukturen sichtbar zu machen. In der Zeichnung bedeuten die einzelnen Farben: weiß: vorgegebener Gang, grün: Kammer, rot: Pilz und blau: Tunnel.

Eine Gesamtstruktur wurde in folgende Einzelstrukturen unterteilt:

- vorgegebener Gang (bzw. Tunnel, wenn ein Tunnel präsentiert wurde)
- Kammer
- gegrabener Tunnel

In diesen drei Strukturen konnten sich dann jeweils sowohl Pilz als auch ausgegrabene Partikel befinden, die ebenfalls getrennt voneinander abgezeichnet wurden. Die Unterteilung in die einzelnen Strukturen erfolgte nach folgenden Kriterien (Abb. 3.5). Wurde der vorgegebene Gang an einer Stelle wie unter Punkt 1 verändert, so wurde dies als eine Veränderung des Ganges definiert. Erfolgte die Veränderung wie unter Punkt 2 an dem Übergang zwischen vorgegebenem Gang und Kammer, so zählte dies zur Kammervergrößerung bis der Gang die ursprüngliche Breite von 0.7cm wieder angenommen hatte. Die Unterscheidung zwischen Kammer und gegrabenem Tunnel erfolgte, wie unter Punkt 3 angedeutet, an dem Punkt, an dem die Kammer eine Kante aufwies, hinter der der Tunnel begann. Ferner wird eine Kammer meist flächig vergrößert, während der selbst gegrabene Tunnel eine definierte Breite aufweist.

Die graphischen Darstellungen der einzelnen Versuche sind im Anhang unter Punkt 3 zu finden.

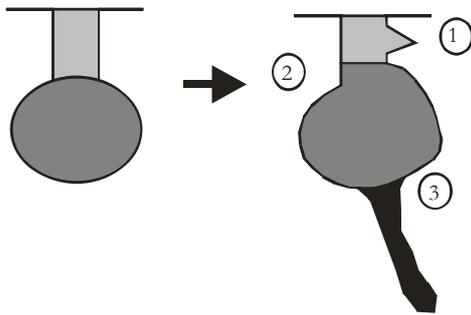


Abb. 3.5: Unterteilung der Strukturen anhand eines Beispiels bei dem der Gang (Hellgrau) und die Kammer (Dunkelgrau) vergrößert sowie auch ein Tunnel gegraben (Schwarz) wurde. Das Bild auf der rechten Seite stellt zum Vergleich die Anfangssituation dar. 1) Veränderung des vorgegebenen Ganges 2) Übergang vom vorgegebenen Gang zur Kammer 3) Übergang von der Kammer zum Tunnel

Für die Flächenbestimmungen wurden mittels Photoshop (Adobe, Version 6) die Gesamtgröße und die Gesamtpixelzahl der jeweiligen Bilder sowie die Pixelzahl der einzelnen Strukturen ermittelt. Anhand dessen konnten dann die Flächen der jeweiligen Strukturen berechnet werden. Durch Messen der mittleren Strukturhöhen zu Versuchende war es zusätzlich noch möglich die Volumina der Strukturen zu bestimmen. Dazu wurde nach Öffnen der Glasplatten die Gesamtstruktur mit einem Agar/Wasser-Gemisch (2%) ebenmäßig gefüllt. Nachdem sich der Agar erhärtete, wurde die Höhe des vorgegebenen Ganges einmal vertikal, die der Kammer je dreimal horizontal und dreimal vertikal und die des gegrabenen Tunnels vertikal in einem Abstand von 0.5cm mit einer Schublehre vermessen. Die Einteilung der Strukturen erfolgte dabei wie oben beschrieben. Aus den gemessenen Punkten ließ sich nun die mittlere Höhe der jeweiligen Strukturen bestimmen.

Somit hatte man ein Maß sowohl für die Größe der einzelnen Strukturen als auch für die der Gesamtstruktur jeweils zu Beginn (0h), nach 24h und nach 48h. Mittels der Veränderung über den Versuchszeitraum (0-48h), sowie zwischen den einzelnen Tagen (0-24h + 24-48h) konnte man feststellen, was die Tiere insgesamt gegraben hatten und auch ob sich die Grabeaktivität des ersten von der des zweiten Tages unterschied. Ferner ließ sich das gegrabene Volumen ermitteln, dass entweder durch das Anlegen/Vergrößern von einer Kammer oder von einem Tunnel entstanden war und untersuchen, ob sich dieses wiederum zwischen den beiden Tagen veränderte.

Abstand zwischen Pilz und Kammerwand

Bei den Gruppen mit 12 Ameisen wurde anhand der Corel Draw-Abbildungen der Abstand zwischen dem Pilz und der durch Lehmteilkeleinlagerung gebildeten Kammerwand gemessen. Dazu wurde eine zuvor erstellte Matrix, die in acht Sektoren und 24 Untersektoren eingeteilt war, auf die vorher erstellten Bilder gelegt und zentriert. Mittels eines Lineals wurde dann der Abstand des Pilzes zur Kammerwand gemessen. Mit Hilfe des Größenmaßstabes konnte der tatsächliche Abstand errechnet werden.

Tunnellänge und Tunnelbreite

In der Versuchsreihe mit steigenden Ameisenzahlen wurden die mit Corel Draw umfahrenen Strukturen ausgedruckt. Von dem jeweils zuerst angelegten Tunnel, der aufgrund der Länge und Breite als „Haupttunnel“ bezeichnet wurde, wurde mit einem Lineal die Gesamtlänge vermessen. Ebenso wurden die gegrabene Tunnelbreite sowie die Breite nach Einlagerung der Lehmartikel von oben beginnend alle 3cm gemessen und die jeweiligen Werte anschließend gemittelt. Nicht berücksichtigt wurden die Längen und Breiten weiterer, in einem Experiment angelegte Tunnel, die meist kürzer waren und insgesamt in nur 10 von 71 Experimenten vorkamen.

B. Erhöhtes Platzangebot durch unterschiedlich große Kammergrößen

2.4 Versuchsaufbau

Der Versuchsaufbau (Abb. 3.6) bestand aus zwei Glasplatten (23x23cm), die mittels Glasleisten (23x1.5x0.5cm) auf der linken und der rechten Seite auf einen Abstand von 0.5cm gehalten wurden und als Grabearena fungierte. Zwischen den Glasplatten wurde ein Sand/Lehmgemisch (1/3; Wasseranteil von 18% bis 21%) gefüllt. Auf der oberen Seite wurde eine kleinere Plastikbox mit Knetmasse befestigt, in die die Ameisen und der Pilz platziert wurden. Damit die Ameisen den Pilz in die Kammer eintragen, wurden in der Plastikbox ungünstigere Klimabedingungen geschaffen, indem sie geöffnet blieb. Die Ameisen konnten dann über eine Öffnung im Boden zu der vorgehenden Struktur in der Lehmarena gelangen und diese nach eigenen Kriterien verändern.

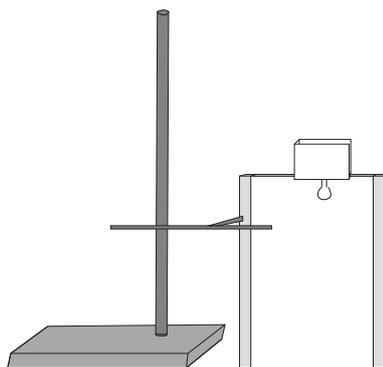


Abb. 3.6: Versuchsaufbau. Als Grabearena dienten zwei Glasscheiben, die in einem Abstand von 0.5cm mit einem Sand/Lehm-Gemisch (1/3) gefüllt wurden. Die Tiere befanden sich in der kleinen Plastikbox, die sich über der präsentierten Struktur in der Arena befand. Durch eine Öffnung im Boden der Plastikbox konnten die Ameisen in die Grabearena gelangen und die bereits existierenden Strukturen nach eigenen Kriterien verändern.

2.5 Versuchsdurchführung

Die Versuche fanden von Juni bis August 2007 statt. Ein Versuch dauerte insgesamt 24h Stunden gemessen von dem Zeitpunkt als die Ameisen anfangen die ersten Pilzpartikel einzutragen.

2.5.1 Ansetzen der Versuche

Präparieren der Arenen

Die Arenen wurden nach dem gleichen Schema wie in den unter Teil A beschriebenen Versuchen präpariert. Unterschiede gab es in den Strukturen die den Ameisen präsentiert wurden. In beiden Versuchsreihen führte ein Gang (1.0x0.7x0.5cm, $V=0.35\text{ml}$) zu einer Kammer, die entweder ein Volumen von 1.41ml ($d=1.9\text{cm}$, $h=0.5\text{cm}$) oder ein Volumen von 3.14ml ($d=3\text{cm}$, $h=0.5\text{cm}$) besaß.

Um die obere Glasplatte auf dem Lehm zu fixieren, wurden auf der linken und rechten Seite Halteklammern angebracht, sowie die Bereiche zwischen den Strukturen mit einem Gewebeband fixiert.

Versuchsdurchführung

Pro Versuchsansatz wurden 0.27g (1.96ml) frischer Pilz aus der Mutterkolonie in die Plastikbox des Versuches gesetzt. Um die 10 Ameisen zum Pilzeintrag zu motivieren, wurden zusätzlich noch 1-2 Puppen mit in die Box platziert. Sobald die erste Ameise anfang Pilz oder Brut in die Kammer einzutragen begannen die Versuche. Der nun folgende Zeitraum wurde als Pilzeintrag definiert und war beendet als entweder der komplette Pilz in die Kammer eingetragen worden war oder die Ameisen für 20 Minuten keinen weiteren Pilz mehr eingetragen hatten. Nachdem die Pilzeintragsphase beendet war, kam die Grabephase, bei der die Tiere die Strukturen nach eigenen Kriterien verändern konnten bis die Versuchsdauer von 24h abgelaufen war.

2.5.2 Aufnahme der einzelnen Parameter

Zu Versuchende wurden aus den einzelnen Strukturen (Gang, Kammer und Tunnel) und aus der Plastikbox jeweils der Pilz und die Lehmpartikel getrennt voneinander entfernt und entweder sofort (Pilz) oder nach Trocknung (Lehmpartikel) gewogen. Befand sich Pilz nach 24h in der Plastikbox so war dieser ausgetrocknet und wurde als Trockengewicht gewogen. Die Volumenbestimmung der gegrabenen Strukturen erfolgte nach demselben Schema wie unter Teil A schon beschrieben. Unterschiede gibt es nur zu den Zeitpunkten der Photoaufnahmen. Diese erfolgten zu Versuchsbeginn (0h), als der Pilzeintrag abgeschlossen war und nach 24h.

2.6. Statistik

Die Daten waren zuvor mit den Tests nach Shapiro-Wilk und Levene auf Normalverteilung und Varianzhomogenität überprüft worden. Unterschiede zwischen zwei Gruppen, bei denen keine Normalverteilung vorlag, wurden mit einem Mann-Whitney U-Test verglichen. Nicht normalverteilte, gepaarte Daten wurde zuerst mit einem Wilcoxon-Test geprüft und anschließend Bonferroni korrigiert, da die Datensätze mehrmals getestet wurden (2 Tests pro Datensatz: $\alpha=0.025$). Waren die Daten parametrisch, so wurde ein t-Test für unabhängige Stichproben durchgeführt. Bei Daten, die mehr als zwei Gruppen miteinander vergleichen, nicht parametrisch und unabhängig voneinander waren, wurde ein Kruskal-Wallis H-Test mit einem U-Test als Post hoc Test und eine anschließende Bonferroni Korrektur durchgeführt (2 Tests pro Datensatz: $\alpha=0.025$; 3 Tests pro Datensatz: $\alpha=0.0167$; 4 Tests pro Datensatz: $\alpha=0.0125$). Waren die Daten zwar parametrisch, aber es konnte keine Varianzgleichheit angenommen werden, wurde eine Anova mit einem Dunnett T 3-Test als Post hoc Test durchgeführt.

3. Ergebnisse

Vorraussetzung für das Gelingen eines Versuches war, das alle Tiere nach 48h noch lebten. Die Ausnahme davon bildeten die Versuche mit 12 Tieren. Dort wurden auch Experimente gewertet, bei denen am 2. Versuchstag (24-48h) maximal drei Tiere gestorben waren. Ebenfalls wurden bei den Versuchen mit unterschiedlichen Kammergrößen, Versuche gewertet, bei denen nach 24h bis zu zwei Tiere tot waren.

3.1 Einfluss von *unterschiedlichen, bereits existierenden Anfangsbedingungen* auf die Veränderung der Strukturen

Um zu untersuchen, ob unterschiedliche, bereits existierende Anfangsbedingungen die Entscheidung, ob eine Kammer angelegt/vergrößert oder ein Tunnel gegraben wird, beeinflussen, wurden Gruppen mit jeweils 2 Ameisen entweder mit einem Tunnel, einer Kammer oder einer mit Pilz gefüllten Kammer konfrontiert. Trafen die Ameisen dabei auf einen Tunnel, so konnte in 20 von 20 Fällen eine Grabeaktivität beobachtet werden (Tab. 3.1). Bei einer leeren oder einer mit Pilz gefüllten Kammer zeigten die Tiere dagegen in 8 von 30 Fällen bzw. in 4 von 24 Fällen keine Grabeaktivität.

Tab. 3.1: Anzahl der Versuche in denen Gruppen mit 2 Ameisen eine Grabeaktivität zeigten, als ihnen ein Tunnel, eine leere oder eine mit Pilz gefüllte Kammer präsentiert wurde

2 Tiere	Anzahl der Versuche			Grabe- beteiligung
	insgesamt	ohne Grabeaktivität	mit Grabeaktivität	
	20	0	20	100 %
	30	8	22	73 %
	24	4	20	83 %

Hatten die Tiere angefangen zu graben, so gab es in Abhängigkeit von den einzelnen Anfangsbedingungen keinen Unterschied in dem insgesamt gegrabenen Volumen (Abb. 3.7). Ausgenommen der Vergleich zwischen einer leeren und einer mit pilzgefüllten Kammer, bei dem die Ameisen weniger gruben als die Kammer leer war (Kruskal-Wallis H-Test, $H_{(2,N=62)}=6.35$; Post hoc: Mann-Whitney U-Test und Bonferroni Korrektur, Tunnel vs. Kammer: $U=176$, $p > 0.025$; Tunnel vs. Kammer mit Pilz: $U=152$, $p > 0.025$; Kammer vs. Kammer mit Pilz: $U=119$; $p < 0.025$).

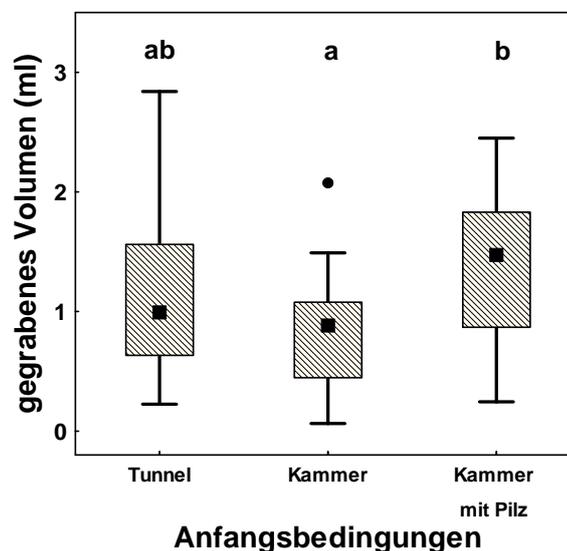


Abb. 3.7: Gegrabenes Volumen in einer Gruppe von 2 Ameisen bei unterschiedlichen Anfangsbedingungen nach 48h. Präsentiert wurden ein Tunnel, eine leere und eine mit Pilz gefüllte Kammer. Die Daten werden in Median \pm 1./3. Perzentil; Bereich ohne Ausreißer präsentiert, wobei die Stichprobenzahl $n=20$ bei einem Tunnel und einer mit Pilz gefüllten Kammer und $n=22$ bei einer leeren Kammer beträgt. Ausreißer (•) werden als das 1.5 fache des Interquartilabstandes dargestellt. Messwerte mit gleichem Buchstaben unterscheiden sich nicht signifikant voneinander.

Unterschiede gab es, bei gleicher gegrabener Menge, in der Art der Reaktion. Hatten die Tiere zu Beginn nur einen Tunnel zur Verfügung, so wurde dieser verlängert, während ein Kammergraben nicht beobachtet werden konnte (Abb. 3.8). Ein ähnliches Muster zeigte sich, als eine leere Kammer präsentiert wurde. Dort konnte zwar eine geringfügige Kammervergrößerung beobachtet werden, die kam aber nur durch das Anlegen von einem Tunnel am unteren Rand der Kammer zustande. Erst als die Kammer komplett mit Pilz gefüllt war, wurde sie von den Tieren deutlich vergrößert (Kruskal-Wallis H-Test, $H_{(2,N=62)}=37.38$; Post hoc: Mann-Whitney U-Test und Bonferroni Korrektur, $p < 0.01$). Im Gegensatz dazu unterschied sich das Volumen, das durch das Anlegen von einem Tunnel entstand, nicht zwischen den einzelnen Anfangsbedingungen (Kruskal-Wallis H-Test, $H_{(2,N=62)}=5.28$; Post hoc: Mann-Whitney U-Test und Bonferroni Korrektur, $p > 0.025$).

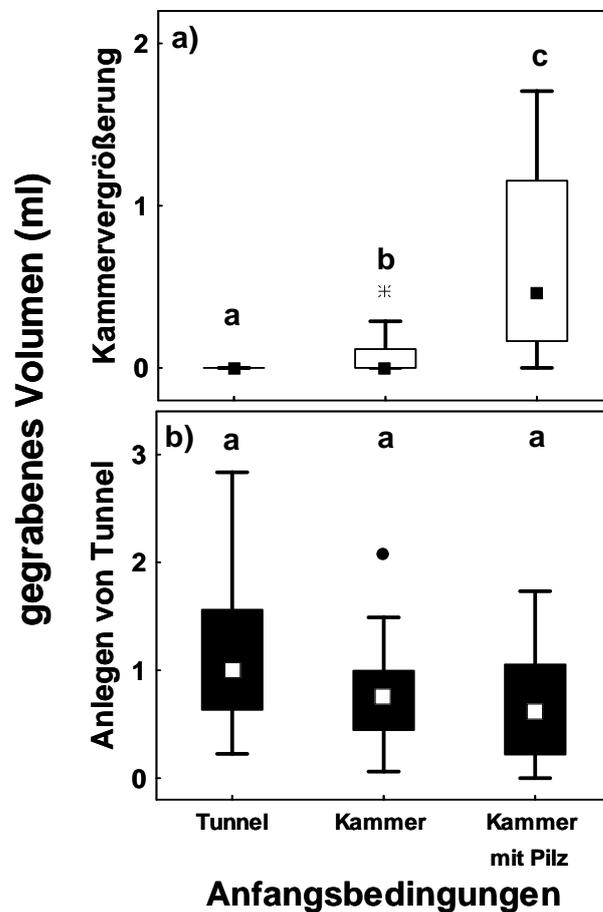


Abb. 3.8: Gegrabenes Volumen nach 48h unterteilt in Volumen, das durch eine Kammervergrößerung (a) und Volumen, das durch das Anlegen von einem Tunnel entstanden ist (b). Die Daten werden in Median \pm 1./3. Perzentil; Bereich ohne Ausreißer präsentiert, wobei die Stichprobenzahl bei einem Tunnel und einer mit Pilz gefüllten Kammer $n=20$ und bei einer leeren Kammer $n=22$ beträgt. Ausreißer (•) werden als das 1.5-fache und Extremwerte (*) als das 3-fache des Interquartilabstandes dargestellt. Messwerte mit gleichem Buchstaben unterscheiden sich nicht signifikant voneinander.

Indem die Versuche jeweils zu Beginn (0h), nach 24h und nach 48h photographiert wurden, war es möglich die Grabeaktivität und die Strukturveränderungen der einzelnen Tage zu erfassen (Abb. 3.9). Dabei zeigten sich bei keiner der drei Anfangsbedingungen Unterschiede in dem pro Tag gegrabenen Volumen (Wilcoxon-Test für gepaarte Stichproben mit Bonferroni Korrektur, $p > 0.025$).

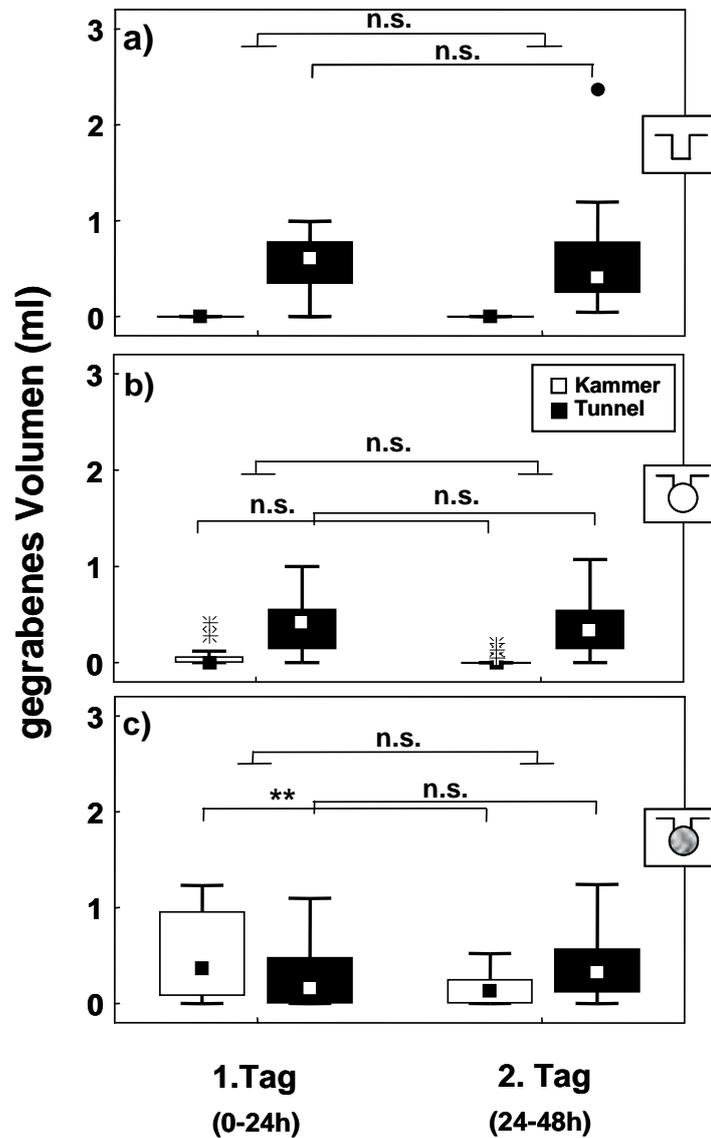


Abb. 3.9: Das pro Tag (0-24h und 24-48h) gegrabene Volumen, unterteilt in Volumen, entstanden durch das Anlegen/Vergrößern von einer Kammer (weiße Balken) oder von einem Tunnel (schwarze Balken) bei unterschiedlichen Anfangsbedingungen. Präsentiert wurden einer Gruppe von jeweils 2 Ameisen a) ein Tunnel b) eine Kammer c) eine mit Pilz gefüllte Kammer. Die Daten werden in Median \pm 1./3. Perzentil; Bereich ohne Ausreißer präsentiert, wobei die Stichprobenzahl bei einem Tunnel und einer mit Pilz gefüllten Kammer $n=20$ und bei einer leeren Kammer $n=22$ beträgt. Ausreißer (•) werden als das 1.5-fache und Extremwerte (*) als das 3-fache des Interquartilabstandes dargestellt. (** $p < 0.01$, n.s.= nicht signifikant)

Allerdings wurden die Strukturen zeitlich unterschiedlich verändert. Da bei der Vorgabe eines Tunnels dieser nur verlängert wurde, grub eine Gruppe von 2 Tieren sowohl am 1. als auch am 2. Tag nur einen Tunnel aus. Das ausgegrabene Volumen unterschied sich jedoch nicht zwischen den beiden Tagen (Abb. 3.9a, Wilcoxon-Test für gepaarte Stichproben mit Bonferroni Korrektur, Tunnel: $T=87$, $p > 0.025$). Trafen die zwei Tiere auf eine leere Kammer, so wurde diese zwar am 1. Tag geringfügig vergrößert, zeigte aber keinen signifikanten Unterschied zu dem veränderten Volumen am 2. Tag. Hauptsächlich, wurde sowohl am 1. als auch am 2. Tag ein jeweils gleiches Tunnelvolumen angelegt (Abb. 3.9b, Wilcoxon-Test für gepaarte Stichproben mit Bonferroni Korrektur, Kammer: $T=22$, $p > 0.025$; Tunnel: $T=112$, $p > 0.025$). Erst als die Kammer mit Pilz gefüllt war, konnte an beiden Tagen eine deutliche Kammervergrößerung beobachtet werden, wobei die Kammer am 2. Tag weniger vergrößert wurde als am 1. Tag. Dagegen wurden an beiden Tagen gleich viel Tunnelvolumen angelegt (Abb. 3.9c, Wilcoxon-Test für gepaarte Stichproben mit Bonferroni Korrektur, Kammer: $T=14$, $p < 0.01$; Tunnel: $T=57$, $p > 0.025$)

3.2 Einfluss eines *reduzierten Platzangebots* auf die Veränderung der Strukturen

Der Einfluss eines reduzierten Platzangebots wurde untersucht indem Gruppen unterschiedlicher Größe (1, 2, 6 und 12 Tiere) jeweils eine mit Pilz gefüllte Kammer präsentiert wurden.

3.2.1 Anteil der Gruppen, die eine Grabeaktivität zeigten

Bei 1 Tier wurden insgesamt 28 Versuche durchgeführt, wovon die Tiere in 8 Fällen keine Grabeaktivität zeigten (Tab. 3.2). Ebenso wurde in einer Gruppe von 2 Tieren in 4 von 24 Versuchen nicht gegraben. Dies änderte sich jedoch bei einer Gruppengröße von 6 und 12 Tieren, in denen, in allen durchgeführten Versuchen eine Grabeaktivität gezeigt wurde.

Tab. 3.2: Anzahl der Versuche in denen bei Gruppen unterschiedlicher Größe eine Grabeaktivität beobachtet werden konnte, als ihnen eine mit pilzgefüllte Kammer präsentiert wurde

	Anzahl der Versuche			Grabe-beteiligung
	insgesamt	ohne Grabeaktivität	mit Grabeaktivität	
1 Tier	28	8	20	71 %
2 Tiere	24	4	20	83 %
6 Tiere	20	0	20	100 %
12 Tiere	11	0	11	100 %

3.2.2 Verhaltensweisen der Ameisen

Für die nun folgende Beschreibung der Verhaltensweisen bzw. der darauf folgenden Präsentation der Ergebnisse wurden nur die Versuche berücksichtigt, in denen eine Grabeaktivität beobachtet werden konnte. Diese äußerte sich darin, dass entweder nur ein Tunnel gegraben, die bereits existierende Kammer vergrößert oder die Kammer vergrößert und zusätzlich noch einen Tunnel gegraben wurde.

Kammervergrößerung

Fand eine Kammervergrößerung statt, so gruben die Tiere um den kompletten Pilz herum, wodurch die Kammer auf beiden Seiten vergrößert wurde und ein freier Platz, ein so genannter Durchgang entstand (Abb. 3.10a). Mit dessen Hilfe konnten die Tiere um den Pilz laufen und ihn von allen Seiten pflegen. Ebenso wurde die Kammer auch nur auf einer Seite vergrößert (Abb. 3.10b). In diesem Fall begannen die Tiere jeweils in eine Richtung um den Pilz herum zu graben und hörten auf, als die gegenüberliegende untere Seite erreicht war. Der Pilz befand sich dann auf der jeweiligen anderen Seite ohne Abstand direkt an der Kammerwand. Ob dabei eher die rechte oder die linke Seite vergrößert wurde, unterschied sich von Versuchsreihe zu Versuchsreihe und wurde wahrscheinlich, da der Spalt zwischen Lehm und Glasplatte nie komplett identisch war, von einem besseren Angriffspunkt fürs Graben beeinflusst. Fand keine Kammervergrößerung statt (Abb. 3.10c), was verstärkt bei einer Gruppe mit 1 Tier vorkam, so wurde dennoch entweder am unteren oder seitlichen Rand der Kammer ein Tunnel gegraben. Um zu diesem Punkt zu gelangen schufen die Tiere einen Durchgang, indem sie Pilz heraustransportierten. Dieser Durchgang konnte entweder auf einer Seite der Kammerwand oder in der Mitte des Pilzes entstehen.

Pilzvolumen

Zu Beginn der Versuche wurde die Kammer mit 0.18g Pilz komplett gefüllt, was nach der Ringmethode einem Volumen von 1.26ml entsprach (s. Methodenteil, S. 52). Da der Pilz aber mit etwas Druck in die Kammer platziert wurde, verringerte sich sein Volumen bei gleichbleibendem Gewicht etwas, wodurch das Anfangsvolumen bei 1 Tier 1.04 ± 0.14 ml, bei 2 Tieren 1.05 ± 0.07 ml, bei 6 Tieren 1.03 ± 0.14 ml und bei 12 Tieren 0.98 ± 0.13 ml betrug. Davon ausgehend reduzierte sich das Pilzvolumen innerhalb von 48h um 10% bis 22%, wodurch Endpilzvolumina entstanden, die bei 1 Tier 0.80 ± 0.21 ml, bei 2 Tieren 0.96 ± 0.17 ml, bei 6 Tieren 0.85 ± 0.19 ml und bei 12 Tieren 0.82 ± 0.32 ml betrug und sich nicht signifikant voneinander unterschieden (Anova: $F_{(2,67)}=2.025$; Post hoc: Dunnett-T3-Test für keine Varianzgleichheit, $p > 0.05$). Die Abnahme des Pilzvolumens konnte zum einen dadurch beeinflusst werden, dass die Ameisen aufgrund der fehlenden Fütterung den Pilz fraßen. Zum anderen konnten die Ameisen den Pilz neu formieren und

ihn somit dichter packen. Dadurch verringerten sich die Anzahl und die Größe der Zwischenräume zwischen den Hyphen, wodurch bei gleichem Gewicht ein kleineres Volumen entstand. Ferner wurden Pilzpartikel vor allem in die Plastikbox darüber ausgetragen, in machen Versuchen jedoch auch in andere Strukturen deponiert. Bei 1 Tier bzw. 2 Tieren wurden einzelne Pilzpartikel in 8 bzw. in 3 von 20 Fällen im vorgegebenen Gang gefunden, während bei 6 und 12 Tieren jeweils einzelne Pilzhypen in dem selbst gegrabenen Tunnel deponiert wurden.

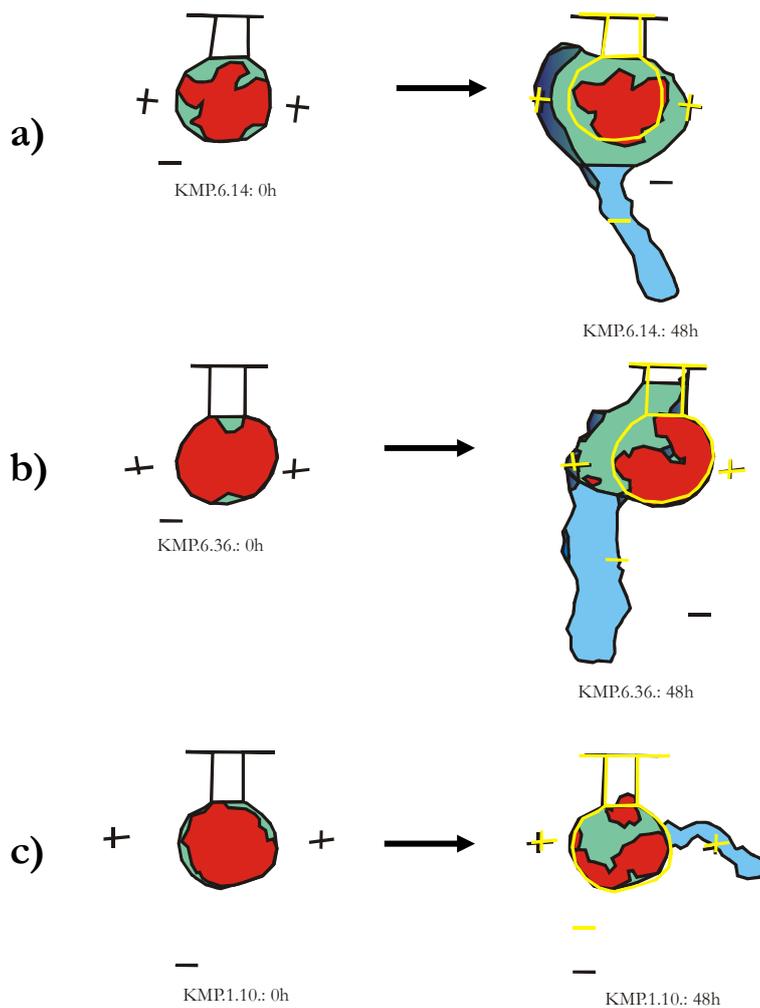


Abb. 3.10: Exemplarische Beispiele für eine Kammvergrößerung a) auf beiden Seiten b) auf nur einer Seite und c) für keine Kammvergrößerung. Die jeweils linken Zeichnungen stammen von Photographien vor Versuchsbeginn (0h). Die rechten von Photographien zum Versuchende (48h). Farbcode: weiß: vorgegebener Gang, grün: Kammer, rot: Pilz, hellblau: Tunnel, dunkelblau: ausgegrabene Partikel, gelbe Linien: Umrandung der Ausgangsstruktur.

Anlegen von Tunneln

Wurde ein Tunnel gegraben, so wurde dieser in 52 von 71 Fällen am unteren Rand der Kammer in vertikaler Richtung angelegt und verlängert. Abweichungen davon gab es, indem der Tunnel nicht am unteren Rand, sondern entweder auf der rechten oder der linken Seite angelegt wurde (5 Fälle). Zudem kam es auch vor, dass der vertikale Tunnel Verzweigungen aufwies (12 Fälle) oder das mehr als ein Tunnel gegraben wurde (10 Fälle).

Deponieren von Lehmartikel

Die durch das Graben entstandenen Lehmartikel wurden von den Ameisen entweder in die sich über der Grabearena befindende Plastikbox deponiert oder in den einzelnen Strukturen abgelegt.

3.2.3 Grabeaktivität und Veränderung der Strukturen

Je mehr Individuen sich in der Gruppe befanden, desto mehr Volumen wurde insgesamt ausgegraben (Abb. 3.11a; (Kruskal-Wallis H-Test, $H_{(3,N=71)}=58.38$; Post hoc: Mann-Whitney U-Test und Bonferroni Korrektur, $p < 0.0167$). Während 1 Tier bzw. 2 Tiere im Mittel 0.33ml bzw. 1.48ml ausgegraben hatten, gruben 6 Tiere bzw. 12 Tiere ein Volumen von 3.50ml bzw. 9.19ml aus. So erhöhte sich das ausgegrabene Volumen bei einer Gruppe von 2 Tieren gegenüber 1 Tier um das 4.5 fache. Zwischen 2 Tieren und 6 Tieren bzw. zwischen 6 Tieren und 12 Tieren aber erhöhte sich das ausgegrabene Volumen um das 2.37 bzw. das 2.63 fache. Demnach stieg das ausgegrabene Lehmvolume ab einer Gruppengröße von 2 Tieren proportional zur Ameisenzahl an (symbolisiert durch die gestrichelte Linie in Abb. 3.11a), wodurch eine gleichmäßig gesteigerte Arbeitsleistung erreicht werden konnte.

Indem das insgesamt gegrabene Volumen durch die Anzahl der Individuen in der jeweiligen Gruppe geteilt wurde, erhielt man das pro Tier gegrabene Volumen (Abb. 3.11b). Dieses unterscheidet sich nicht, wenn sich zwei oder mehrere Tiere in einer Gruppe befinden. Allerdings gräbt ein einzelnes Tier weniger als ein Tier in einer Gruppe mit zwei oder mehr Tieren (Kruskal-Wallis H-Test, $H_{(3,N=71)}=13.09$; Post hoc: Mann-Whitney U-Test und Bonferroni Korrektur: 1 vs. 2: $U=95$, $p < 0.0167$; 1 vs. 6: $U=106$, $p < 0.0167$; 1 vs. 12: $U=38$, $p < 0.0167$; 2 vs. 6: $U=171$ $p > 0.05$; 2 vs. 12: $U=96$ $p > 0.05$; 6 vs. 12: $U=86$, $p > 0.05$).

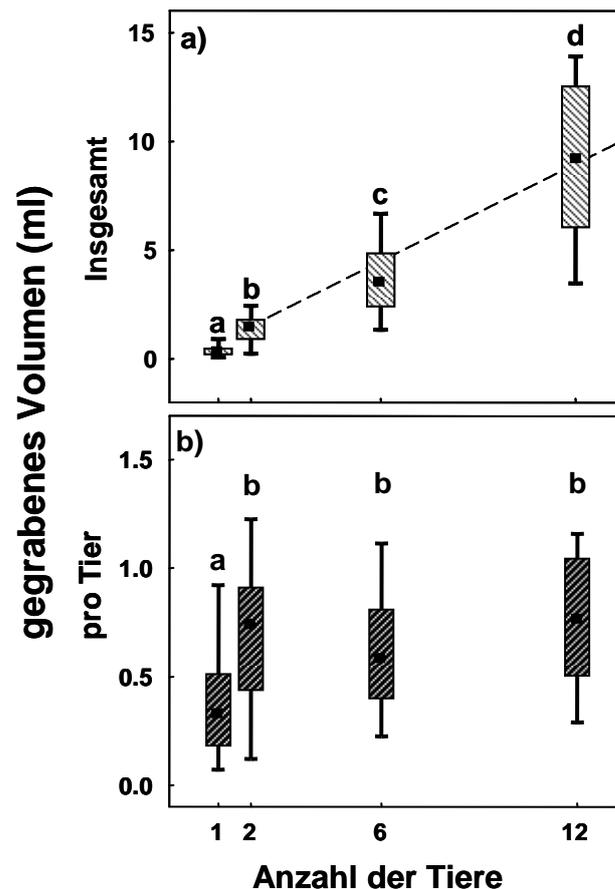


Abb. 3.11: Gegrabenes Volumen bei unterschiedlichen Gruppengrößen (1 Tier, 2 Tiere, 6 Tiere und 12 Tiere), als eine mit Pilz gefüllte Kammer präsentiert wurde. Dargestellt wird das insgesamt (a) und das pro Tier (b) gegrabene Volumen nach 48h. Die Daten werden in Median \pm 1./3. Perzentil; Bereich ohne Ausreißer präsentiert, wobei die Stichprobenzahl bei 1, 2 und 6 Tieren n=20 und bei 12 Tieren n=11 beträgt. Messwerte mit gleichem Buchstaben unterscheiden sich nicht signifikant voneinander. Die gestrichelte Linie symbolisiert einen proportionalen Verlauf der Arbeitsleistung ab einer Gruppengröße von 2 Ameisen.

Die Zunahme des ausgegrabenen Volumens kann nun durch ein vermehrtes Kammergraben und/oder durch ein vermehrtes Tunnel anlegen zustande kommen. Abb. 3.12a zeigt, dass umso mehr Volumen durch das Vergrößern der Kammer ausgegraben wurde je größer die Gruppe war (Kruskal-Wallis H-Test, $H_{(3,N=71)}=27.39$; Post hoc: Mann-Whitney U-Test und Bonferroni Korrektur, $p < 0.0167$), wobei sich das gegrabene Volumen zwischen 2 Tieren und 6 Tieren nicht unterschied (Mann-Whitney U-Test und Bonferroni Korrektur, $U=186$, $p > 0.0167$). Gleichzeitig wurde umso mehr Tunnelvolumen angelegt, je mehr Individuen sich in einer Gruppe befanden (Kruskal-Wallis H-Test, $H_{(3,N=71)}=53.68$; Post hoc: Mann-Whitney U-Test und Bonferroni Korrektur, $p < 0.01$).

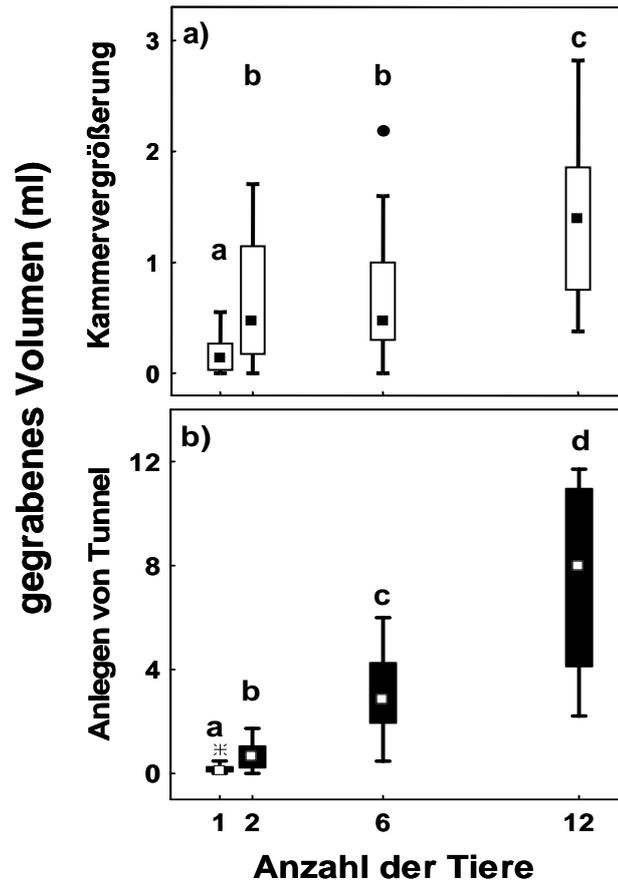


Abb. 3.12: Gegrabenes Volumen nach 48h unterteilt in Volumen, welches durch eine Kammervergößerung (a) und Volumen, welches durch das Anlegen von Tunnel (b) entstand. Die Daten werden in Median \pm 1./3. Perzentil; Bereich ohne Ausreißer präsentiert, wobei die Stichprobenzahl bei 1, 2 und 6 Tieren n=20 und bei 12 Tieren n=11 beträgt. Ausreißer (●) werden als das 1.5-fache und Extremwerte (*) als das 3-fache des Interquartilabstandes dargestellt. Messwerte mit gleichem Buchstaben unterscheiden sich nicht signifikant voneinander.

Das insgesamt gegrabene Volumen konnte ferner in das pro Tag gegrabene Volumen unterteilt werden (Abb. 3.13). Dabei zeigten Gruppengrößen von 1, 2 und 6 Tieren keinen unterschied in dem pro Tag gegrabenen Volumen. Nur die Gruppe mit 12 Tieren grub am 2. Tag weniger als am 1. Tag. (Wilcoxon-Test für gepaarte Stichproben mit Bonferroni Korrektur, 1 Tier: T=59, $p > 0.025$; 2 Tiere: T=58, $p > 0.025$; 6 Tiere: T= 95, $p > 0.025$; 12 Tiere: T=5, $p < 0.025$).

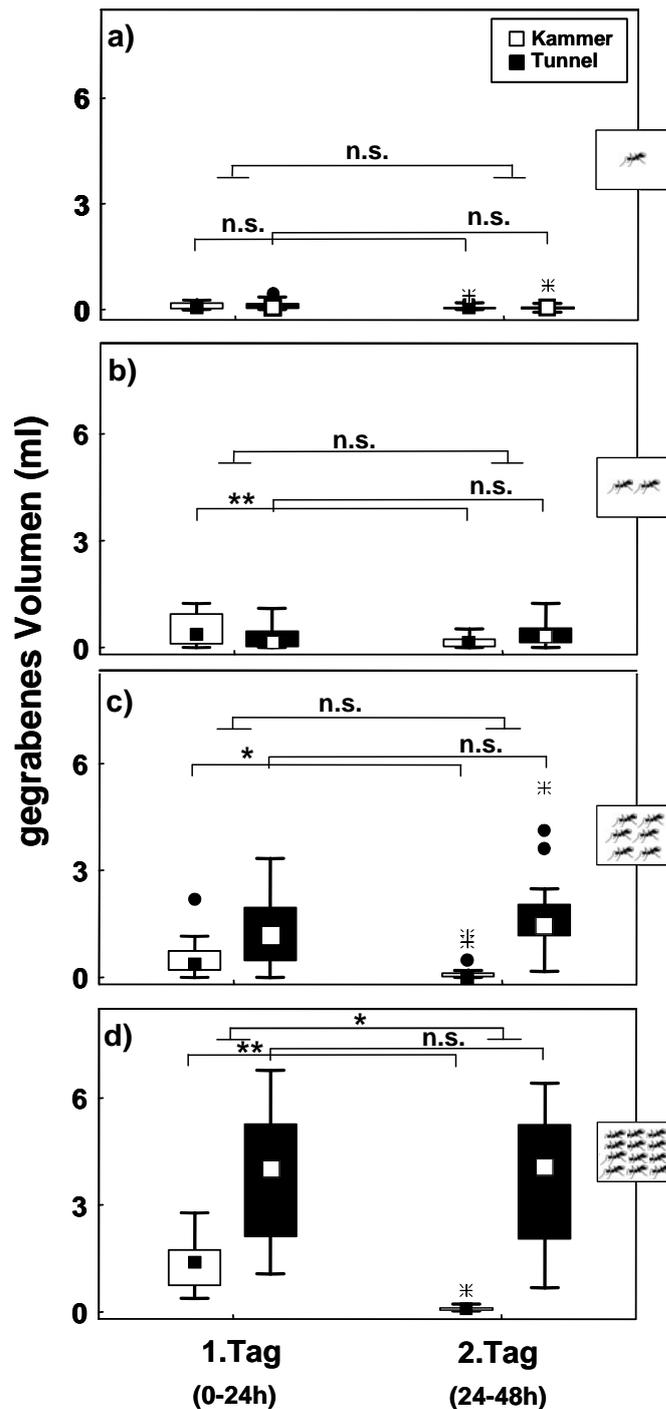


Abb. 3.13: Das am 1. Tag (0-24h) und am 2. Tag (24-48h) gegrabene Volumen wurde weiter unterteilt in Volumen, entstanden durch das Anlegen/Vergrößern von einer Kammer (weiße Balken) oder von einem Tunnel (graue Balken). Gruppengrößen von a) 1 Tier b) 2 Tiere c) 6 Tiere und d) 12 Tiere wurden jeweils eine mit Pilz gefüllte Kammer präsentiert. Die Daten werden in Median \pm 1./3. Perzentil; Bereich ohne Ausreißer präsentiert, wobei die Stichprobengröße bei 1, 2 und 6 Tieren n=20 und bei 12 Tieren n=11 beträgt. Ausreißer (•) werden als das 1.5-fache und Extremwerte (*) als das 3-fache des Interquartilabstandes dargestellt. (*p < 0.05, **p < 0.01, n.s. = nicht signifikant)

In Abhängigkeit von der Gruppengröße variierte auch die zeitliche Veränderung der einzelnen Strukturen. So vergrößerten einzelne Individuen die Kammer sowohl am 1. als auch am 2. Tag und gruben parallel dazu ein jeweils gleiches Tunnelvolumen aus (Wilcoxon-Test für gepaarte Stichproben mit Bonferroni Korrektur, Kammer: $T=34$, $p > 0.025$; Tunnel: $T=60$, $p > 0.025$). Bei 2, 6 und 12 Tieren fand eine deutliche Kammervergrößerung dagegen jeweils nur am 1. Tag statt, während sich das pro Tag ausgegrabene Tunnelvolumen nicht änderte (Wilcoxon-Test für gepaarte Stichproben mit Bonferroni Korrektur, Kammer: 2 Tiere: $T=14$, $p < 0.01$; 6 Tiere: $T=30$, $p < 0.025$; 12 Tiere: $T=0$, $p < 0.01$; Tunnel: 2 Tiere: $T=57$, $p > 0.025$; 6 Tiere: $T=76$, $p > 0.025$; 12 Tiere: $T=29$, $p > 0.025$).

3.2.4 Kammergröße

Durch die Vergrößerung der Anfangskammer entstanden Endkammern, die umso größer wurden je mehr Tiere sich in der Gruppe befanden (Abb. 3.14; Kruskal-Wallis H-Test, $H_{(3,N=71)}=24.07$; Post hoc: Mann-Whitney U-Test und Bonferroni Korrektur, $p < 0.0125$), wobei sich die Kammervolumina zwischen 2 Tieren und 6 Tieren sowie zwischen 2 Tieren und 12 Tieren nicht unterschieden (Mann-Whitney U-Test und Bonferroni Korrektur, 2 vs. 6: $U=196$, $p > 0.0125$; 2 vs. 12: $U=52$, $p > 0.0125$). Mit dem Voranschreiten des Grabprozesses, wurden aber gleichzeitig, meist an unförmigen Stellen oder Nischen, ausgegrabene Lehmartikel in der Kammer deponiert. Dies kam bei 1 Tier in 10 von 20 Fällen vor und betrug 0.06ml (0.01-0.16ml), bei 2 Tieren wurden in 7 von 20 Fällen durchschnittlich 0.06ml (0.02-0.22ml), bei 6 Tieren wurden in 16 von 20 Fällen 0.08ml (0.003-0.43ml) und bei 12 Tieren in 10 von 11 Fällen 0.2ml (0.04-0.86ml) deponiert (Angaben in Median, Min-Max). Demnach wurden Lehmartikel verstärkt in die Kammern mit großem Volumen deponiert, die bei 6 Tieren, vor allem aber bei 12 Tieren vorkamen. Die Einlagerung der Lehmartikel hatte nun zur Folge, dass sich das Kammervolumen bei 1 Tier, 6 Tieren und 12 Tieren nachträglich wieder reduzierte (Wilcoxon-Test für gepaarte Stichproben und Bonferroni Korrektur, 1 Tier: $T=0$, $p < 0.0125$; 2 Tiere: $T=0$, $p > 0.0125$; 6 Tiere: $T=0$, $p < 0.0125$; 12 Tiere $T=0$, $p < 0.0125$). Dadurch entstanden bei 12 Tieren Kammergrößen, die sich nicht mehr von denen bei 2 Tieren und 6 Tieren unterschieden (Kruskal-Wallis H-Test, $H_{(3,N=71)}=24.93$; Post hoc: Mann-Whitney U-Test und Bonferroni Korrektur, 2 vs. 12: $U=59$, $p > 0.0125$; 6 vs. 12: $U=53$, $p > 0.0125$).

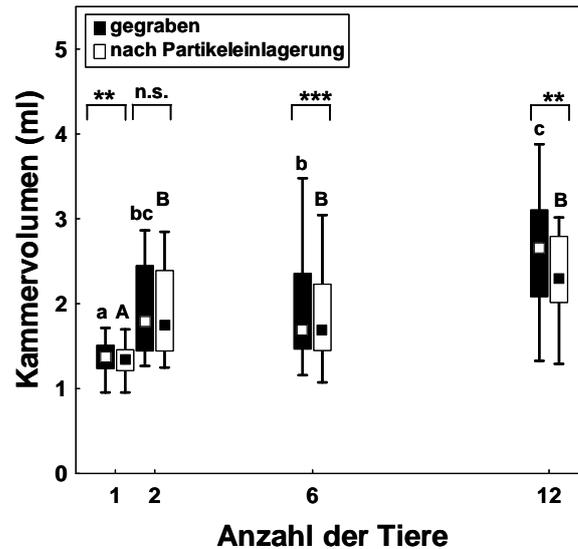


Abb. 3.14: Kammervolumen bei unterschiedlichen Gruppengrößen nach 48h. Schwarze Balken: Durch Vergrößern der Anfangskammer entstandene Kammervolumen. Weiße Balken: Kammervolumen nachdem Lehmartikel eingelagert wurden. Die Daten werden in Median±1./3.Perzentil; Bereich ohne Ausreißer präsentiert, wobei die Stichprobenzahl bei 1, 2, und 6 Tieren n=20 und bei 12 Tieren n=11 beträgt. Messwerte mit gleichen Buchstaben geben nicht signifikante Unterschiede der gegrabenen Kammervolumen sowie der reduzierten Kammervolumen zwischen den unterschiedlichen Gruppengrößen an. Sternchen kennzeichnen signifikante Unterschiede zwischen dem gegrabenen und dem reduzierten Kammervolumen innerhalb einer Gruppengröße: **p< 0.01, ***p< 0.001, n.s.=nicht signifikant.

Die Größe einer Kammer ist jedoch nicht nur Abhängig von der Anzahl an Ameisen in einer Gruppe, sondern variiert auch mit dem Pilzvolumen. Abb. 3.15 zeigt das Kammervolumen in Abhängigkeit vom Pilzvolumen bei den unterschiedlichen Ameisengruppen. Zwar waren die Versuche so konzipiert worden, dass sich das Pilzvolumen zwischen den Versuchsreihen nicht unterschied, dennoch kam es zu Variabilitäten innerhalb einer Reihe. So konnte gezeigt werden, dass die Kammern innerhalb einer Ameisengruppe umso größer angelegt wurden je mehr Pilzvolumen sich in ihnen befand. Die Ausnahme davon stellt die Ameisengruppe mit 2 Tieren dar, bei denen keine Abhängigkeit des Kammervolumens vom Pilzvolumen beobachtet werden konnte. Somit wurde also durch die eben beschriebene Einlagerung der Lehmartikel das Kammervolumen besser dem Pilzvolumen angepasst, was besonders deutlich bei den Kammern mit 12 Tieren zu sehen ist.

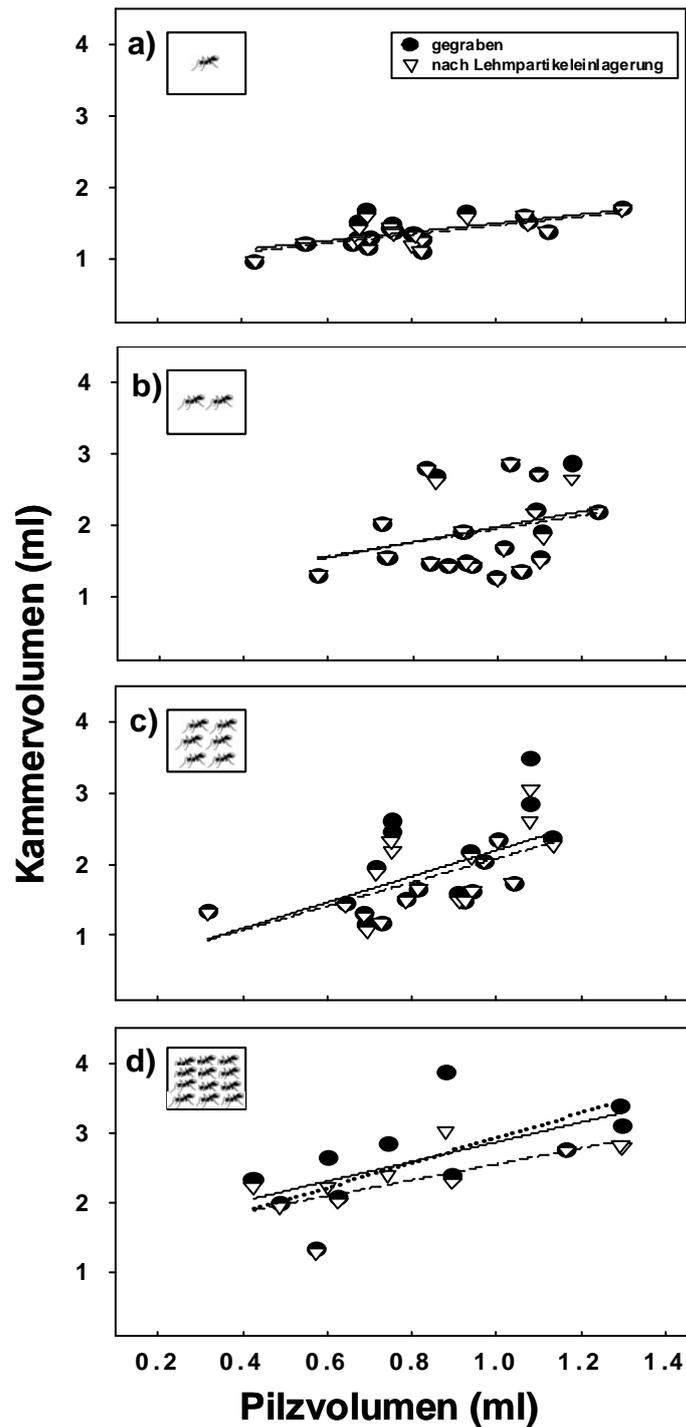


Abb. 3.15: Gegrabene Kammervolumina (schwarze Punkte) sowie deren Reduzierung durch Lehmpartikeleinlagerungen (weiße Punkte) in Abhängigkeit vom Pilzvolumen nach 48h. a) 1 Tier: gegraben: $y=0.6169x+0.8788$; $r^2=0.39$; $p < 0.01$; reduziert: $y=0.6252x+0.84$; $r^2=0.47$, $p < 0.001$ b) 2 Tiere: gegraben: $y=1.0802x+0.8948$; $r^2=0.1$; $p > 0.05$; reduziert: $y=0.9594x+0.9854$ $r^2=0.08$; $p > 0.05$ c) 6 Tiere: gegraben: $y=1.8259x+0.3682$; $r^2=0.33$; $p < 0.01$; reduziert: $y=1.6771x+0.4031$; $r^2=0.39$; $p < 0.01$ d) 12 Tiere: gegraben: $y=1.4116x+1.4615$; $r^2=0.40$; $p < 0.05$; reduziert: $1.1478x+1.4082$; $r^2=0.53$; $p < 0.05$; gepunktete Linie: ausgehend vom Pilzvolumen wurden Kammervolumina mit einem Abstand zwischen Pilz und Kammerwand von 0.64cm berechnet: $y=1.7834x+1.1499$; $r^2=0.99$; $p < 0.001$.

Die sich ergebenden Abstände vom Pilz zur reduzierten Kammerwand in den Experimenten mit 12 Tieren wurden pro Versuch in Abb. 3.16 dargestellt. Die Abstände wurden im Kreis alle 15° gemessen, wodurch sich pro Versuch eine Stichprobe von 24 Messungen ergab. Aufgrund dieser Messungen wurde die Vergrößerung der Kammer als einseitig eingestuft (weiße Balken), wenn es auf einer Kammerseite keinen Abstand zwischen Pilz und Kammerwand gab. War der Pilz dagegen immer von der Kammerwand entfernt, so wurde die Kammer beidseitig vergrößert. Allerdings zeigen die Messungen auch, dass die Abstände sowohl innerhalb einer Kammer als auch zwischen den Kammern stark variieren. Der mittlere Abstand aller gemessenen Werte erreichte aber einen Wert von 0.64cm (Median), der im Graphen durch die gestrichelte Linie gekennzeichnet wurde.

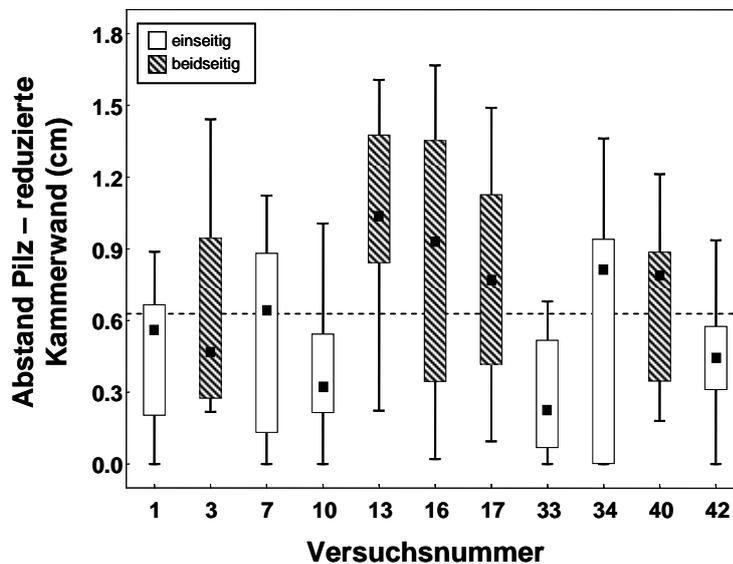


Abb. 3.16: Abstand vom Pilz zur Kammerwand, nach der Einlagerung der Lehmartikel bei 12 Tieren pro Versuch. Die Abstände wurden im Kreis alle 15° gemessen und als Median±1./3. Perzentil; Bereich ohne Ausreißer dargestellt, wobei die Stichprobenzahl n=24 beträgt. Weiße Balken: Kammer wurde einseitig vergrößert. Gestreifte Balken: Kammer wurde beidseitig vergrößert. Gestrichelte Linie: mittlerer Abstand aller gemessenen Werte.

Das heißt, würden die Tiere die Kammern so weit reduzieren, bis ein Abstand von 0.64cm erreicht ist, so sollte man Kammervolumina erwarten, die der gepunkteten Linie in Abb. 3.15d entsprechen. Diese Kammervolumina wurden nach der Formel zur Berechnung eines Zylindervolumens wie folgt berechnet:

$$V = \pi \cdot (r_p + 0.64\text{cm})^2 \cdot h \quad \text{für beidseitig vergrößerte Kammern}$$

wobei r_p der Radius des Pilzvolumens und h die Höhe der Kammer bzw. der Abstand der zwei Glasplatten ist. Demnach wurden die Kammern bei kleinem Pilzvolumen auf einen Abstand von 0.64cm reduziert, während diese bei großen Pilzvolumina allerdings unterschritten wurde.

3.2.5 Tunnellänge und – breite

Die in den folgenden Abbildungen dargestellten Daten beziehen sich auf die Tunnel, die von den Ameisen zuerst angelegt wurden. Diese befanden sich in 61 von 67 Fällen am unteren Rand der Kammer und wurden in vertikaler Richtung verlängert. Nicht dargestellt sind die Längen und Breiten weiterer, in einem Experiment angelegten Tunnel.

Befanden sich mehrere Arbeiterinnen in einer Gruppe so wurden die Tunnel sowohl länger (Abb. 3.17) als auch breiter (Abb. 3.18) angelegt. Die Tunnel erreichten bei 1 Tier eine durchschnittliche Länge von 0.95cm, während sich die Länge bei 2 Tieren auf 2.75cm, bei 6 Tieren auf 11.35cm und bei 12 Tieren auf 18.75cm erhöhte (Angaben in Median; Kruskal-Wallis H-Test, $H_{(3,N=67)}=49.90$; Mann-Whitney U-Test und Bonferroni Korrektur, $p < 0.01$). Der Anstieg der dadurch entstand, verhielt sich ab einer Gruppengröße von 2 Ameisen proportional.

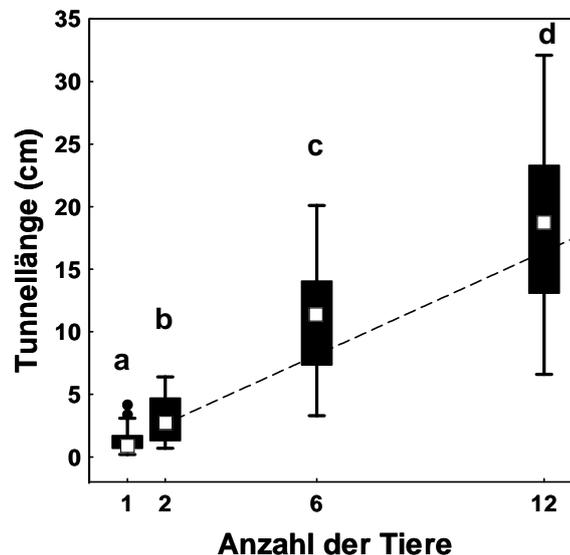


Abb. 3.17: Tunnellänge bei unterschiedlichen Gruppengrößen nach 48h. Die Daten werden in Median \pm 1./3. Perzentil; Bereich ohne Ausreißer präsentiert, wobei die Stichprobenzahl bei 1 und 2 Tieren $n=18$, bei 6 Tieren $n=20$ und bei 12 Tieren $n=11$ beträgt. Ausreißer (\bullet) werden als das 1.5-fache des Interquartilabstandes dargestellt. Die gestrichelte Linie symbolisiert einen proportionalen Anstieg in der Tunnellänge ab einer Gruppengröße von 2 Ameisen. Messwerte mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht signifikant voneinander.

Ebenso wie die Länge des Tunnels nahm auch die Breite mit zunehmenden Ameisenzahlen zu (Abb. 3.18; schwarze Balken; Kruskal-Wallis H-Test, $H_{(3,N=67)}=37.36$; Mann-Whitney U-Test und Bonferroni Korrektur, $p < 0.0125$), außer zwischen 2 und 6 Tieren deren Breiten sich nicht unterschieden (Mann-Whitney U-Test und Bonferroni Korrektur, $U=97$, $p > 0.0125$). Allerdings wurden auch in den Tunneln Lehmartikel deponiert, wodurch sich die gegrabene Tunnelbreite bei 2, 6 und 12 Tieren wieder reduzierte (Wilcoxon-Test für gepaarte Stichproben und Bonferroni Korrektur, 1 Tier:

T=0, $p > 0.0125$, 2 Tiere: T=0, $p < 0.0125$; 6 Tiere: T=0, $p < 0.0125$, 12 Tiere: T=0, $p < 0.0125$). Dies führte dazu, dass die Tunnel bei einer Gruppe mit 2 Tieren zwar immer noch breiter waren als bei 1 Tier (weiße Balken; Kruskal-Wallis H-Test, $H_{(3,N=67)}=13.59$; Post hoc: Mann-Whitney U-Test und Bonferroni Korrektur, $U=72$, $p < 0.0125$). Die der Gruppen mit 6 und 12 Tieren wurden jedoch so weit reduziert, dass sie sich nicht mehr von der Tunnelbreite bei 2 Tieren (0.73cm) unterschieden (Mann-Whitney U-Test und Bonferroni Korrektur, $p > 0.0125$).

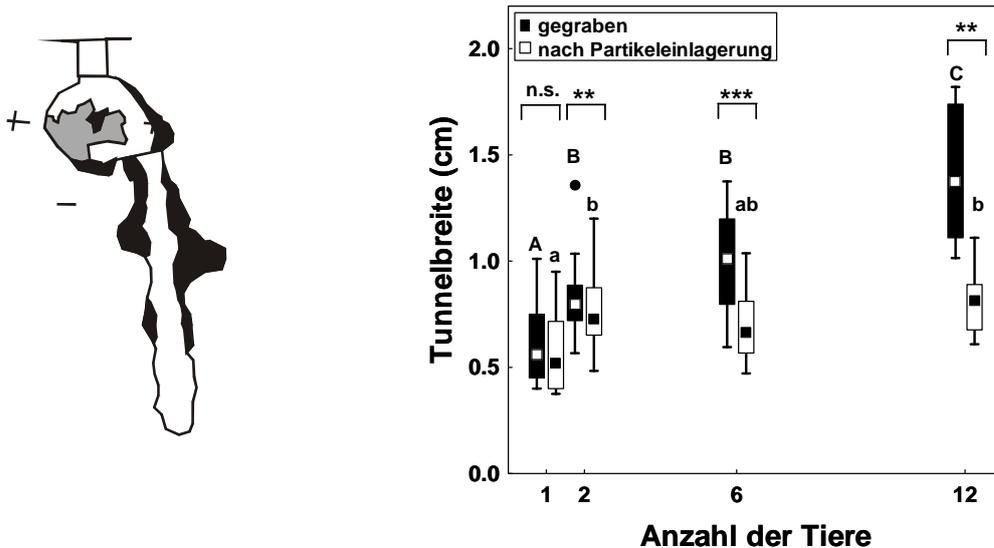


Abb. 3.18: *Links*: Darstellung eines Experiments bei dem sowohl in die Kammer als auch in den Tunnel Lehmartikel eingelagert wurden. Grau: Pilz, Schwarz: Lehmartikel *Rechts*: Tunnelbreite bei unterschiedlichen Gruppengrößen nach 48h. Schwarze Balken: Von den jeweiligen Gruppen gegrabene Tunnelbreite. Weiße Balken: Tunnelbreite, nachdem Lehmartikel eingelagert worden waren. Die Daten werden in Median \pm 1./3.Perzentil; Bereich ohne Ausreißer präsentiert, wobei die Stichprobenzahl bei 1 und 2 Tiere $n=18$, bei 6 Tieren $n=20$ und bei 12 Tieren $n=11$ beträgt. Ausreißer (●) werden als das 1.5-fache des Interquartilabstandes dargestellt. Messwerte mit gleichen Buchstaben geben nicht signifikante Unterschiede der gegrabenen Tunnelbreite sowie der reduzierten Tunnelbreite zwischen den unterschiedlichen Gruppengrößen an. Sternchen kennzeichnen signifikante Unterschiede zwischen der gegrabenen und der reduzierten Tunnelbreite innerhalb einer Gruppengröße: ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$, n.s.=nicht signifikant.

3.3. Einfluss eines erhöhten Platzangebots auf die Veränderung der Strukturen

3.3.1 Pilzeintrag

Nachdem die Ameisen in der Plastikbox platziert worden waren, benötigten sie durchschnittlich 10 ± 7 min bei der Versuchsreihe mit 1.41ml Anfangskammer und 17 ± 9 min bei der Versuchsreihe mit 3.14ml Anfangskammer, um sich zu beruhigen und um anzufangen die ersten Pilzpartikel einzutragen. War der komplette Pilz in die Kammer

eingetragen worden oder wurde für 20 Minuten kein weiterer Pilz mehr eingetragen, wurde die Beobachtung eingestellt und die Ameisen hatten bis zu diesem Zeitpunkt 1.10ml (57.47%) bzw. 1.32ml (69.13%) des jeweiligen Anfangspilzes eingetragen, wobei sich das Volumen nicht signifikant voneinander unterschied (Mann-Whitney U-Test, $U=32$, $p > 0.05$). Dieses Volumen veränderte sich jedoch bis zum Ende des Versuches noch einmal und betrug bei der 1.41ml Kammer 1.04ml (0.10-1.61ml) und bei der 3.14ml Kammer 0.57ml (0.31-1.95ml; Angaben in Median, Min-Max). Unterschied sich aber ebenfalls nicht signifikant voneinander (Mann-Whitney U-Test, $U=39$, $p > 0.05$).

3.3.2 Grabeaktivität und Veränderung der Strukturen

Nach dem Ende des Beobachtungszeitraumes hatten die Tiere durchschnittlich $23h19 \pm 18min$ Zeit um die nun mit Pilz gefüllte Kammer zu verändern oder Tunnel anzulegen. Dabei konnte bei der 1.41ml Kammer in allen durchgeführten Versuchen eine Grabeaktivität beobachtet werden (Tab. 3.3). Diese äußerte sich darin, dass in 2 Versuchen die Kammer vergrößert, in 3 ein Tunnel gegraben und in 4 sowohl die Kammer vergrößert als auch ein Tunnel angelegt wurde. Bei der 3.14ml Kammer dagegen wurde in nur 6 von 9 Versuchen eine Grabeaktivität beobachtet. In diesen legten die Tiere in 2 Fällen einen Tunnel an, in 3 Fällen vergrößerten sie die Kammer und in 1 weiteren Fall wurde sowohl die Kammer vergrößert als auch ein Tunnel angelegt.

Tab. 3.3: Anzahl der Versuche in denen bei Gruppen mit jeweils 10 Tieren eine Grabeaktivität beobachtet werden konnte, als ihnen eine 1.41ml oder eine 3.14ml Kammer präsentiert wurde.

10 Tiere	Anzahl der Versuche			Grabe-beteiligung
	insgesamt	ohne Grabeaktivität	mit Grabeaktivität	
1.41 ml Kammer	9	0	9	100 %
3.14ml Kammer	9	3	6	67 %

Der Vergleich der Grabeaktivität, der Versuche in denen eine Grabeaktivität stattfand, zeigte weiterhin, dass insgesamt weniger Volumen ausgegraben wurde wenn zu Beginn eine größere Kammer präsentiert worden war (Abb. 3.19; Mann-Whitney U-Test, $U=9$, $p < 0.05$). Dieses Volumen resultierte aus der Summe der durch eine Kammervergrößerung sowie durch das Anlegen von Tunnel ausgegrabenen Volumina, die jeweils allerdings keinen signifikanten Unterschied zeigten (Mann-Whitney U-Test, Kammervergrößerung: $U=18$, $p > 0.05$; Tunnel: $U=15$, $p > 0.05$).

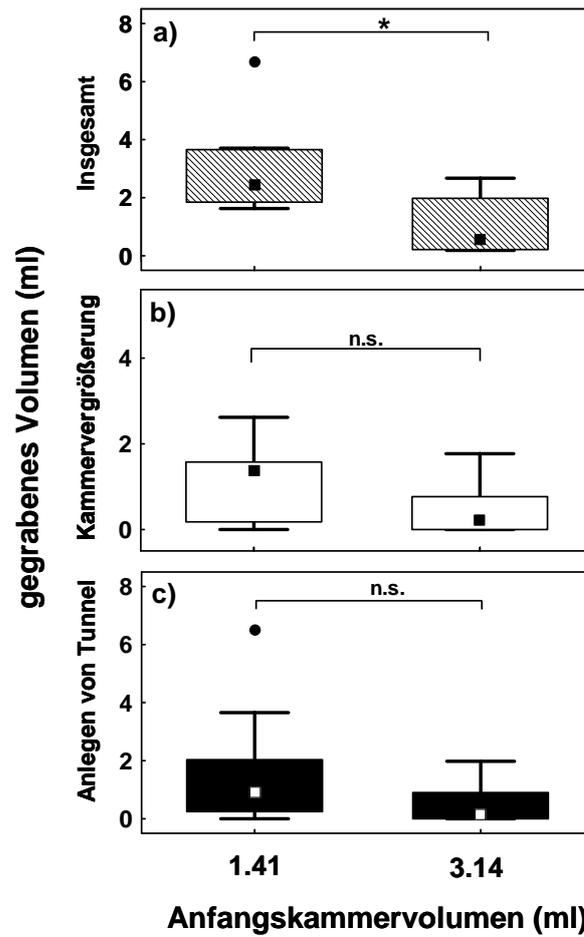


Abb. 3.19: Grabeaktivität von jeweils 10 Ameisen denen eine 1.41ml oder eine 3.14ml große, leere Anfangskammer präsentiert wurde. Dargestellt wird das insgesamt ausgegrabene Volumen nach 24h, sowie dessen Unterteilung in Volumen, das durch eine Kammvergrößerung (b) und Volumen, das durch das Anlegen von einem Tunnel entstanden ist (c). Die Daten werden in Median \pm 1./3. Perzentil; Bereich ohne Ausreißer präsentiert, wobei die Stichprobenzahl pro Anfangsbedingung n=9 beträgt. Die Ausreißer (●) werden als das 1.5-fache des Interquartilabstandes dargestellt. (*p< 0.05, n.s.=nicht signifikant)

Deponieren der Lehmartikel

Die durch das Graben entstandenen Lehmartikel wurden von den Ameisen entweder in der sich über der Grabarena befindenden Plastikbox deponiert oder im vorgegebenen Gang, in der Kammer oder dem Tunnel abgelegt. Bei den 9 Versuchen, in denen eine 1.41ml Kammer präsentiert wurde, wurden Lehmartikel in 8 Fällen in die Kammer ($0.11\pm 0.06\text{ml}$) und in 5 Fällen in den Tunnel ($0.47\pm 0.75\text{ml}$) deponiert. Bei der 3.14ml Kammer dagegen wurden von den 9 durchgeführten Versuchen Lehmartikel in 4 Fällen in die Kammer ($0.22\pm 0.24\text{ml}$) und in 2 Fällen in den Tunnel ($0.02\pm 0.01\text{ml}$) deponiert.

IV. DISKUSSION

4.1 Regulierung der Grabeaktivität

Die Anzahl der Versuche in denen eine Grabeaktivität beobachtet werden konnte, war abhängig von der Größe der Gruppe. Gruppen mit 1 Tier oder 2 Tieren zeigten in nur drei viertel der durchgeführten Versuche eine Grabeaktivität, während bei großen Gruppengrößen in allen Versuchen gegraben wurde. Vermutet wird, dass dieser Unterschied durch einen Mangel an sozialen Interaktionen in kleinen Ameisengruppen zustande gekommen ist. Die Anzahl der Versuche in denen gegraben wurde, wurde jedoch nicht nur durch die Gruppengröße beeinflusst, sondern hing auch davon ab welche Struktur den Ameisen präsentiert wurde. Vor allem in den Strukturen, in denen die Ameisen keinen Platz zur Verfügung hatten, wie zum Beispiel bei einer mit Pilz gefüllten Kammer, konnte eine erhöhte Grabebereitschaft beobachtet werden. War das Platzangebot dagegen erhöht, so reduzierte sich die Anzahl der Versuche in denen gegraben wurde. Dies könnte ein Hinweis darauf sein, dass das vorhandene Platzangebot ein Kriterium darstellt nach dem sich die Ameisen richten, um die Grabeaktivität zu regulieren.

Ameisen, die zu Beginn des Versuches auf unterschiedliche Anfangsbedingungen wie auf einen Tunnel, eine leere Kammer oder eine mit Pilz gefüllte Kammer trafen, konnten sich erst einmal nur in der Struktur aufhalten, wodurch ein weiteres Fortbewegen sowie auch die Pflege des Pilzes behindert wurden. Da sie daraufhin in den meisten Fällen anfangen zu graben, scheint der Platz, der den Tieren zur Verfügung stand, nicht ausreichend gewesen zu sein. Das insgesamt gegrabene Volumen unterschied sich allerdings nicht in Abhängigkeit von der vorgegebenen Struktur, wurde aber umso größer je mehr Ameisen sich in einer Gruppe befanden. Dabei verlief der Anstieg ab einer Gruppengröße von 2 Tieren proportional. War andererseits genügend Platz vorhanden, so wurde die Grabeaktivität reduziert. Dies kann man daran erkennen, dass das ausgegrabene Volumen bei 12 Tieren am zweiten Tag niedriger war als am ersten Tag sowie anhand der Versuche, in denen jeweils 10 Ameisen mit unterschiedlichen Kammervolumina konfrontiert worden waren. Präsentierte man ein Kammervolumen von 1.41ml, das etwas größer war als das Anfangsvolumen bei unterschiedlichen Gruppengrößen, und ein Kammervolumen von 3.14ml, was ungefähr dem vergrößerten Endkammervolumen bei 12 Tieren entsprach, so konnte man bei 3.14ml eine geringere Grabeaktivität erkennen. Zwar waren die Kammern in diesen Experimenten zu Beginn leer, doch die Tiere trugen in beiden Fällen gleich viel Pilz ein, weswegen sich die Pilzvolumina in den Kammern auch nicht unterscheiden. Dadurch hatten die Ameisen in der 3.14ml Anfangskammer mehr Platz, der ausreichte, um nicht oder nur bedingt mit dem Graben anzufangen. Dies bedeutet, wie auch schon von anderen Autoren beschrieben (Halley et al. 2005, Buhl et al. 2004, Rasse und Deneubourg 2001), dass die Nestgröße der Koloniegröße angepasst wird,

indem die Ameisen anfangen und aufhören zu graben wenn der freie Platz sich verringert oder zunimmt.

Auffallend aber war, dass 12 Tiere nach 48h ein Volumen von 9.19ml ausgegraben hatten und die Grabeaktivität zwar reduziert aber noch nicht beendet war, während 10 Tiere bei einem Volumen von 3.14ml noch nicht zum Graben animiert wurden. Es konnte also gezeigt werden, dass dieses Volumen ausreicht, um nicht mit dem Graben anzufangen. Die Frage, die sich dann allerdings stellt ist, hätten die 12 Tiere bei diesem Volumen nicht auch aufhören müssen? Eine Erklärung könnte darin liegen, dass die Tiere für das Beginnen und das Beenden des Grabens unterschiedliche Schwellenwerte besitzen. So würde das Unterschreiten eines bestimmten Schwellenwertes das Graben initiieren, das Überschreiten desselben Wertes es aber nicht beenden. Sondern die Tiere würden erst dann aufhören zu Graben, wenn der Wert um ein vielfaches Größer ist. Dies könnte insofern von Vorteil sein, da dadurch ein etwas größeres Nest entstehen würde, womit die Kolonie noch Platz zum Wachsen hat, bevor das Graben neu initiiert wird.

Rasse und Deneubourg (2001) vermuteten bei der Regulation der Nestgröße bei *Lasius niger*, dass die Individuendichte der Faktor ist, der die Grabaktivität reguliert. In ihren Untersuchungen ließen sie Ameisengruppen mit 25, 50 und 100 Arbeiterinnen in einer Lehmbox graben und protokollierten den täglichen Lehmaushub. Dadurch stellten sie fest, dass ab einer bestimmten Nestgröße der Zuwachs im Nestvolumen minimal oder nicht mehr existent ist, woraus sie schlussfolgerten, dass die Nestgröße der Koloniegröße angepasst wird. Zur Überprüfung der Hypothese, wurde, nachdem eine Kolonie ihr Nest ausgegraben hatte, die Anzahl an Ameisen erhöht. Dadurch fingen die Ameisen wieder an zu graben und es wurde ein Volumen in Abhängigkeit von der Ameisenzahl ausgegraben. Das heißt, die Nestgröße wurde erneut der Koloniegröße angepasst. Der Gegenteil bestand darin, die Ameisen aus einem bestehenden Nest heraus zu sammeln und entweder in ihr eigenes Nest oder in ein fremdes, schon bestehendes Nest gleicher Größe zurückzusetzen. Dabei konnte gezeigt werden, dass die Ameisen in beiden Fällen nicht zu graben anfangen, was heißt, dass das Nest groß genug und das Signal es zu vergrößern nicht vorhanden war. Jones (1979) argumentierte dagegen, dass eine Nestvergrößerung ohne direkten Populationsdruck stattfindet. Es wurde beobachtet, dass die Termiten ihr Nest erweitern, obwohl sich schon zusätzlicher, unbenützter Karton auf dem Nest befindet. Wurde dieser allerdings entfernt, so begannen die Termiten sofort den fehlenden Karton wieder aufzubauen. Deshalb wurde argumentiert, dass die Nestvergrößerung selbst zwar ohne direkten Populationsdruck stattfindet, dass aber ein minimales Nestvolumen vorhanden sein muss. Dies könnte aber auch durchaus bedeuten, dass, wie oben postuliert, die Nestgröße nicht exakt der Koloniegröße angepasst, sondern größer angelegt wird. So kann das Entfernen des „Überschüssigen“ Kartons eine Reduzierung des freien zur Verfügung stehenden Platzes bedeuten, der, wie hier gezeigt werden konnte, eine Nestvergrößerung auslöst oder beendet.

Betrachtet man die individuelle Grabeleistung der Tiere, so unterscheidet diese sich nicht, wenn sie auf unterschiedliche, bereits existierende Anfangsbedingungen stoßen. Allerdings konnte durch unterschiedliche Gruppengrößen gezeigt werden, dass die individuelle Grabeleistung von einem einzelnen, isoliert grabenden Tier geringer war als die einer Gruppe von zwei Tieren. Dies widerspricht den Ergebnissen von Sudd (1971, 1972), der gezeigt hat, dass eine Gruppe mit zwei Ameisen insgesamt weniger gräbt als ein einzelnes Tier. Bestätigt aber die Ergebnisse von Grassé (1946), Chen (1937) und Imamura (1982), die davon ausgehen, dass die Anwesenheit einer weiteren Nestgenossin stimulierend auf die Aktivität der anderen wirkt. Die individuelle Grabeleistung wurde aber sowohl in ihren als auch in den hier gezeigten Untersuchungen durch eine weitere Erhöhung der Gruppengröße nicht weiter gesteigert. Somit könnte der hier gezeigte proportionale Anstieg der allgemeinen Grabeaktivität dadurch zustande kommen, dass sich alle Tiere in einer Gruppe mit der gleichen Leistung am Graben beteiligen. In Voruntersuchungen an *Atta colombica* Arbeiterinnen, die in einer Gruppe von 8 Tieren über einen Zeitraum von 3h einzeln beobachtet wurden, grub jedoch jeweils nur 1 Tier kontinuierlich, während sich weitere 3 bis 4 Tiere eher sporadisch beteiligten. Die restlichen Arbeiterinnen der Gruppe befanden sich entweder in Ruhe, was als stehen bleiben und keine Aktivität zeigen definiert wurde, beim Putzen oder in Bewegung, ohne dabei Partikel zu transportieren. Zwar wurde dieser Versuch nur zweimal durchgeführt und die Ameisen befanden sich zum Graben in einem nicht repräsentativen Kontext, dennoch konnte in diesen Voruntersuchungen eine nicht maximale Beteiligung gezeigt werden, wie sie auch schon vielfach für andere Aufgaben beschrieben wurde (Robinson 1992, Gordon 1996, Visscher 1983, Moore et al. 1987). Demnach ist anzunehmen, dass sich innerhalb einer Gruppe nur ein bestimmter Anteil der Tiere mit dem Graben beschäftigt, wodurch eine Arbeitsteilung entsteht, bei der die restlichen Gruppenmitglieder andere Aufgaben übernehmen oder sich in Ruhe befinden können, um als Austauscharbeiterinnen zu fungieren (Robinson 1992). Ob und inwiefern sich dann die individuelle Grabeleistung ändert hängt davon ab wie viele Tiere sich am Graben beteiligen. Beteiligt sich unabhängig der Gruppengröße ein jeweils gleicher Prozentsatz (Dornhaus et al. 2009), so reduziert sich die Anzahl der grabenden Tiere, die individuelle Grabeleistung verändert sich aber nicht. Variiert dagegen das Verhältnis von Grabenden zu Nichtgrabenden, da sich nur eine bestimmte maximale Zahl an Tieren in der Struktur am Graben beteiligen kann, so nimmt die individuelle Grabeleistung mit zunehmender Gruppengröße zu.

4.2 Kammvergrößerung und das Anlegen von Tunnel

Die Nestgröße wird also der Koloniegröße angepasst. Dabei kann entweder eine neue Kammer gegraben, eine existierende vergrößert oder ein Tunnel angelegt werden. Die Entscheidung ob eine Kammer vergrößert oder neu angelegt wird, hängt jedoch nicht von

den schon bestehenden Strukturen ab. So konnte nur das Anlegen von einem Tunnel beobachtet werden als die Tiere entweder auf einen Tunnel oder auf eine leere Kammer trafen. Auch Sudd (1970, 1970) zeigte in seinen Arbeiten, dass isoliert grabende Ameisen einen bereits existierenden Tunnel nur verlängerten, ohne dabei eine Kammer anzulegen. Eine Kammer, wurde in den Experimenten hier, erst dann vergrößert, wenn diese komplett mit Pilz gefüllt war, womit der Pilz einen speziellen Stimulus darstellt, der eine Kammervergrößerung auslösen kann.

Da die Kammern jedoch komplett mit Pilz gefüllt waren und die Tiere sich somit nicht fortbewegen konnten, kann auch der Platzmangel in Kombination mit dem Pilz die Vergrößerung initiieren. So wurden die Kammern umso mehr vergrößert, je mehr Tiere sich in der Gruppe befanden. Allerdings unterschieden sich die Kammergrößen nicht zwischen den Gruppen mit 2 und 6 Tieren und zwischen den Gruppen mit 2 und 12 Tieren. Ferner wurden die Kammern bei 12 Tieren nicht in Relation zur Gruppengröße vergrößert. Somit wurden die Kammern durch Erhöhung der Ameisenzahlen zwar größer angelegt, aber nicht der Gruppengröße angepasst. Dies lässt vermuten, dass die Kammern so lange vergrößert werden, bis die Ameisen, die sich gleichzeitig am Graben beteiligen, genügend Platz haben. Die Zahl der sich am Graben beteiligenden Ameisen nimmt jedoch mit steigender Gruppengröße zu, weswegen die Kammern bei großen Ameisenzahlen größer wurden. Ist durch das Graben genügend Platz entstanden, so wird die Kammer nicht weiter vergrößert, was man zum einen daran erkennen konnte, dass sich die Kammergröße am 2. Versuchstag kaum oder gar nicht mehr veränderte. Zum anderen, anhand der Versuche in denen zwei unterschiedliche Kammergrößen präsentiert wurden. Hier entsprach das Anfangskammervolumen von 1.41ml in etwa dem bisherigen Kammervolumen und diente als Kontrollversuch. Nachdem die Ameisen den Pilz eingetragen hatten, fingen sie an, die Kammer zu vergrößern und erreichten Kammergrößen, wie sie bei 12 Tieren vorgefunden wurden. Wurde den Ameisen allerdings eine Anfangskammer präsentiert, die größer war als die Endkammer bei 1.41ml, so wurde, nachdem auch dort der Pilz eingetragen worden war, die Kammer entweder kaum oder gar nicht vergrößert. Somit fangen die Ameisen an die Kammer zu vergrößern, wenn Pilz vorhanden und das Platzangebot für sie reduziert ist und hören auf, wenn durch die Vergrößerung mehr Platz zur Verfügung steht. Aber anders als erwartet entstand nicht ein definierter Abstand zwischen Pilz und Kammerwand, sondern die Kammern wurden in Abhängigkeit von der Zahl gleichzeitig grabender Tiere vergrößert, die mit steigender Gruppengröße zunahm.

Ähnlich wie bei der Kammervergrößerung verhielt es sich mit dem Anlegen der Tunnel. Nachdem die Tiere die Kammern genügend vergrößert hatten, wurde in den meisten Fällen am unteren Rand der Kammer ein Tunnel angelegt. Das angelegte Tunnelvolumen wurde in den Versuchen, in denen das Platzangebot in der Kammer reduziert war, umso größer je mehr Tiere sich in der Gruppe befanden. Diese Zunahme

zeichnete sich dadurch aus, dass die Tunnel sowohl breiter als auch länger wurden, wobei die Tunnellänge ab einer Gruppengröße von 2 Tieren proportional anstieg. Somit wurde durch das Anlegen der Tunnel die Nestgröße der Koloniegröße angepasst. Anders als bei der Kammervergrößerung jedoch gab es vom 1. auf den 2. Tag keine Änderung im ausgegrabenen Volumen. Ein reduziertes oder gar kein Tunnelgraben konnte erst beobachtet werden, wenn die Grabeaktivität durch die Präsenz einer großen Kammer sowieso schon reduziert war. Somit konnte zwar gezeigt werden, dass ein Tunnel angelegt wird, wenn der Platz für die Gruppe innerhalb des Nestes zu klein ist, aber es konnte nicht gezeigt werden, dass die Tiere bei einem genügend großen Platzangebot das Anlegen der Tunnel beenden. Dies könnte dadurch erklärt werden, dass die Tunnel zwar im Verhältnis zur Gruppengröße verlängert wurden, dass der gegrabene Platz für die Gruppe jedoch noch nicht ausreichte. Von daher stellt sich die Frage, ob das Tunnelgraben beendet worden wäre, wenn der Versuch länger als 48h gedauert hätte. Wie unter Punkt 1 der Diskussion schon erwähnt, konnte in diversen Untersuchungen eine Abhängigkeit der Nestgröße von der Koloniegröße gezeigt werden (Rasse und Deneubourg 2001, Halley et al. 2005, Buhl et al. 2004). Die Ameisen wurden zu unterschiedlichen Gruppengrößen in eine mit Lehm gefüllte Box platziert und es wurde das ausgegrabene Volumen protokolliert. Dabei konnte ein logarithmisches Nestwachstum beobachtet werden, was heißt, dass der Zuwachs im Nestvolumen ab einer bestimmten Nestgröße minimal oder nicht mehr vorhanden war. Dies lässt vermuten, dass eine Reduzierung der Grabeaktivität über die Zeit durch ein vermindertes Tunnelgraben zustande kommen könnte, da die hier gezeigte Kammervergrößerung schon nach dem 1. Tag beendet wurde.

Gleichzeitig mit dem Vergrößern der Kammern bzw. mit dem Anlegen der Tunnel fingen die Ameisen an die ausgegrabenen Lehmartikel in den jeweiligen Strukturen zu deponieren. Dies hatte bei der Kammervergrößerung zur Folge, dass je größer das Kammervolumen war, desto mehr Partikel dort deponiert wurden, wobei große Kammervolumina bei 6 Tieren vor allem aber bei 12 Tieren vorkamen. Durch die Einlagerung der Lehmartikel wurden die Kammern nachträglich wieder in ihrer Größe reduziert, wodurch bei 12 Tieren eine Kammergröße entstand, die sich nicht mehr von der bei 2 und 6 Tieren unterschied. Da die Größe einer Kammer jedoch nicht nur von der Anzahl an Ameisen in einer Gruppe abhängt, sondern auch mit dem Pilzvolumen variiert, wurden die Kammern durch die Einlagerung der Lehmartikel im Nachhinein besser dem Pilzvolumen angepasst. Ebenso wie bei der Kammer wurden auch in den Tunnel Lehmartikel deponiert, wodurch sich die Tunnelbreite reduzierte. Somit war der Tunnel bei 2 Ameisen zwar immer noch breiter als bei 1 Ameise, die bei 6 und 12 Tieren wurden jedoch auf die Tunnelbreite bei 2 Tieren reduziert. Daraus lässt sich, wie vorher schon erwähnt, schließen, dass sich in einer größeren Gruppe mehrere Tiere gleichzeitig am Graben beteiligen, wodurch sowohl eine größere Kammer als auch ein breiterer Tunnel entsteht. Dieser Platz wird allerdings im Nachhinein nicht benötigt, da sich wahrscheinlich

nicht alle Tiere der Gruppe gleichzeitig in einer der beiden Strukturen aufhalten. Um eventuell Energie oder Zeit beim Transportieren zu sparen, wird der Platz von den Ameisen benutzt um dort die eben ausgegrabenen Lehmartikel zu deponieren. Dadurch entsteht ein mittlerer Abstand vom Pilz zur reduzierten Kammerwand von 0.64cm sowie eine Tunnelbreite von 0.75cm, was den Ameisen wahrscheinlich genügt um aneinander vorbei laufen zu können.

4.3 Entstehung der Neststrukturen

Es konnte also gezeigt werden, dass Ameisen anfangen ein Nest zu vergrößern, wenn der Platz für sie innerhalb des Nestes reduziert ist und aufhören, wenn genügend Platz zur Verfügung steht. Wie die Tiere den zur Verfügung stehenden Platz allerdings bewerten, bleibt weiterhin offen. Eine Möglichkeit wäre jedoch, dass sie die Populationsdichte, die bei einem erniedrigten Platzangebot erhöht und bei einem erhöhten Platzangebot erniedrigt ist, durch Unterschiede in der CO₂- oder Pheromonkonzentration oder durch Ameisen-Ameisen Interaktionen abschätzen (Buhl et al. 2004, Cox und Blanchard 2000, Greene und Gordon 2007). Die Entscheidung, ob beim Graben eher die Kammer vergrößert oder Tunnel angelegt werden, hängt jedoch von der Stimuluskombination ab. So bewirkt ein Platzmangel, ausgelöst durch eine, relativ zur Nestgröße, große Zahl an Arbeiterinnen, das bereits existierende Tunnel verlängert oder neue angelegt werden. Während eine Kammer nur vergrößert wird, wenn Pilz vorhanden und der Platz in der Kammer zu gering ist. Der Pilz wird dabei als Vorlage benutzt, was auch schon beim Bau der Königinnenkammer bei den Termiten *Macromtermes subhyalinus* (Brunisma 1979), bei der Seitenwandbildung bei *Leptothorax tuberointerruptus* (Franks und Deneubourg 1997) und als Model bei der Wabenbildung der Honigbiene (Johnson 2009) gezeigt werden konnte. Die Insekten nutzen dabei Schablonen, die in der Umgebung in der Form physikalischer oder chemischer Heterogenitäten vorliegen, um das Bauen räumlich zu organisieren (Theraulaz et al. 1998).

In beiden Fällen wäre jedoch vorstellbar, dass sich die Grabeaktivität aufgrund eines selbstorganisierten Prozesses etabliert. Demnach beteiligen sich nur Tiere am Graben, die sich zum Zeitpunkt des Stimulus in der Nähe befinden. Dadurch könnten sie den Stimulus entweder selbst wahrnehmen oder würden durch die Interaktion mit schon grabenden Tieren zum Graben aktiviert werden. Inwiefern Ameisen zu einem Grabeort rekrutiert werden, wurde bisher nur ansatzweise untersucht. So fand man bei Termiten, dass sie ihre Lehmartikel mit Pheromonen markieren (Brunisma 1979). Ein Grabepheromon, das die Grabestelle markiert, wurde bei Ameisen von Wilson (1958) vermutet, konnte aber noch nicht nachgewiesen werden. Da allerdings an dieser Stelle gegraben wird, wäre nicht wie bei den Termiten die Stelle des Bauens markiert, sondern die dann mit Pheromon markierten Lehmartikel würden im Nest verteilt oder ausgetragen werden und dadurch andere Stellen

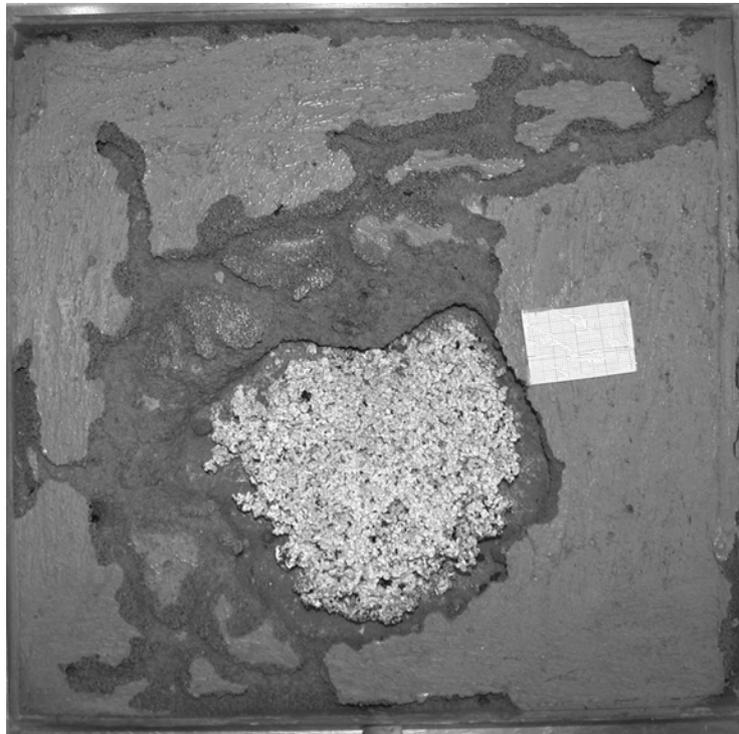
markieren. Auch ein Trailpheromon innerhalb des Nestes, um Arbeiterinnen zu der Stelle zu rekrutieren, ist eher unwahrscheinlich, denn im Nest ist die Anzahl an Individuen immer hoch und die Ameisen müssen nicht, wie beim Blättersammeln, zu neuen, noch unbekanntenen Stellen rekrutiert werden. Pielström (2008) konnte jedoch zeigen, dass *Atta colombica* Arbeiterinnen beim Graben mit Hilfe ihres Stridulationsorgans Substratschall erzeugen, der im Boden weitergeleitet und als Nahrekrutierungssignal verwendet werden kann. Diesem Vervielfältigungsprozess wird jedoch unabhängig davon, wie Ameisen zum Graben animiert werden, entgegengewirkt, indem sich nur eine bestimmte Anzahl daran beteiligen kann. Dies hängt zum einen von der Größe der Gruppe ab, wodurch gewährleistet wird, dass gleichzeitig auch noch andere Aufgaben übernommen werden können (Detrain und Deneubourg 2006). Zum anderen durch eine maximale Zahl an Grabeplätze, die limitierend auf die Beteiligung wirkt und somit das System stabilisiert. Ist dann durch das Graben genügend Platz entstanden so hören die Tiere auf zu graben, wobei sie durch die Interaktion mit Ameisen, die andere Aufgaben ausführen, beeinflusst werden können (Gordon und Mehdiabadi 1999). Oder aber die Tiere bewerten den Stimulus nach einer bestimmten Zeit oder verbrauchten Energieeinheit von neuem. Ist dann der Stimulus noch vorhanden, so wird das Graben fortgesetzt oder eine andere Arbeiterin übernimmt. Ist der Stimulus jedoch nicht mehr vorhanden, so wird das Graben beendet. Die Kammern und die Tunnel werden dann umso größer und umso breiter je mehr Tiere sich gleichzeitig am Graben beteiligen. Dadurch entsteht eine Überkompensation in der Größe, der durch Einlagerung von Lehmteilchen entgegengewirkt wird. Dabei stellt das Deponieren von einem Lehmteilchen einen Stimulus für eine weitere Ameise dar, um auch dort ihre Lehmteilchen zu deponieren, wodurch es wieder zu einer Vervielfältigung kommt bis letztendlich der Abstand, den die Ameisen benötigen, um eventuell aneinander vorbei laufen zu können, erreicht ist und limitierend wirkt. Dieser von Grassé (1959) als *Stigmergy* bezeichnete Mechanismus, bei dem durch eine einzige Handlung eines Insekts eine kleine Veränderung in der Umgebung resultiert, die die Handlungen weiterer Insekten beeinflusst, stellt die indirekte Interaktion der Individuen über die Umgebung dar und wird im Kontext des Grabeverhaltens oftmals mit Selbstorganisation kombiniert (Theraulaz et al. 1998).

Unterschiedliche Neststrukturen können somit entstehen, indem die Individuen auf unterschiedliche Stimuli in ihrer Umgebung reagieren, wobei sie über die Neststruktur selbst und über das Deponieren der Lehmteilchen indirekt miteinander interagieren. Inwiefern direkte Interaktionen, wie zum Beispiel Ameisen-Ameisen Kontakte, zum Abschätzen von unterschiedlichen Populationsdichten bei einem erhöhten oder reduzierten Platzangebot erforderlich sind, ist jedoch noch unklar.

Kapitel 4

Koloniestadium:

Regulierung der Pilzkammergröße bei
Acromyrmex lundii



Kurzbeschreibung

Die Nester der Blattschneiderameisen bestehen aus Kammern, in denen entweder der symbiotische Pilz oder der Abfall deponiert wird, und aus Tunneln, die die Kammern miteinander verbinden. Untersucht wurde in adulten *Acromyrmex lundii* Nestern wie die Größe der Pilzkammer reguliert wird. Als mögliche Kriterien für eine Kammervergrößerung wurden sowohl das vorhandene Pilzvolumen als auch die Anzahl an Ameisen in Betracht gezogen. Arbeiterinnen konnten dazu einen Pilz, der außerhalb einer künstlichen Nestarena platziert wurde, in diese Eintragen und eine kleine, vorgegebene Kammer nach eigenen Kriterien vergrößern. Um die Faktoren zu identifizieren nach denen sich die Arbeiterinnen richten, wurden zwei Versuchsreihen durchgeführt. Zuerst wurde der Einfluss des Pilzvolumens durch Experimente mit unterschiedlichen Pilzvolumina, aber konstanten Arbeiterinnenzahl untersucht. In einer weiteren Versuchsreihe wurde dann der Einfluss der Arbeiterinnenzahl überprüft, indem das Pilzvolumen konstant gehalten und die Ameisenzahlen variiert wurden.

Es konnte beobachtet werden, dass die Kammern umso mehr vergrößert wurden je mehr Pilzvolumen zu Beginn geboten war. Die Anzahl an Ameisen dagegen hatte keinen Einfluss auf die Kammergröße. Somit scheint das Pilzvolumen beim Bau der Pilzkammer als Vorlage zu dienen, welche das Grabeverhalten räumlich organisiert. Die Anzahl an Ameisen dagegen bewirkte, dass umso mehr Gangvolumen angelegt wurde je größer die Kolonie war. Dadurch nahm sowohl das insgesamt ausgegrabene Lehmvolumen als auch die Größe des Nestes mit der Größe der Kolonie zu. Da für die Ameisen der zur Verfügung stehende Platz mit dem Eintragen des Pilzes sowie durch die Anzahl an Ameisen selbst reduziert wird, ist zu vermuten, dass die Kammer- sowie die Nestvergrößerung über die Individuendichte reguliert wird. Demnach würden die Tiere anfangen zu graben, wenn die Individuendichte über einen Schwellenwert ansteigt und aufhören, wenn die Dichte wiederum unter diesen Schwellenwert fällt. Allerdings scheint die Grabeaktivität nicht nur über die Individuendichte, sondern zusätzlich noch durch ein rhythmisches Graben in der Nacht geregelt zu sein.

1. Einleitung

Ameisen bauen Nester, um sich gegen Feinde zu schützen und um für die Brut, gegebenenfalls den Pilz und die Königin ein geeignetes Mikroklima zu schaffen. Die größten und komplexesten unterirdischen Nester werden von den Blattschneiderameisen gebaut (Weber 1972). Sie können einen Umfang von mehreren Metern erreichen und bestehen in der Regel aus vielen Tunneln und einigen, tief im Erdreich gelegenen Kammern (Jonkman 1980a, b, Moreira et al. 2004, Jacoby 1953, 1955). Dabei stellen die Tunnel die Verbindungen zwischen den Kammern und der Umgebung dar und sind lange, nur wenige Zentimeter hohe Gebilde. Die Kammern dagegen weisen im Allgemeinen eine eher rundlichere Form auf und können sich je nach Art und Gattung sowohl in der Größe, als auch in der Anzahl unterscheiden (Weber 1972, Bonetto 1959). So besitzen die Nester der Art *Atta vollenweideri*, zum Beispiel mehrere Tausend Kammern, die einen Durchmesser von 10 bis 20cm erreichen können (Jonkman 1980a, b), während *Acromyrmex lundii*, Nester baut mit nur einer durchschnittlich 50cm großen zentralen Kammer (Zolessi de und Gonzáles 1978).

In den unterirdisch angelegten Kammern kultivieren die Blattschneiderameisen einen symbiotischen Pilz, der die Hauptnahrungsquelle für die Brut und die Königin darstellt. Sowohl der Pilz als auch die Brut benötigen für ein optimales Wachstum geeignete mikroklimatische Bedingungen. Das heißt, einen Temperaturbereich zwischen 20 – 25°C (Bollazzi und Roces 2002, Powell und Stradling 1986) sowie eine höchst mögliche Feuchtigkeit für den Pilz (Roces und Kleineidam 2000). Die Pilzkammern sollten aufgrund dessen so angelegt werden, dass sie diese optimalen Bedingungen gewährleisten können. Das heißt, die Kammern dürften nicht zu groß angelegt werden, da sich dadurch die Temperatur, Feuchtigkeit als auch die CO₂-Konzentration ändern könnten. Andererseits sollten die Kammern auch nicht zu klein angelegt werden, damit sich der Pilz, der durch das Eintragen von Pflanzenmaterial wächst, noch ausbreiten kann. Wie die Größe einer Pilzkammer reguliert wird, ist noch nicht bekannt und sollte daher im Rahmen dieses Projektes bei der Art *Acromyrmex lundii* untersucht werden. Als mögliche Kriterien für die Vergrößerung einer Anfangspilzkammer wurde sowohl das vorhandene Pilzvolumen als auch die Anzahl an Ameisen in Betracht gezogen. Untersucht wurde der Einfluss des Pilzvolumens, durch Experimente mit unterschiedlichen Pilzvolumina, aber konstanter Arbeiterinnenzahl. In diesem Fall sollten die Kammern dem vorhandenen Pilzvolumen angepasst werden, wodurch sie erst dann vergrößert werden müssten, wenn der Pilz wächst und mehr Platz benötigt. In einer zweiten Versuchsreihe wurde der Einfluss der Arbeiterinnenzahl auf die Kammergröße überprüft, indem ein konstantes Pilzvolumen mit variierenden Ameisenzahlen getestet wurde. Demnach sollten die Kammern, bedingt durch die Arbeitskraft der Tiere, bis zu einem bestimmten Volumen angelegt werden, wodurch sich der Pilz in dieser Kammer ausbreiten könnte.

2. Material und Methoden

Für die Versuche standen drei Kolonien der Art *Acromyrmex lundii* zur Verfügung (B, C, E). Die drei Gründungsköniginnen wurden in der Nähe von Buenos Aires, Argentinien 1993, 1997 und 2004 gefangen und seitdem in einer Klimakammer (25°C; 55 % Luftfeuchtigkeit, 12 h: 12 h-Tag/Nacht-Wechsel) gehalten.

2.1 Versuchsaufbau

Um die Regulierung der Pilzkammergröße zu untersuchen, konnten Arbeiterinnen einen Pilz, der außerhalb einer künstlichen Nestarena platziert wurde, in diese Eintragen und eine kleine vorgegebene Kammer nach eigenen Kriterien vergrößern.

Der Versuchsaufbau (Abb. 4.1) bestand aus einer 30 x 30 x 2cm großen mit feuchtem Lehm gefüllten Plastikbox (Lehmarena). In dem Lehm war mit einem Plastikzylinder ein 80ml Hohlraum ausgespart, der die Anfangskammer darstellte. Von dieser führte ein Gangsystem erst horizontal (2cm) in die Arenamitte und dann vertikal nach oben (2cm) zu einer Öffnung in der Mitte des Arenadeckels. Diese war extern mit einem Schlauchsystem verbunden, welches über eine Verbindungsbox zu einer größeren Plastikbox (2) führte, die wiederum über eine Holzbrücke mit einer weiteren Box (1) verbunden war.

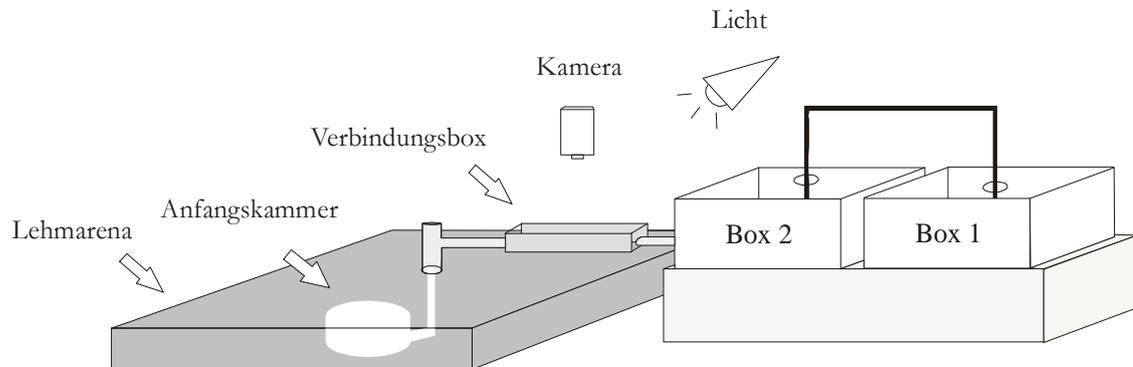


Abb. 4.1: Versuchsaufbau. In einer mit Lehm gefüllten Lehmarena wurde eine 80ml Anfangskammer ausgespart, die über ein Gang-, Schlauchsystem mit einer Verbindungsbox und zwei weiteren Boxen verbunden war. Der Pilz sowie die Ameisen wurden in die Box 1 platziert und die Tiere konnten dann anschließend den Pilz in die Anfangskammer eintragen und sie nach eigenen Kriterien vergrößern.

Der Pilz sowie die Ameisen wurden in die äußerste Box (1) deponiert und die Tiere konnten dann anschließend den Pilz über die Brücke und durch das Schlauch-, Gangsystem in die Anfangskammer eintragen und sie nach eigenen Kriterien vergrößern. Die dabei ausgegrabenen Partikel konnten die Tiere in einer der beiden Plastikboxen (1 und 2) deponieren. Somit entstand ein Verkehr aus Pilzpartikeleintrag und Lehmpartikelaustrag, dessen Dynamik sich in der Verbindungsbox mittels einer Kamera erfassen ließ. Da die

Versuche in der Klimakammer durchgeführt wurden, in der ein 12h:12h-Tag/Nacht Wechsel herrschte, wurde die Verbindungsbox mit einer externen Lichtquelle bestrahlt, um eine Videoaufnahme in Farbe zu ermöglichen. Da aber das „Nest“ im Dunklen gehalten werden sollte, um die natürliche Situation in der Erde wiederzuspiegeln, wurde die Lehmarena mit einem lichtundurchlässigen schwarzen Stoff umhüllt.

Als Futter wurden noch ein Wasser- sowie ein Honigschälchen und etwas Blätter in die Box (1) gelegt. Die Futtermenge wurde dabei so gewählt, dass die Tiere einerseits in der Lage waren Blätter einzutragen, um den Pilz zu versorgen. Andererseits sollte ein Pilzwachstum verhindert werden, um eine Veränderung des Pilzvolumens durch den Eintrag der Tiere besser beobachten zu können.

2.2 Versuchsreihen

Untersucht wurde sowohl der Einfluss des Pilzvolumens als auch der unterschiedlicher Ameisenzahlen auf die Vergrößerung der Anfangskammer. Dazu wurden 1500 Ameisen mit 0ml, 40ml, 80ml, 120ml und 160ml Pilz sowie 750, 1500 und 2500 Ameisen mit jeweils 80ml Pilz auf die Vergrößerung einer 80ml Anfangskammer getestet.

2.3 Versuchsdurchführung

Die Versuche fanden von März 2006 bis Februar 2008 statt. Ein Versuch dauerte vier Tage. Am ersten Tag wurde der Versuch angesetzt und am vierten Tag wurde er beendet und die einzelnen Parameter aufgenommen.

2.3.1 Ansetzen der Versuche am Tag 1

Präparieren der Arenen

Die Arenen wurden mit feuchtem Lehm mit einem Wasseranteil von 19% bis 24% gefüllt. Mit Hilfe eines Plastikzylinders ($r=3.57\text{cm}$, $h=2.0\text{cm}$, $V=80\text{ml}$) wurde in der Mitte der Arena ein Hohlraum geformt, der die bereits vorhandene Kammer repräsentieren sollte. Außerdem wurde von der Kammer ausgehend erst ein horizontaler Gang ($l=2.2\text{cm}$, $r=0.3\text{cm}$, $V=0.62\text{ml}$) in Richtung Arenamitte und von dort ein vertikaler Gang ($h=2.0\text{cm}$, $r=0.3\text{cm}$, $V=0.57\text{ml}$) zur Öffnung im Arenadeckel präpariert.

Ansetzen der Subkolonien

Um sowohl das Pilzvolumen als auch die Zahl der Ameisen genau zu definieren, wurden von den drei großen Mutterkolonien Subkolonien angesetzt. Je nach Versuchsansatz wurden 40ml, 80ml, 120ml oder 160ml Pilz entfernt. Für die Bestimmung des Pilzvolumens wurde eine Methode (Ringmethode) entwickelt, in der mit einem

Messingring ($r=1.0\text{cm}$, $h=0.5\text{cm}$, $V=1.57\text{ml}$) mindestens fünf Proben aus dem Pilz ausgestanzt wurden. Die einzelnen Proben wurden gewogen und anschließend wurde der Mittelwert ermittelt. Anhand des Ringvolumens konnte man errechnen, wie viel Gramm Pilz man abwiegen musste um das gewünschte Pilzvolumen zu bekommen. Diese Methode hatte den Vorteil, dass man die Beschaffenheit des Pilzes berücksichtigen konnte. Ein Pilz hat je nach Alter unterschiedlich große Zwischenräume zwischen den Hyphen. Ein alter Pilz besitzt kleinere Zwischenräume als ein frischer Pilz und hat demnach pro Gramm Gewicht ein kleineres Volumen. Da man aber die Bereiche, in denen die Proben genommen wurden, selbst wählen konnten, konnte auch die unterschiedliche Konsistenz berücksichtigt werden. Das Problem der Methode bestand jedoch in der Instabilität des Pilzes. Wurde eine Probe mit dem Messingring ausgestochen, wurde auf den Pilz ein großer Druck ausgeübt, wodurch sich die Zwischenräume verkleinerten und man unterschiedliche Gewichte für das gleiche Volumen erhielt. Um die Methode dennoch zu standardisieren, wurden für die jeweiligen Volumina die Gewichte, die man nach der Ringmethode erhalten hatte in einem Diagramm aufgetragen (Anhang, Abb. 1), wodurch für das jeweilige Volumen mittels der Ausgleichsgerade ein Gewicht bestimmt werden konnte. Es wurde festgelegt, dass 40ml Pilz 5.6g, 80ml Pilz 11.3g, 120ml Pilz 16.8g und 160ml Pilz 22.5g entsprechen.

Für die Zählung der Ameisen wurden Arbeiterinnen die größer als 4mm waren vor dem Wiegen des Pilzes einzeln aus diesem entfernt und gezählt. Nach Beobachtungen von Wilson (1980) übernimmt die kleinste Arbeiterinnenkaste die Gartenpflege und ist somit für die Beobachtungen des Bauverhaltens weniger relevant. Ferner müsste man für die Zählung der Gärtnerinnen den Pilzgarten völlig zerteilen. Aus diesen beiden Gründen wurden die *Minima*-Arbeiterinnen in der Zählung nicht weiter berücksichtigt. Des Weiteren wurde darauf geachtet, dass sich die abgezählten Ameisen (je nach Versuchsansatz 750, 1500 oder 2500 Tiere) zur Hälfte aus Ameisen zusammensetzten, die sich in den Pilzkästen befanden und zur anderen Hälfte aus Ameisen, die in den Futterarenen waren. Vor der Wiegung des Pilzes wurde die Brut entfernt und anschließend wieder zugegeben, jedoch nicht gezählt.

2.3.2 Aufnahme der einzelnen Parameter am Tag 4

Bestimmung des Pilzvolumens

Nach Beendigung des Versuches wurde die Arena mit den sich darin befindenden Ameisen und dem eingetragenen Pilz für etwa 30-60 min bei -20°C eingefroren. Das Volumen des Pilzes wurde anhand der oben schon erwähnten Ringmethode ermittelt, wofür aus dem Pilz die Brut sowie die größeren Ameisen ($< 12\text{mg}$) vor dem Wiegen entfernt wurden. Durch das Einfrieren bekam der Pilz eine stabilere Form und die Zwischenräume wurden beim Einstechen des Ringes weniger komprimiert. Das Einfrieren

und Auftauen selbst hatte allerdings keinen Effekt auf das Gewicht des Pilzes. Die Volumenbestimmung nach der obigen Methode enthielt trotz des Einfrierens einen quantitativen Fehler, bei dem die Hohlräume in dem Pilz nicht richtig erfasst werden konnten. Um den Fehler quantifizieren und korrigieren zu können, wurde eine Eichgerade erstellt. Hierzu wurden Würfel mit unterschiedlichem Volumen aus dem Pilz ausgeschnitten. Der Pilz wurde dazu vorher auf -72°C tief gefroren. Die ausgeschnittenen Würfel wurden dann erneut eingefroren und anschließend wurde mit der Ringmethode das Volumen ermittelt. In einem Diagramm (Anhang, Abb. 2) wurde das Volumen des Würfels gegen das Volumen, das man durch die Ringmethode errechnet hatte, aufgetragen. Das tatsächliche Pilzvolumen konnte nun mit Hilfe der Geradengleichung $y=0.658x$ ermittelt werden.

Bestimmung des Endkammervolumens und des tatsächlichen Anfangskammervolumens

Das Volumen der Endkammer wurde ermittelt, indem Gips in die Kammeröffnung gegossen wurde. Nachdem der Gips erhärtet war, wurde der angrenzende Lehm entfernt und das Volumen der Gipsabdrücke konnte durch Wasserverdrängung bestimmt werden. Die Gipsformen zeigten jedoch zum Teil erhebliche Höhenvarianzen. Überraschend war, dass alle gemessenen Formen höher als 2.0cm waren, obwohl die Arena selbst nur 2.0cm hoch war. Die Erklärung liegt darin, dass zu Versuchsbeginn mehr Lehm als notwendig in die Arena eingefüllt wurde, weil verhindert werden sollte, dass sich ein Zwischenraum zwischen Arenadeckel und Lehm bildet. Dieser überschüssige Lehm verteilte sich nach Aufsetzen des Deckels ungleichmäßig, da sich der Deckel in der Mitte wölbte. Die Höhenveränderung trat sowohl bei der Anfangskammer als auch bei der Endkammer auf. Da somit das Volumen der Anfangskammer nicht mehr 80ml betrug, musste diese neu ermittelt werden. Hierzu wurden die Höhen der Gipsformen an jeweils vier Stellen mit einer Schublehre gemessen. Durch die Volumenbestimmung eines Zylinders mit der Formel $V = \pi \cdot r^2 \cdot h$ konnte das eigentliche Anfangskammervolumen $MW = 90.57 \pm 4.65\text{ml}$ ermittelt werden.

Im Weiteren wurde der Wasserverlust des Lehms während der einzelnen Versuche ermittelt und die Anzahl an toten Ameisen erfasst, um so einen Überblick über das Befinden der Subkolonien während des Versuchszeitraumes zu erhalten.

Verteilung des ausgetragenen Lehms

Als Maß für die allgemeine Grabeaktivität wurden die Lehmartikel gewogen, die durch das Graben entstanden und von den Ameisen in den beiden Boxen (1 und 2) deponiert worden waren. Jedoch vergrößerten die Ameisen nicht nur die Kammer, sondern legten auch Tunnel an. Um eine Aussage treffen zu können, wie viel Lehmaushub von der Vergrößerung der Kammer oder vom Graben der Tunnel stammte, mussten ferner Vorversuche gemacht werden. Lehm zu Versuchsbeginn befindet sich in einem festen

Zustand, während die Lehmartikel, die von den Ameisen in den Boxen deponiert werden, kugelig und lose sind. In Vorversuchen wurde daher für beide Formen jeweils bestimmt wie viel Gramm 100 Milliliter entsprechen. Anhand dieser Werte konnte man nun die lose ausgetragenen Partikel in einen festen Lehm umrechnen. Subtrahierte man davon das Volumen, das durch die Vergrößerung der Kammer entstanden war, erhielt man den durch das Anlegen von Tunnel entstandenen Lehmaushub.

Videoaufnahmen

In allen Versuchsreihen wurde von jeweils vier oder fünf Versuchen die Verkehrsdynamik in der Verbindungsbox mittels einer Kamera erfasst. Anschließend wurde stündlich für fünf Minuten gezählt wie viel Pilzpartikel in die Lehmarena eintragen und wie viel Lehmartikel zur gleichen Zeit aus der Arena heraus transportiert wurden.

2.4 Statistik

Die Daten waren zuvor mit den Tests nach Shapiro-Wilk und Levene auf Normalverteilung und Varianzhomogenität überprüft worden. Waren die Daten parametrisch so wurde eine Anova mit einem Tukey-HSD für ungleiche Stichprobenzahlen durchgeführt. Waren die Daten zwar parametrisch, aber es konnte keine Varianzgleichheit angenommen werden, so wurde ein Dunnett T 3-Test als Post-hoc durchgeführt. Lag keine Normalverteilung vor, so wurden die Gruppen mit einem H-Test und einem U-Test als Post-hoc miteinander verglichen. Anschließend wurden die Daten Bonferroni korrigiert (4 Tests pro Datensatz: $\alpha=0.0125$).

3. Ergebnisse

3.1 Allgemeine Beobachtungen

Über den Versuchszeitraum hinweg wurde ein Wasserverlust des Lehms zwischen 0.54%-6.13% gemessen und es starben zwischen 10.2%-29.2% der Arbeiterinnen.

Sobald zu Versuchsbeginn der Pilz sowie die Ameisen in die Box 1 gegeben wurden, konnte man innerhalb kurzer Zeit beobachten, dass sich ein Teil der Ameisen in die Lehmarena begab und sofort mit dem Graben anfang. Die ausgegrabenen Partikel wurden dann entweder in Box 2 deponiert oder über die Brücke getragen und auf dem Pilz abgelegt, wahrscheinlich um ihn vor dem Austrocknen zu schützen. Zeitgleich mit dem Beginn des Grabens wurden, meistens sofort, einzelne Pilzstücke in die Lehmarena eingetragen. Während in 48% aller Versuche der Pilz nach spätestens 3 Tagen komplett eingetragen worden war, blieben in den restlichen 52% einzelne Pilzstücke in der Box zurück. Zudem konnte man beobachten, dass die Tiere, nachdem der Pilz eingetragen war,

einzelne Pilzhyphen wieder aus der Lehmarena heraus transportierten und in eine der Boxen ablegten. Der höchste Wert dieses „Pilzabfalls“ wurde bei den 160ml Anfangspilzvolumen erreicht und betrug 22% vom Gesamtpilzgewicht, was 4.2g entsprach.

Zusätzlich zur Veränderung der Kammergröße, konnte man beobachten, dass die Tiere anfangen Tunnel zu graben (Abb. 4.2). Im Allgemeinen wurden Tunnel von der Kammer aus in alle Richtungen und in unterschiedlicher Anzahl gegraben. Die Tiere gruben auch in vertikaler Richtung, so dass sie an den Arenadeckel stießen und somit in der Lage waren die obere Fläche zu bearbeiten.



Abb. 4.2: Eine Lehmarena zu Versuchende. Die Ameisen hatten den Pilz in die Anfangskammer (gelber Kreis) eingetragen und die Kammer nach eigenen Kriterien vergrößert, zudem Tunnel am Boden und am Deckel der Arena angelegt.

3.2 Regulierung der Pilzkammergröße

Tiere, die ohne Pilz vier Tage lang graben konnten, vergrößerten die Anfangskammer geringfügig auf eine Mediane Größe von 110ml mit einer Spannweite von 80-120ml (Abb. 4.3). Dieser freie Platz wurde in acht von neun Fällen benutzt um ausgegrabene Lehmartikel zu deponieren, weshalb die Kammer am Ende durchschnittlich mit $50 \pm 22\%$ Lehm gefüllt war. Wurde im Gegensatz dazu, zu Beginn des Versuches, 40ml Pilz präsentiert, so wurden die Kammern größer angelegt als ohne Pilz. Ferner wurden die Kammern umso größer je mehr Pilzvolumen zu Beginn geboten wurde. Allerdings gab es keinen Unterschied zwischen den Kammern bei 40ml und 80ml sowie zwischen 120ml und 160ml Anfangspilzvolumen (Kruskal-Wallis H-Test, $H_{(4,N=48)}=38.48$; Post-hoc: Mann-Whitney U-Test und Bonferroni Korrektur, 0ml vs. 40ml: $U=0$, $p < 0.0125$; 40ml vs. 120ml: $U=10.5$, $p < 0.0125$; 40ml vs. 160ml: $U=0$, $p < 0.0125$; 80ml vs. 120ml: $U=11$, $p < 0.0125$; 80ml vs. 160ml: $U=0$, $p < 0.0125$; 40ml vs. 80ml: $U=35$, $p > 0.0125$; 120ml vs. 160ml: $U=21$, $p > 0.0125$).

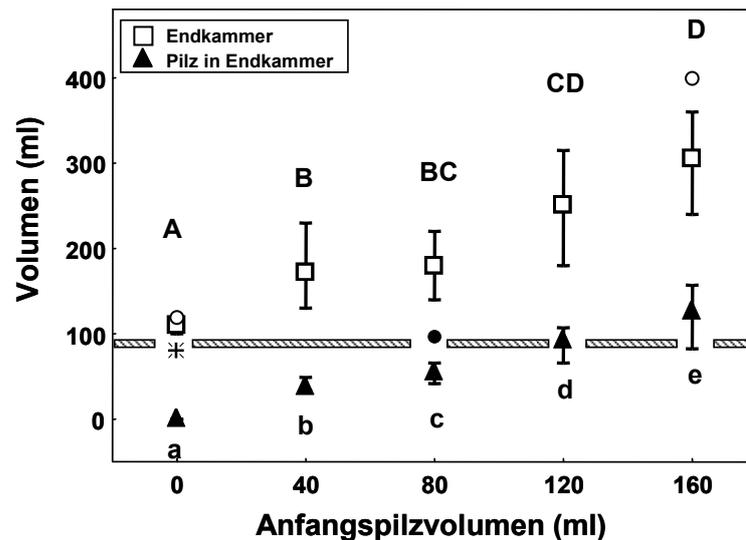


Abb. 4.3: Endkammervolumen in Abhängigkeit von unterschiedlichen Anfangspilzvolumina (0ml, 40ml, 80ml, 120ml und 160ml) bei konstanten Ameisenzahlen (1500 Tiere). Der gestrichelte Balken repräsentiert das Anfangskammervolumen ($MW=90.57\pm 4.65\text{ml}$), das zu Beginn des Versuches geboten und von den Tieren entsprechend vergrößert wurde. Die Daten werden in Median \pm Bereich ohne Ausreißer präsentiert, wobei die Stichprobenzahl bei 0ml, 40ml und 160ml $n=10$ und bei 80ml und 120ml $n=9$ beträgt. Ausreißer (\circ/\bullet) werden als das 1.5-fache und Extremwerte ($*$) als das 3-fache des Interquartilabstandes dargestellt. Messwerte mit gleichem Buchstaben unterscheiden sich nicht signifikant voneinander.

Zeitgleich mit dem Beginn des Grabens begannen die Ameisen Pilzstücke in die schon vorhandene Kammer einzutragen (Abb. 4.3; Dreiecke). Der eingetragene Pilz konnte von den Ameisen in der Kammer unterschiedlich zusammengebaut werden. Die Menge und die Größe an Hohlräumen entschied dann darüber, wie groß das resultierende Pilzvolumen war. So wurde von den 40ml Anfangspilzvolumen durchschnittlich 40ml (Median) eingetragen, was aber in der Kammer auf ein Volumen von 38.76ml (Median) verkleinert wurde. Ähnlich verhielt es sich mit den 80ml, 120ml und 160ml Anfangspilzvolumen. Von diesen wurden jeweils (Median) 80ml, 111.48ml und 153.56ml eingetragen und in der Kammer auf ein Volumen von 56.16ml, 93.59ml und 126.57ml verkleinert. Generell jedoch stiegen mit zunehmendem Anfangspilzvolumen sowohl die eingetragene Menge, als auch das Pilzvolumen in der Kammer an (Kruskal-Wallis H-Test, $H_{(4, N=48)}=43.33, p< 0.0125$).

Somit nimmt also das Kammervolumen in Abhängigkeit von den Pilzvolumen, das sich in der Kammer befand, zu (Abb. 4.4; offene Symbole). Allerdings wurden die Kammern nie komplett mit Pilz gefüllt, sondern die Ameisen ordneten den Pilz so an, dass sich ein Abstand zwischen Pilz und Kammerwand ergab. Dieser wurde anhand eines Photos, das am Ende des jeweiligen Versuches aufgenommen wurde, im Kreis alle 15° gemessen und die Werte pro Versuch anschließend gemittelt. Für die Versuche mit 40ml, 80ml, 120ml und 160ml Anfangspilzvolumen ergab sich somit ein mittlerer Abstand zur

Kammerwand von 1.16cm (Median). Würden die Ameisen demnach die Kammerwand in einem Abstand von 1.16cm zum Pilz anlegen, so würde man Kammervolumina erwarten, die in Abb. 4.4 durch die ausgefüllten Symbole gekennzeichnet wurden. Diese Kammervolumina wurden nach der Formel zur Berechnung eines Zylindervolumens wie unten beschrieben berechnet und befinden sich in dergleichen Größenordnung wie die Kammervolumina, die von den Ameisen gegraben wurden.

$$\text{Formel eines Zylinders: } V = \pi \cdot (r_p + 1.16\text{cm})^2 \cdot h$$

wobei r_p der Radius des Pilzvolumens und h die Höhe der Kammer bzw. der Abstand der Grabearena ist.

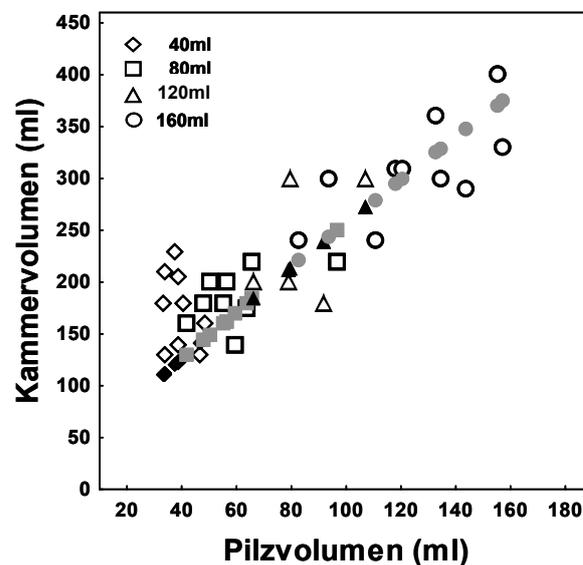


Abb. 4.4: Kammervolumen in Abhängigkeit vom Pilzvolumen für die Versuchsreihen mit 40ml, 80ml, 120ml und 160ml Anfangspilzvolumen. Offene Symbole repräsentieren die Kammervolumina, die von den Tieren gegraben wurden. Geschlossene Symbole stellen die Kammervolumina dar, die ausgehend vom Pilzvolumen mit einem Abstand zur Kammerwand von 1.16cm berechnet wurden.

Ebenso wie das Volumen des Pilzes könnte auch die Zahl an Arbeiterinnen einen Einfluss auf die Regulierung der Pilzkammer haben (Abb. 4.5). Die Kammern, die von unterschiedlichen Ameisenzahlen gebildet wurden, wurden bei 750 Ameisen auf $221 \pm 39\text{ml}$, bei 1500 Ameisen auf $186 \pm 27\text{ml}$ und bei 2500 Ameisen auf $259 \pm 46\text{ml}$ vergrößert, und unterschieden sich nicht in ihrer Größe (Abb. 4.5; Quadrat: Anova, $F_{(2,26)} = 8.64$; Post-hoc: Tukey HSD für ungleiche N, 750 vs. 1500: $p > 0.05$, 750 vs. 2500: $p > 0.05$). Die Ausnahme stellten die Kammern der 1500 Ameisen dar, die kleiner als die der 2500 Ameisen waren (Tukey HSD für ungleiche N, $p < 0.01$).

Allen unterschiedlichen Ameisenzahlen wurde zu Beginn der Versuche ein Anfangspilzvolumen von 80ml präsentiert. Ausgehend davon wurden bei 750, 1500 und 2500 Ameisen durchschnittlich jeweils $72.48 \pm 6.32\text{ml}$, $77.11 \pm 4.87\text{ml}$ und $77.8 \pm 4.24\text{ml}$ eingetragen. Von dieser eingetragenen Menge, wurde aber das Pilzvolumen in der Kammer bei 750 Ameisen und 1500 Ameisen auf einen Mittelwert von $65.34 \pm 9.73\text{ml}$ und $59.72 \pm 15.87\text{ml}$ verkleinert. Nur bei 2500 Ameisen wurde das Pilzvolumen in der Kammer auf $86.9 \pm 27.12\text{ml}$ vergrößert und unterschied sich von dem bei 1500 Ameisen (Abb. 4.5; Dreieck: Anova, $F_{(2,26)} = 5.46$; Post-hoc: Dunnett T-3 Test für keine Varianzgleichheit, 1500 vs. 2500: $p < 0.05$).

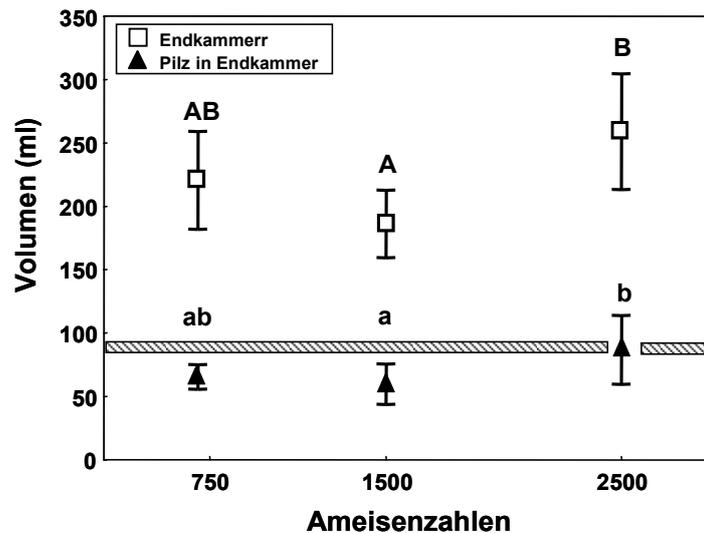


Abb. 4.5: Endkammervolumen in Abhängigkeit von unterschiedlichen Ameisenzahlen (750, 1500 und 2500), aber konstantem Pilzvolumen (80ml). Der gestrichelte Balken repräsentiert das Anfangskammervolumen ($MW=90.57 \pm 4.65\text{ml}$), das zu Beginn des Versuches geboten und von den Tieren entsprechend vergrößert wurde. Die Daten werden in $MW \pm SA$ präsentiert, wobei die Stichprobenzahl bei 750 und 2500 $n=10$ und bei 1500 $n=9$ beträgt. Messwerte mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht signifikant voneinander.

3.3 Arbeitsleistung gemessen am ausgetragenen Lehm

Ameisen, die die Ausgangskammer vergrößerten, legten den ausgegrabenen Lehm in eine der beiden Plastikboxen ab. Dieses Gewicht wurde in allen Versuchen protokolliert und diente als Maß für die Arbeitsleistung der Ameisen. Allerdings stammte der ausgetragene Lehm nicht nur vom Vergrößern der Anfangskammern, sondern entstand auch durch das Anlegen von Tunneln.

1500 Ameisen, die mit unterschiedlichen Anfangspilzvolumina gruben, zeigten eine gesteigerte Grabeleistung, wenn sie Pilz zur Verfügung hatten (Abb. 4.6a; Anova, $F_{(4,43)}=8.01$; Post-hoc: Tukey HSD für ungleiche N, 0ml vs. 80ml: $p < 0.05$; 0ml vs. 120ml: $p < 0.001$; 0ml vs. 160ml: $p < 0.001$). Außer bei 40ml Anfangspilz, bei dem sich das

ausgetragene Lehmvolumen nicht von dem ohne Pilz unterscheidet (Tukey HSD für ungleiche N, $p > 0.05$).

Eine Aufteilung des ausgetragenen Lehms in Lehm, der von der Kammvergrößerung und Lehm, der durch das Anlegen von Tunnel entstand (Abb. 4.6b), verdeutlicht, dass der erhöhte Lehmaushub nur durch eine gesteigerte Kammvergrößerung zustande kam (Anova, $F_{(4,43)} = 42.68$ Post-hoc: Dunnett T-3 Test für keine Varianzgleichheit, $p < 0.05$). Bei allen unterschiedlichen Anfangspilzvolumina wurde gleich viel Volumen an Tunneln angelegt (Anova, $F_{(4,43)} = 1.36$ Post-hoc: Dunnett T-3 Test für keine Varianzgleichheit, $p > 0.05$). Nur bei 160ml Anfangspilz wurde im Schnitt weniger Volumen an Tunneln gegraben, das sich aber statistisch nicht unterscheidet.

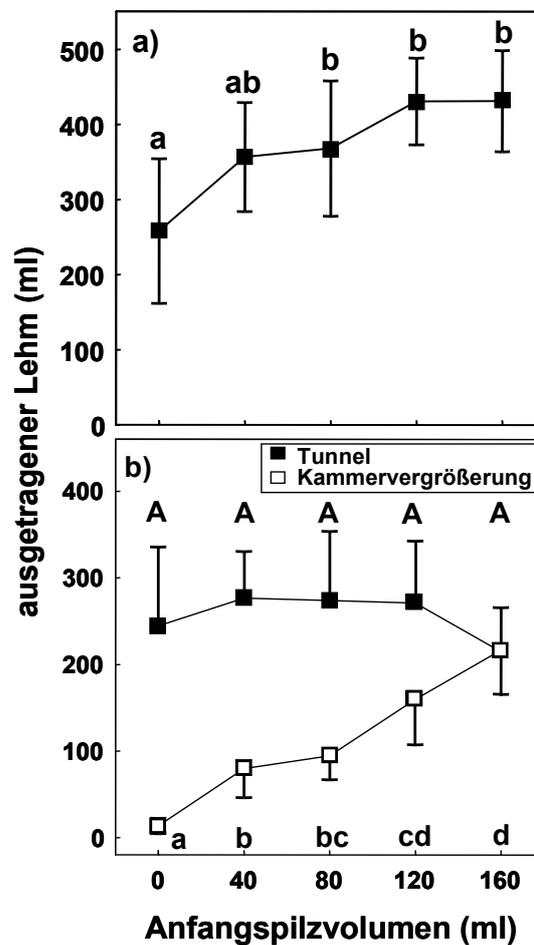


Abb. 4.6: a) Ausgetragenes Lehmvolumen bei unterschiedlichen Anfangspilzvolumen mit jeweils 1500 Ameisen. b) Das ausgetragene Lehmvolumen unterteilte sich in Lehm, der bei der Kammvergrößerung (weiße Balken) und beim Anlegen von Tunneln (graue Balken) entstand. Dargestellt sind jeweils die Mittelwerte (\pm SA) bei einer Stichprobenzahl von $n=10$ bei 0ml, 40ml und 160ml und $n=9$ bei 80ml und 120ml. Messwerte mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht signifikant voneinander.

Anders verhielt es sich bei variierenden Ameisenzahlen mit jeweils 80ml Anfangspilzvolumen (Abb. 4.7a). Während 750 bzw. 1500 Ameisen im Mittel $282.14 \pm 58.69\text{ml}$ bzw. $367.93 \pm 90.19\text{ml}$ Lehm austrugen und sich nicht unterschieden (Anova, $F_{(2,26)}=21.50$; Post-hoc: Tukey HSD für ungleiche N, $p > 0.05$), stieg der Lehmaustrag bei 2500 Ameisen auf durchschnittlich $507.57 \pm 81.84\text{ml}$ an und unterschied sich somit signifikant von den anderen (Tukey HSD für ungleiche N, 750 vs. 2500: $p < 0.001$; 1500 vs. 2500: $p < 0.01$). Da dieser Lehmaustrag gegenüber dem der 750 Ameisen um fast das doppelte gesteigert wurde, wurde die Grabeleistung durch größere Arbeiterinnenzahlen erhöht. Allerdings stieg das ausgetragene Lehmvolumen nicht proportional zur Ameisenzahl an (symbolisiert durch die schwarze Linie in Abb. 4.7a).

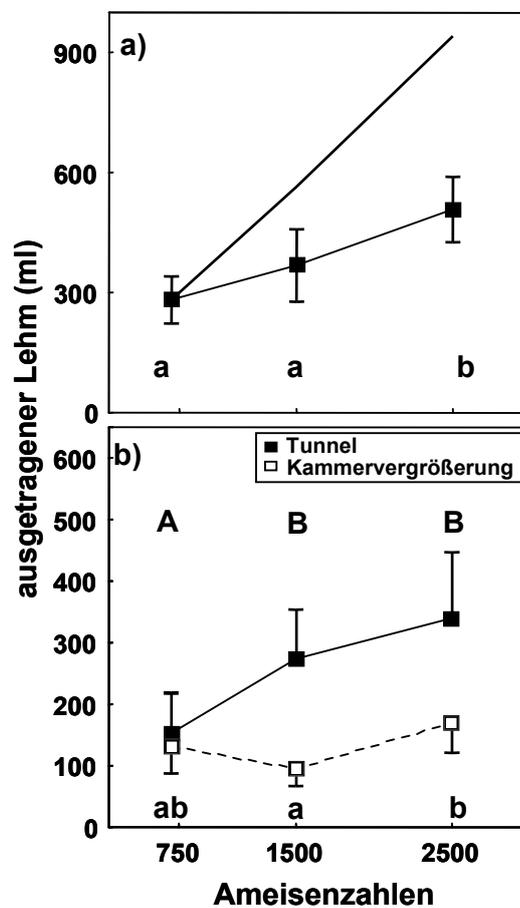


Abb. 4.7: a) Ausgetragener Lehm bei variierenden Ameisenzahlen, mit jeweils 80ml Anfangspilzvolumen. Die Gerade symbolisiert einen proportionalen Anstieg des ausgetragenen Lehmvolumens mit der Ameisenzahl. b) Das ausgetragene Lehmvolumen unterteilt sich in Lehm, der bei der Kammvergrößerung (weiße Balken) und beim Anlegen von Tunneln (graue Balken) entstand. Dargestellt sind jeweils die Mittelwerte (\pm SA) bei einer Stichprobenzahl von $n=10$ bei 750, und 2500 Ameisen und $n=9$ bei 1500 Ameisen. Messwerte mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht signifikant voneinander.

Die Aufteilung des Lehmvolumens (Abb. 4.7b) zeigte, dass sich das Lehmvolumen, entstanden durch die Kammervergrößerung nicht unterscheidet (Anova, $F_{(2,26)}=8.1103$; Post-hoc: Tukey HSD für ungleiche N, 750 vs. 1500: $p > 0.05$, 750 vs. 2500: $p > 0.05$), außer zwischen 1500 und 2500 Ameisen (Tukey HSD für ungleiche N, $p < 0.01$). Allerdings gruben 750 Ameisen im Schnitt $152.83 \pm 65.40 \text{ml}$, 1500 Ameisen $273.62 \pm 80 \text{ml}$ und 2500 Ameisen $339.65 \pm 107.32 \text{ml}$ Lehm durch das Anlegen von Tunneln aus, was zeigt, dass mit zunehmender Ameisenzahl mehr Lehmvolumen durch das Anlegen von Tunneln entstanden ist. Jedoch unterschieden sich auch hier nur die 750 Ameisen von den 1500 und 2500 Ameisen (Anova, $F_{(2,26)}=12.05$; Post-hoc: Tukey HSD für ungleiche N, 750 vs. 1500: $p < 0.05$; 750 vs. 2500: $p < 0.001$).

3.4 Dynamik

Sobald zu Versuchsbeginn die Ameisen und der Pilz in die äußerste Box platziert wurden, fingen die Ameisen wenige Zeit später an Pilzstücke in die schon vorhandene Kammer einzutragen. Zeitgleich mit dem Eintragen von Pilz wurden aber auch Lehmartikel, durch die Vergrößerung der Kammer, aus der Arena transportiert. Abb. 4.8 zeigt den Verlauf der ausgetragenen Lehmartikel bei 1500 Ameisen, die ohne Pilz gruben.

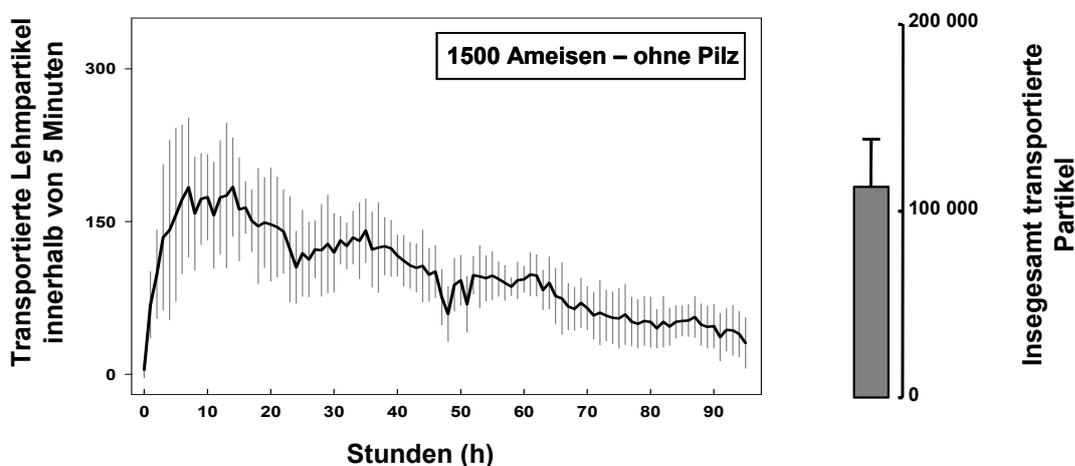


Abb. 4.8: *Links:* Der Verlauf des Lehmpartikelaustrags bei 1500 Ameisen ohne Pilz. Während der vier Versuchstage wurde stündlich die Anzahl der ausgetragenen Lehmartikel für fünf Minuten gemessen. *Rechts:* Die Anzahl der insgesamt gezählten Lehmartikel. Dargestellt sind jeweils $MW \pm SA$ bei einer Stichprobenzahl von $n=4$.

Zu sehen ist ein Anstieg im Lehmpartikelaustrag bis nach 6 Stunden ein Plateau (von 6-18h) von durchschnittlich 167 Lehmpartikeln pro fünf Minuten erreicht wurde. Nach dem ersten Anstieg jedoch reduzierte sich die Anzahl der ausgetragenen Lehmartikel über die Zeit, bis am Ende des Versuches (nach 96h) nur noch 50 Partikel pro fünf Minuten

austragen wurden. Allerdings ist die Abnahme nicht linear, sondern zeigt Schwankungen. Nach 24h und 47h fällt die Kurve jeweils ab, um anschließend wieder anzusteigen. Die Anzahl der insgesamt transportierten Lehmartikel, die während der vier Versuchstage gezählt wurden, betrug durchschnittlich $112\,865 \pm 25\,538$ Stück.

Vergleicht man die Aktivitätsprofile bei den Versuchen mit unterschiedlichen Pilzvolumina, aber konstanten Ameisenzahlen (Abb. 4.9), so zeigen alle den eben beschriebenen Verlauf. Der Lehmpartikelaustrag wird zuerst bis zum Erreichen eines Plateaus gesteigert um dann über die Zeit hinweg wieder abzufallen. Jedoch weichen die einzelnen Aktivitätsprofile etwas von dem allgemeingültigen Verlauf ab. Während die Kurve der ausgetragenen Lehmartikel bei 40ml und 80ml Anfangspilzvolumen innerhalb der ersten 6h relativ steil ansteigt, verläuft der Anstieg bei 120ml und 160ml Anfangspilzvolumen flacher und erreicht erst nach 8h und 12h das erste Plateau. Nach dem ersten Anstieg nimmt in allen Aktivitätsprofilen der Lehmpartikelaustrag über die Zeit hinweg in einem nicht linearen Zusammenhang ab. Die Schwankungen sind dabei in Stärke und Anzahl von Ansatz zu Ansatz verschieden, jedoch am häufigsten je mehr Pilzvolumen anfangs präsentiert wurde. Dies bedingt, einen Unterschied hinsichtlich der generellen Abnahme des Lehmpartikelaustrags. Vergleicht man die durchschnittlich ausgetragenen Partikel nach 60h, so tragen die Tiere mit 40ml Anfangspilz 112 Partikel, mit 80ml Anfangspilz 86 Partikel, mit 120ml Anfangspilz 128 Partikel und mit 160ml Anfangspilz 167 Partikel aus, was zeigt, dass die Austragsraten mit größerem Anfangspilzvolumen länger erhöht bleiben. Diese Unterschiede im Lehmaustrag machen sich allerdings nicht in der Anzahl der insgesamt transportierten Lehmartikel bemerkbar (Anova, $F_{(4,16)}=1.44$, $p > 0.05$). Ebenso unterscheidet sich nicht die Gesamtanzahl bei 1500 Ameisen mit und ohne Pilz (Anova, $F_{(4,16)}=1.44$, $p > 0.05$).

Die Unterschiede im Kurvenverlauf der ausgetragenen Lehmartikel hängen auch mit dem Pilzeintrag zusammen. Der Pilz wurde nicht auf einmal, sondern rhythmisch in mehreren Teilabschnitten eingetragen. Von daher ist zu sehen, dass die Dauer des Pilzeintrags von dem zu Beginn präsentierten Pilzvolumen abhängt. So fand der letzte Pilzpartikeleintrag bei 40ml Anfangspilz nach 22h statt, während der Letzte bei 160ml Anfangspilz erst nach 75h eingetragen wurde. Dies spiegelt sich auch in der Gesamtanzahl der eingetragenen Pilzpartikel wieder. Außer zwischen 40ml und 80ml sowie zwischen 80ml und 120ml Anfangspilzvolumen (Anova, $F_{(3,13)}=24.47$: Post-hoc: Tukey HSD für ungleiche N, 40ml vs. 80ml: $p > 0.05$; 80ml vs. 120ml: $p > 0.05$), unterscheidet sich die Gesamtanzahl der eingetragenen Pilzpartikel zwischen den unterschiedlichen Anfangspilzvolumen (Post-hoc: Tukey HSD für ungleiche N, $p < 0.05$). Im Weiteren ist auffallend, dass die Zunahme des Pilzpartikeleintrags mit einer gleichzeitigen Abnahme des Lehmpartikelaustrags korreliert und ferner eine anschließende Erhöhung des Lehmpartikelaustrags nach sich zieht.

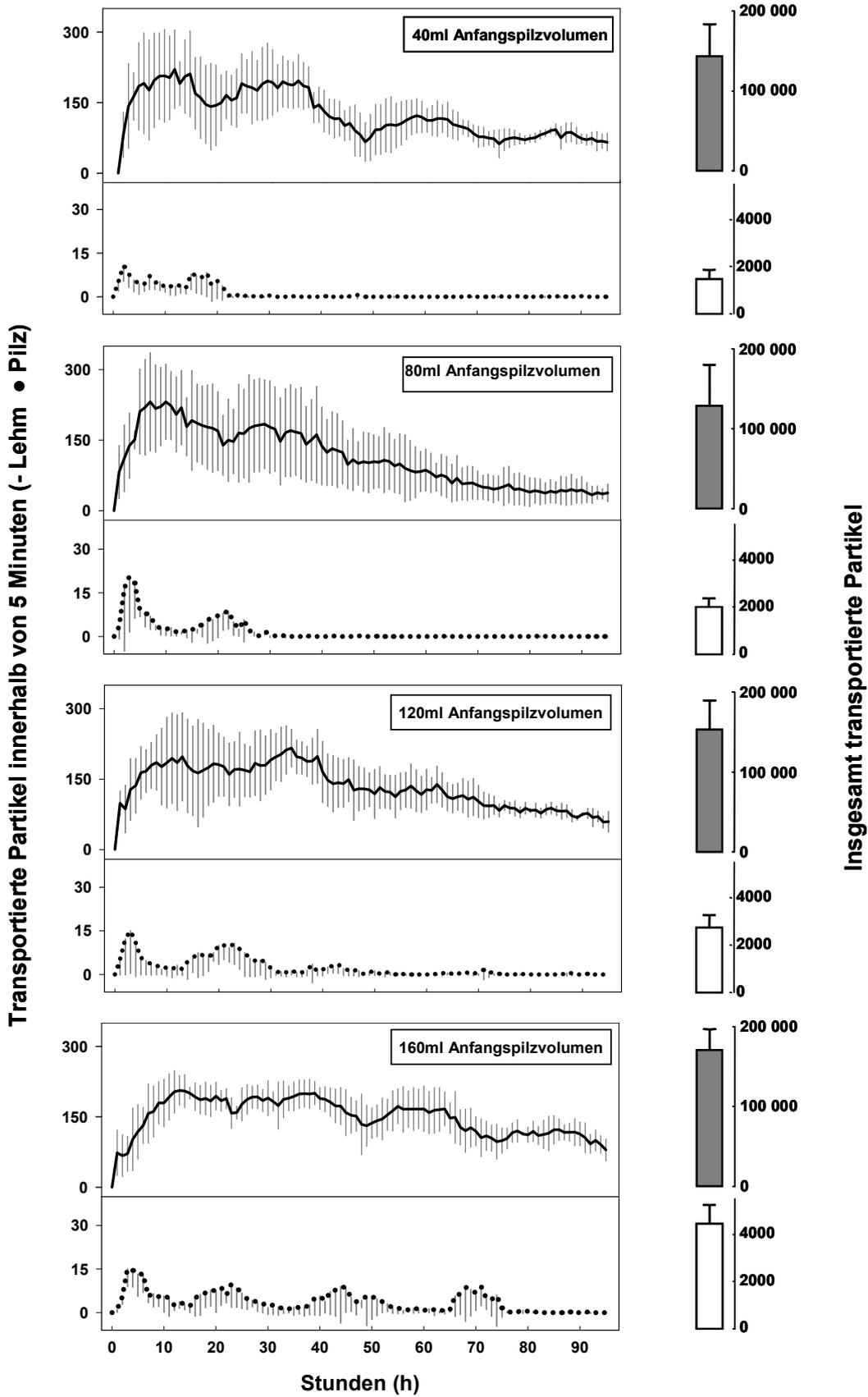


Abb. 4.9: *Links*: Der Verlauf von Lehmpartikelaustrag (durchgezogene Linie) und Pilzpartikeleintrag (gepunktete Linie) bei 40ml, 80ml, 120ml und 160ml Anfangspilzvolumen und jeweils 1500 Ameisen. Während der vier Versuchstage wurden stündlich die Anzahl der ausgetragenen Lehmpartikel und die Anzahl der eingetragenen Pilzpartikel für 5 Minuten gezählt. *Rechts*: Die Anzahl der insgesamt gezählten Lehmpartikel (graue Balken) und Pilzpartikel (weißer Balken). Dargestellt sind jeweils $MW \pm SA$ bei einer Stichprobenzahl von $n=5$ bei 40ml und $n=4$ bei 80ml, 120ml und 160ml.

Auch die Aktivitätsprofile des Lehmpartikelaustrags bei unterschiedlichen Ameisenzahlen aber gleichem Pilzvolumen zeigen den schon beschriebenen allgemein gültigen Verlauf (Abb. 4.10).

Dieser variiert jedoch im Anstieg und im Abfall zwischen den einzelnen Versuchen. Bei 750 Ameisen steigt die Kurve erst relativ steil an und bleibt bis 19h auf dem ersten Plateau ohne danach ein weiteres Plateau zu haben. Bei 1500 Ameisen steigt die Kurve zwar auch relativ schnell an, fällt dann aber nach 14h wieder ab um anschließend wieder etwas anzusteigen. Die Kurve der 2500 Ameisen dagegen steigt langsam an, bleibt über einen längeren Zeitraum erhöht und fällt erst nach 44h wieder ab.

So wie es Unterschiede im Lehmaustrag gab, variierte auch die Anzahl der eingetragenen Pilzpartikel zwischen den unterschiedlichen Reihen. Obwohl den unterschiedlichen Ameisenzahlen zu Beginn des Versuches das gleiche Anfangspilzvolumen geboten wurde, trugen 750 Ameisen den Pilz innerhalb den ersten 10h fast komplett ein und erreichten ein Maximum an eingetragenen Pilzpartikeln von durchschnittlich 37 Stück. 1500 Ameisen und 2500 Ameisen dagegen trugen den Pilz in zwei oder mehreren Teilabschnitten ein und erreichen ein durchschnittliches Maximum von jeweils 20 und 12 Stück.

Allerdings zeigt der Vergleich der insgesamt transportierten Partikel, dass sich sowohl die Gesamtanzahl der Lehmpartikel als auch die der Pilzpartikel bei unterschiedlichen Ameisenzahlen nicht unterscheiden (Lehmpartikel: Anova, $F_{(2,10)}=1.31$, $p>0.05$; Pilzpartikel: Anova, $F_{(2,10)}=3.56$; $p>0.05$).

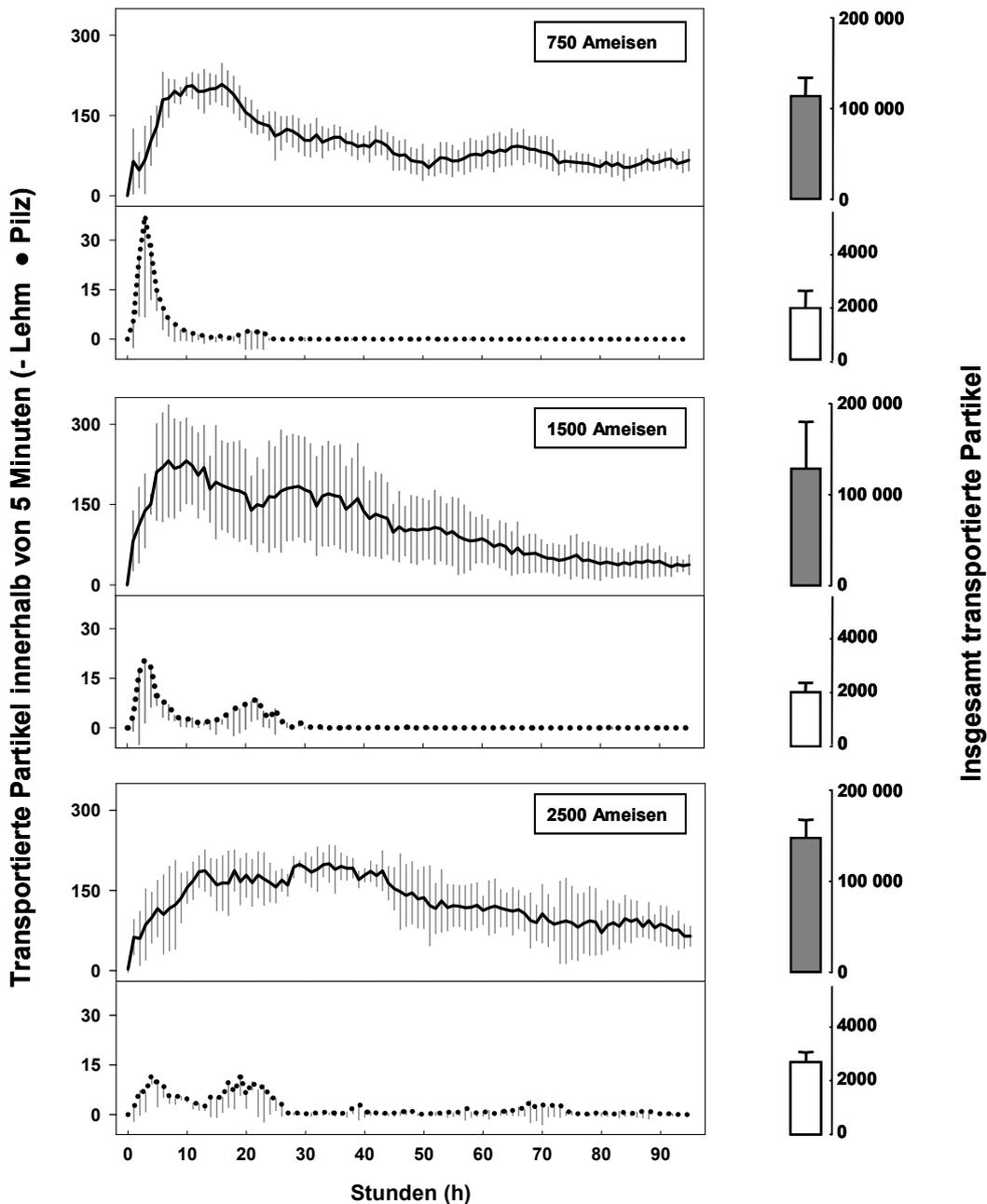


Abb. 4.10: *Links:* Der Verlauf von Lehmpartikeleintrag (durchgezogene Linie) und Pilzpartikelaustrag (gepunktete Linie) bei jeweils 80ml Anfangspilz und 750 Ameisen, 1500 Ameisen und 2500 Ameisen. Während der vier Versuchstage wurden stündlich die Anzahl der ausgetragenen Lehmartikel und die Anzahl der eingetragenen Pilzartikel für 5 Minuten gezählt. *Rechts:* Die Anzahl der insgesamt gezählten Lehmartikel (graue Balken) und Pilzartikel (weiße Balken). Dargestellt sind jeweils $MW \pm SA$ bei einer Stichprobenzahl von $n=5$ bei 750 Ameisen und $n=4$ bei 1500 Ameisen und 2500 Ameisen.

4. DISKUSSION

Ziel dieser Untersuchung war es die Verhaltensregeln und Kriterien zu identifizieren, nach denen sich die Tiere bei der Regulierung der Pilzkammergröße in einem adulten Nest richten. Dazu wurden sowohl das vorhandene Pilzvolumen als auch die Anzahl an Ameisen als mögliche Kriterien in Betracht gezogen.

4.1 Regulierung der Pilzkammergröße

Von den unterschiedlichen Pilzvolumina, die den Ameisen geboten wurden, wurde jeweils ein gleicher Anteil in die Kammer eingetragen. Allerdings war das Pilzvolumen, das sich dann in der Kammer befand kleiner als das Eingetragene. Dies hängt damit zusammen, dass der Pilz von den Ameisen in der Kammer unterschiedlich zusammengebaut werden kann. Die Anzahl und die Größe der dadurch entstandenen Hohlräume, entscheiden dann darüber, wie groß das resultierende Pilzvolumen ist. Generell jedoch konnte beobachtet werden, dass mit zunehmendem Anfangspilzvolumen auch das Pilzvolumen in der Kammer zunahm, wodurch die Kammern umso größer angelegt wurden. War jedoch zu Beginn kein Pilz vorhanden so wurden die Kammern auch nicht vergrößert. Dies führt zu der Annahme, dass das Pilzvolumen als Vorlage für den Bau einer Kammer dienen könnte. Allerdings verhält sich die Zunahme des Kammervolumens nicht proportional zur Zunahme des Pilzvolumens, da sich die Kammervolumina bei 40ml und 80ml Anfangspilz sowie bei 120ml und 160ml Anfangspilz nicht unterscheiden. So werden die Kammern bei 40ml und 120ml Anfangspilzvolumen größer angelegt als es für das jeweilige Pilzvolumen nötig ist. Ebenso ist für ein Anfangspilzvolumen von 80ml und 160ml in den jeweiligen Kammern noch genügend Platz, da die Kammern in etwa 3mal bzw. 2mal so groß angelegt werden, wie das Pilzvolumen, das sich in ihnen befand. Dies zeigt, dass die Kammern zwar in Abhängigkeit vom Pilzvolumen vergrößert, dem aber nicht angepasst werden. Der Vorteil, der dadurch entsteht, ist, dass der Pilz in der Kammer erst einmal wachsen kann, bevor eine Schwelle überschritten und eine Kammervergrößerung erneut ausgelöst werden kann.

Das Benützen von einer Vorlage konnte auch schon bei den Termiten für den Bau einer Königinkammer gezeigt werden (Brunisma 1979). Dort scheidet die Königin ein Pheromon aus, welches sich um sie herum in der Form eines abnehmenden Gradienten verteilt. Die Termiten, welche die Kammer um die Königin herum bauen, nutzen diesen Gradienten um die Kammerwände an genau einer definierten Pheromonkonzentration zu bauen. Auffallend bei den Untersuchungen hier ist, dass die Kammern etwa um das 2-4 fache größer angelegt wurden als das Pilzvolumen, das sich in ihnen befand. Daraus könnte man schlussfolgern, dass, ähnlich wie beim Bau der Königinnenkammer, auch die Pilzkammer innerhalb eines bestimmten Konzentrationsfensters angelegt wird. Mögliche

Stimuli, die die Ameisen dabei messen könnten, wäre die CO₂ Konzentration sowie auch der Feuchtigkeitsgehalt der Luft innerhalb der Kammer. Wüchse der Pilz, so würde die CO₂ Konzentration oder die Luftfeuchtigkeit zunehmen bis das Überschreiten eines Maximalwertes das Vergrößern der Kammer auslöst. Die Kammern würden dann so lange vergrößert werden, bis die Schwelle unterschritten, und eine definierte CO₂ Konzentration oder Feuchtigkeit wieder erreicht ist. Untersuchungen an *Formica pallidefulva* Arbeiterinnen haben jedoch gezeigt, dass diese ihre Grabeaktivität nicht steigern, wenn sie mit einem CO₂ Gradienten konfrontiert werden (Mikheyev und Tschinkel 2004). Zudem hat eine erhöhte CO₂ Konzentration negative Auswirkungen auf den Pilz (Kleineidam und Roces 2000). Um ein Absterben des Pilzes zu verhindern, besitzen Nester, die mit hohen CO₂-Konzentrationen konfrontiert sind, Nestarchitekturen die eine Ventilation begünstigen (Kleineidam und Roces 2000, Kleineidam et al. 2001). Dadurch ist das Messen von unterschiedlichen CO₂ Konzentrationen als Maß für eine Kammervergrößerung eher unwahrscheinlich. Inwiefern Unterschiede in der Luftfeuchtigkeit innerhalb der Kammer genutzt werden, um die Größe der Pilzkammer zu regulieren, bleibt weiterhin offen.

Ein weiterer denkbarer Mechanismus wäre, dass die Kammerwand in einem bestimmten Abstand zum Pilz angelegt wird, der über die Körperlänge der Ameisen oder über „die Anzahl der gleichzeitig passierbaren Kopfbreiten“ reguliert wird. Dies hätte den Vorteil, dass die Ameisen für die Pflege des Pilzes die Möglichkeit haben um diesen herumlaufen zu können. Hinweiße für solch einen Mechanismus ergab die Messung der Abstände zwischen Kammerwand und Pilzvolumen, bei denen gezeigt werden konnte, dass die Kammerwand in einem Abstand von 1.16cm vom Pilz entfernt angelegt wurde. Ähnliches wurde bei *Leptothorax tuberointerruptus* beobachtet, die einen Erdwall um das Nest bauen, indem sie die Anhäufung der Brut als Vorlage nehmen (Franks und Deneubourg 1997). Die Autoren spekulierten zwar aufgrund der Arbeit von Bruinsma (1977), dass die Brut Pheromone aussendet, weswegen die Wand an der bestimmten Stelle gebaut wird. Allerdings konnten sie auch zeigen, dass die Erdpartikel in einem Abstand von 1-2 Ameisenlängen von der Anhäufung entfernt abgelegt werden. Das Einhalten eines definierten Abstandes zwischen Pilz und Kammerwand könnte demnach der Mechanismus sein, nach denen sich die Arbeiterinnen bei der Kammervergrößerung richten. So würden die Kammern vergrößert werden, wenn durch das Wachsen des Pilzes der Abstand unterschritten, und beendet werden, wenn der Abstand wiederum erreicht wurde.

Anders als das Pilzvolumen haben variierende Ameisenzahlen keinen Einfluss auf die Regulierung der Pilzkammer, da unabhängig von der Anzahl der Tiere alle Kammern gleich groß angelegt wurden. Dass, die Kammervolumen bei 1500 Ameisen kleiner als die der 2500 Ameisen waren, hängt von dem Pilzvolumen in der Kammer ab. Allen unterschiedlichen Ameisenzahlen wurde zu Beginn des Versuches 80ml Anfangspilz präsentiert, von dem auch gleich viel eingetragen wurde. Allerdings wurde das Pilzvolumen

bei 750 Ameisen und 1500 Ameisen verkleinert und bei 2500 Ameisen vergrößert, weswegen die Größe der Endkammer dem Pilzvolumen in der Kammer angepasst wurde.

4.2 Arbeitsleistung gemessen am ausgetragenen Lehm

Der ausgetragene Lehm reflektiert die Arbeitsleistung sowohl der Kolonie als auch der einzelner Individuen. 1500 Ameisen, die ohne Pilz graben, graben weniger als 1500 Ameisen mit Pilz. Eine weitere Erhöhung des Pilzvolumens steigerte allerdings nicht die Arbeitsleistung, da es zwischen den unterschiedlichen Anfangspilzvolumina keine Unterschiede im ausgetragenen Lehmvolumen gab. Die Aufteilung des Lehmvolumens, in Lehm, der durch das Vergrößern der Kammern und Lehm, der durch das Graben der Tunnel entstand, ergab jedoch, dass umso mehr Lehm durch das Vergrößern der Kammer ausgegraben wurde je mehr Anfangspilzvolumina geboten worden war, während sich das Lehmvolumen, entstanden durch das Anlegen der Tunnel, zwischen den einzelnen Ansätzen nicht unterschied. Nur bei 160ml Anfangspilz konnte man eine Abnahme im Lehmvolumen, entstanden durch das Anlegen von Tunneln vernehmen, das sich allerdings von den anderen nicht signifikant unterschied.

Im Gegensatz dazu, wurde umso mehr Lehm ausgetragen, je größer die Ameisenzahlen waren. Eine Aufteilung des Lehmvolumens ergab hierbei, dass sich das Lehmvolumen, entstanden durch die Kammervergrößerung, nicht unterscheidet. Außer zwischen 1500 und 2500 Ameisen, was daher kommt, dass 1500 Ameisen aufgrund eines kleineren Pilzvolumens auch kleinere Kammern bauen, weshalb weniger Lehmartikel durch die Vergrößerung der Kammer entstehen. Vergleicht man allerdings das Lehmvolumen, das durch das Anlegen von Tunneln entstand, so graben größere Ameisenzahlen mehr Lehmvolumen durch das Anlegen von Tunnel aus.

Die Arbeitsleistung einer Kolonie wird also durch das Vorhandensein von Pilz, nicht aber durch dessen Größe beeinflusst. Ist das Pilzvolumen gleich, die Kolonie aber größer, so werden mehr Tunnel angelegt, was zeigt, dass die generelle Nestgröße mit der Koloniegröße korreliert. Dieses wurde auch schon von anderen Autoren bestätigt und scheint ein gemeinsames Phänomen einiger Ameisenarten zu sein (Franks et al. 1992, Halley et al. 2005, Buhl et al. 2004, Rasse und Deneubourg 2001, Mikheyev und Tschinkel 2004, Tschinkel 2005). Nimmt man nun an, dass 750 Ameisen maximale Arbeit leisten, dann müsste bei Verdoppelung der Ameisenzahlen, das Doppelte an Lehm ausgetragen werden. Der Lehmaushub unterscheidet sich aber nicht zwischen 750 und 1500 Ameisen und erhöht sich bei 2500 Ameisen auch nur geringfügig. Dies zeigt, dass das ausgetragene Lehmvolumen nicht proportional zur Ameisenzahl ansteigt, was bedeutet, dass mit zunehmenden Ameisenzahlen zwar mehr Lehm ausgegraben wird, die einzelnen Individuen im Schnitt aber weniger an Arbeit leisten. Grassé (1946) allerdings beobachtete, dass die Aktivität in Gruppen, aufgrund eines nichtspezifischen, aber stimulierenden

Signals das von den Nestgenossinnen kommt, zunimmt. Dies konnte auch von Chen (1937) und Imamura (1982) beobachtet werden. Aber sowohl Chen als auch Imamura zeigten außerdem, dass die individuelle Grabeleistung eines Tieres nur ansteigt, wenn die Gruppengröße von einem auf zwei Tiere gesteigert wurde. Durch eine weitere Erhöhung der Gruppengröße wird die individuelle Grabeleistung nicht weiter beeinflusst. Unter dieser Annahme würden also die einzelnen Individuen in größeren Kolonien dieselbe Leistung zeigen. Die geringfügige Erhöhung im Lehmputzaustrag käme dann dadurch zustande, dass sich im Verhältnis weniger Tiere am Graben beteiligen.

Nach Gordon (1996) wechseln Individuen permanent zwischen einer inaktiven und einer aktiven Phase. Der Vorteil eines prozentualen Anteils an ruhenden Tieren liegt darin, dass einzelne Tiere nicht mehr die maximale Grabeleistung zeigen müssten, sondern sich mit dem energieaufwendigen Graben abwechseln könnten, um so vielleicht mit den individuellen Energiereserven besser Haushalten zu können. In einer Arbeit von Kharkiv (1995) wurde die Organisation der Grabeaktivität bei *Formica sanguinea* untersucht. Von 120 Individuen beteiligten sich 7.8%, das sind 9 Individuen, am Graben und 5.4%, das sind 7 Individuen, an der Brutpflege. Die restlichen 104 Ameisen waren inaktiv. Schmid-Hempel (1990) argumentiert, in Bezug auf das Ernteverhalten, dass größere Kolonien in der Lage sind sich eine Zahl an Austauschsammlerinnen zu leisten, die im Nest bleiben können, um Energie zu sparen, bis ihre Arbeit benötigt wird. Beteiligen sich also nicht alle Tiere am Graben, so könnten die restlichen Tiere entweder andere Arbeiten übernehmen oder aber sie könnten sich in Ruhe befinden wodurch zusätzliche Arbeitskraft vorhanden wäre.

Bei einer nichtmaximalen Grabebeteiligung ergeben sich jedoch drei Möglichkeiten wie die Anzahl der Arbeiterinnen reguliert werden kann. Erstens, könnten sich, wie oben schon erwähnt, in den großen Kolonien im Verhältnis weniger Tiere am Graben beteiligen, wodurch die einzelnen Individuen dieselbe Leistung zeigen würden. Zweitens, könnte sich unabhängig der Gruppengröße ein jeweils gleicher Prozentsatz am Graben beteiligen (Dornhaus et al. 2009). Die einzelnen Individuen würden dann allerdings in den größeren Kolonien weniger an Arbeit leisten. Die dritte Möglichkeit bestünde darin, dass sich mit zunehmender Koloniegröße das Verhältnis von Grabenden zu Nichtgrabenden verändert, da sich in der Struktur nur eine bestimmte maximale Anzahl an Tieren am Graben beteiligen kann. In diesem Fall allerdings würde sich die Grabeleistung der Tiere in den größeren Kolonien erhöhen. Inwiefern also der erhöhte, aber nicht proportionale Lehmaushub durch eine unterschiedliche Zahl an Arbeiterinnen, die sich am Graben beteiligen, oder durch eine Änderung in der Grabeleistung zustande kommt, konnte aufgrund dieser Untersuchungen nicht geklärt werden und sollte von daher Gegenstand weiterer Untersuchungen sein.

4.3 Dynamik

In allen Versuchen konnte zu Beginn ein linearer Anstieg sowohl im Pilzpartikeleintrag als auch im Lehmpartikelaustrag festgestellt werden. Während der Lehmpartikelaustrag dann über die Zeit abfällt, wird das vorhandene Pilzvolumen abhängig von der präsentierten Menge und der Anzahl an Ameisen in mehreren Etappen eingetragen. Dabei korreliert der Anstieg im Pilzpartikeleintrag mit einer gleichzeitigen Abnahme und späteren Erhöhung des Lehmpartikelaustrags. Je öfter somit der Pilz eingetragen wurde, desto öfter wurde danach der Lehmpartikelaustrag erhöht, wodurch die Austragsrate über die Zeit weniger stark abnahm. Vorstellbar wäre, dass die Tiere dann aufhören den Pilz einzutragen, wenn die Kammer voll ist. Vergleicht man den ersten Pilzeintrag innerhalb der unterschiedlichen Reihen, so fällt auf, dass die Zahl an eingetragenen Pilzpartikeln mit steigenden Ameisenzahlen abnimmt, von den unterschiedlichen Pilzvolumina aber nicht beeinflusst wird. Daraus könnte man schlussfolgern, dass die Zahl an Individuen, die sich zu Beginn des Versuches in der Kammer befinden mit zunehmender Koloniegroße ansteigt, weswegen bei großen Ameisenzahlen im Verhältnis weniger Pilzpartikel eingetragen werden können. Der Pilz muss also sowohl bei einem größeren Pilzvolumen als auch bei größeren Ameisenzahlen in mehreren Etappen eingetragen werden. Demnach könnte durch das eingetragene Pilzvolumen als auch durch die Anzahl an Ameisen, der für die Ameisen zur Verfügung stehende Platz reduziert und die Individuendichte erhöht werden. Wird dabei ein Schwellenwert überschritten, so wird die Kammer vergrößert bis ein Abstand vom Pilz zur Kammerwand erreicht ist, bei dem die Ameisen wieder ungehindert um den Pilz herum laufen können.

Als Maß für die Individuendichte könnten sowohl die CO_2 - als auch die Pheromonkonzentrationen fungieren, die mit Erhöhung der Populationsdichte innerhalb der Kammer sowie auch innerhalb des Nestes ansteigen können (Buhl et al. 2004, Cox und Blanchard 2000). Untersuchungen zeigten allerdings, dass Arbeiterinnen ihre Grabeleistungen nicht erhöhen, wenn sie mit steigenden CO_2 - Konzentrationen konfrontiert werden (Mikheyev und Tschinkel 2004, Hopf 2005). Wäre andererseits die Pheromonkonzentration die messbare Größe, so würde diese zwar zunehmen, wenn bei gleichem Raumvolumen die Anzahl der Kolonienmitglieder steigt, aber dazu müsste das Pheromon von den Ameisen stets emittiert werden. So scheint eine Regelung über Unterschiede in der CO_2 - oder Pheromonkonzentration eher unwahrscheinlich zu sein, vor allem aber, da die Ventilationssysteme der Nester (Kleineidam und Roces 2000), das genaue Perzipieren von Konzentrationsunterschieden schwierig machen könnte.

Eine weitere Möglichkeit, um die Populationsdichte indirekt abzuschätzen, wäre anhand von Ameisen-Ameisen Interaktionen. Greene und Gordon (2007) untersuchten die Organisation des Sammelverhaltens bei der Ernteameise *Pogonomyrmex barbatus* und konnten

zeigen, dass die Anzahl der ausströmenden Sammlerinnen von der Anzahl der erfolgreich pro Zeit zurückkehrenden Kundschafterinnen abhängt. Die Ameisen sind demnach in der Lage die Anzahl der Interaktionen in einer bestimmten Zeiteinheit zu bewerten. Reduziert sich durch das Wachsen des Pilzes, der Abstand zwischen Pilz und Kammerwand, so ist durch die höhere Individuendichte auch die Anzahl der Interaktionen erhöht. Dies könnte für die Ameisen ein Signal sein, um mit dem Graben anzufangen bis die Anzahl der Interaktionen und damit die Individuendichte unter einem Schwellenwert liegen. Inwiefern aber eine Kammervergrößerung durch die Anzahl der Interaktionen in einer bestimmten Zeiteinheit reguliert wird, bleibt offen und sollte Gegenstand weiterer Untersuchungen sein.

Auffallend bei den Dynamikversuchen ist, dass der Pilz in einem annähernden 24h Rhythmus eingetragen wird. Vergleiche der einzelnen Aktivitätsprofile zeigen, dass der Pilz tagsüber eingetragen wird, während die Grabeaktivität nachts ansteigt. Wie beschrieben, korreliert ein Anstieg im Pilzpartikeleintrag mit einer gleichzeitigen Abnahme und späteren Erhöhung des Lehmpartikelaustrages. Würden diese Schwankungen aber nur durch einen zyklischen Eintrag des Pilzes entstehen, so müsste der Lehmpartikelaustrag in den Versuchen ohne Pilz linear abnehmen. Dort allerdings sind auch Schwankungen zu vernehmen, die besonders deutlich in den Einzelgraphen zu sehen sind (Anhang, Abb. 3/1-5). Demnach scheint nicht der Pilzpartikeleintrag sondern der Lehmpartikelaustrag und damit die Grabeaktivität rhythmisch geregelt zu sein.

Die Art *Acromyrmex lundii* ist in den gemäßigten Regionen im Süden von Südamerika verbreitet und ihre Sammelaktivität hängt stark von der Umgebungstemperatur ab (Farji-Brener und Ruggiero 1994, Farji-Brener 2000). So könnte die während der Versuche vorherrschende Temperatur von 25°C Auslöser dafür sein, dass die Ameisen tagsüber das Nest verlassen um Blätter zu sammeln. Als Folgeaktion wächst der Pilz, worauf die Tiere in der Nacht das Nest bzw. die Kammer vergrößern. In beiden Fällen wäre dann die Zahl an Arbeiterinnen erhöht, wodurch sowohl der Ernteeintrag als auch die Grabeaktivität optimiert werden könnten. Verglichen mit den Ergebnissen in den Versuchen würde das bedeuten, dass die Tiere tagaktiv sind, aber Anstelle von Futter Pilz finden, den sie eintragen bis die Kammer voll ist und dann anschließend in der Nacht die Kammer vergrößern. Allerdings stellt sich die Frage inwiefern der Wechsel zwischen Kolonie (Pilzeintrag),- und Nestwachstum (Graben) durch einen Graberhythmus zeitlich organisiert wird, da ein rhythmisches Graben nicht in allen Versuchen beobachtet werden konnte (Vergleiche der Einzelgraphen im Anhang; zum Beispiel Abb. 4./1+4, Abb. 5./1-3) und von daher genauer untersucht werden sollte.

Kapitel 5

Allgemeine Diskussion

Allgemeine Diskussion

Die Ergebnisse, die in dieser Arbeit präsentiert wurden, deuten darauf hin, dass Neststrukturen nicht nur aufgrund von Interaktionen mit der Umgebung entstehen, sondern dass direkte soziale Interaktionen auch einen Einfluss darauf haben könnten.

Königinnen graben kurz nach ihrem Hochzeitsflug ein Gründungsnest, das aus einem vertikalen Tunnel und aus einer horizontalen Kammer besteht. Die Entscheidungen über die Tiefe des Eingangstunnels sowie über die Größe der Anfangskammer werden von den Königinnen in diesem Stadium alleine und ohne soziale Interaktionen gefällt. In Kapitel 2 konnte gezeigt werden, dass die Königinnen die Länge des Eingangstunnels bestimmen, indem sie sowohl die Länge des Tunnels, wahrscheinlich über Propriozeption, als auch die Zeit, die sie für das Graben benötigen, abschätzen. Die Königinnen hörten dann auf den Tunnel zu verlängern, wenn sie in Abhängigkeit der Bedingungen entweder schneller gruben und so zuerst die erwartete Länge oder langsamer gruben und dann zuerst die maximal zu investierende Zeit erreichten. Nach dem Graben des Eingangstunnels wechselten sie zum Kammerbau, wobei sie die nun ausgegrabenen Erdpartikel benutzten, um den Tunnel zu verschließen. Da dieser vom Anfang bis zum Ende komplett verschlossen wurde, hing die Kammergröße von der Länge des Tunnels ab. So entstanden kleinere Kammern bei kürzeren Tunneln und größere Kammern bei längeren Tunneln. Wurden die Königinnen jedoch mit Tunneln konfrontiert, die experimentell über die erwartete Tunnellänge hinaus verlängert wurden, so wurden diese nicht mehr über die komplette Strecke, sondern in mehreren Teilabschnitten verschlossen. Dies deutet darauf hin, dass ein weiterer Mechanismus bei der Regulierung der Kammergröße involviert ist.

Durch die Untersuchungen konnte also gezeigt werden, dass die Königinnen, obwohl sie nur einmal in ihrem Leben graben, auf Stimuli in ihrer Umgebung reagieren und Grabesequenzen zeigen, die durch einen Stimulus-Antwort-Mechanismus beschrieben werden können: grabe bis die gewünschte Tunnellänge erreicht ist, wechsele dann zum Kammerbau und benütze die Partikel zum Verschließen der Tunnel, fange oben an den Tunnel zu verschließen bis er komplett verschlossen ist und höre dann auf zu graben. Der Nestbau läuft also, wie auch bei solitären Insekten beschrieben, nach einer Wenn - Dann Entscheidung ab (Hansell 2005). Demnach löst jeder Stimulus eine Verhaltensantwort aus, was zu einer Veränderung der Struktur führt. Durch die Veränderung entsteht jedoch eine neue Stimulussituation auf die die Tiere dann mit einer neuen Verhaltenssequenz antworten. Bei Grabesequenzen, die wie hier, nur hintereinander ausgeführt werden können, bedingt dies jedoch, dass die Stimuli während des Bauens in einer präzisen Reihenfolge erscheinen müssen (Theraulaz und Bonabeau 1999).

Komplexe Neststrukturen könnten demnach entstehen, indem die Individuen einfache Regeln, die auf lokalen Stimuli beruhen, befolgen und über die Neststruktur selbst „kommunizieren“. Dies würde bedeuten, dass der Nestbau in einem sozialen Umfeld im

Rahmen eines selbst-organisierten Systems nur der indirekten „Kommunikation“ durch den Bau selbst benötigt (Karsai und Theraulaz 1995, Theraulaz et al. 2003). Der Mechanismus der indirekten Kommunikation wurde 1959 von Grassé als *Stigmergy* bezeichnet, der schlussfolgerte, dass die Insekten, wenn sie das Produkt ihrer eigenen Arbeit nicht von dem anderer Unterscheiden können, in irgendeinem Stadium des Bauens ausgetauscht werden könnten, wobei das neue Tier dasselbe Nest bauen würde, wie das vorherige (Theraulaz und Bonabeau 1999). Diese Schlussfolgerung trifft jedoch nicht auf die Blattschneiderameisen Königinnen zu, wie durch die Untersuchungen hier anhand von zwei Punkten gezeigt werden konnte. Erstens zeigten die Königinnen, dass sie die Länge des Tunnels und wahrscheinlich auch die Kammergröße durch zwei Mechanismen bestimmen. Bei der Tunnellänge stellt dieser zweite Mechanismus einen internen Messfaktor dar, der bewirkt, dass die Königinnen zwar ausgetauscht werden könnten, allerdings nur dann, wenn beide Königinnen vorher schon gegraben und zur selben Zeit angefangen hätten. Anderenfalls würden durch die Unterschiede der bereits investierten Grabezeit verschieden lange Tunnel resultieren. Zweitens, um über den Wechsel vom Tunnel- zu Kammerbau entscheiden zu können, müssen die Königinnen die momentan gemessenen Werte mit einer internen Referenz vergleichen. Stellen die Königinnen während des Grabens allerdings fest, dass der aktuell gemessene Wert nicht mit dem aus vorherigen Messungen übereinstimmt, so wird das Messsystem wieder auf Null gesetzt. Somit reagieren die Königinnen zwar auf Stimuli in ihrer Umgebung, allerdings erfolgt das Nestgraben nicht nach einer starren „Reiz-Reaktion“ Handlung, bei der das Sammeln von Informationen für die Entscheidungsfindung keine Rolle spielt (Smith 1978, Karsai und Theraulaz 1995). Sondern wie Downing und Jeanne (1988, 1990) bei *Polistes fuscatus* schon postulierte, fließen mehrere Kriterien in die Entscheidung mit ein.

Nachdem die Königinnen das Gründungsnest gegraben haben, spucken sie ihren vom Elternnest mitgebrachten Pilz aus und beginnen mit der Eiablage (Huber 1905). Die ersten Arbeiterinnen schlüpfen in der Regel nach 2-3 Monaten (Autuori, 1942), worauf die Kolonie in die Wachstumsphase eintritt. Mit dem Wachsen der Kolonie wird allerdings auch mehr Platz benötigt, wodurch eine Vergrößerung des Nests notwendig wird. Somit erhöht sich nicht nur die Zahl an grabenden Arbeiterinnen, sondern es nimmt auch die Stimulusanzahl in der Umgebung zu. Dies bewirkt zum einen, dass an mehr als an einer Stelle gegraben werden kann, zum anderen, dass einzelne Strukturen nicht mehr vollendet werden müssen, bevor eine andere angefangen wird. Grabesequenzen können also gleichzeitig ausgeführt werden, wobei die einzelnen Individuen Informationen aus der Umgebung aber auch von anderen Individuen bekommen können.

Interaktionen mit unterschiedlichen Stimuli in der Umgebung bewirken dabei, dass die Arbeiterinnen unterschiedliche Neststrukturen graben (Kapitel 3). In Kapitel 3 konnte gezeigt werden, dass *Acromyrmex lundii* Arbeiterinnen anfangen ein Nest zu vergrößern, wenn sich der frei zur Verfügung stehende Platz innerhalb des Nestes reduziert und

aufhören, wenn wiederum genügend Platz vorhanden ist. Die Entscheidung, ob beim Graben aber eher die schon vorhandene Pilzkammer vergrößert oder neue Tunnel angelegt werden, hing von der Stimuluskombination ab. So bewirkte ein Platzmangel, ausgelöst durch eine, relativ zur Nestgröße, große Zahl an Arbeiterinnen, das bereits existierende Tunnel verlängert oder neue angelegt wurden. Eine Kammervergrößerung konnte dagegen nur beobachtet werden wenn Pilz vorhanden und der Platz in der Kammer reduziert war. Unterschiedliche Neststrukturen entstehen demnach, indem die Arbeiterinnen auf verschiedene Stimuli in ihrer Umgebung reagieren. Dabei antworteten sie auf dieselben Stimuli mit den denselben Verhaltensmustern unabhängig davon ob sie alleine oder in einer Gruppe gruben. Gleiches beschrieb auch Rabaud (siehe Theraulaz und Bonabeau 1999; S.99), als er Wespenköniginnen und deren späteren Arbeiterinnen beim Nestbau beobachtet. Aufgrund seiner Ergebnisse argumentierte er, dass jede Arbeiterin ihre eigene Arbeit leistet ohne sich von der anderer beeinflussen zu lassen. Wäre dies allerdings der Fall, so wäre zu erwarten, dass eine Gruppe um ein Vielfaches mehr leistet als ein einzelnes Individuum, wodurch die Arbeitsleistung der gesamten Gruppe proportional zur Gruppengröße ansteigen sollte.

Einen proportionalen Anstieg in der Arbeitsleistung konnte in kleinen Ameisengruppen beobachtet werden, allerdings erst ab einer Größe von 2 Tieren (Kapitel 3). Bei den großen Kolonien dagegen gruben bei Erhöhung der Ameisenzahlen zwar mehr Ameisen auch insgesamt mehr aus, wodurch das Nest größer wurde, die Arbeitsleistung der Kolonie stieg aber nicht proportional zu den Ameisenzahlen an (Kapitel 4). Dies bedeutet, dass sich die mittlere individuelle Arbeitsleistung in kleinen Ameisengruppen von 1 auf 2 Tiere erhöht, dann im Weiteren aber konstant bleibt, während sie in größeren Kolonien mit zunehmender Ameisenzahlen sinkt. Die Voraussetzung für diese Art der Berechnung ist allerdings, dass sich alle Tiere in einer Gruppe/Kolonie am Graben beteiligen. Aufgrund zahlreicher Untersuchungen, in denen bei sozialen Insekten eine Arbeitsteilung nachgewiesen werden konnte (z.B. Robinson 1992; Gordon 1996; Huang und Robinson 1992; Beshers und Fewell 2001), wird dies jedoch nicht vermutet. So ergeben sich zwei Möglichkeiten, durch die die Anzahl der am Graben beteiligten Arbeiterinnen reguliert werden könnte. Erstens, unabhängig der Gruppen/Koloniegröße beteiligt sich ein jeweils gleicher Anteil am Graben (Dornhaus et al. 2009). Im Vergleich zur vorherigen Berechnung, würde dies bedeuten, dass sich nur die absolute Anzahl der Grabenden reduziert, die individuelle Arbeitsleistung in kleinen Gruppen und großen Kolonien würde sich dadurch jedoch nicht ändern. Eine „fixe“ Verteilung der Arbeiterinnen scheint jedoch recht unwahrscheinlich zu sein, da die Kolonien dadurch nicht mehr in der Lage wären, die Anzahl an Arbeiterinnen flexibel an die jeweiligen internen und externen Bedingungen anzupassen (Gordon 1989, Robinson 1992, Tofts und Franks 1992, Pacala et al. 1996, Johnson 2002). Die zweite Möglichkeit bestünde darin, dass sich das Verhältnis von Grabenden zu Nichtgrabenden mit Erhöhung der Gruppengröße ändert. Dies könnte zum

Beispiel dadurch zustande kommen, dass nur eine bestimmte maximale Anzahl an Tieren in einer vorgegebenen Struktur graben kann. Da sich diese Zahl durch Erhöhung der Koloniegröße nicht ändert, würde sich der Anteil an Arbeiterinnen, die andere Tätigkeiten ausführen oder sich in Ruhe befinden, mit zunehmender Koloniegröße erhöhen. Ein unterschiedliches Verhältnis von Grabenden zu Nichtgrabenden würde bedeuten, dass die Arbeiterinnen sowohl in größeren Gruppen als auch in größeren Kolonien eine höhere Leistung zeigen würden. Dabei jedoch müsste die Leistung bei den kleinen Gruppen in stärkerem Maße ansteigen, damit der beobachtete proportionale Anstieg zustande kommen kann. Eine Erhöhung der individuellen Arbeitsleistung scheint aber nach Hansell (2005) recht ineffizient oder sogar unmöglich zu sein. Vorstellbar wäre allerdings, dass die höhere individuelle Leistung durch eine erhöhte Interaktionsrate zwischen den Ameisen zustande kommen könnte. Dabei hängt die Anzahl der Interaktionen von der Dichte ab, die wiederum durch die Größe der sozialen Gruppe beeinflusst wird (Pacala et al. 1996). Inwiefern der beobachtete Unterschied der Gesamtgrabeleistung jedoch durch eine Veränderung der individuellen Grabeleistung, durch eine unterschiedliche Anzahl an grabenden Tieren oder durch deren Kombination zustande kommt, kann aufgrund dieser Untersuchung nicht geklärt werden. Ebenso bleibt es weiterhin unklar, ob alle Tiere, die sich am Graben beteiligen, dann dieselbe Leistung zeigen oder ob einige Tiere mehr als andere graben. Der Vergleich, der hier durchgeführt wurde, weißt jedoch darauf hin, dass die Anwesenheit mehrerer Arbeiterinnen eine Änderung in der Gesamtgrabeleistung bedingt. Das heißt, das was die Ameisen in großen Kolonien gegraben haben ist nicht ein Vielfaches dessen was ein einzelnes Individuum grub, was vermuten lässt, dass manche nichtadditive, nichtlineare Interaktionen in der Form von direkten sozialen Interaktionen involviert sind könnten.

Für jede Ameise stellt sich also die Frage, ob sie die jeweilige Tätigkeit ausführt und wenn ja, wann sie anfängt und wann sie wieder aufhört. Ameisen fangen an das Nest zu vergrößern, wenn sich der frei zur Verfügung stehende Platz innerhalb des Nestes reduziert (Kapitel 3). Vorstellbar wäre, dass sich die Grabeaktivität aufgrund eines selbstorganisierten Prozesses etabliert. Demnach beteiligen sich nur Tiere am Graben, die sich zum Zeitpunkt des Stimulus in der Nähe befinden und den Stimulus entweder selbst wahrnehmen können oder durch die Interaktion mit schon grabenden Tieren zum Graben aktiviert werden (Deneubourg und Goss 1989). Allerdings kann sich nur eine bestimmte Anzahl daran beteiligen. Dies hängt zum einen von der Gruppengröße selbst ab, wodurch gewährleistet wird, dass auch noch andere Aufgaben übernommen werden können (Detrain und Deneubourg 2006). Zum anderen kann eine nichtmaximale Koloniebeteiligung entstehen, indem durch die Verteilung der Schwellenwerte für eine bestimmte Tätigkeit nicht mehr Tiere zum Graben animiert werden (Robinson und Page 1995, Bonabeau et al. 1998, Detrain et al. 1999) oder die begrenzte Anzahl an Grabeplätze limitierend wirkt. Ist durch die Nestvergrößerung jedoch genügend Platz entstanden, so wird das Graben beendet.

Dabei können sie durch die Interaktion mit Ameisen, die andere Aufgaben ausführen, beeinflusst werden (Gordon und Mehdiabadi 1999) oder aber sie bewerten den Stimulus nach einer bestimmten Zeit oder verbrauchten Energieeinheit von neuem und setzen das Graben dann fort, wenn der Stimulus noch vorhanden ist oder beenden es andererseits.

Die in den kleinen Gruppen und den großen Kolonien beobachtete Kammervergrößerung und das Anlegen von Tunneln könnte demnach aufgrund eines solchen Prozesses erklärt werden. In Kapitel 3 wurden Ameisengruppen unterschiedlicher Größe mit einer pilzgefüllten Kammer konfrontiert, worauf die Ameisen aufgrund des Platzmangels anfangen die Kammer zu vergrößern und Tunnel anzulegen, bis wiederum genügend Platz vorhanden war. Je mehr Ameisen sich dabei in der Gruppe befanden desto mehr wurden die Kammern vergrößert, wobei sich jedoch keine Korrelation mit der Gruppengröße zeigte. Dies lässt darauf schließen, dass die Vergrößerung von den sich gleichzeitig am Graben beteiligenden Ameisen abhängt, die die Kammern so lange vergrößern bis genügend Platz vorhanden ist. Die Zahl der Ameisen die sich jedoch am Graben beteiligen nimmt mit steigender Gruppengröße zu, weswegen die Kammern bei großen Ameisenzahlen größer wurden. Ähnlich verhielt es sich beim Anlegen der Tunnel. Auch diese wurden umso breiter je mehr Tiere sich gleichzeitig am Graben beteiligten und wurden dann im Nachhinein durch Einlagerung von Lehmartikel auf eine bestimmte Breite reduziert. Mit dem Vergrößern der Kammern bzw. mit dem Anlegen der Tunnel fingen die Ameisen jedoch an die ausgegrabenen Lehmartikel in den jeweiligen Strukturen zu deponieren. Dies hatte zur Folge, dass vor allem die größeren Kammern und breiteren Tunnel nachträglich wieder in ihrer Größe reduziert wurden. Vermutet wird, dass dieser Platz im Nachhinein nicht mehr benötigt wird, da sich wahrscheinlich nicht alle Tiere der Gruppe gleichzeitig in einer der beiden Strukturen aufhalten. Um eventuell Energie oder Zeit beim Transportieren zu sparen oder um eine bestimmte Feuchtigkeitskonzentration in der Kammer aufrecht zu erhalten, wird der Platz von den Ameisen benutzt um dort die eben ausgegrabenen Lehmartikel zu deponieren. Diese wurden so lange deponiert, bis ein bestimmter Abstand vom Pilz zur Kammerwand sowie eine bestimmte Tunnelbreite entstand, was den Ameisen wahrscheinlich genügte um aneinander vorbeilaufen zu können. Die Einlagerung der Lehmartikel in der Kammer hatte somit zur Folge, dass die Kammergröße im Nachhinein besser dem Pilzvolumen angepasst wurde. Die Gesamtgröße des Nestes dagegen war abhängig von der Gruppengröße, da die Tunnel zusätzlich auch umso länger wurden je mehr Ameisen sich in der Gruppe befanden.

Das Deponieren von Lehmartikel konnte in großen Kolonien nur beim Tunnelgraben, nicht aber bei der Kammervergrößerung beobachtet werden (Kapitel 4). Dies könnte dadurch begründet sein, dass, anders als in den kleinen Ameisengruppen, die Ameisen hier den Pilz in eine leere Kammer eintragen mussten. Dadurch konnte die Kammer gleichzeitig mit dem Pilzeintrag vergrößert werden, wodurch eine Dynamik entstand, bei der zuerst ein linearer Anstieg sowohl im Pilzpartikeleintrag als auch im

Lehmpartikelaustrag beobachtet werden konnte. Während der Lehmpartikelaustrag dann über die Zeit abfällt, wird das vorhandene Pilzvolumen in mehreren Etappen eingetragen. Dabei korreliert der Anstieg im Pilzpartikeleintrag mit einer gleichzeitigen Abnahme und späteren Erhöhung des Lehmpartikelaustrags. Angenommen wird, dass die Ameisen den Pilz so lange eintragen, bis der Platz in der Kammer nicht mehr ausreicht, worauf die Ameisen anfangen die Kammer zu vergrößern. Je mehr Pilzvolumen also zu Beginn geboten wird, desto öfters müssen die Ameisen zwischen Pilzeintrag und Graben wechseln, wodurch die Kammern umso größer werden je mehr Pilzvolumen vorhanden ist. Der vorhandene Platz in der Kammer reduziert sich allerdings nicht nur durch das eingetragene Pilzvolumen sondern hängt auch von der Anzahl an Ameisen, die sich in der Kammer befinden ab. Um die Kammer somit zu füllen genügen schon wenige Pilzpartikel, weswegen ein definiertes Pilzvolumen bei größeren Ameisenzahlen auch in mehreren Etappen eingetragen werden muss. Aber anders als beim Pilzvolumen beeinflussen die Ameisenzahlen die Kammergröße nicht. Eine größere Kolonie bewirkt stattdessen ein gesteigertes Tunnelgraben, wodurch insgesamt mehr Lehm ausgegraben und somit die Nestgröße der Koloniegröße angepasst wird. Vermutet wird, dass sowohl die Kammer,- als auch die Nestvergrößerung durch das vorhandene Platzangebot und damit durch die Individuendichte reguliert wird. Demnach würden die Tiere anfangen zu graben, wenn die Individuendichte über einen Schwellenwert ansteigt und aufhören, wenn die Dichte wiederum unter diesen Schwellenwert fällt. Allerdings scheint die Grabeaktivität nicht nur über die Individuendichte, sondern zusätzlich noch durch ein rhythmisches Graben in der Nacht geregelt zu sein. Dies hätte den Vorteil, dass die Tiere tagsüber das Nest verlassen und Blätter sammeln könnten, während sie nachts das Nest vergrößern. Die Zahl an Arbeiterinnen wäre dann in beiden Fällen erhöht, wodurch sowohl der Ernteeintrag als auch die Grabeaktivität optimiert werden könnten.

Ameisen wenden also in kleinen Gruppen und großen Kolonien die gleichen Regeln an, um sowohl die Größe der Pilzkammer als auch die Nestgröße zu regulieren. Aufgrund der Ergebnisse wird vermuten, dass die Kammergröße von dem Pilzvolumen abhängt, dass sich in der Kammer befindet. Wächst der Pilz, so reduziert sich der Abstand zwischen Pilz und Kammerwand, was für die Tiere ein Signal ist um die Kammer zu erweitern. Dabei wird der Pilz als Vorlage verwendet, der das Graben räumlich organisiert, wodurch die Kammern umso größer werden je mehr Pilzvolumen vorhanden ist. Ist dagegen der Platz innerhalb des Nestes aufgrund des Koloniewachstums reduziert, so fangen die Arbeiterinnen an Tunnel auszugraben, so dass die Nestgröße der Koloniegröße angepasst wird. Vermutet wird, dass sich die Grabeaktivität aufgrund eines Selbst-organisierten Prozesses etabliert, wobei die Anzahl der sich am Graben beteiligenden Ameisen sowie auch deren Arbeitsleistung von der Größe der Gruppe abhängt. Somit sind die Individuen nicht nur sensitiv auf die Stimuli, die aus ihrer Umgebung kommen, sondern

verändern ihr Verhalten auch in Abhängigkeit von dem sozialen Umfeld, in dem sie sich befinden.

Literaturverzeichnis

- Alvalá RCS, Gielow R, da Rocha HR, Freitas HC, Lopes JM, Manzi AO, von Randow C, Diaz MAFS, Cabral OMR, Waterloo MJ. 2002. Intradiurnal and seasonal variability of soil temperature, heat flux, soil moisture content, and thermal properties under forest and pasture in Rondônia. *J. Geophys. Res.* 107: 8043.
- Aschoff J. 1984. *Circadian timing*. In: Gibbon J und Allan L. (Eds.) *Timing and Time perception* S. 442-468. The New York Academy of Science.
- Autuori M. 1942. Contribuição para o conhecimento da saúva (*Atta* spp. – Hymenoptera-Formicidae) II.- O saúveiro inicial (*Atta sexdens rubropilosa* Forel., 1908). *Arg. Inst. Biol.* 13: 67-97.
- Beling I. 1929. Über das Zeitgedächtnis der Bienen. *Z. vergl. Physiol.* 9: 259-338.
- Beshers SN, Fewell JH. 2001. Models of division of labor in social insects. *Annu. Rev. Entomol.* 46: 413-440.
- Bogdany FJ. 1978. Linking of learning signals in honeybee orientation. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 3: 323-336.
- Bollazzi M. 2008. Building behaviour and the control of nest climate in *Acromyrmex* leaf-cutting ants. *Ph.D. dissertation*, University of Würzburg.
- Bollazzi M, Roces F. 2002. Thermal preference for fungus culturing and brood location by workers of the thatching grass-cutting ant *Acromyrmex heyeri*. *Insectes soc.* 49: 153-157.
- Bonabeau E, Theraulaz G, Deneubourg JL. 1998. Fixed response thresholds and the regulation of division of labor in insect societies. *Bulletin of Mathematical Biology* 60: 753-807.
- Bonabeau E, Theraulaz G, Deneubourg JL, Aron S, Camazine S. 1997. Self-organization in social insects. *TREE* 12(5 may): 188-193.
- Bonabeau E, Theraulaz G, Deneubourg JL, Franks NR, Rafelsberger O, Joly JL, Blanco S. 1998. A model for the emergence of pillars, walls and royal chambers in termite nests. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 353: 1561-1576.
- Bonetto AA. 1959. *Las hormigas "cortadoras" de la provincia de Santa Fe (Géneros: Atta y Acromyrmex)*. Santa Fe, Ministerio de Agricultura y Ganaderia, Provincia de Santa Fe, Argentina.
- Brockmann JH. 1976. The control of nesting behavior in the great golden digger wasp, *Sphex ichneumoneus* L. (Sphecidae). *Ph.D. dissertation*, University of Wisconsin, Madison.
- Brockmann JH. 1980. The control of nest depth in a digger wasp (*Sphex ichneumoneus* L.). *Anim. Behav.* 28: 426-445.
- Bruch C. 1921. Estudios Mirmecológicos. *Rev. Mus. La Plata* 26: 175-211.

- Bruinsma OH. 1979. An analysis of building behaviour of the termite *Macrotermes subhyalinus*. *Ph.D. dissertation*, Landbouwhogeschool te Wageningen.
- Buhl J, Gautrais J, Deneubourg JL, Theraulaz G. 2004. Nest excavation in ants: group size effects on the size and structure of tunnelling networks. *Naturwissenschaften* 91(12): 602-606.
- Camazine S, Deneubourg JL, Franks NR, Sneyd J, Theraulaz G, Bonabeau E. 2001. *Self-Organization in Biological Systems*. Princeton University Press, Princeton and Oxford.
- Chen S. 1937. Social modification of the activity of ants in nest-building. *Physiol. Zool.* 10(4): 420-436.
- Collias NE, Collias EC. 1962. An experimental study of the mechanisms of nest building in a weaverbird. *The Auk* 79: 568-595.
- Cox MD, Blanchard GB. 2000. Gaseous templates in ant nests. *J. Theor. Biol.* 204: 223-238.
- Deneubourg JL, Goss S. 1989. Collective patterns and decision-making. *Ethol. Ecol. and Evol.* 1: 295-311.
- Detrain C, Deneubourg JL. 2006. Self-organized structures in a superorganism: do ants “behave” like molecules? *Physics of Life Reviews* 3: 162-187.
- Detrain C, Deneubourg JL, Pasteels JM. 1999. *Information processing in social insects*. Birkhäuser Verlag, Basel, Boston, Berlin.
- Dornhaus A, Holley JA, Franks NR. 2009. Larger colonies do not have more specialized workers in the ant *Temnothorax albipennis*. *Behav. Ecol.* 20(5): 922-929.
- Downing HA, Jeanne RL. 1988. Nest construction by the paper wasp, *Polistes*: a test of stigmergy theory. *Anim. Behav.* 36: 1729-1739.
- Downing HA, Jeanne RL. 1990. The regulation of complex building behaviour in the paper wasp, *Polistes fuscatus* (Insecta, Hymenoptera, Vespidae). *Anim. Behav.* 39: 105-124.
- Farji-Brener AG. 2000. Leaf-cutting ant nests in temperate environments: mounds, mound damage and nest mortality rate in *Acromyrmex lobicornis*. *Stud. Neotrop. Fauna Environ.* 35(2): 131-138.
- Farji-Brener AG, Ruggiero A. 1994. Leaf-cutting ants (*Atta* and *Acromyrmex*) inhabiting Argentina: patterns in species richness and geographical range sizes. *J. Biogeogr.* 21: 391-399.
- Franks NR, Deneubourg JL. 1997. Self-organizing nest construction in ants: individual worker behaviour and the nest’s dynamics. *Anim. Behav.* 54(4): 779-796.
- Franks NR, Wilby A, Silverman BW, Tofts C. 1992. Self-organizing nest construction in ants: sophisticated building by blind bulldozing. *Anim. Behav.* 44(2): 357-375.
- Gallistel CR. 1990. *The organization of learning*. MIT Press, Cambridge England.
- Gibbon J, Allan L. 1984. *Timing and Time perception*. The New York Academy of Science Vol. 423.

- Gordon DM. 1989. Dynamics of task switching in harvester ants. *Anim. Behav.* 38: 194-204.
- Gordon DM. 1996. The organization of work in social insect colonies. *Nature* 380: 121-124.
- Gordon DM, Mehdiabadi NJ. 1999. Encounter rate and task allocation in harvester ants. *Behav. Ecol. Socio.* 45(5): 370-377.
- Grassé PP. 1946. Sociétés animales et effet de groupe. *Experientia* 2: 77-82.
- Grassé PP. 1959. La reconstruction du nid et les coordinations interindividuelles chez *Bellicositermes natalensis* et *Cubitermes sp.* La théorie de la stigmergie: essai d'interprétation du comportement des termites constructeurs. *Insectes soc.* 6(1): 41-80.
- Greene MJ, Gordon DM. 2007. Interaction rate informs harvester ant task decisions. *Behav. Ecol.* 18(2): 451-455.
- Halley JD, Burd M, Wells P. 2005. Excavation and architecture of Argentine ant nests. *Insectes soc.* 52(4): 350-356.
- Hansell MH. 1984. *Animal architecture and building behaviour*. Longman, London.
- Hansell MH. 2005. *Animal architecture*. Oxford University Press. New York USA.
- Hölldobler B, Wilson EO. 1977. *Weaver ant*. *Sci. Am.* 237(6): 146-154.
- Hölldobler B, Wilson EO. 1990. *The ants*. Belknap Press of Harvard University Press. Cambridge London.
- Hopf A. 2005. Einfluss des CO₂-Gehaltes der umgebenden Luft auf das Grabeverhalten von Blattschneiderameisen der Arten *Acromyrmex lundii* und *Atta sexdens*. *Protocol of a laboratory course at the department of Behavioural Physiology and Sociobiology, University of Würzburg*.
- Huang ZY, Robinson GE. 1992. Honeybee colony integration: Worker-worker interactions mediate hormonally regulated plasticity in division of labor. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 89: 11726-11729.
- Huber J. 1905. Über die Koloniegründung bei *Atta sexdens*. *Biologisches Zentralblatt*, 25(18): 606-619 sowie 25(19): 625-635.
- Ithering von, H. 1898. Die Anlage neuer Colonien und Pilzgärten bei *Atta sexdens*. *Zool. Anz.* 21: 238-245.
- Imamura S. 1982. Social modifications of work efficiency in digging by the ant, *Formica (Formica) yessensis* Forel. *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. VI.* 23(1): 128-142.
- Jacoby M. 1953. Die Erforschung des Nestes der Blattschneider-Ameise *Atta sexdens rubropilosa* Forel. Teil I. *Z. angew. Entomol.* 34(2): 145-169.
- Jacoby M. 1955. Die Erforschung des Nestes der Blattschneider-Ameise *Atta sexdens rubropilosa* Forel. Teil II. *Z. angew. Entomol.* 37(2): 129-152.
- Janet C. 1907. Anatomie du corselet et histolyse des muscles vibrateurs, après le vol nuptial chez la reine de la fourmi (*Lasius niger*). Ducourtieux et Gout, Limoges. 149pp.
- Janzen DH. 1966. Coevolution of mutualism between ants and acacias in Central America. *Evolution* 20(3): 249-275.

- Johnson BR. 2002. Reallocation of labor in honeybee colonies during heat stress: the relative roles of task switching and the activation of reserve labor. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 51: 188-196.
- Johnson BR. 2009. Pattern formation on the combs of honeybees: increasing fitness by coupling self-organization with templates. *Proc. R. Soc. B* 276: 255-261.
- Jones RJ. 1979. Expansion of the nest of *Nasutitermes costalis*. *Insectes soc.* 26(4): 322-342.
- Jonkman JCM. 1980a. The external and internal structure and growth of nests of the leaf-cutting ant *Atta vollenweideri* Forel, 1893 (Hym. : Formicidae). Part I. *Z. ang. Ent.* 89: 158-173.
- Jonkman JCM. 1980b. The external and internal structure and growth of nests of the leaf-cutting ant *Atta vollenweideri* Forel, 1893 (Hym. : Formicidae). Part II. *Z. ang. Ent.* 89: 217-246.
- Kharkiv VA. 1995. Organizing activity at initial stages of nest building by ants *Formica sanguinea* (Hymenoptera, Formicidae). *Advances in Current Biology* 115: 445-451.
- Karsai I, Theraulaz G. 1995. Nest-building in a social wasp - postures and constraints (Hymenoptera, Vespidae). *Sociobiol.* 26(1): 83-114.
- Kleineidam C, Roces F. 2000. Carbon dioxide concentrations and nest ventilation in nests of the leaf-cutting ant *Atta vollenweideri*. *Insectes soc.* 47(3): 241-248.
- Kleineidam C, Ernst R, Roces F. 2001. Wind-induced ventilation of the giant nests of the leaf-cutting ant *Atta vollenweideri*. *Naturwissenschaften* 88: 301-305.
- Koenig M. 1951. Beiträge zur Kenntnis des Netzbaus orbiter Spinnen. *Z. Tierpsychol.* 8: 462-492.
- Kolterman R. 1971. 24-Std-Periodik in der Langzeiterinnerung an Duft- und Farbsignale bei der Honigbiene. *Z. vergl. Physiol.* 75: 49-68.
- Krebs JR, Kacelnik A. 1984. Time horizons of foraging animals. In: Gibbon J und Allan L. (Eds.) *Timing and Time perception* S. 278-291. The New York Academy of Science.
- Lapointe SL, Serrano MS, Jones PG. 1998. Microgeographic and vertical distribution of *Acromyremex landolti* (Hymenoptera : Formicidae) nests in a neotropical savanna. *Environ. Entomol.* 27(3): 636-641.
- Mariconi FAM. 1974. Contribuição para o conhecimento do saúveiro inicial da "saúva parda" *Atta capiguara* Gonçalves 1944 (Hymenoptera, Formicidae). *An. Soc. Entomol. Brasil* 3(1): 5-13.
- Maschwitz U, Hölldobler B. 1970. Der Kartonnestbau bei *Lasius fuliginosus* Latr. (Hym. Formicidae). *Z. vergl. Physiologie* 66: 176-189.
- Mikheyev AS, Tschinkel WR. 2004. Nest architecture of the ant *Formica pallidefulva*: structure, costs and rules of excavation. *Insectes soc.* 51: 30-36.
- Mittelstaedt H und Mittelstaedt ML. 1973. Mechanismen der Orientierung ohne richtende Außenreize. In: *Fortschritte der Zoologie*. Band 21. Heft 2-3. Gustav Fischer Verlag: Stuttgart.

- Moore AJ, Breed MD, Moor MJ. 1987. The guard honey bee: ontogeny and behavioural variability of workers performing a specialized task. *Anim. Behav.* 35: 1159-1167.
- Moreira AA, Forti LC, Boaretto AC, Andrade APP, Lopes JFS, Ramos VM. 2004. External und internal structure of *Atta bicspherica* Forel (Hymenoptera: Formicidae) nests. *J. Appl. Ent.* 128: 204-211.
- Pacala SW, Gordon DM, Godfray HCJ. 1996. Effects of social group size on information transfer and task allocation. *Evol. Ecol.* 10: 127-165.
- Passerat de Silans A, Moreira da Silva F, de Assis dos Reis Barbosa F. 2006. Determinação in Loco da difusividade térmica num solo da região de caatinga (PB). *R. Bras. Ci. Solo* 30: 41-48.
- Pereira-da-Silva V, Forti LC, de Barros Ferreira MF. 1982. Estrutura dos ninhos iniciais de *Atta capiguara* Gonçalves, 1944 (Hymenoptera: Formicidae). Na região de Botucatu, São Paulo. *Revta bras. Ent.* 26(3/4): 287-292.
- Pielström S. 2008. Vibratorische Kommunikation beim Grabeverhalten der Blattschneiderameisen. *Diplomathesis*. University of Würzburg.
- Powell RJ, Stradling DJ. 1986. Factors influencing the growth of *Attamyces bromatificus*, a symbiont of attine ants. *Tans. Br. Mycol. Soc.* 87: 205-213.
- Rasse PH, Deneubourg JL. 2001. Dynamics of nest excavation and nest size regulation of *Lasius niger* (Hymenoptera: Formicidae). *J. Insect Behav.* 14(4): 433-449.
- Ribeiro FJL. 1995. A escavação do solo pela fêmea da saúva (*Atta sexdens rubropilosa*). *Psicologia USP* 6(1): 75-93
- Robinson GE. 1992. Regulation of division of labor in social insects. *Annu. Rev. Entomol.* 37: 637-665.
- Robinson GE, Page RE. 1995. Genotypic constraints on plasticity for corpse removal in honeybee colonies. *Anim. Behav.* 49(4): 867-876.
- Roces F, Kleineidam C. 2000. Humidity preference for fungus culturing by workers of the leaf-cutting ant *Atta sexdens rubropilosa*. *Insectes soc.* 47: 348-350.
- Schilman PE, Roces F. 2003. Assessment of nectar flow rate and memory for patch quality in the ant *Camponotus rufipes*. *Anim. Behav.* 66: 687-693.
- Schmid-Hempel P. 1990. Reproductive competition and the evolution of work load in social insects. *Am. Nat.* 135(4):501-526.
- Seeley TD. 1989. Social foraging in honey bees: how nectar foragers assess their colony's nutritional status. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 24: 181-199.
- Seeley TD. 1992. The tremble dance of the honey bee: message and meanings. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 31: 375-383.
- Smith AP. 1978. An investigation of the mechanisms underlying nest construction in the wasp *Paralastor Sp.* (Hymenoptera: Eumenidae). *Anim. Behav.* 26: 232-240.

- Stein C, Xavier GF. 1984. Does substrate density affect the nest depth of female *Atta sexdens rubropilosa* (Forel, 1908) (Hymenoptera, Formicidae)? *Braz J. Med. Bio.l Res.* 17: 297-300.
- Stubbs DA, Dreyfuss LR, Fetterman JG. 1984. The perception of temporal events. In: Gibbon J und Allan L. (Eds.) *Timing and Time perception* S. 30-42. The New York Academy of Science.
- Sudd JH. 1970. Specific patterns of excavation in isolated ants. *Insectes soc.* 17(4): 253-260.
- Sudd JH. 1970. The response of isolated digging worker ants (*Formica lemani* Bondroit and *Lasius niger* (L.)) to tunnels. *Insectes soc.* 17(4): 261-272.
- Sudd JH. 1971. The effect of tunnel depth and of working in pairs on the speed of excavation in ants (*Formica lemani* Bondroit). *Anim. Behav.* 19: 677-686.
- Sudd JH. 1972. The absence of social enhancement of digging in pairs of ants (*Formica lemani* Bondroit). *Anim. Behav.* 20: 813-819.
- Theraulaz G, Bonabeau E. 1999. A brief history of Stigmergy. *Artificial Life* 5: 97-116.
- Theraulaz G, Bonabeau E, Deneubourg JL. 1998. The origin of nest complexity in social insects. *Complexity* 3: 15-25.
- Theraulaz G, Gautrais J, Camazine S, Deneubourg JL. 2003. The formation of spatial patterns in social insects: from simple behaviours to complex structures. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. A.* 361: 1263-1282.
- Tofts C, Franks NR. 1992. Doing the right thing: ants, honeybees and naked mole-rats. *TREE* 7(10): 364-349.
- Tschinkel WR. 2003. Subterranean ant nests: trace fossils past and future? *Palaeo* 192: 321-333.
- Tschinkel WR. 2005. The nest architecture of the ant, *Camponotus socius*. *J. Insect Sci.* 5(9): 1-18.
- Visscher KP. 1983. The honey bee way of death: Necrophoric behaviour in *Apis mellifera* colonies. *Anim. Behav.* 31: 1070-1076.
- Wahl O. 1932. Neue Untersuchungen über das Zeitgedächtnis der Bienen. *Z. vergl. Physiol.* 16: 529-589.
- Wahl O. 1933. Beitrag zur Frage der biologischen Bedeutung des Zeitgedächtnisses der Bienen. *Z. vergl. Physiol.* 18: 709-717.
- Wainelboim AJ, Roces F, Farina WM. 2003. Assessment of food source profitability in honeybees (*Apis mellifera*): how does disturbance of foraging activity affect trophallactic behaviour? *J. Comp. Physiol. A* 189: 39-45.
- Weber NA. 1966. Fungus-Growing Ants. *Science* 153(3736): 587-604.
- Weber NA. 1972. *Gardening Ants – The Attines*. The American Philosophical Society, Philadelphia.

- Whitford WG, Johnson P, Ramirez J. 1976. Comparative ecology of the harvester ants *Pogonomyrmex barbatus* (F. Smith) and *Pogonomyrmex rugosus* (Emery). *Insectes Soc.* 23(2): 117-132.
- Wilson EO. 1958. A chemical releaser of alarm and digging behaviour in the ant *Pogonomyrmex badius* (Latreille). *Psyche* 65: 41-51.
- Wilson EO. 1980. Caste and division of labor in leaf-cutter ants (Hymenoptera: Formicidae: Atta). I. The overall pattern in *A. sexdens*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 7: 143-156.
- Wittlinger M, Wehner R, Wolf H. 2006. The ant odometer: Stepping on stilts and stumps. *Science* 312: 1965-1967.
- Wittlinger M, Wehner R, Wolf H. 2007. The desert ant odometer: a stride integrator that accounts for stride length and walking speed. *J. Exp. Biol.* 210: 198-207.
- Zolessi de LC, González LA. 1978. Observaciones sobre el genero *Acromyrmex* en el Uruguay. IV. A (*Acromyrmex*) *lundii* (Guérin, 1838) (Hymenoptera: Formicidae). *Revta. Fac. Human. Cienc.* (Cienc. Biol.), Montevideo 1(2): 9-28.

Anhang

1. Eichung des Pilzvolumens vor und nach den Versuchen

Vor den Versuchen

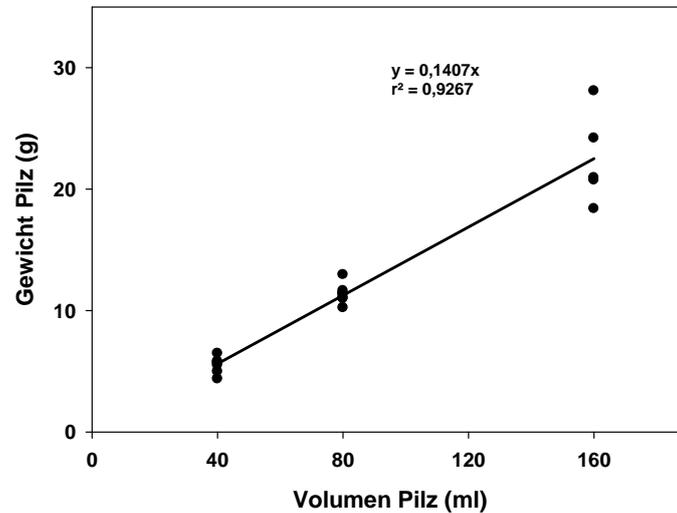


Abb. 1: Zur Bestimmung des Pilzvolumens wurden für die jeweiligen Volumina die Gewichte aufgetragen, die man nach der Ringmethode erhalten hatte. Durch die einzelnen Punkte wurde eine Ausgleichsgerade gelegt mit deren Gleichung man die Gewichte für die jeweiligen Volumina bestimmen konnte.

Nach den Versuchen

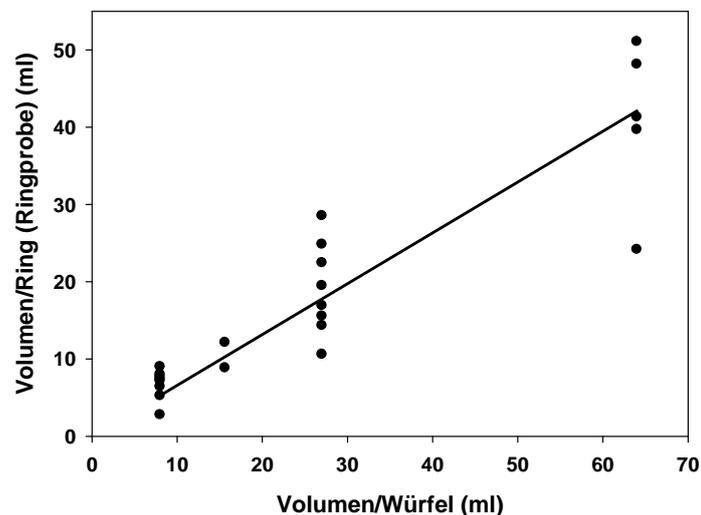


Abb. 2: Zum Eichen des Pilzvolumens nach dem Versuch wurde ein Würfel mit definiertem Volumen aus einem gefrorenen Pilz ausgeschnitten. Anhand der Ringmethode wurde dann das Volumen des Würfels erneut bestimmt. Aufgetragen wurde das Volumen des Würfels gegen das Volumen, welches man durch die Ringmethode erhalten hatte. Durch die einzelnen Punkte wurde eine Ausgleichsgerade gelegt, mit deren Gleichung man die durch die Ringmethode erhaltenen Werte, korrigieren konnte.

2. Kleine Ameisengruppen: Umfahrung der einzelnen Strukturen mittels Corel Draw

In dem Programm Corel Draw X3 wird ein neues Arbeitsblatt oder eine bereits existierende Datei geöffnet.

- 1.) Unter Datei, Importieren kann man das gewünschte Bild aussuchen und indem man mit der rechten Maustaste auf dem Arbeitsblatt ein Rechteck zieht, wird es importiert.
- 2.) Anschließend sollte mit der linken Maustaste außerhalb des Arbeitsblattes geklickt werden, damit das Bild für die weiteren Arbeiten nicht markiert ist.
- 3.) Um den Umriss der gewünschten Struktur nachzufahren klickt man in der Toolbox auf das Hilfsmittel „Freihand“ (5. von oben). Nun öffnet sich eine weitere Leiste und man wählt das Hilfsmittel „Bezier“ (2. von links) aus.
- 4.) Wenn man nun mit dem Cursor auf das Bild geht, erscheint durch klicken mit der linken Maustaste ein Kästchen. Klickt man in einiger Entfernung auf der Struktur, die umfahren werden sollte, noch einmal, so erscheint ein weiteres Kästchen. Zwischen den Kästchen jedoch hat sich eine Linie gezogen. Dies wiederholt man bis die Struktur umfahren ist. Beachten sollte man das der Kreis geschlossen wird, d.h. da mit jedem Klick auf dem Bild ein Rechteck entsteht, sollt der letzte Klick auf dem ersten Kästchen platziert werden. Wurde ein Klick an einer falschen Stelle platziert, so lässt sich dies umändern, wenn man das jeweilige Kästchen doppelt anklickt und es dann in die gewünschte Position zieht.
- 5.) Schritt 4 kann, je nachdem wie viele Strukturen umfahren werden sollen, beliebig oft wiederholt werden
- 6.) Die Dicke der Umrisslinie bzw. die Farbe lässt sich ändern, indem man in der Toolbox auf das Hilfsmittel „Umriss“ und dann auf das Dialogfeld „Umrisslinie“ klickt. Für die hier verwendete Darstellung wurde entweder eine schwarze oder eine gelbe Farbe mit einer Breite von 0.706mm verwendet.
- 7.) Nachdem alle Strukturen farbig umrandet sind, muss für eine anschließende Skalierung ein ausgewählter Bereich auf dem Millimeterpapier nachgefahren werden. Dazu öffnet man wiederum das Hilfsmittel „Bezier“ und zeichnet mit Hilfe von zwei Klicks die Linie nach. Da nun der Kreis nicht geschlossen werden kann, sollte man danach wiederum auf das Hilfsmittel „Auswahl“ klicken.
- 8.) Nun wird das Photo markiert und gelöscht.
- 9.) Der Referenzstrich sollte in der vertikalen Ausrichtung $\updownarrow 0.0\text{mm}$ besitzen. Zu sehen ist dies, in der oberen Leiste anhand des Pfeils \updownarrow , der erscheint wenn man die nachgezeichnete Linie anklickt. Falls das nicht der Fall ist, wird die markierte Referenz noch einmal angeklickt und es erscheinen krumme Pfeile. Wenn man nun

auf einen krummen Pfeil geht, dann kann man die vertikale Ausrichtung ändern, ohne dabei die Länge zu verändern.

- 10.) Als nächstes muss das Bild skaliert werden. Dazu betrachtet man die Länge der Referenz in der oberen Leiste unter der horizontalen Ausrichtung \leftrightarrow . Stimmt diese Angabe nicht mit der originalen Länge überein, so müssen alle umfahrenen Linien markiert und über die % Angabe korrigiert werden. Dabei sollte beachtet werden, dass sowohl die horizontale als auch die vertikale Ausrichtung korrigiert wird.
- 12.) Für eine anschließende Flächenberechnung mit dem Programm Photoshop sollte jede Struktur einzeln exportiert werden. Dazu wird die Struktur auf ein leeres Arbeitsblatt kopiert und unter Datei Exportieren als JPEG gespeichert.
- 13.) Für eine farbige Darstellung der Strukturflächen wird die jeweilige Struktur durch anklicken markiert. Die gewünschte Farbe kann dann durch anklicken in der sich auf der rechten Seite befindenden Farbpalette ausgewählt werden.

3. Kleine Ameisengruppen: Graphische Darstellung der farblich markierten Strukturen pro Versuchsreihe

Die nachfolgenden Abbildungen zeigen die mit Corel Draw nachgefahrenen Strukturen der jeweiligen Versuchsreihen. Nachgefahren wurden die Photographien zum Zeitpunkt 0h (links), nach 24h (mitte) und nach 48h (rechts) bzw. zum Zeitpunkt 0h (links), zum Zeitpunkt P.E. als der Pilz eingetragen war (mitte) und nach 24h (rechts). Dabei wurde folgender Farbcode:

weiß: vorgegebener Gang

grün: Kammer

rot: Pilz

hellblau: Tunnel

dunkelblau: ausgegrabene Partikel

gelbe Linien: Umrandung der Anfangsstruktur

und folgende Bezeichnung verwendet:

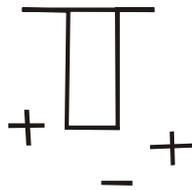
T: Tunnel; 2 Ameisen

KOP: Kammer ohne Pilz; 2 Ameisen

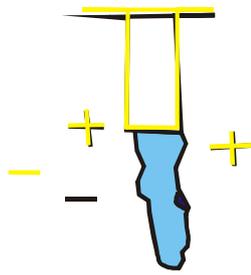
KMP: Kammer mit Pilz; 1, 2, 6 und 12 Ameisen

KV1.41+KV3.14: unterschiedliche Kammervolumina; 10 Ameisen

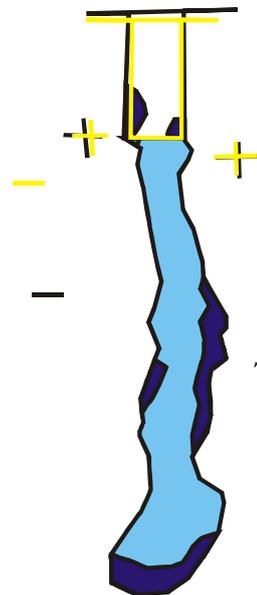
Versuche der Reihe mit einem *Tunnel* als vorgegebene, bereits existierende Struktur bei einer Gruppengröße von 2 Ameisen



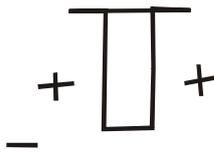
T.2.1.: 0h



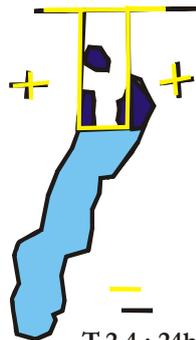
T.2.1.: 24h



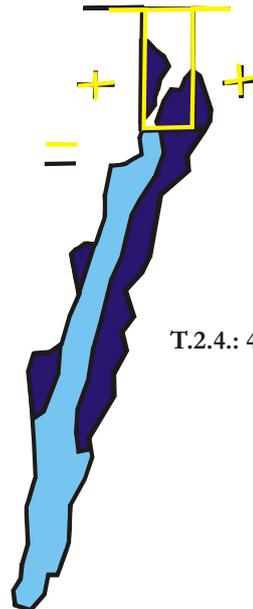
T.2.1.: 48h



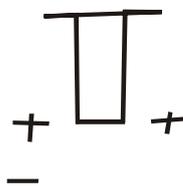
T.2.4.: 0h



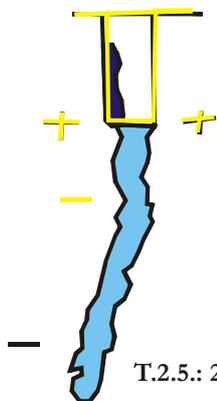
T.2.4.: 24h



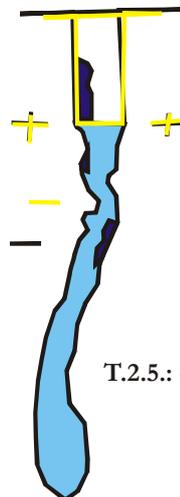
T.2.4.: 48h



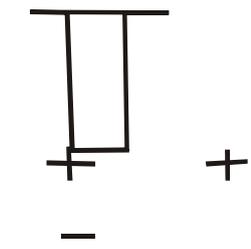
T.2.5.: 0h



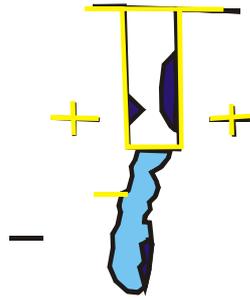
T.2.5.: 24h



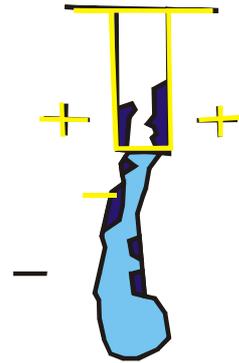
T.2.5.: 48h



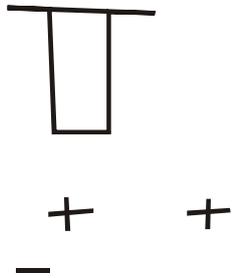
T.2.6.: 0h



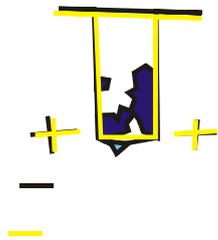
T.2.6.: 24h



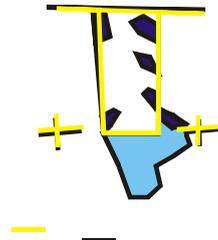
T.2.6.: 48h



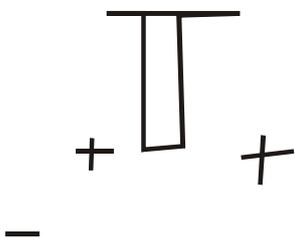
T.2.7.: 0h



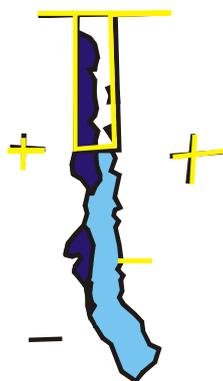
T.2.7.: 24h



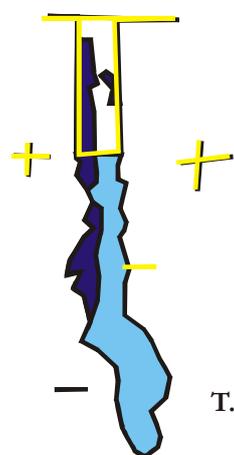
T.2.7.: 48h



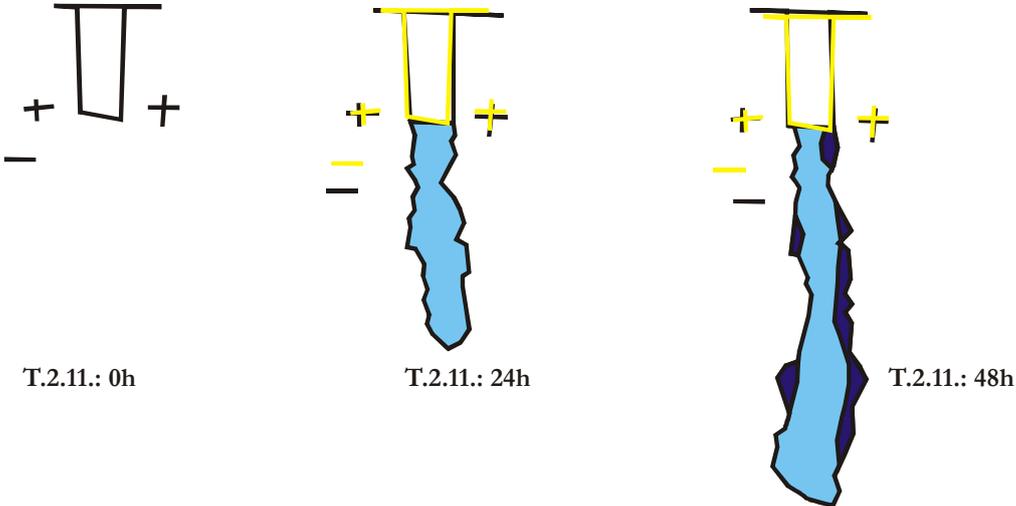
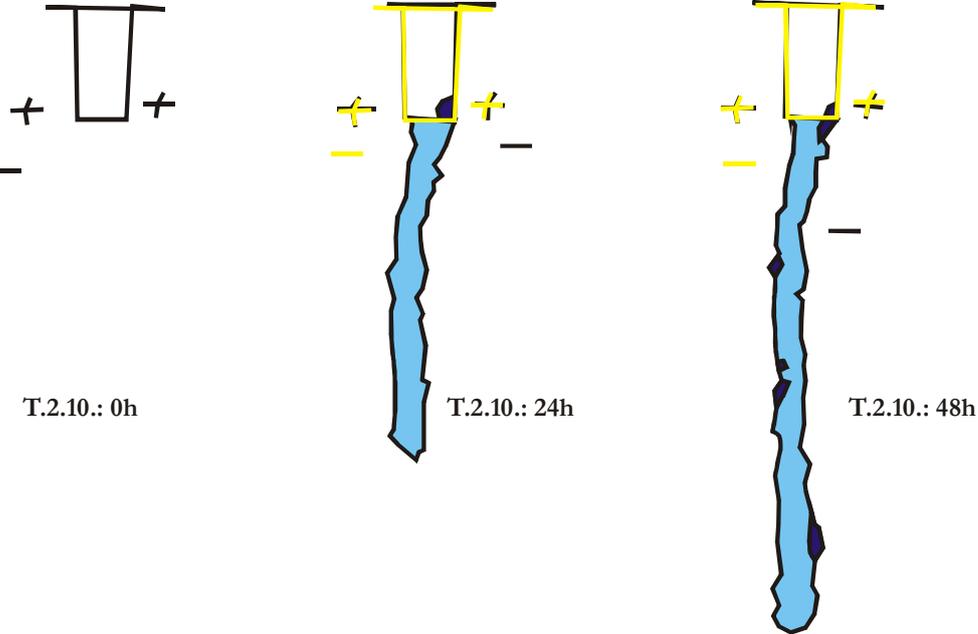
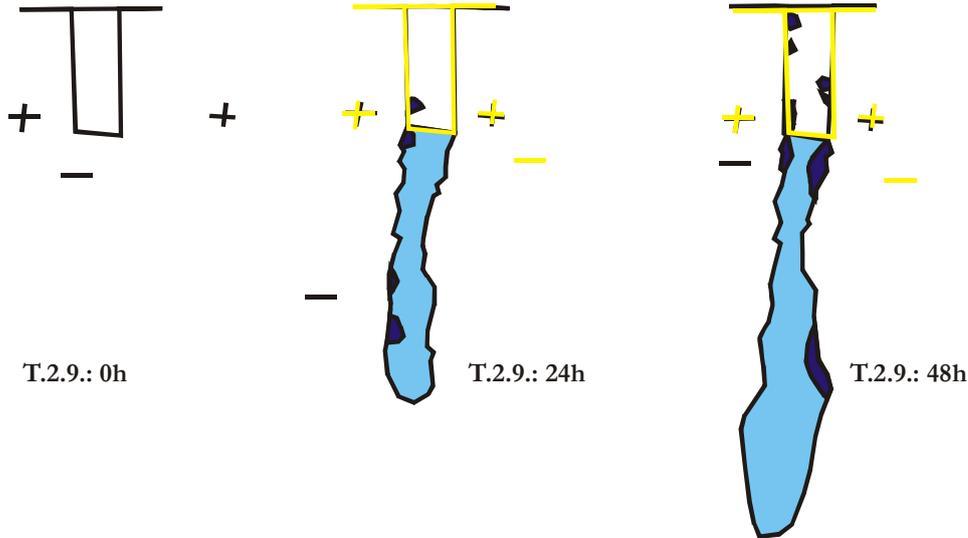
T.2.8.: 0h

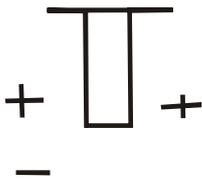


T.2.8.: 24h

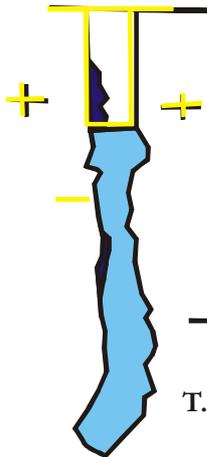


T.2.8.: 48h

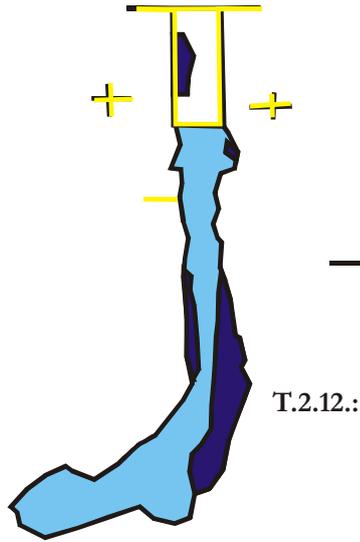




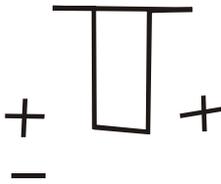
T.2.12.: 0h



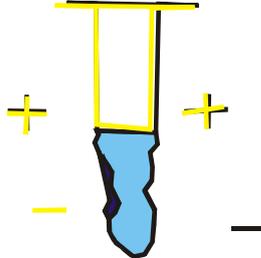
T.2.12.: 24h



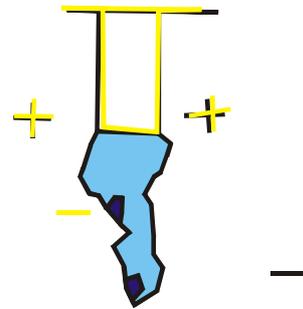
T.2.12.: 48h



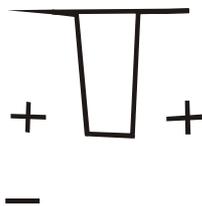
T.2.14.: 0h



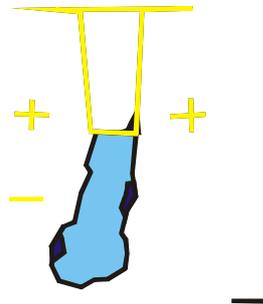
T.2.14.: 24h



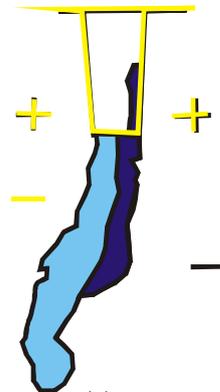
T.2.14.: 48h



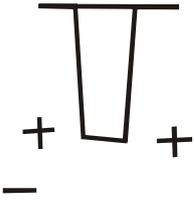
T.2.15.: 0h



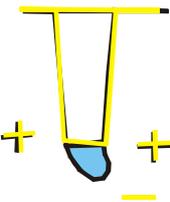
T.2.15.: 24h



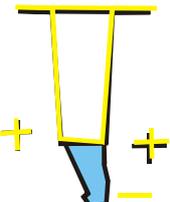
T.2.15.: 48h



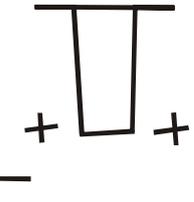
T.2.16.: 0h



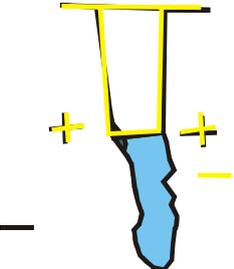
T.2.16.: 24h



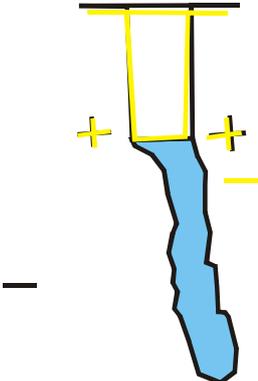
T.2.16.: 48h



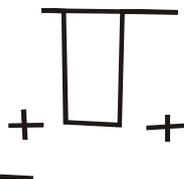
T.2.17.: 0h



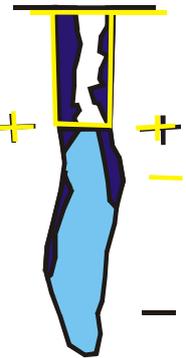
T.2.17.: 24h



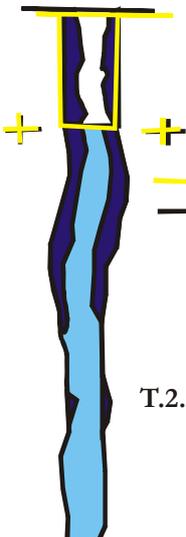
T.2.17.: 48h



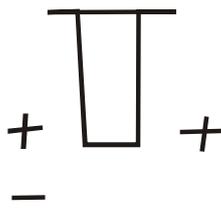
T.2.19.: 0h



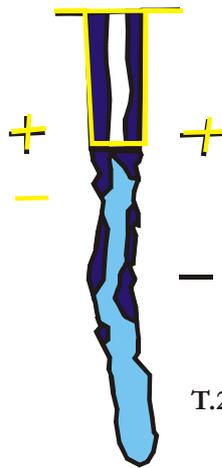
T.2.19.: 24h



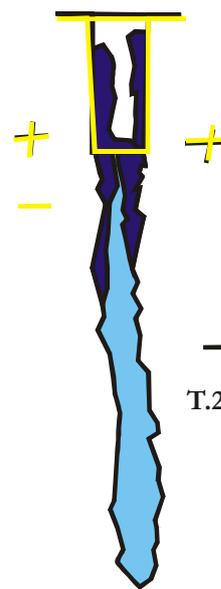
T.2.19.: 48h



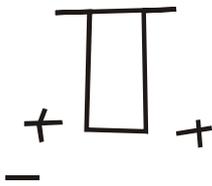
T.2.20.: 0h



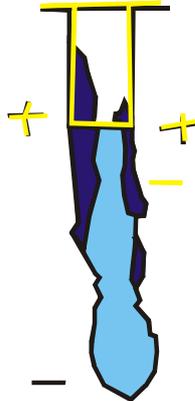
T.2.20.: 24h



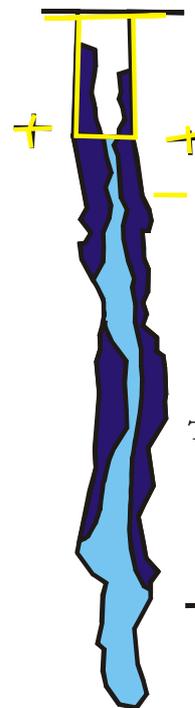
T.2.20.: 48h



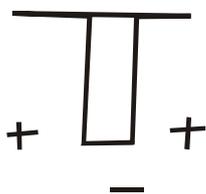
T.2.21.: 0h



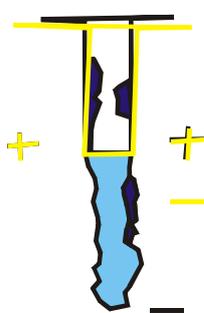
T.2.21.: 24h



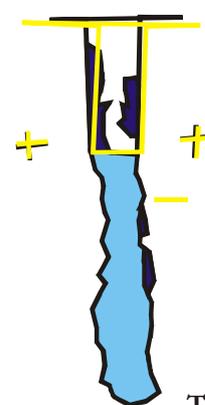
T.2.21.: 48h



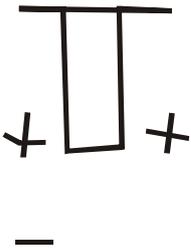
T.2.23.: 0h



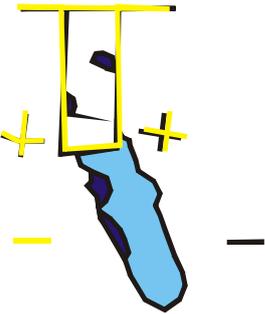
T.2.23.: 24h



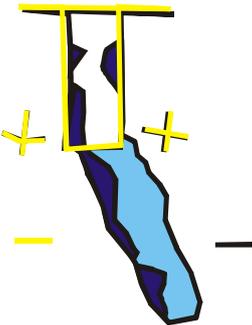
T.2.23.: 48h



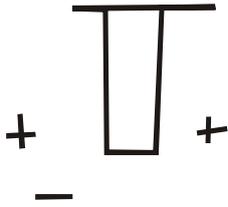
T.2.25.: 0h



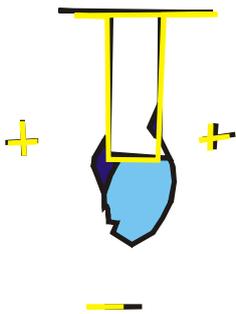
T.2.25.: 24h



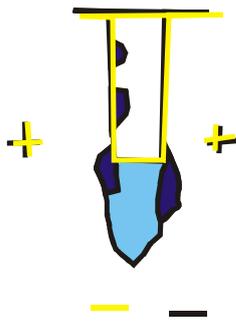
T.2.25.: 48h



T.2.26.: 0h

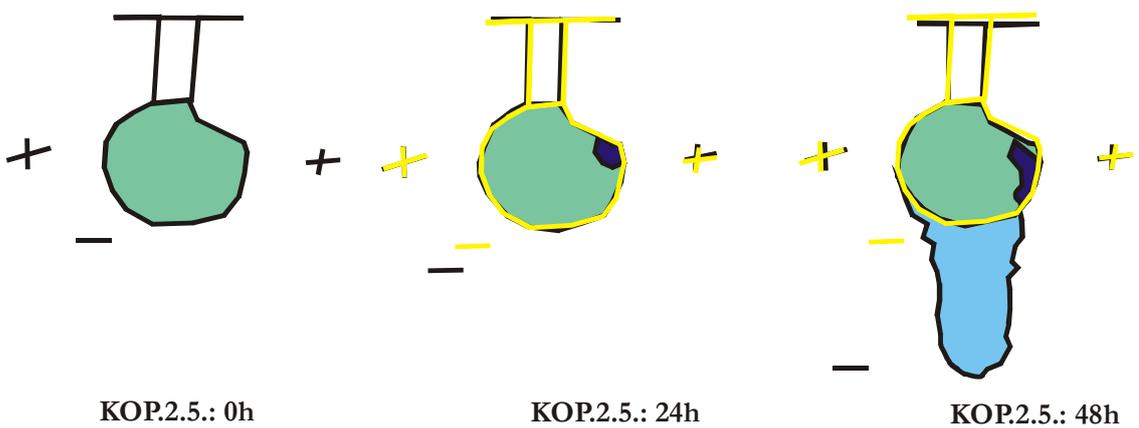
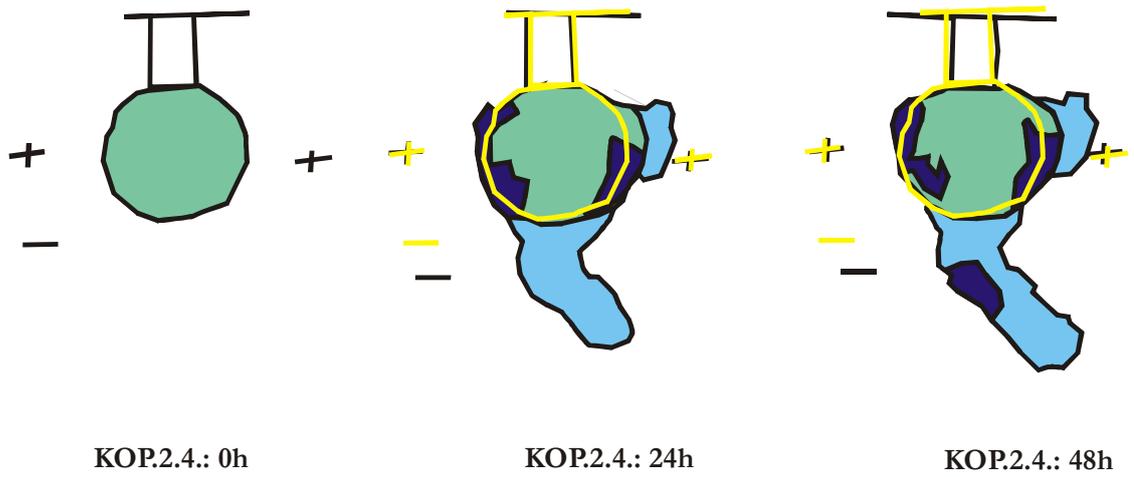
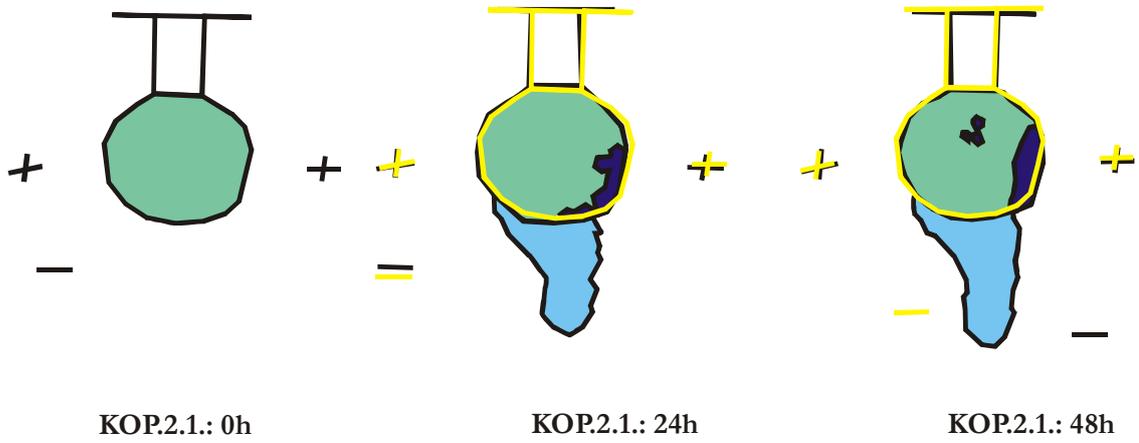


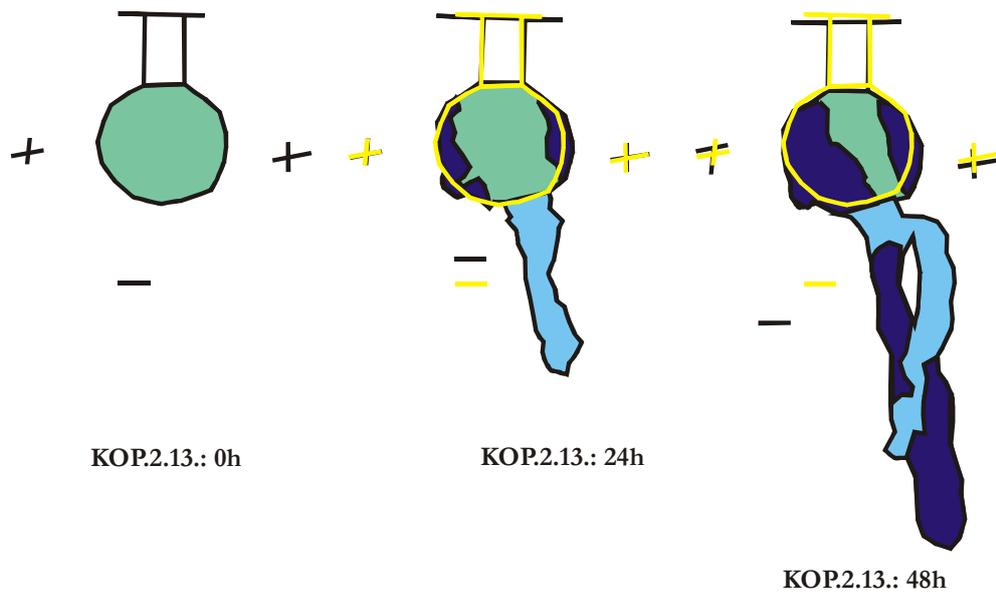
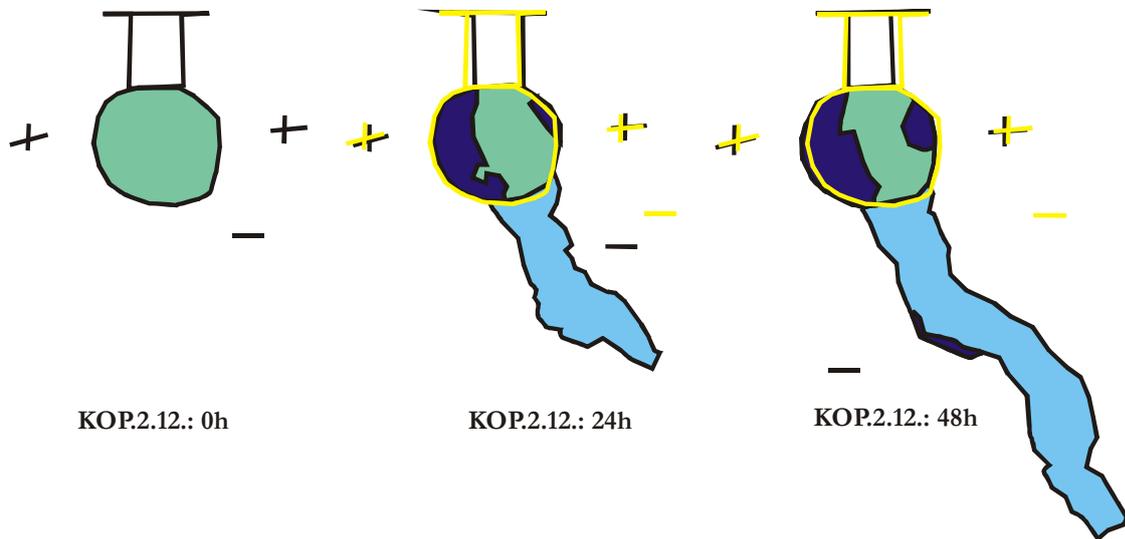
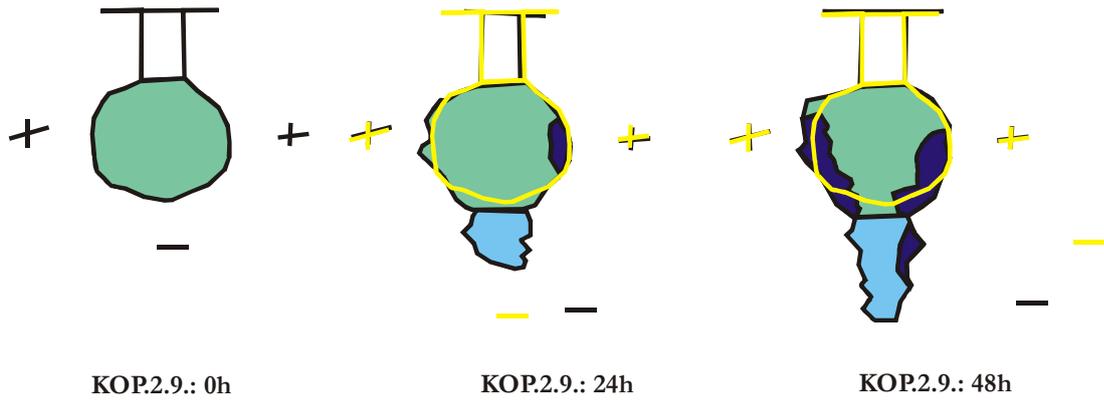
T.2.26.: 24h

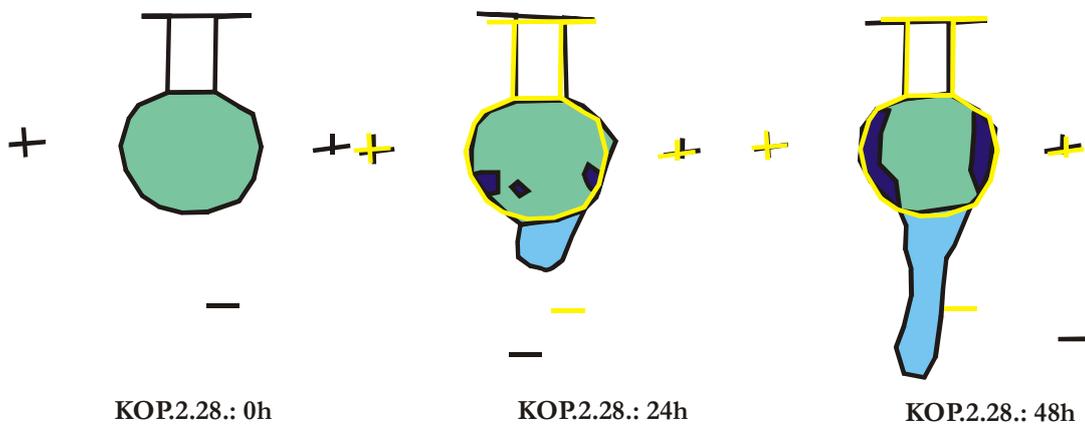
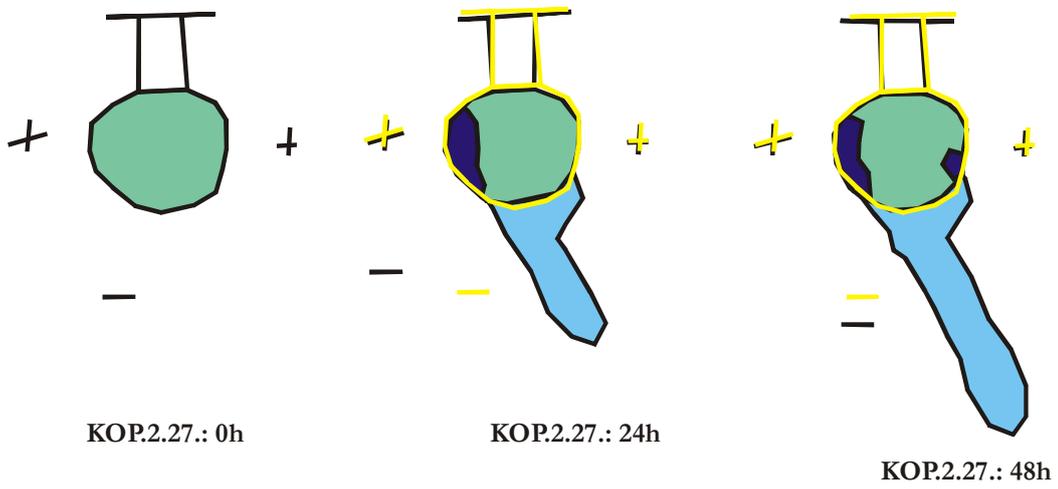
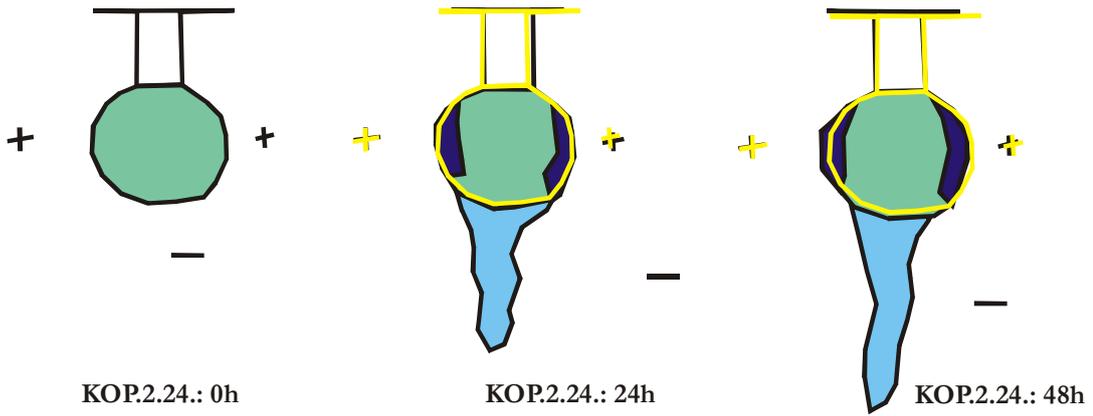


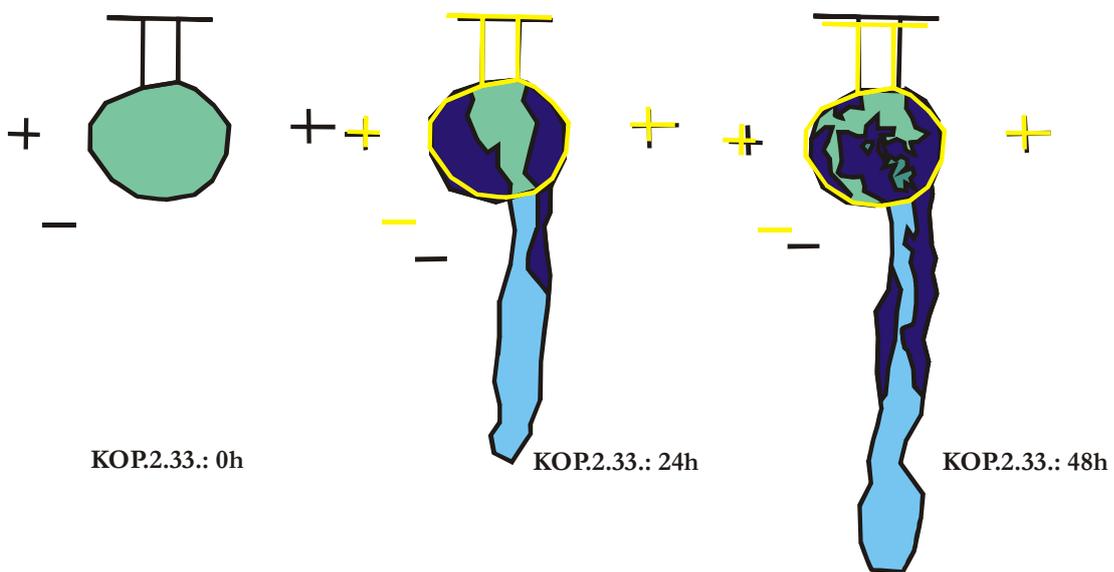
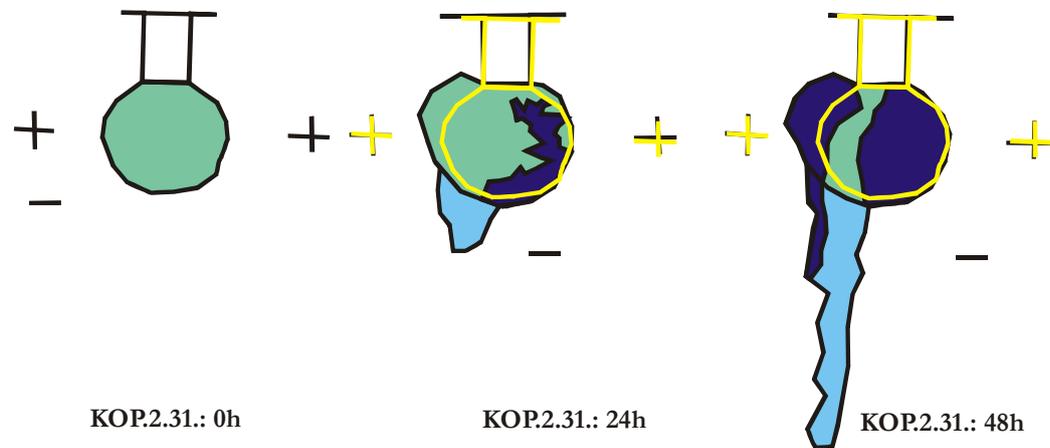
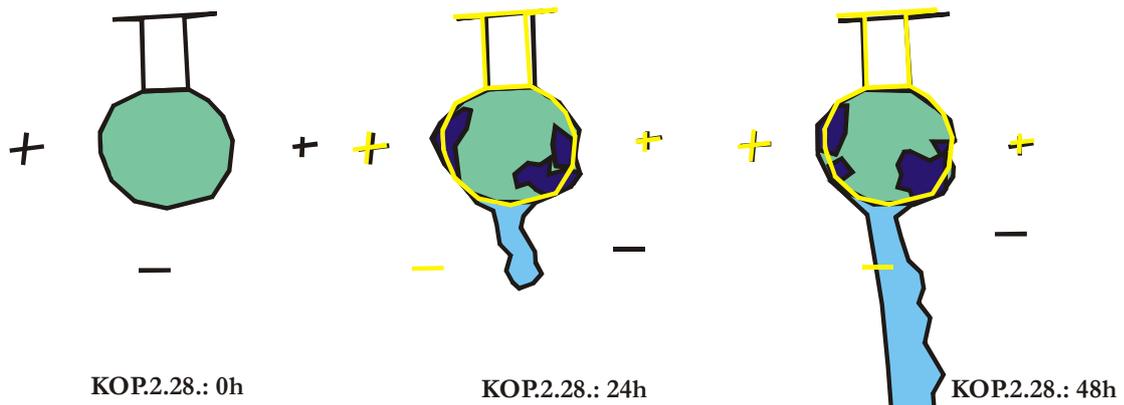
T.2.26.: 48h

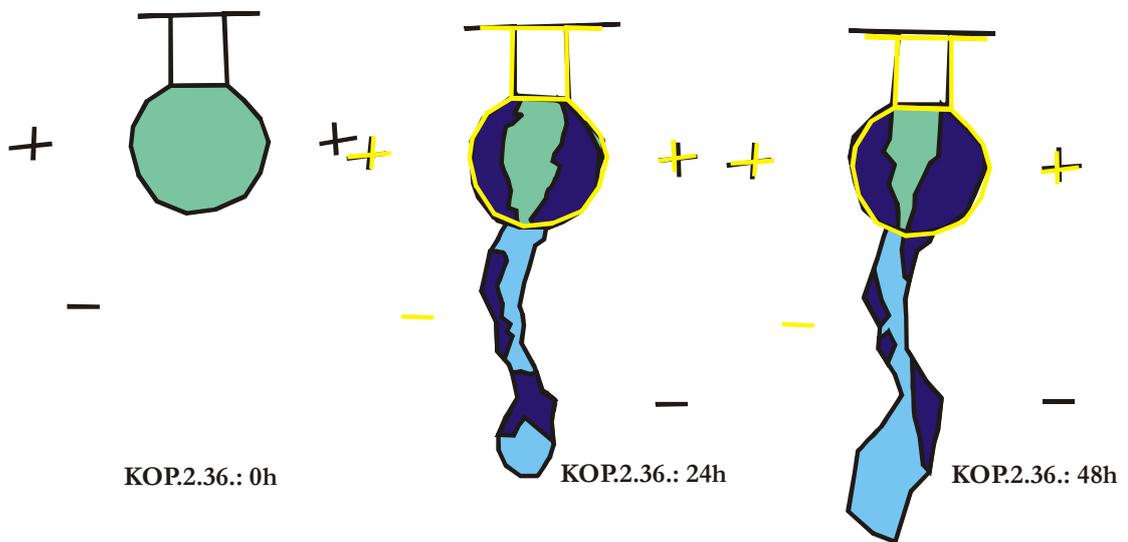
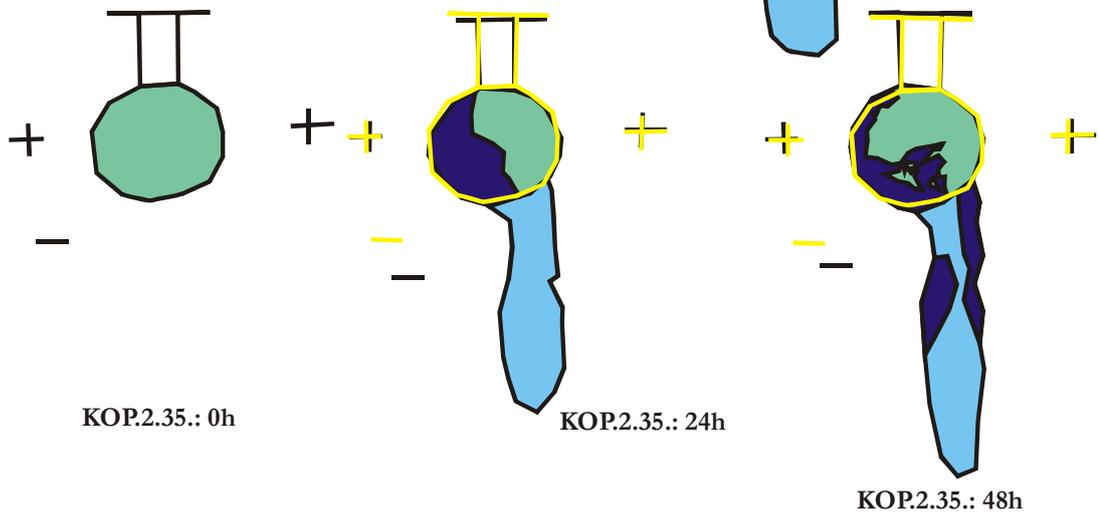
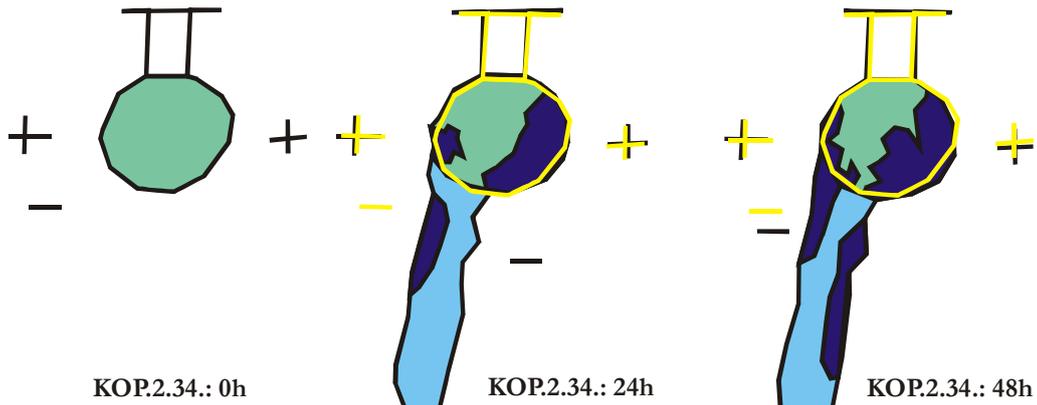
Versuche der Reihe mit einer *leeren Kammer* als vorgegebene, bereits existierende Struktur bei einer Gruppengröße von 2 Ameisen

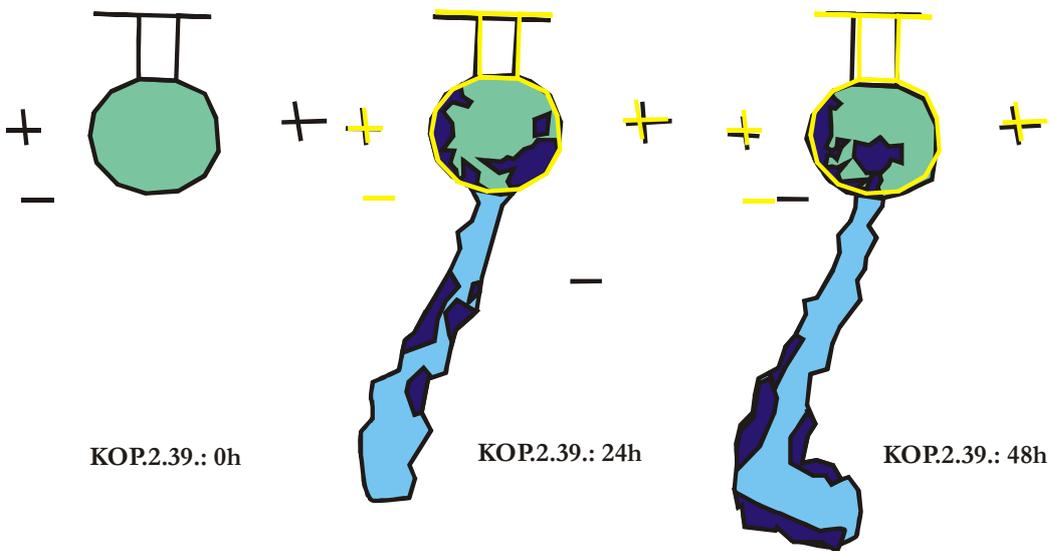
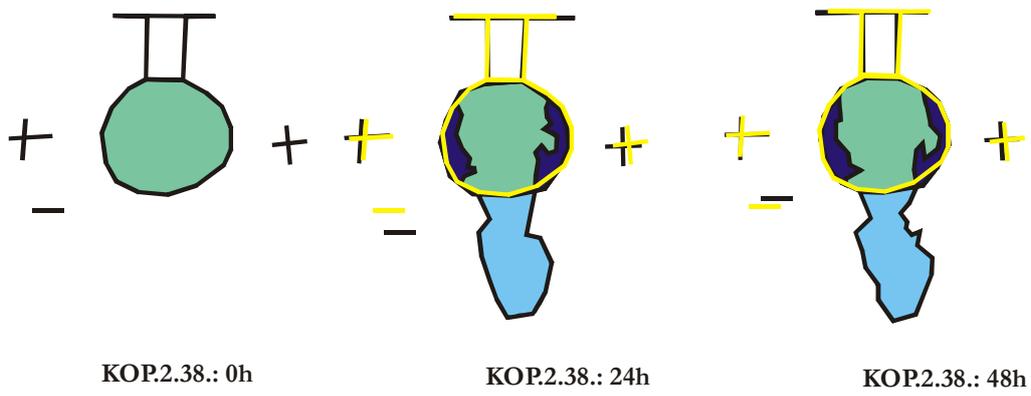
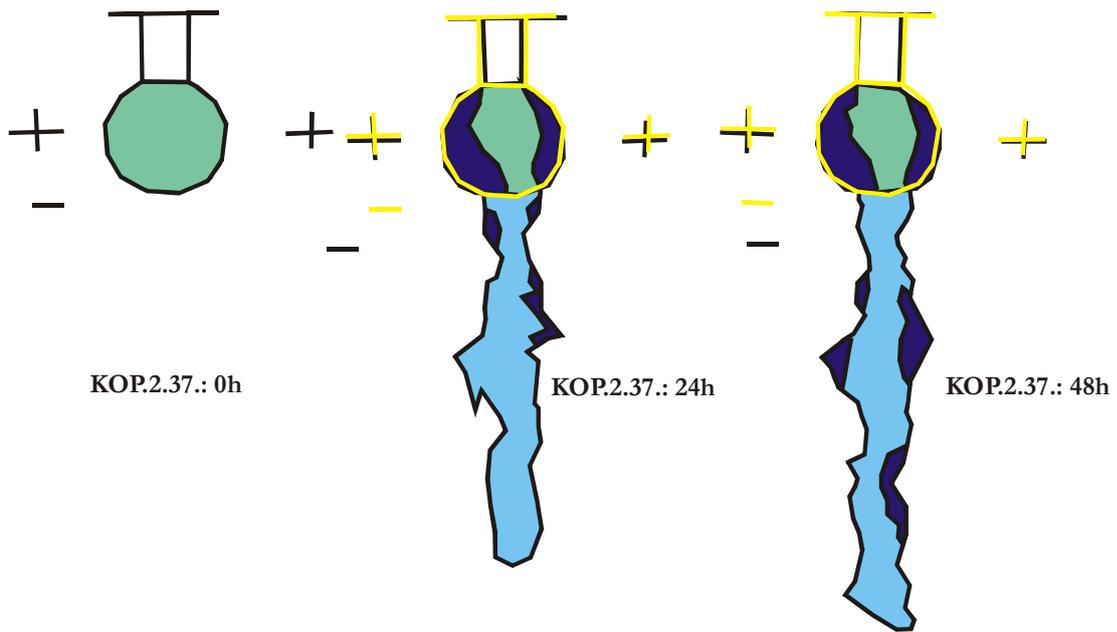


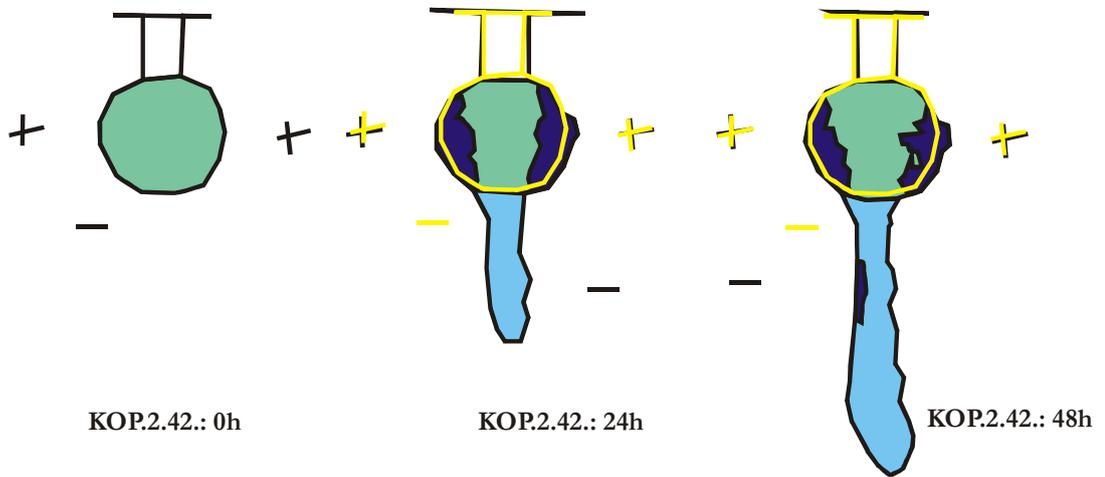
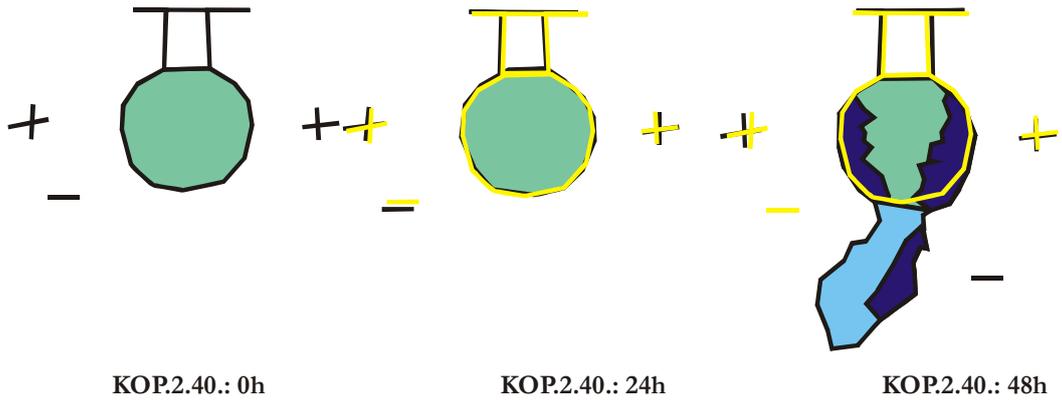




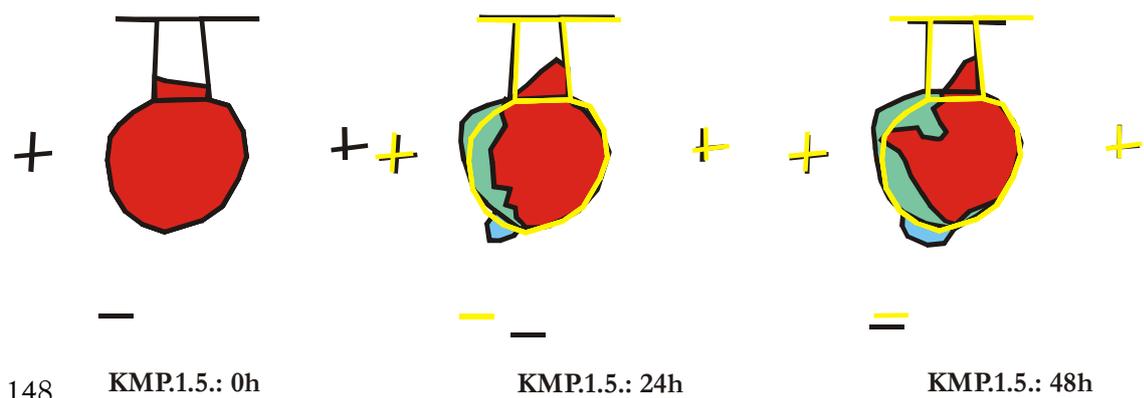
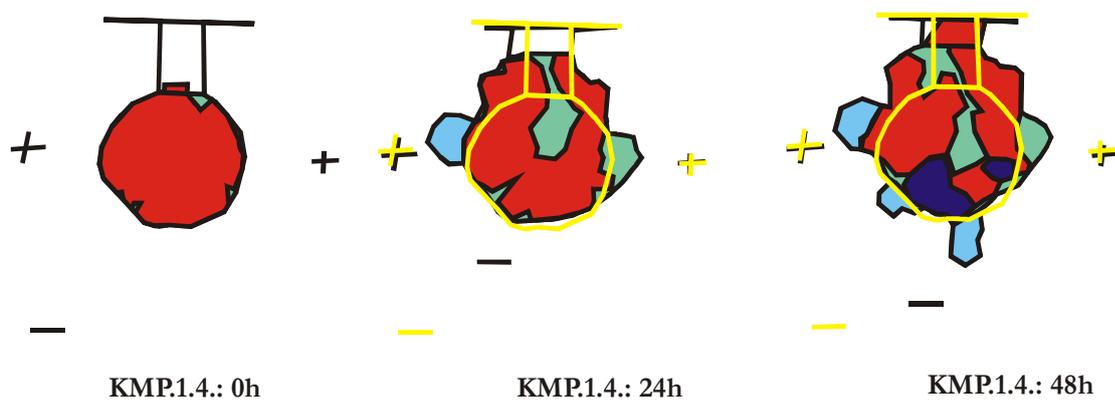
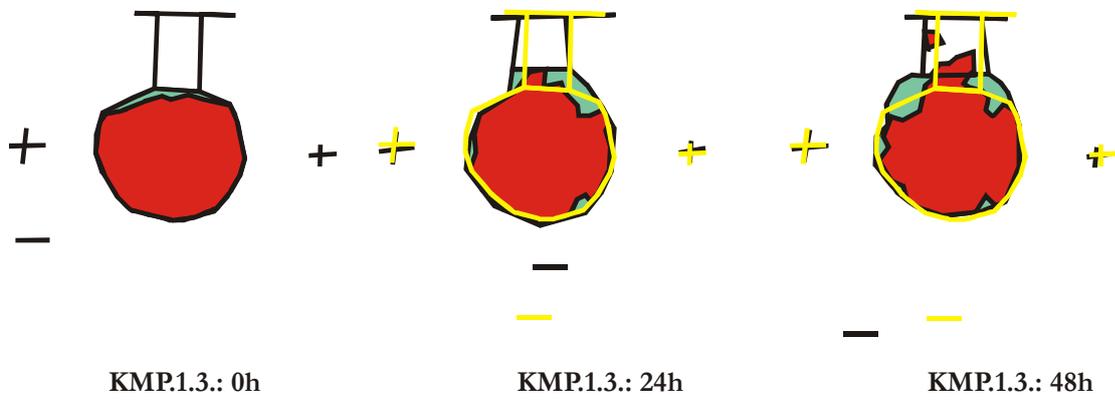
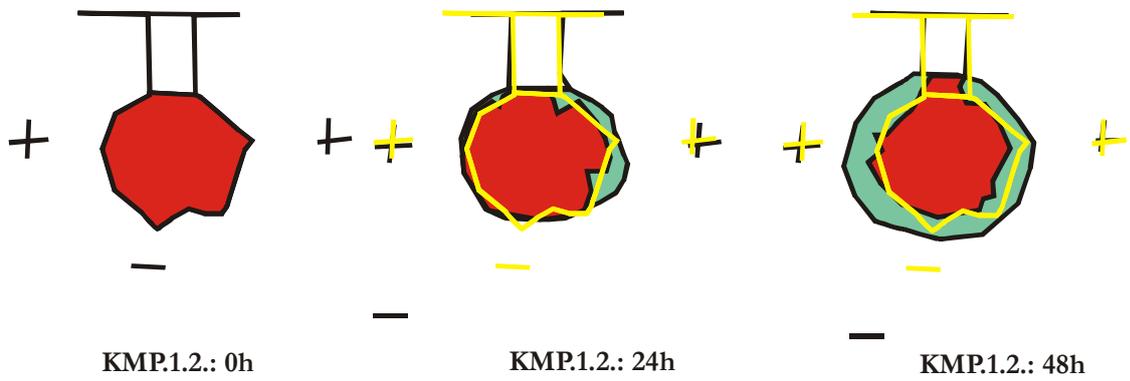


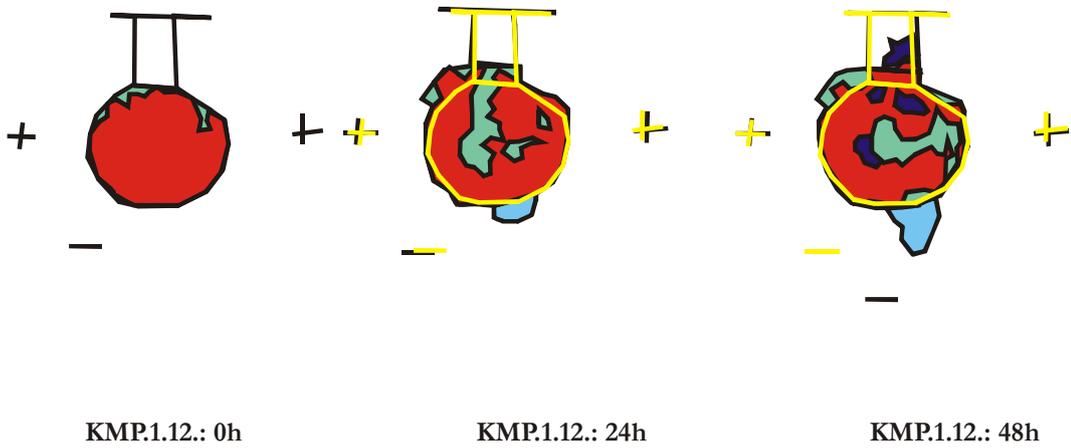
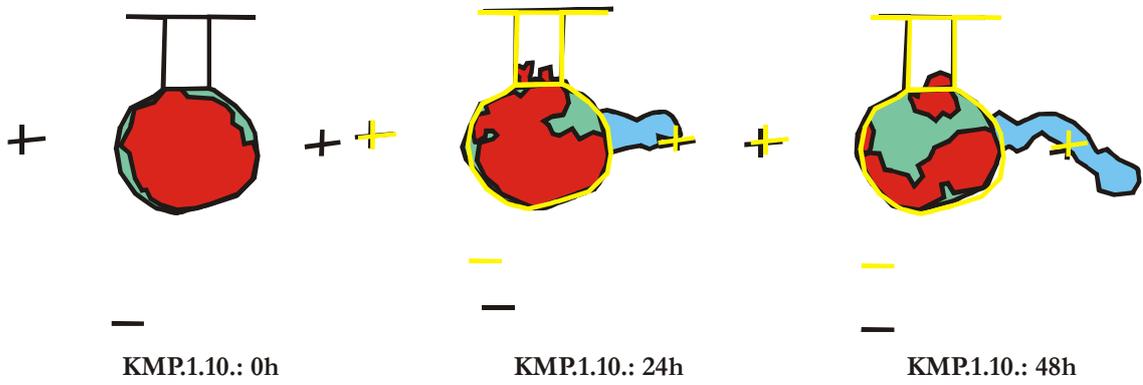
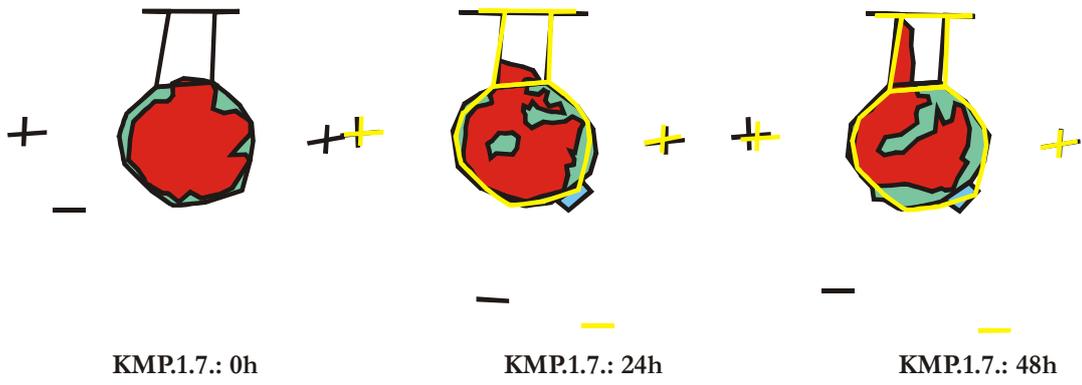
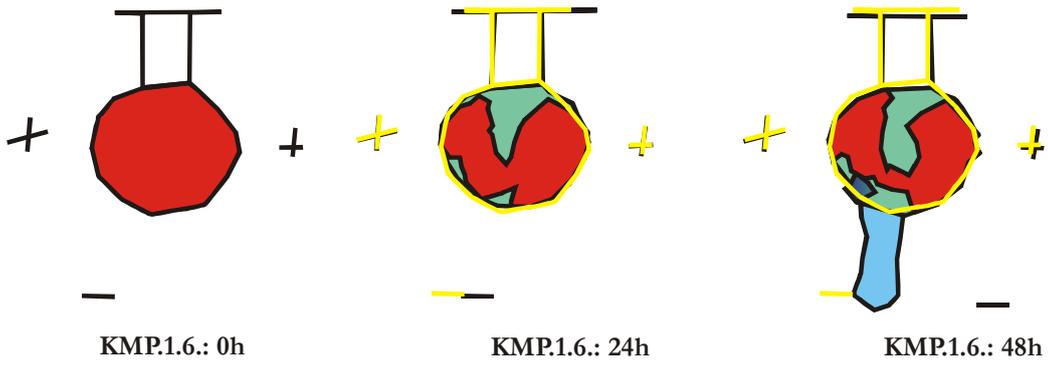


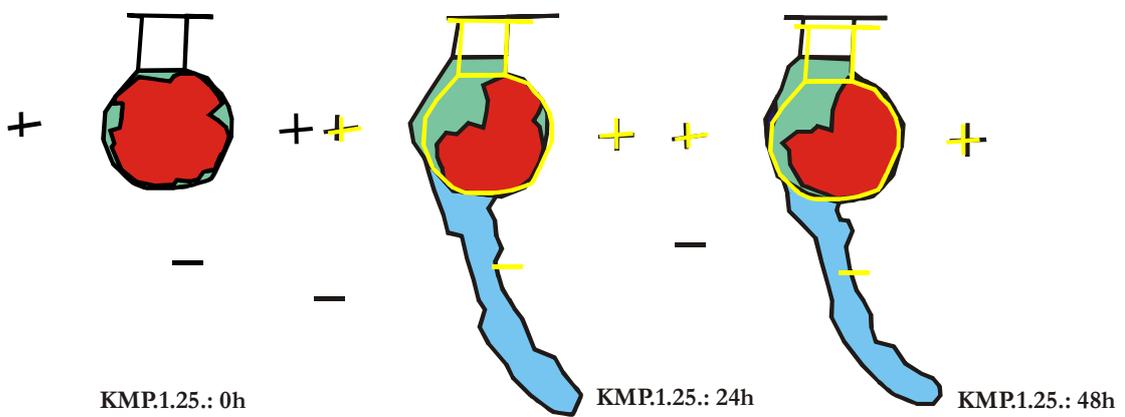
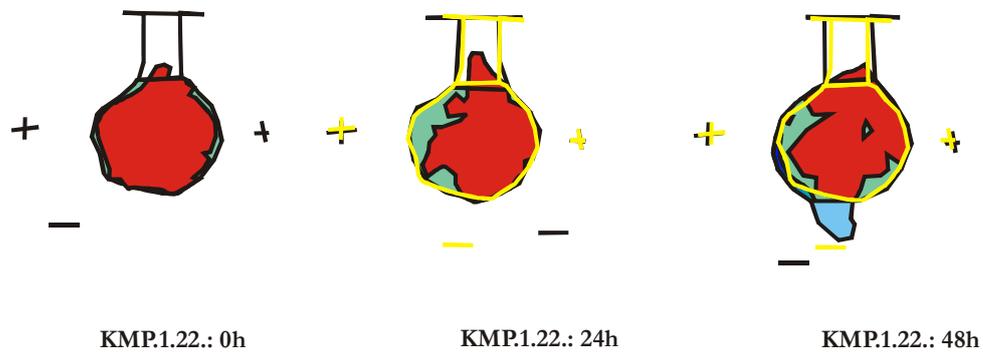
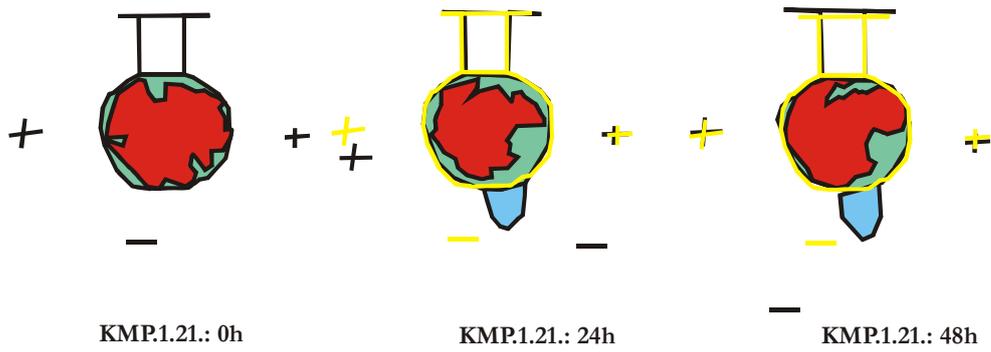
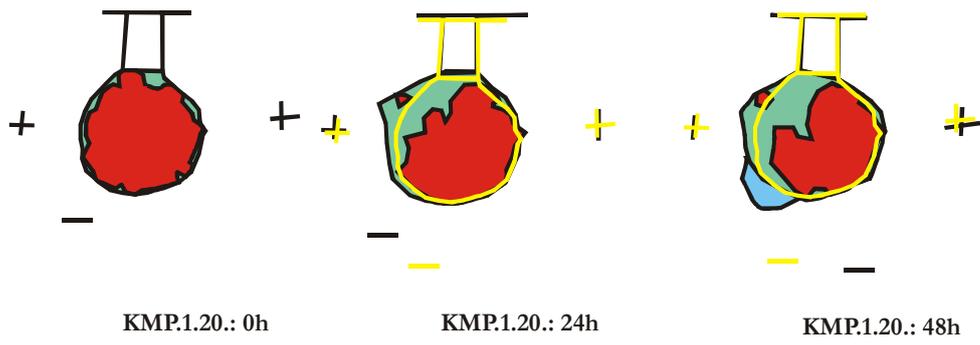


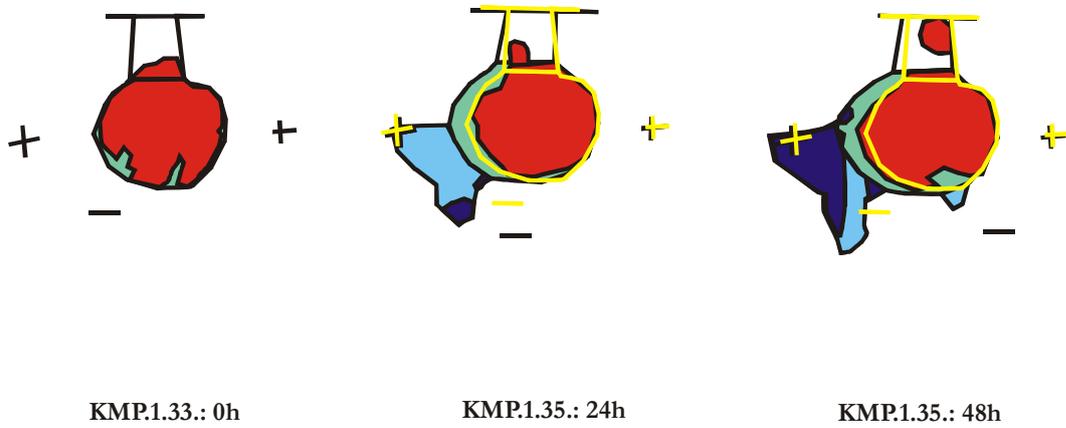
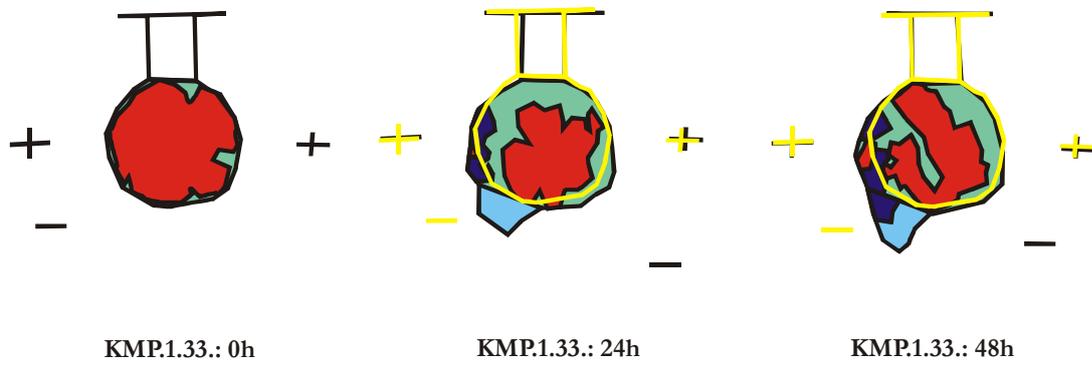
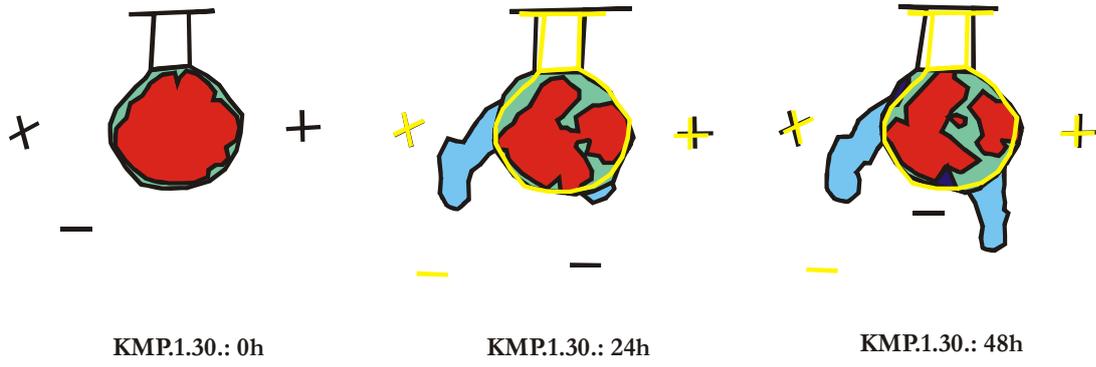
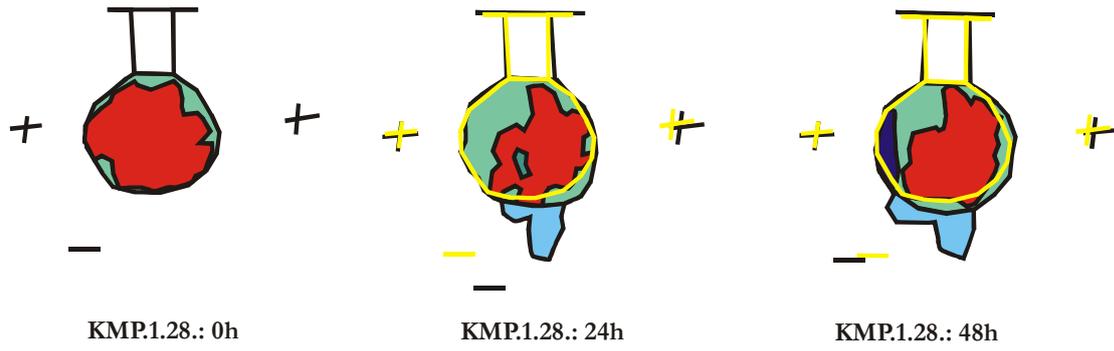


Versuche der Reihe mit einer *Pilz gefüllten Kammer* als vorgegebene, bereits existierende Struktur bei einer Gruppengröße von 1 Ameise

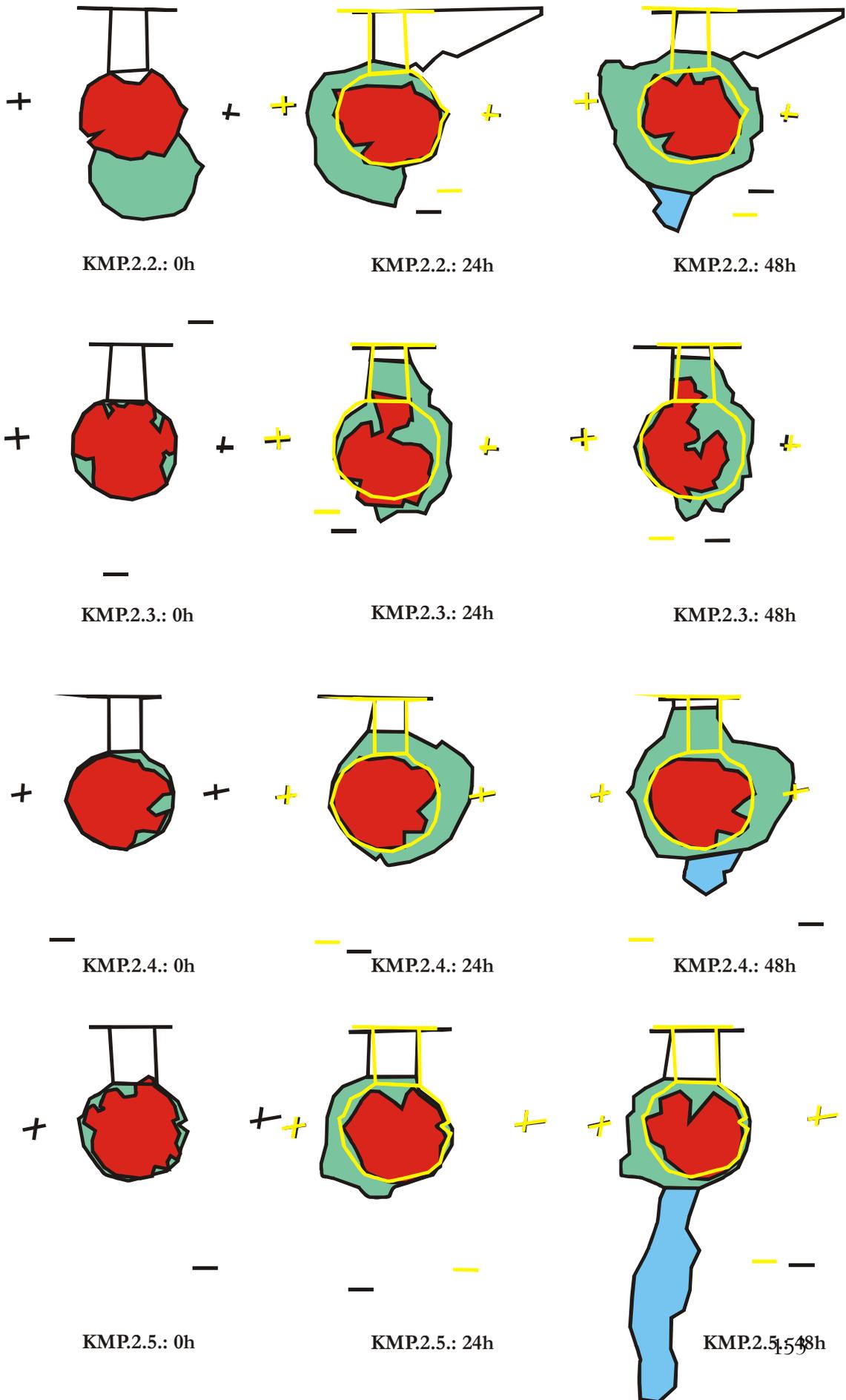


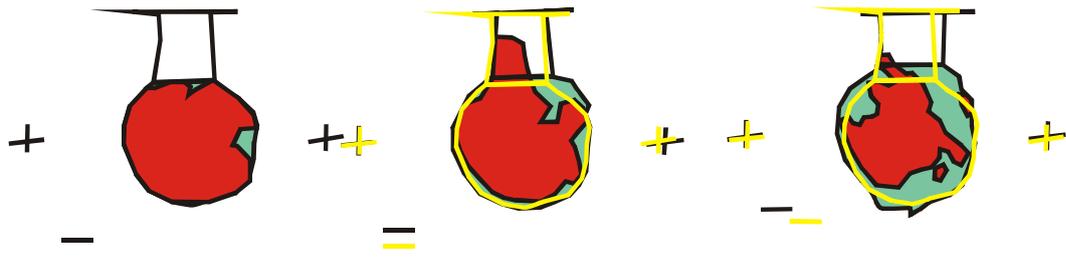






Versuche der Reihe mit einer *Pilz gefüllten Kammer* als vorgegebene, bereits existierende Struktur bei einer Gruppengröße von 2 Ameisen

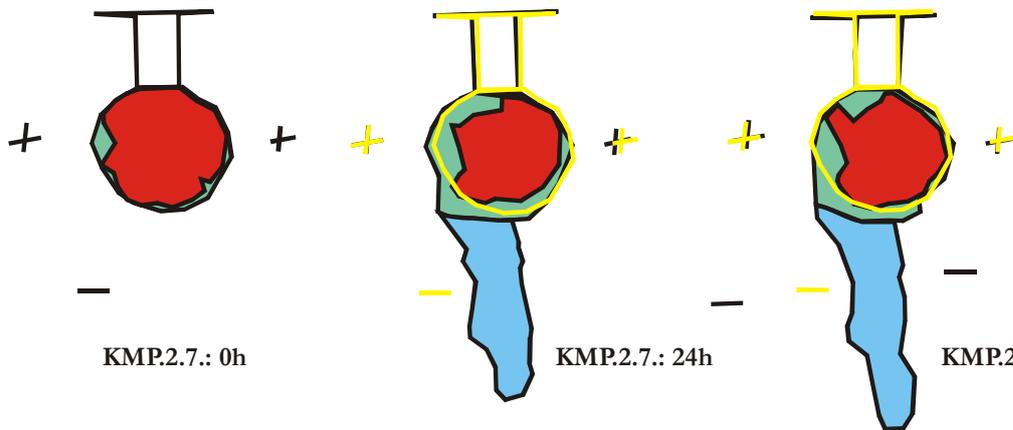




KMP.2.6.: 0h

KMP.2.6.: 24h

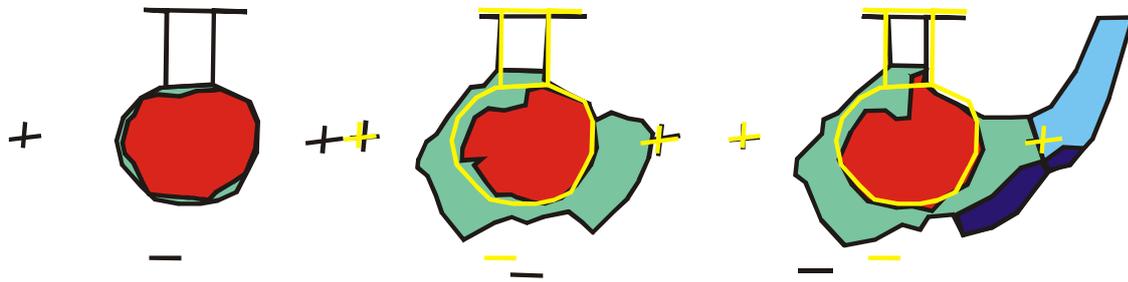
KMP.2.6.: 48h



KMP.2.7.: 0h

KMP.2.7.: 24h

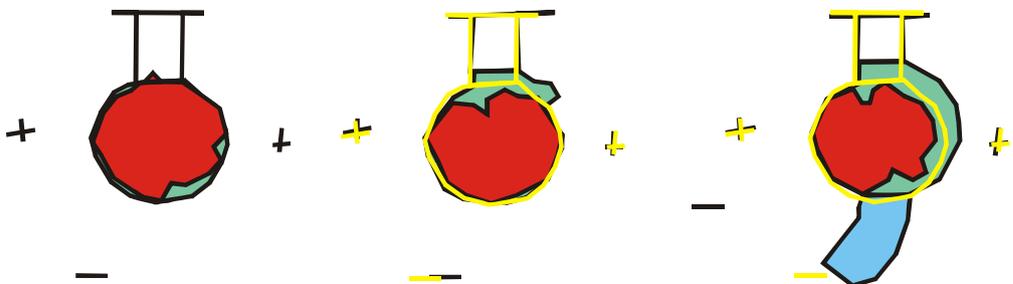
KMP.2.7.: 48h



KMP.2.8.: 0h

KMP.2.8.: 24h

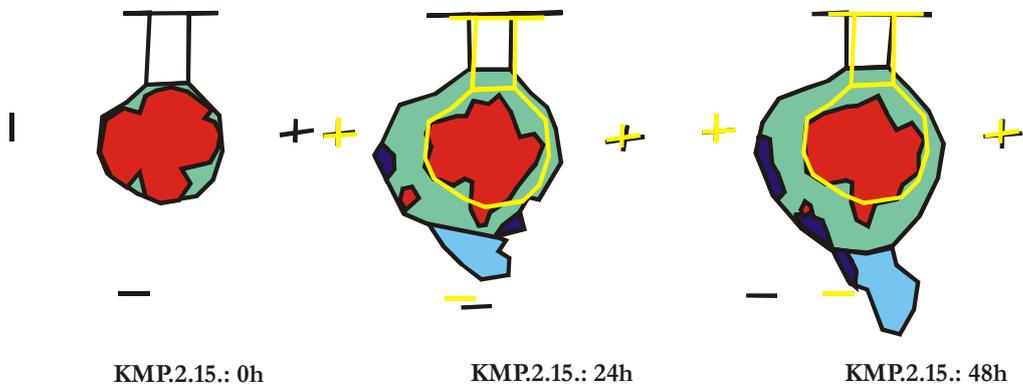
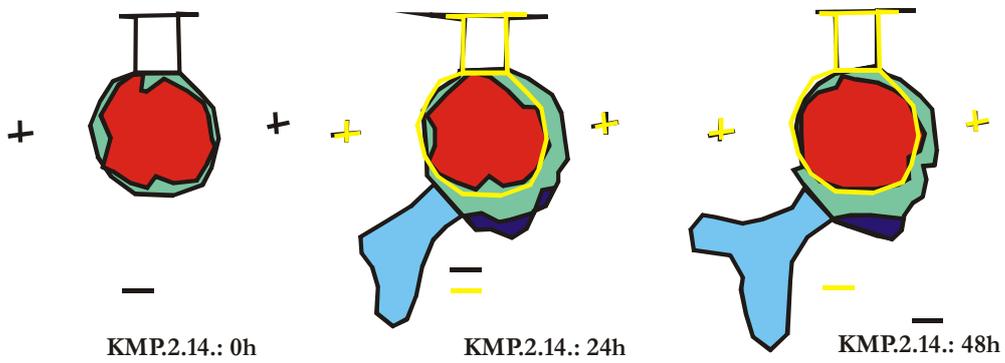
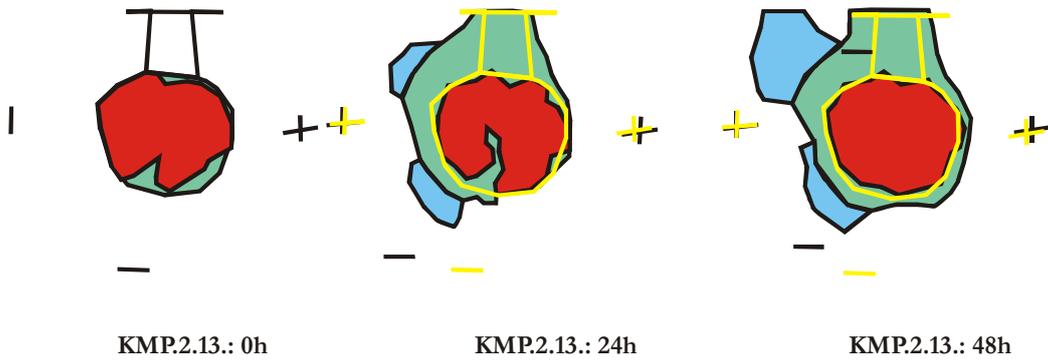
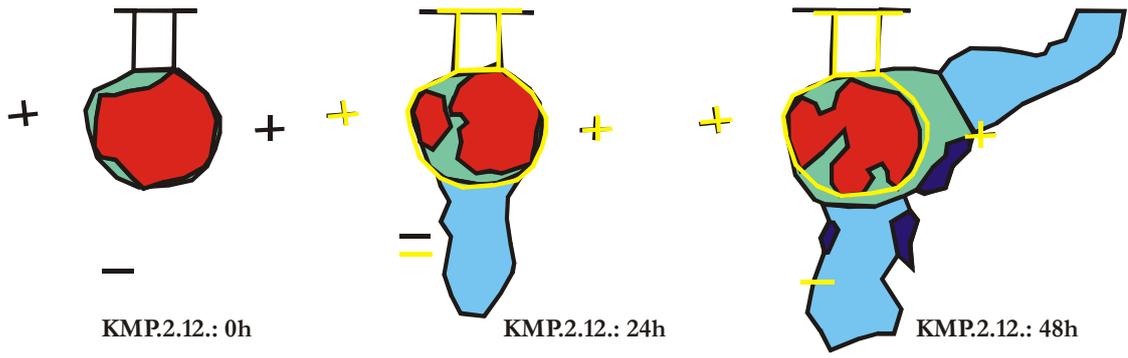
KMP.2.8.: 48h

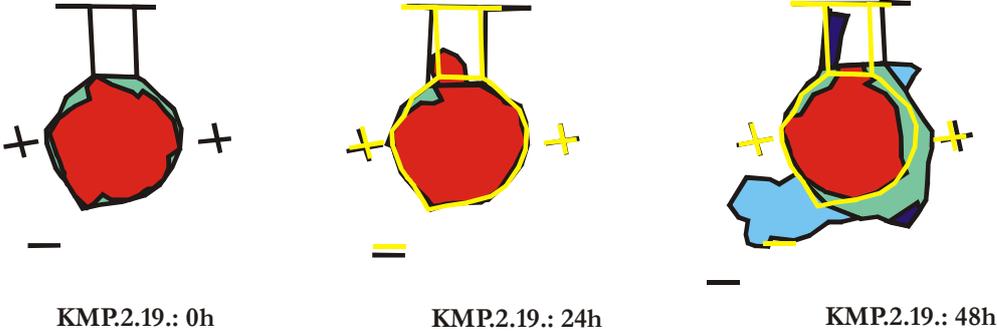
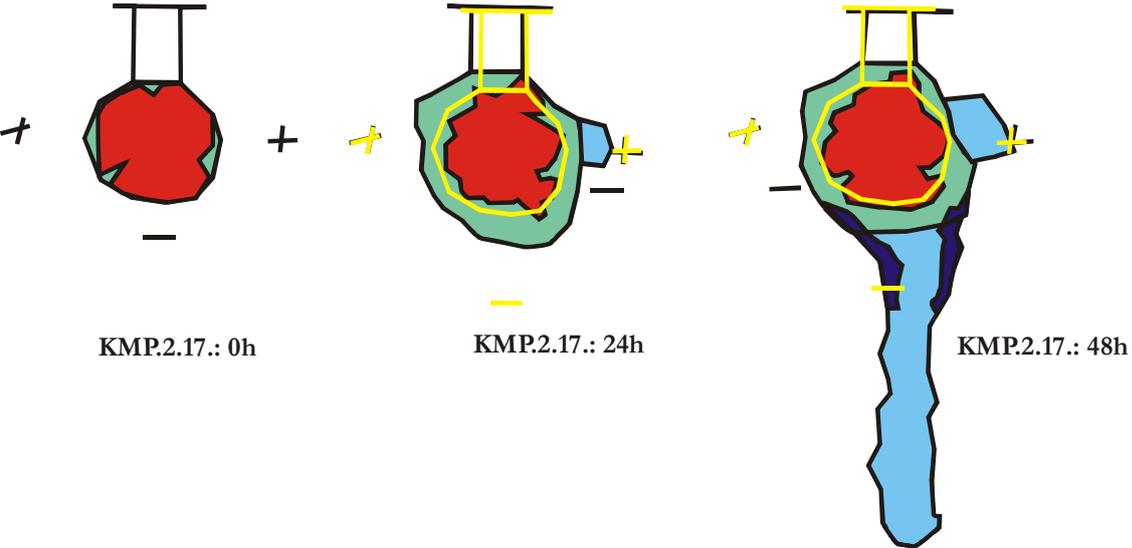
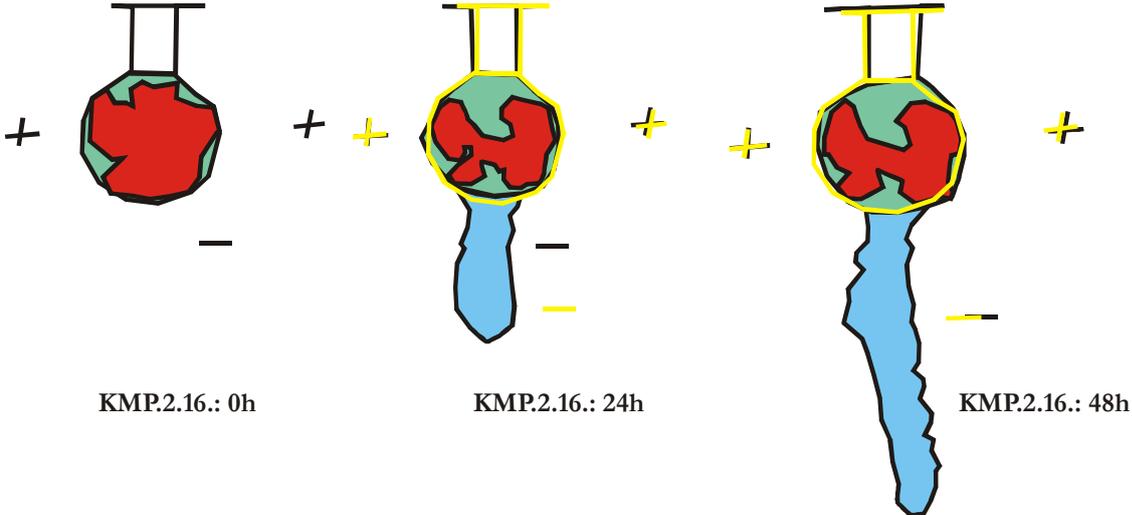


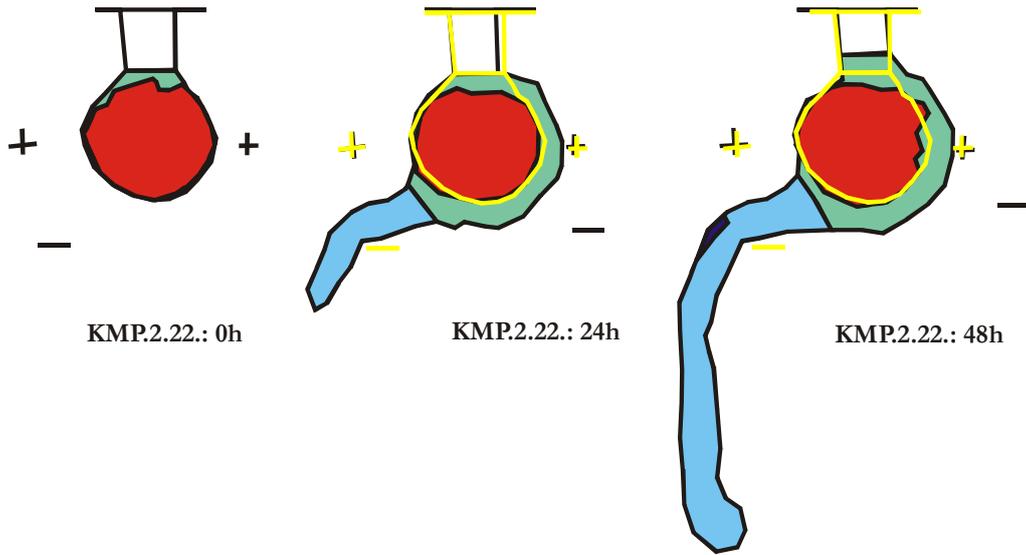
KMP.2.9.: 0h

KMP.2.9.: 24h

KMP.2.9.: 48h



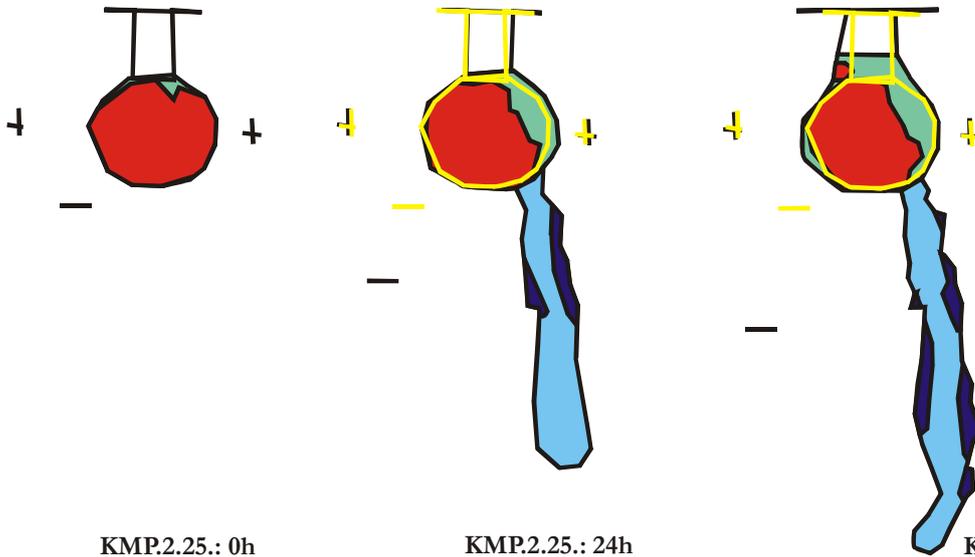




KMP2.22.: 0h

KMP2.22.: 24h

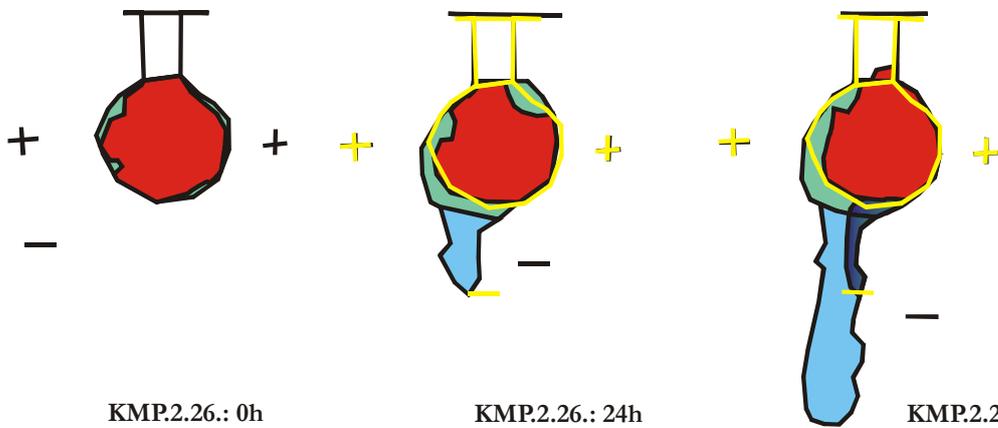
KMP2.22.: 48h



KMP2.25.: 0h

KMP2.25.: 24h

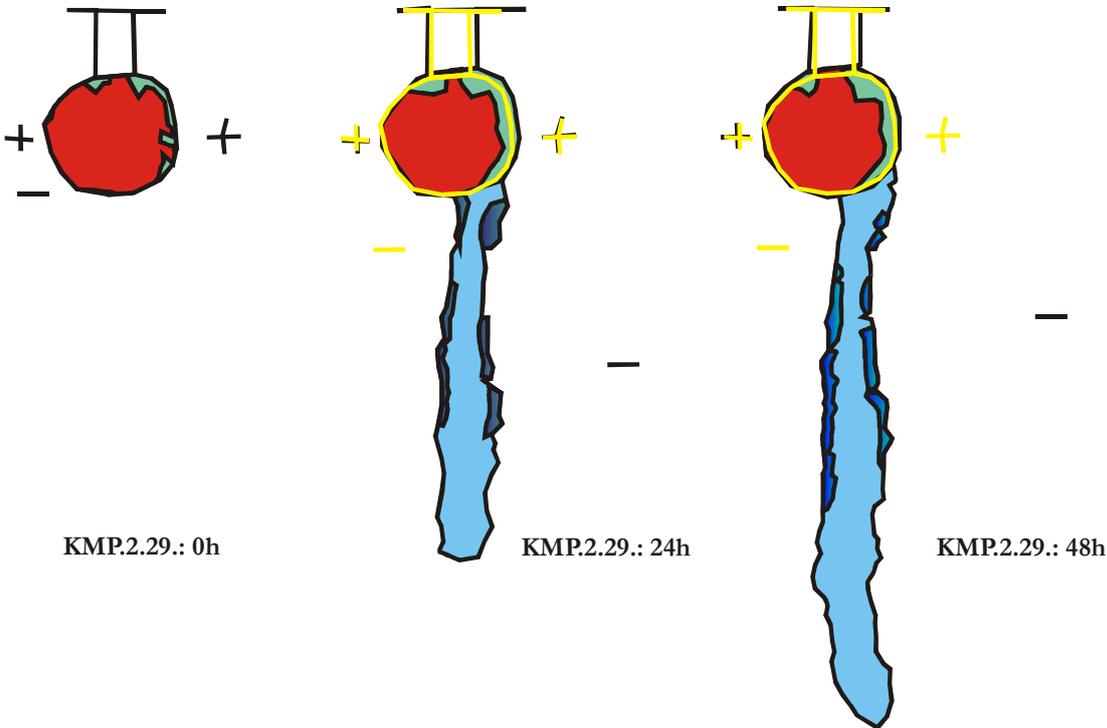
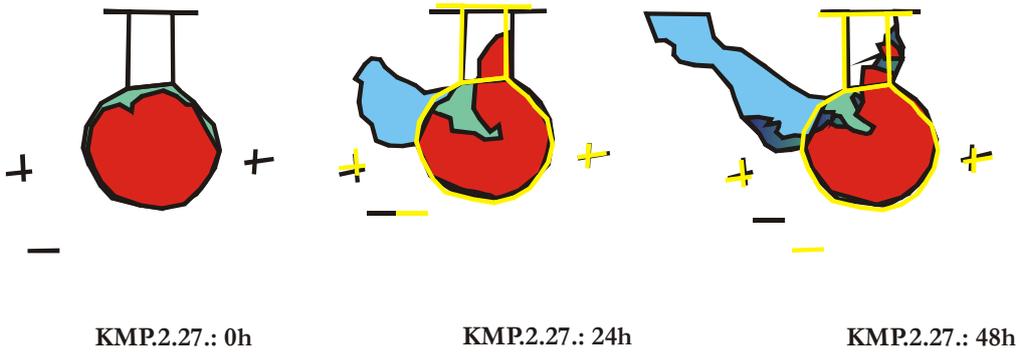
KMP2.25.: 48h



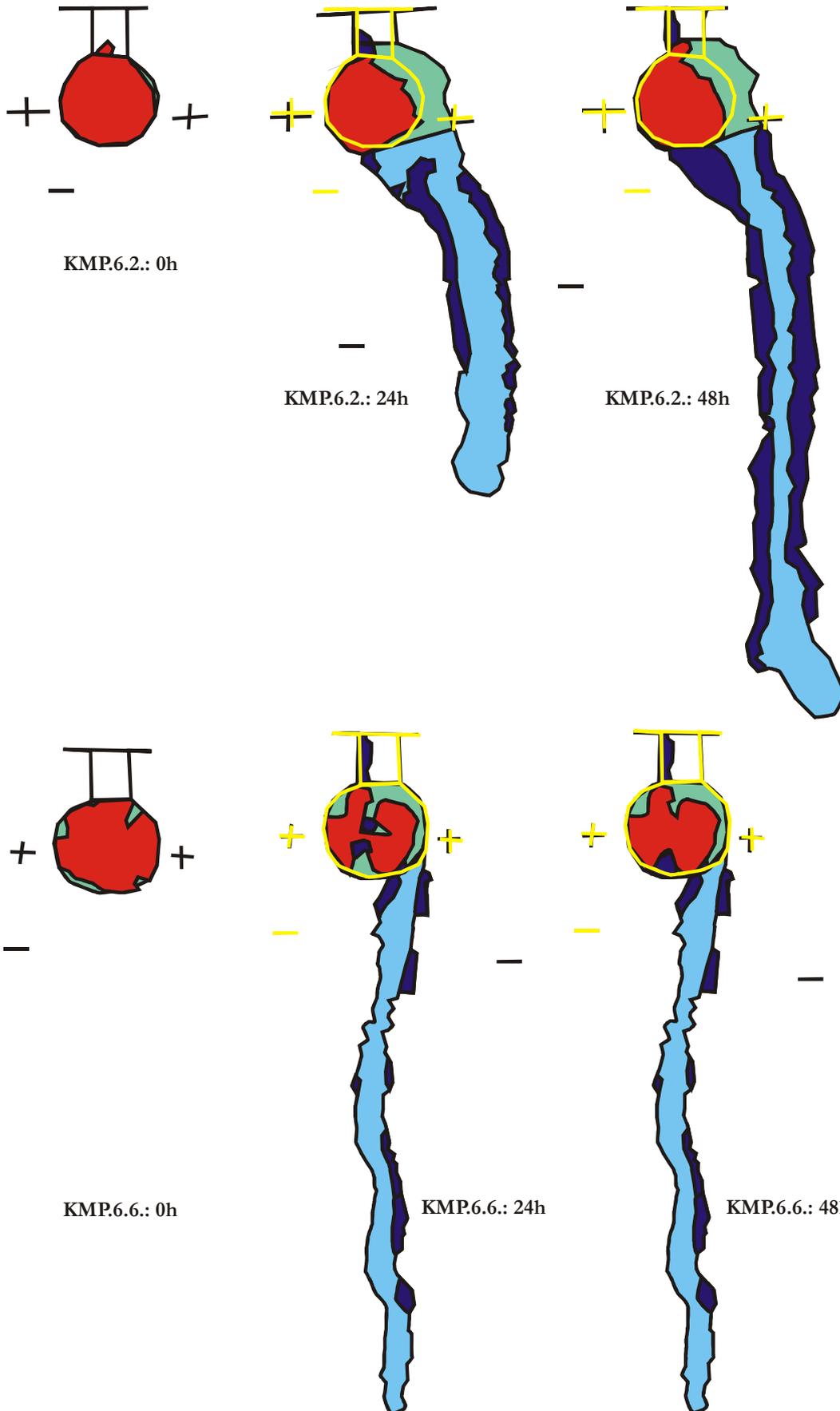
KMP2.26.: 0h

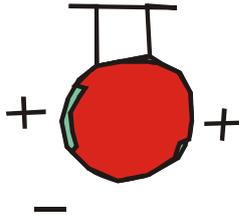
KMP2.26.: 24h

KMP2.26.: 48h

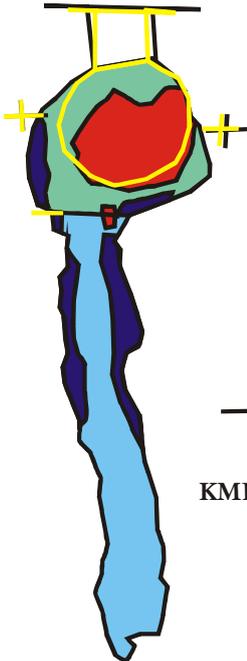


Versuche der Reihe mit einer *Pilz gefüllten Kammer* als vorgegebene, bereits existierende Struktur bei einer Gruppengröße von 6 Ameisen

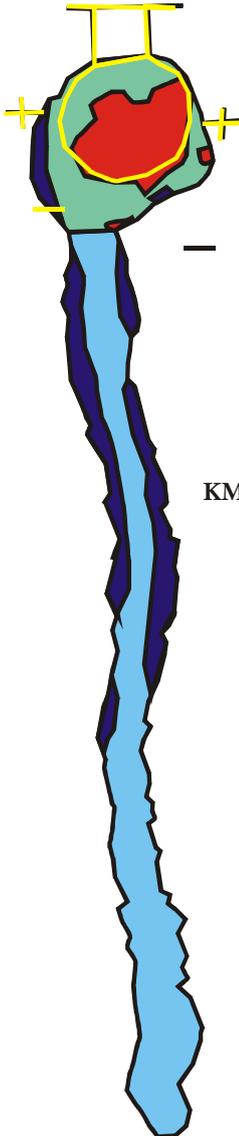




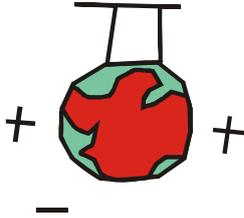
KMP.6.7.: 0h



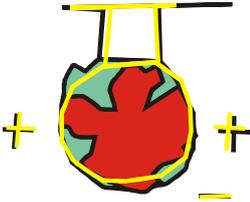
KMP.6.7.: 24h



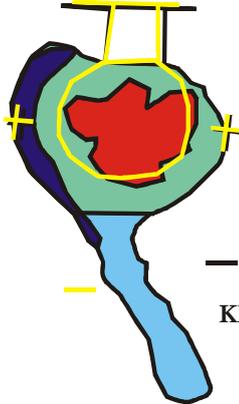
KMP.6.7.: 48h



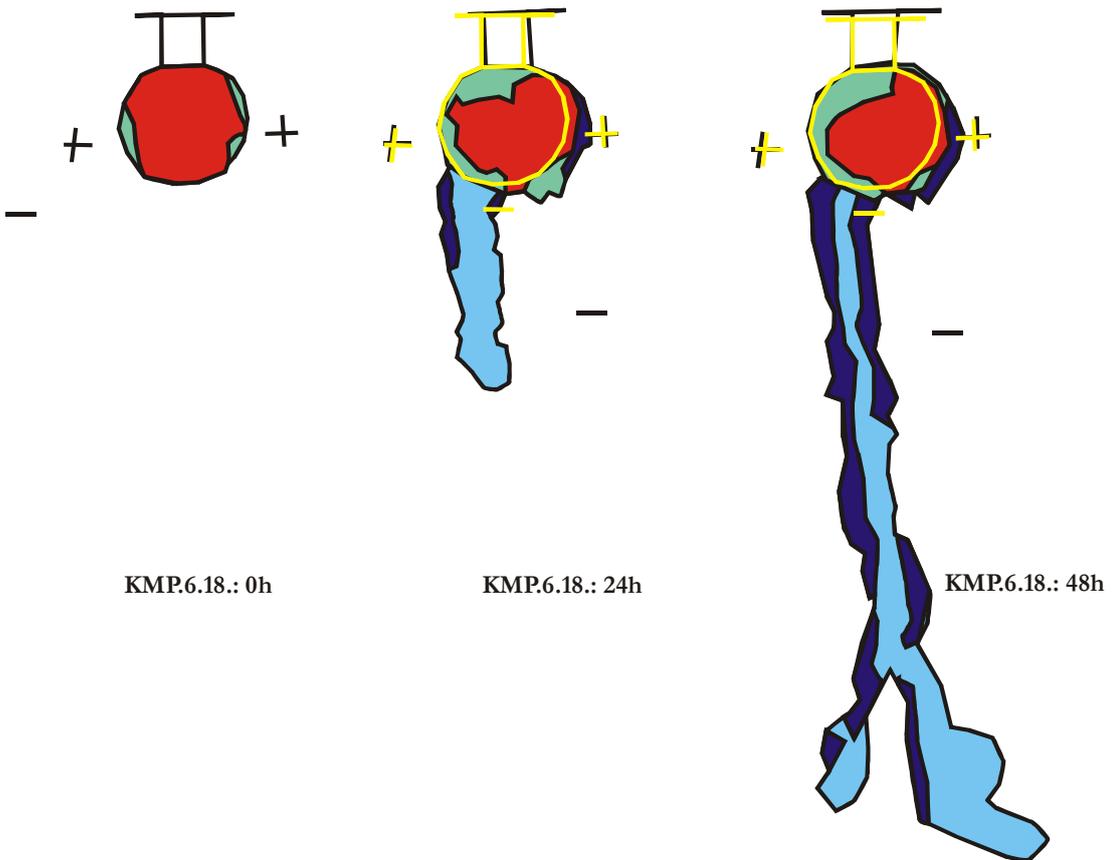
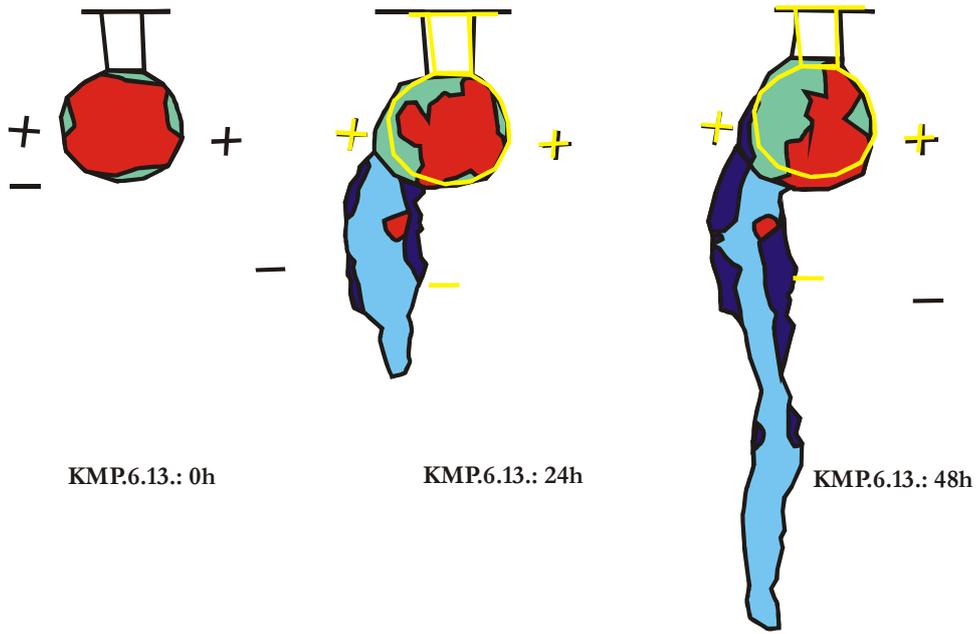
KMP.6.14.: 0h

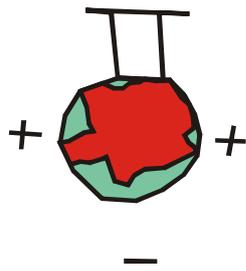


KMP.6.14.: 24h

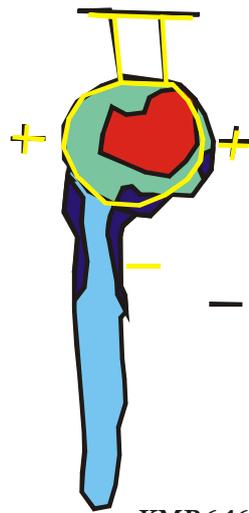


KMP.6.14.: 48h

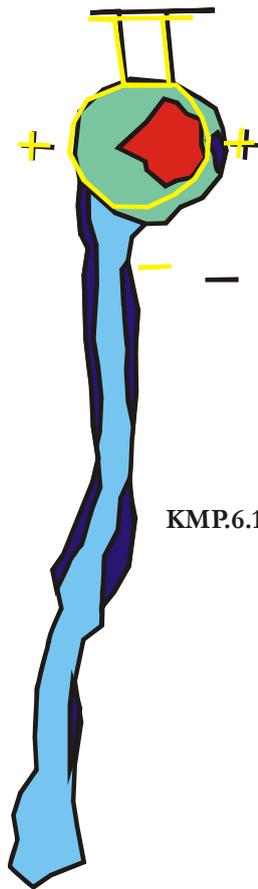




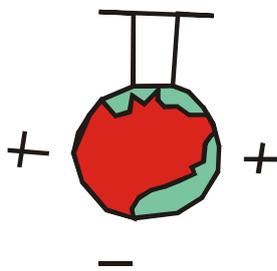
KMP.6.16.: 0h



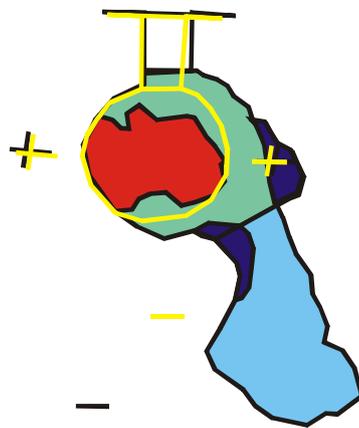
KMP.6.16.: 24h



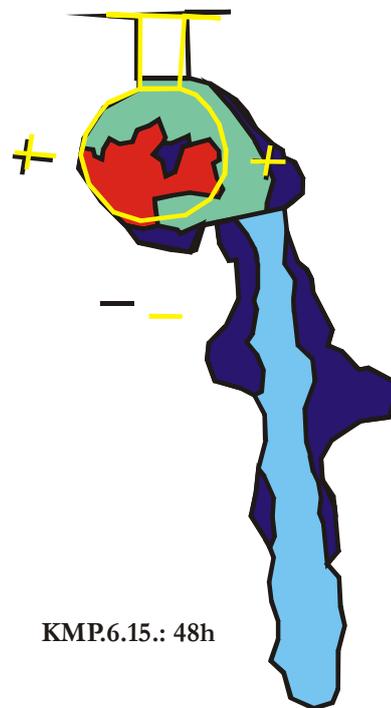
KMP.6.16.: 48h



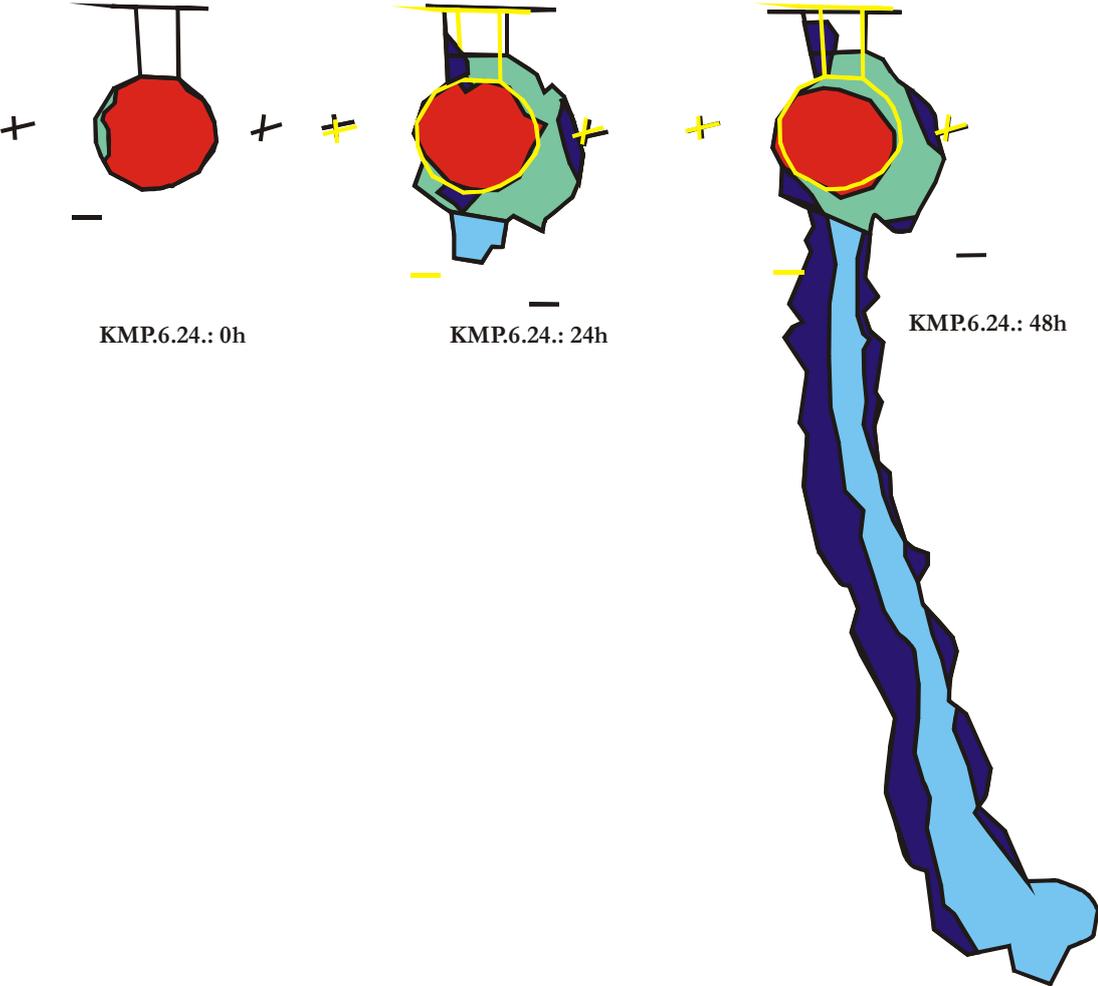
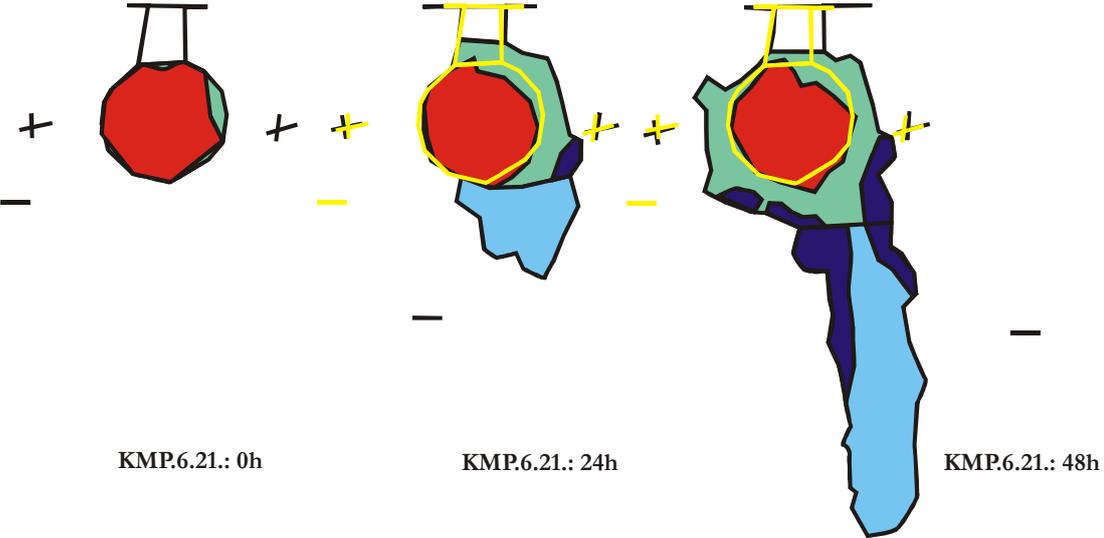
KMP.6.15.: 0h

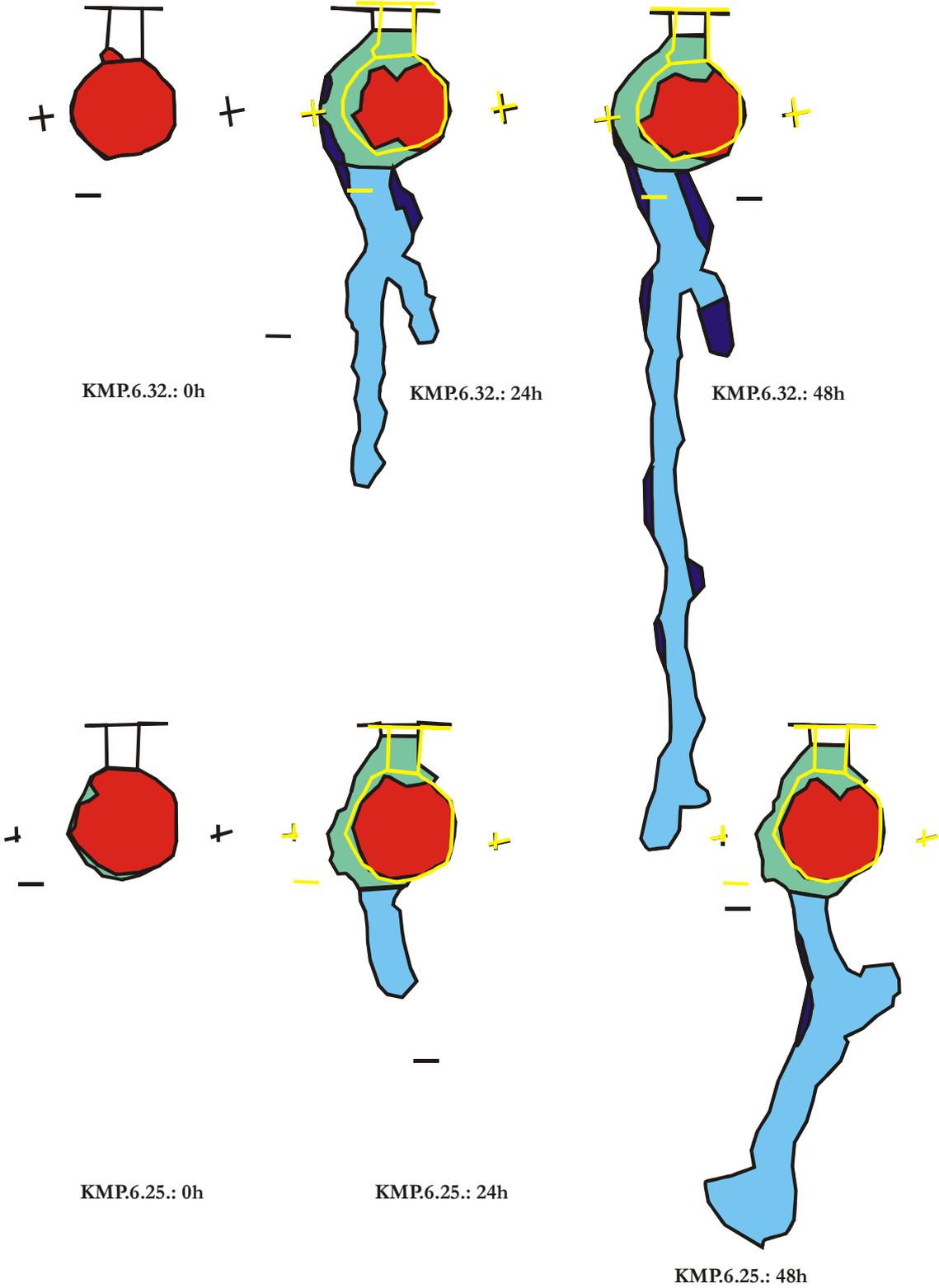


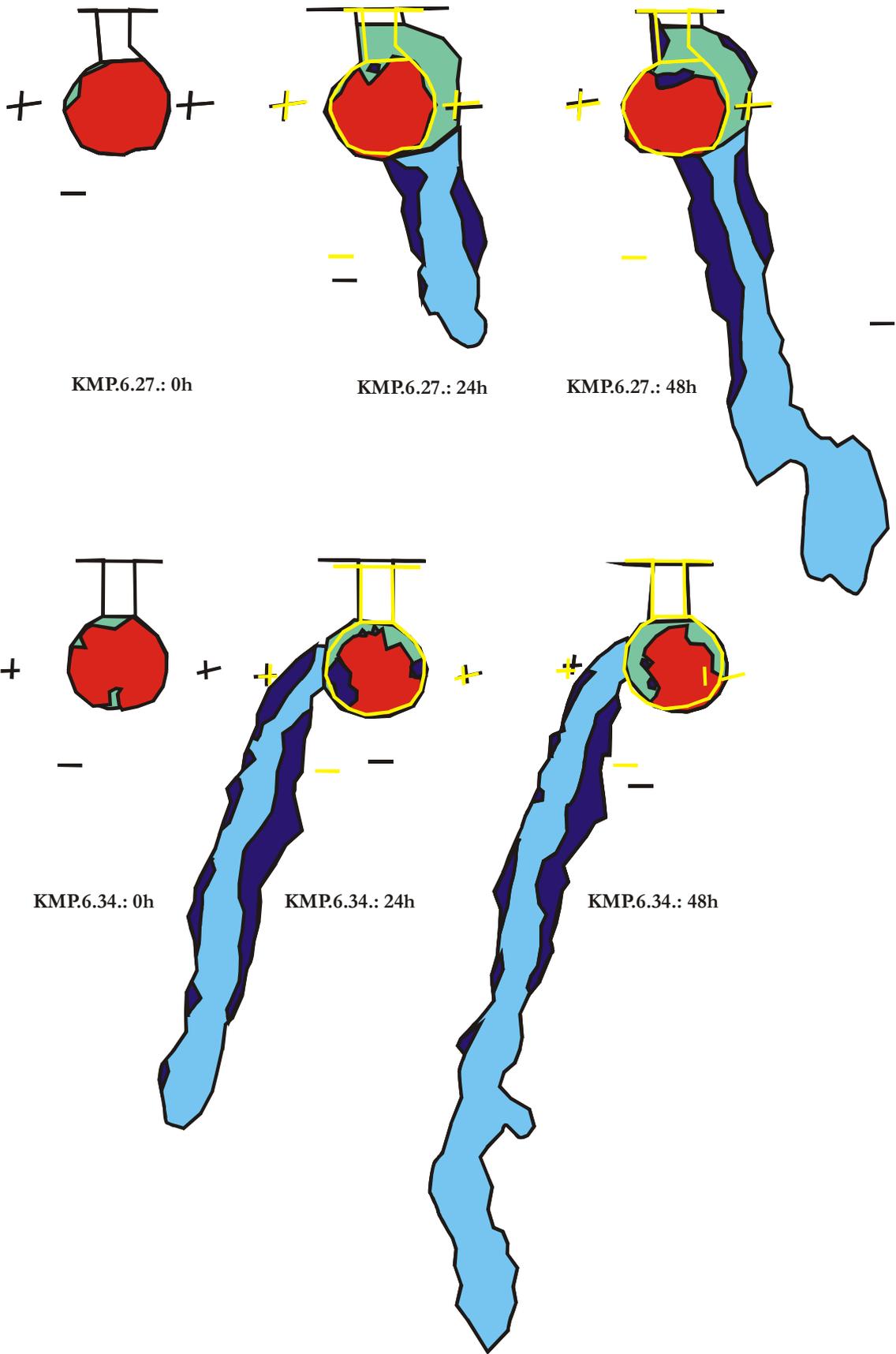
KMP.6.15.: 24h

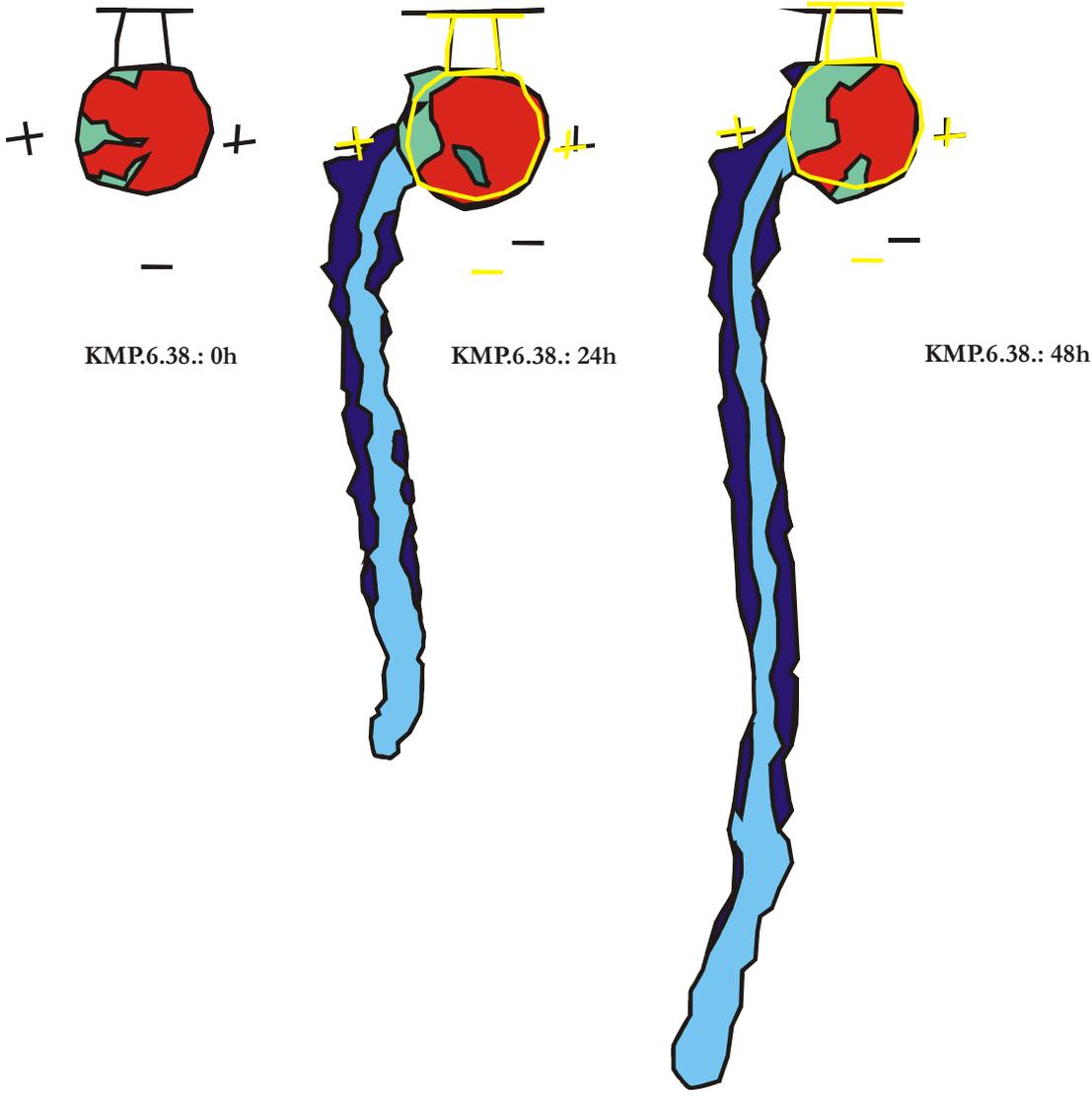
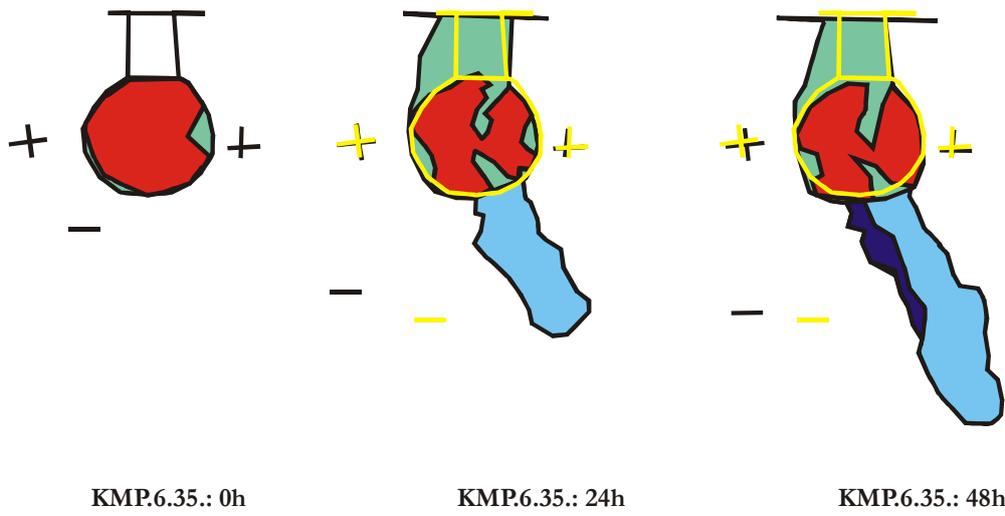


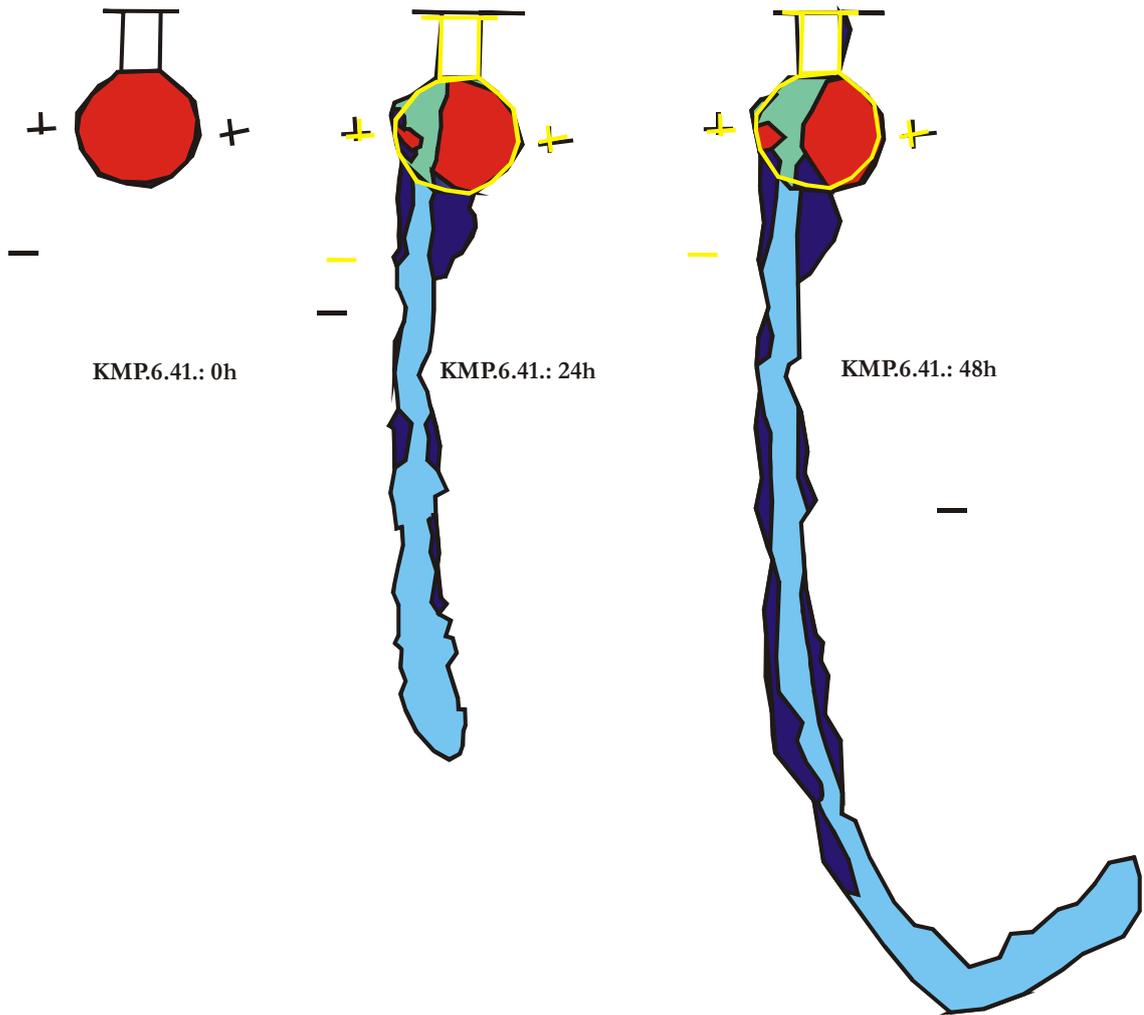
KMP.6.15.: 48h

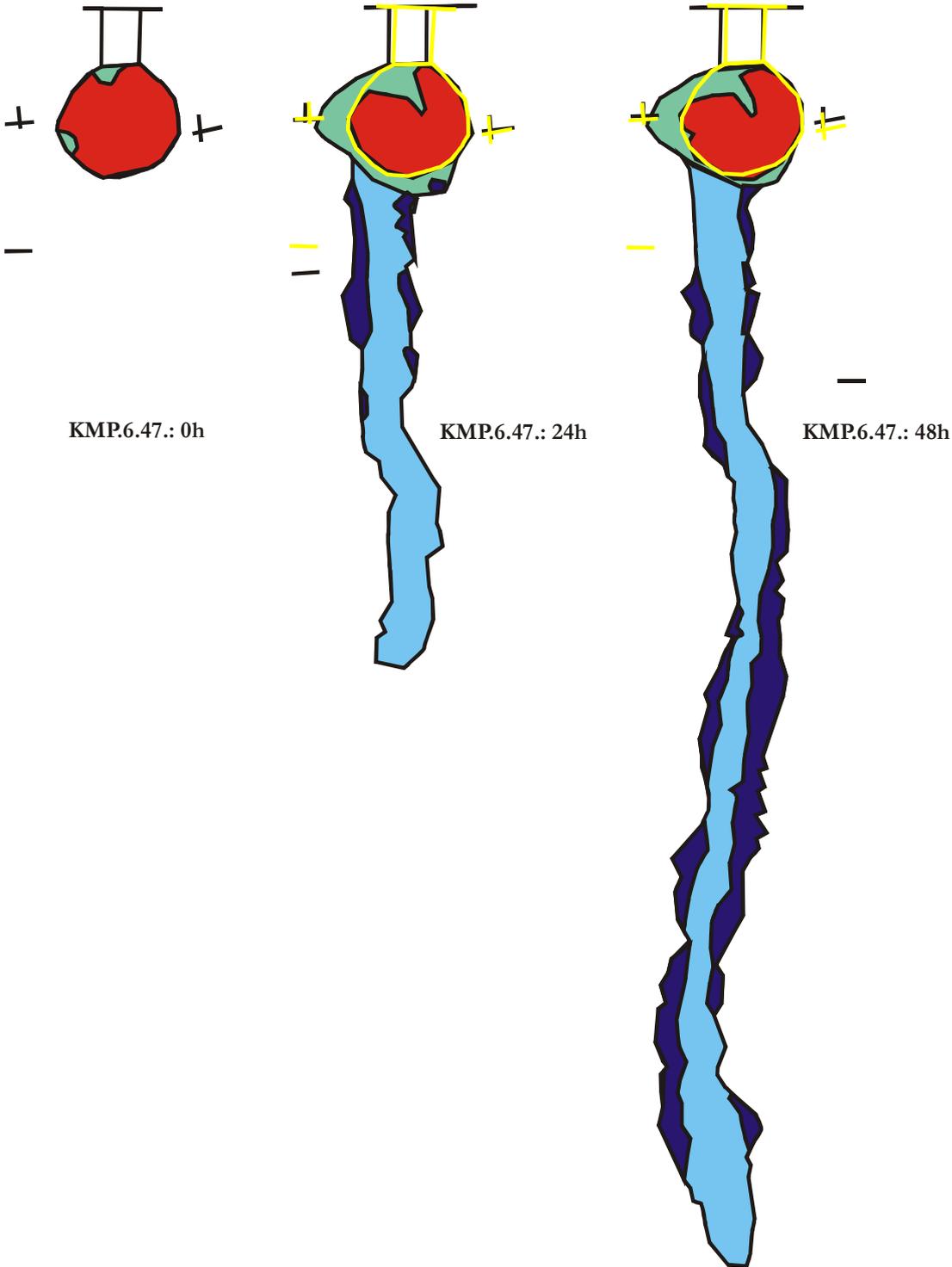


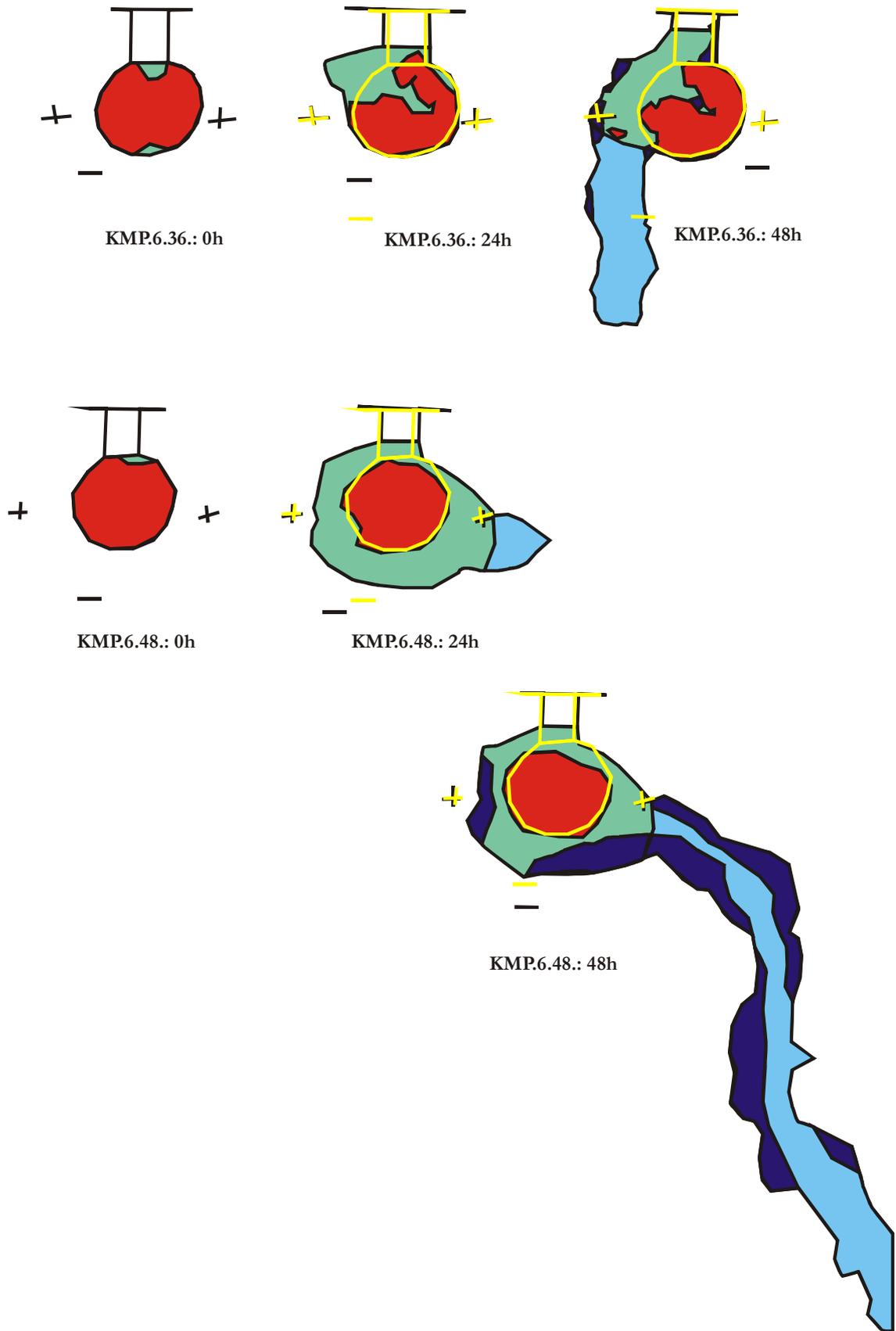




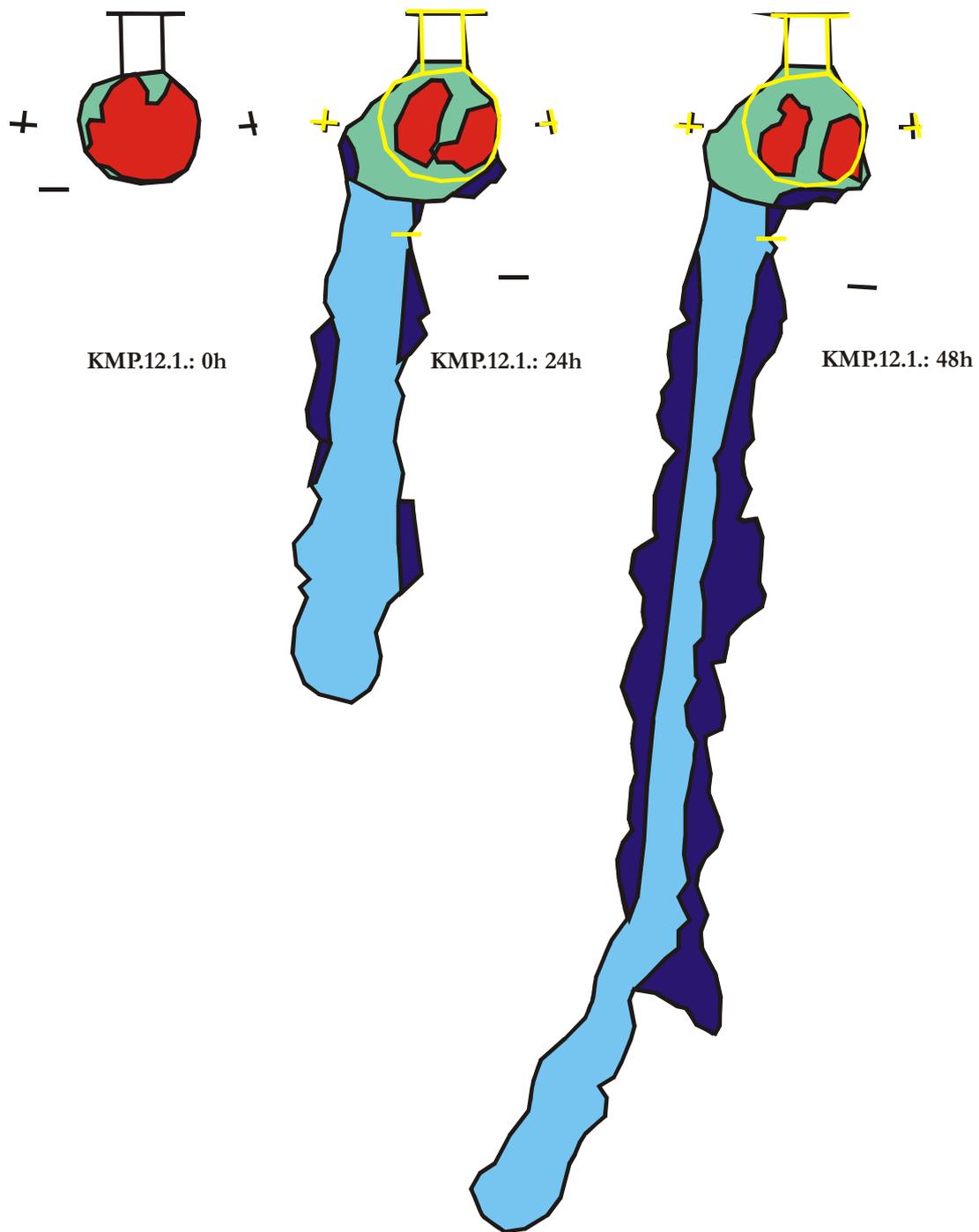


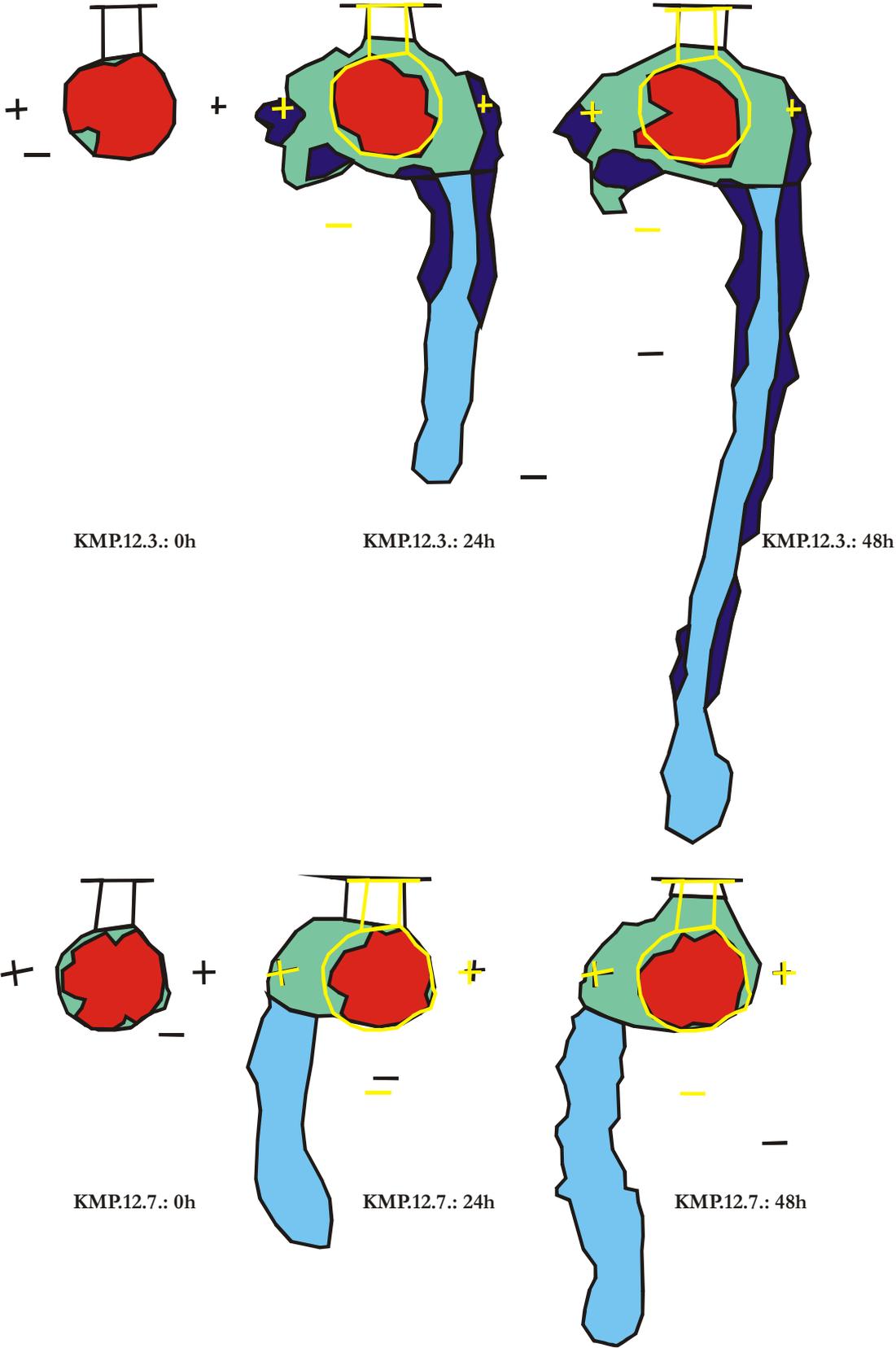


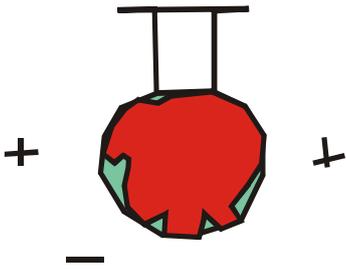




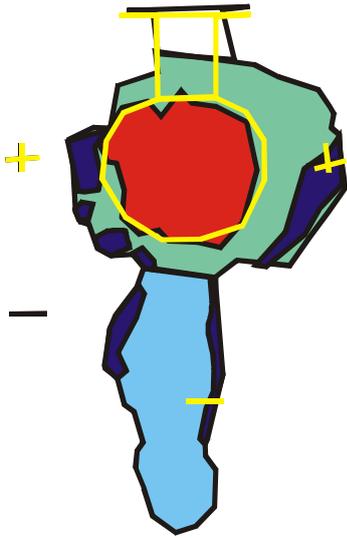
Versuche der Reihe mit einer *Pilz gefüllten Kammer* als vorgegebene, bereits existierende Struktur bei einer Gruppengröße von *12 Ameisen*



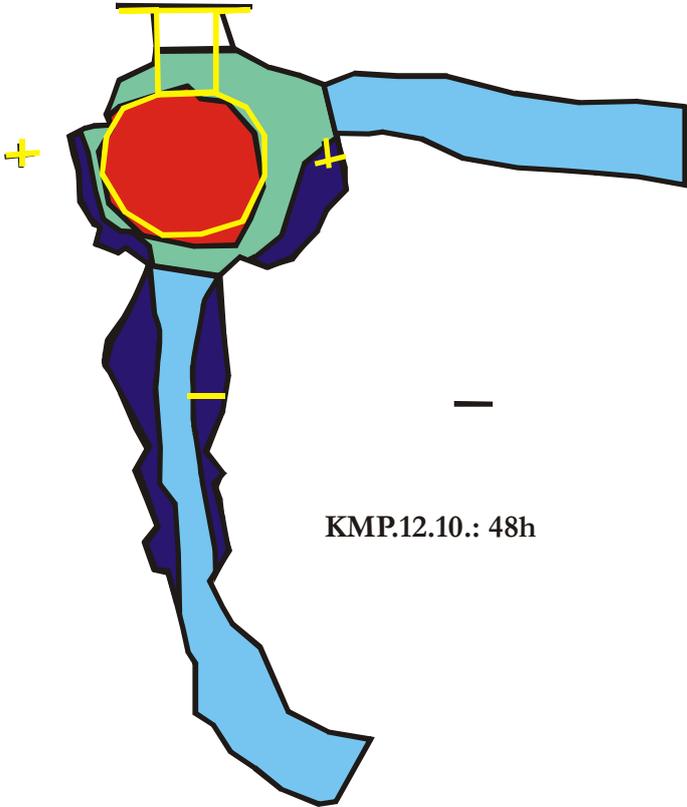




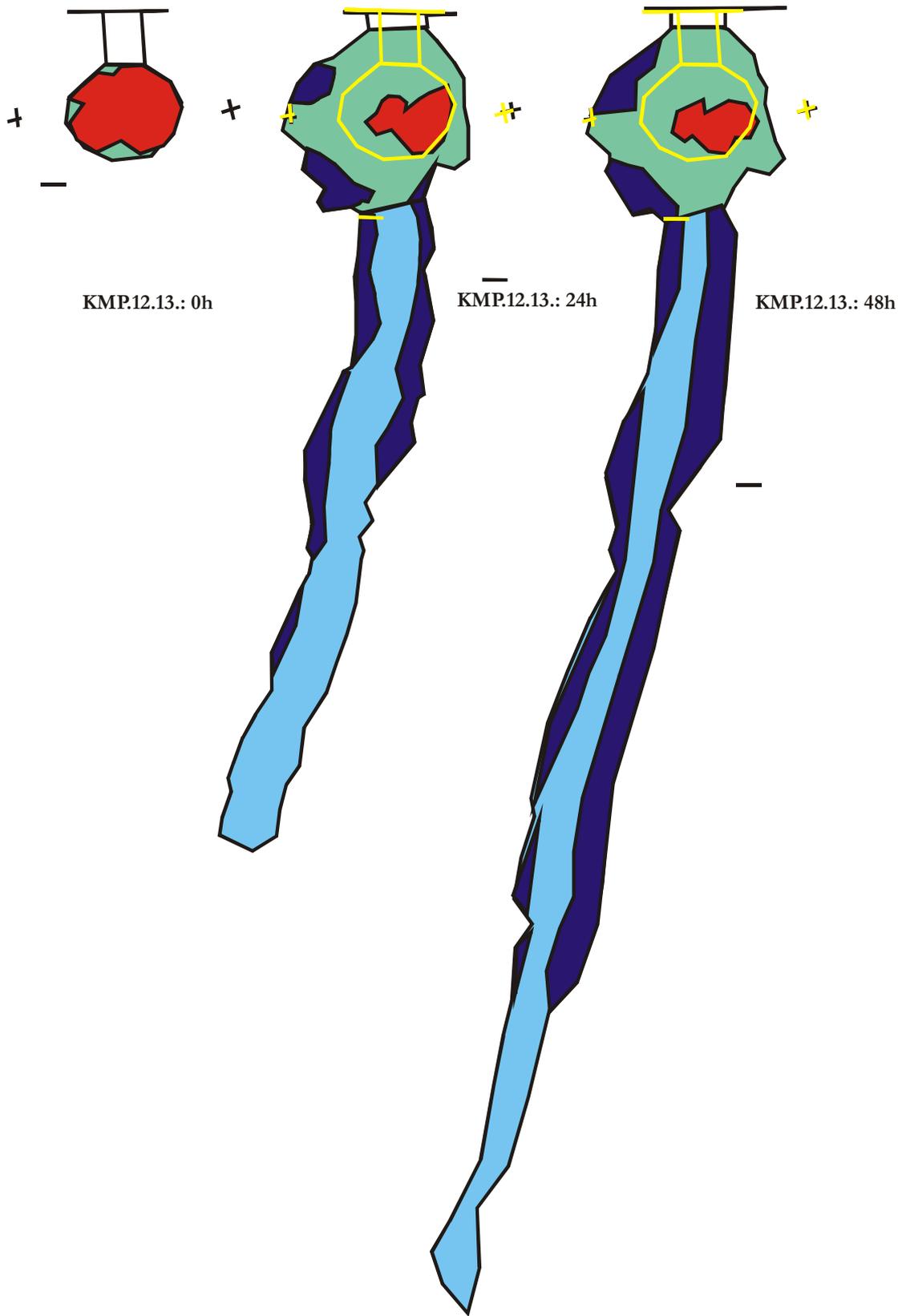
KMP.12.10.: 0h

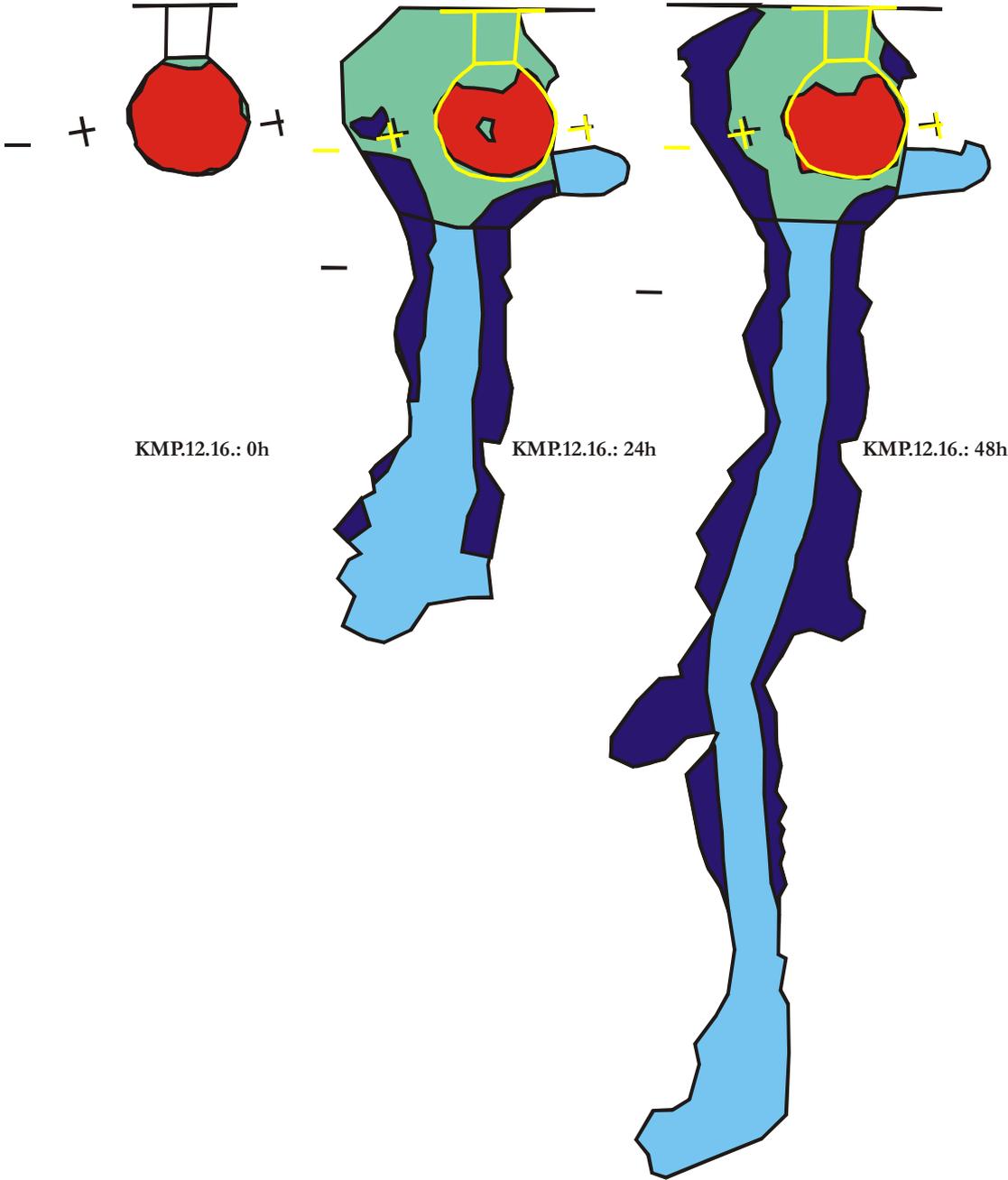


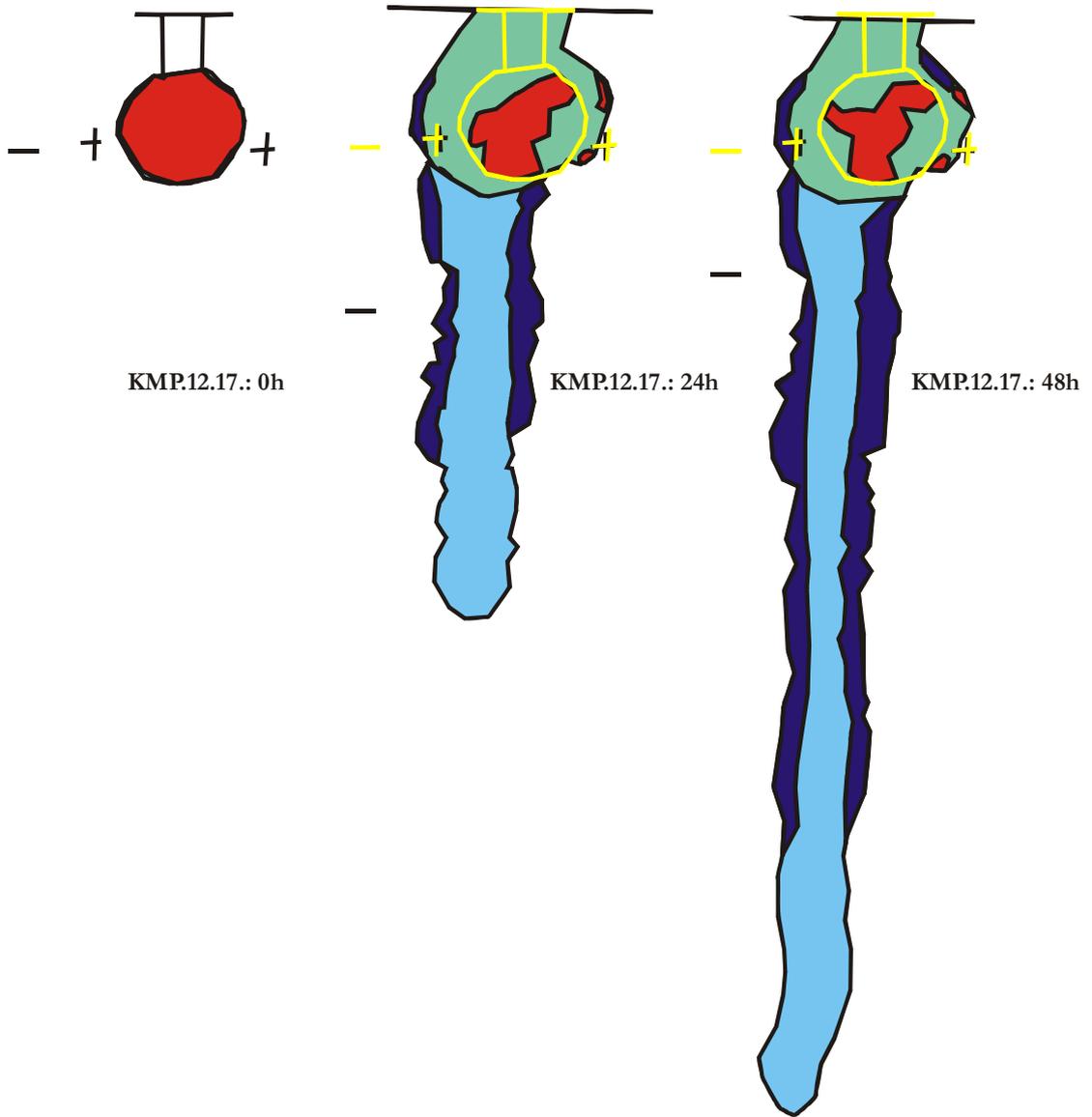
KMP.12.10.: 24h

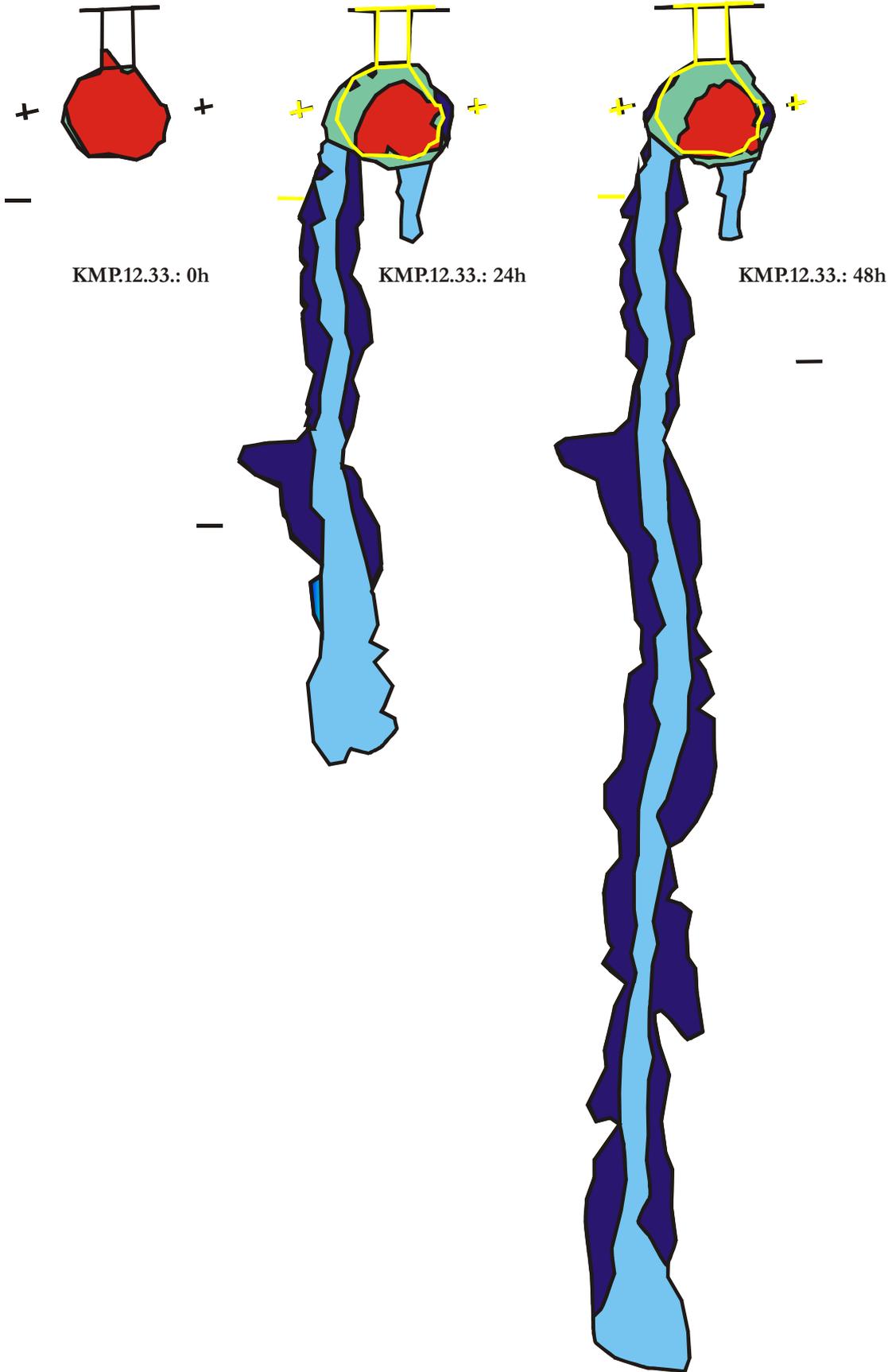


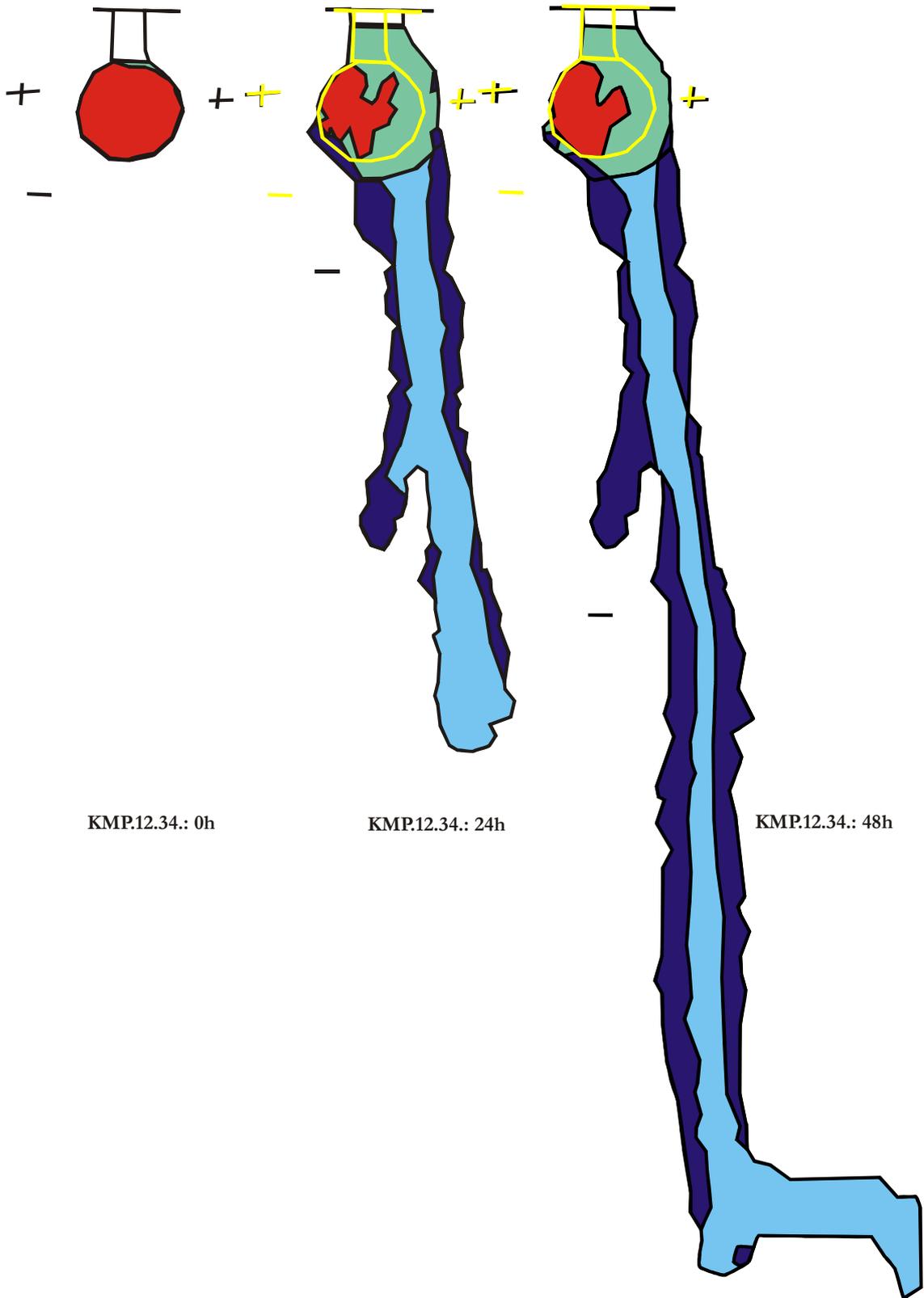
KMP.12.10.: 48h

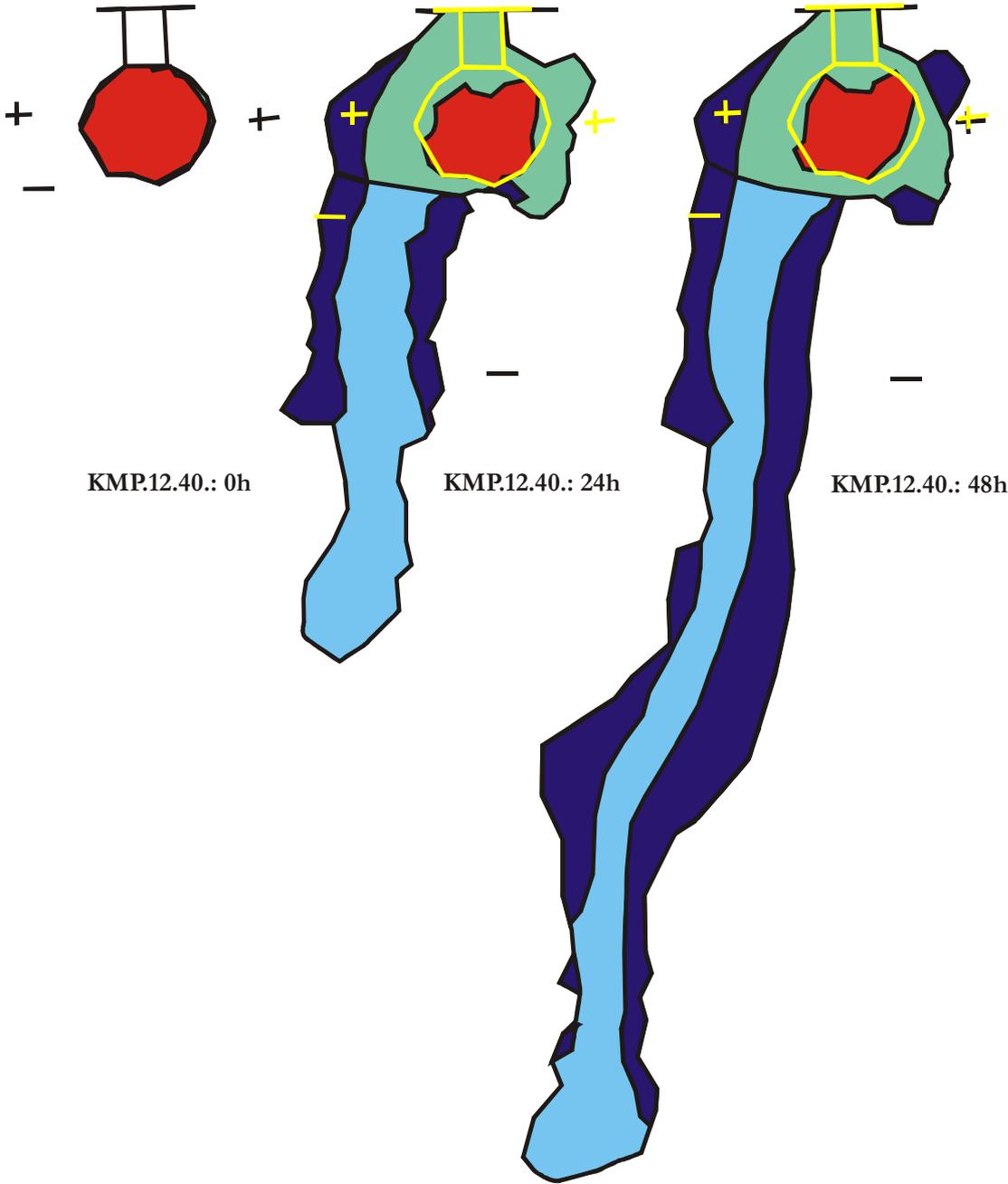


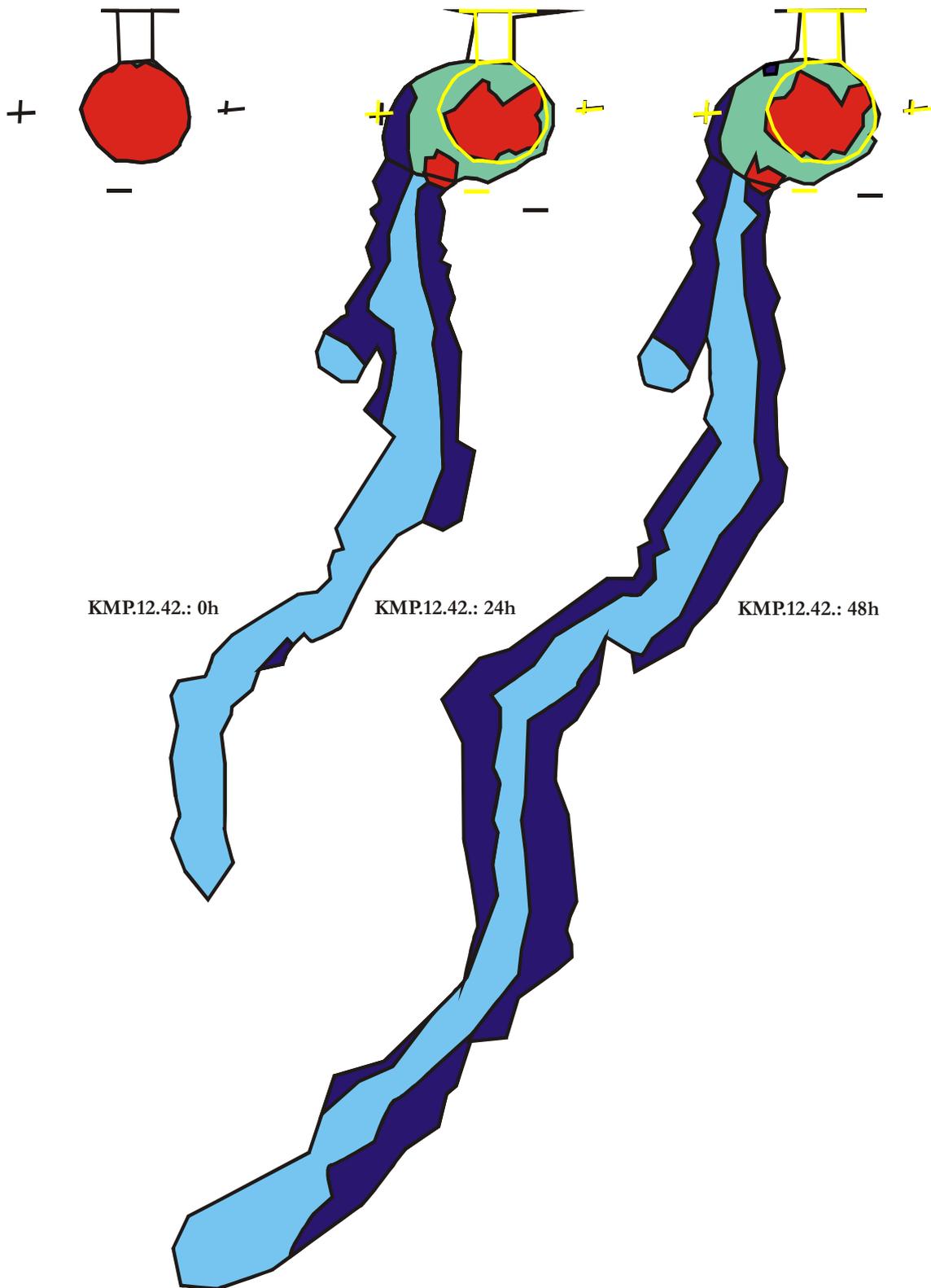




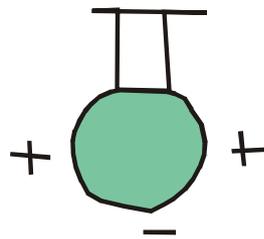




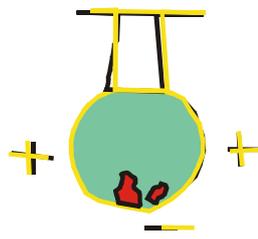




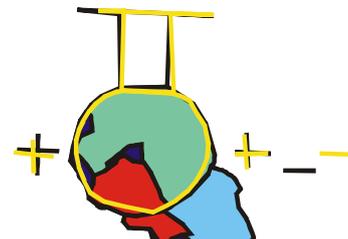
Versuche der Reihe mit einer 1.41ml großen Kammer als vorgegebene, bereits existierende Struktur bei einer Gruppengröße von 10 Ameisen



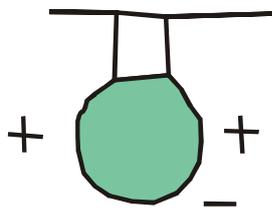
KV1.41/17: 0h



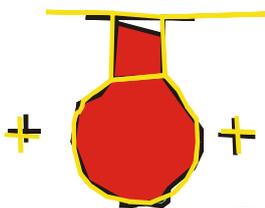
KV1.41/17: P.E.



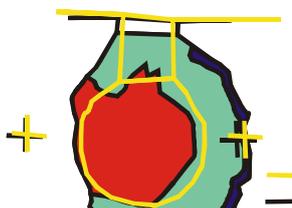
KV1.41/17: 24h



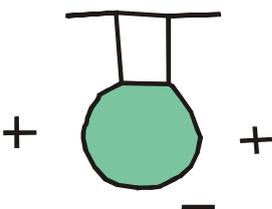
KV1.41/18: 0h



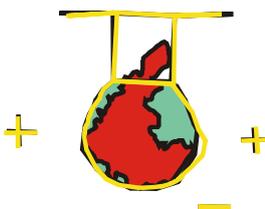
KV1.41/18: P.E.



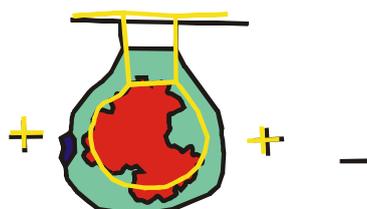
KV1.41/18: 24h



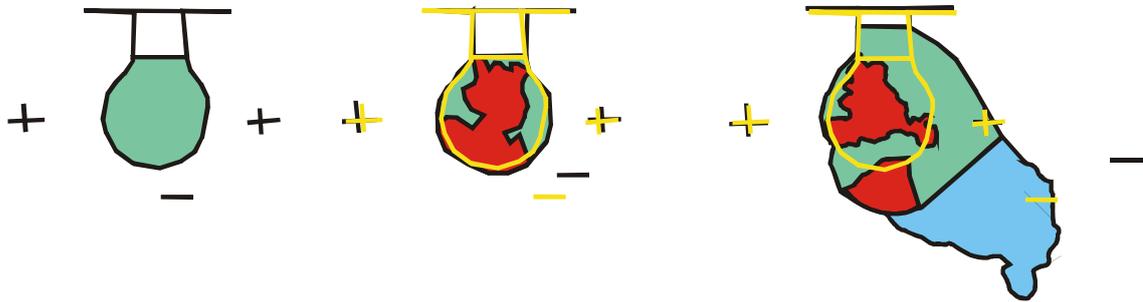
KV1.41/19: 0h



KV1.41/19: P.E.



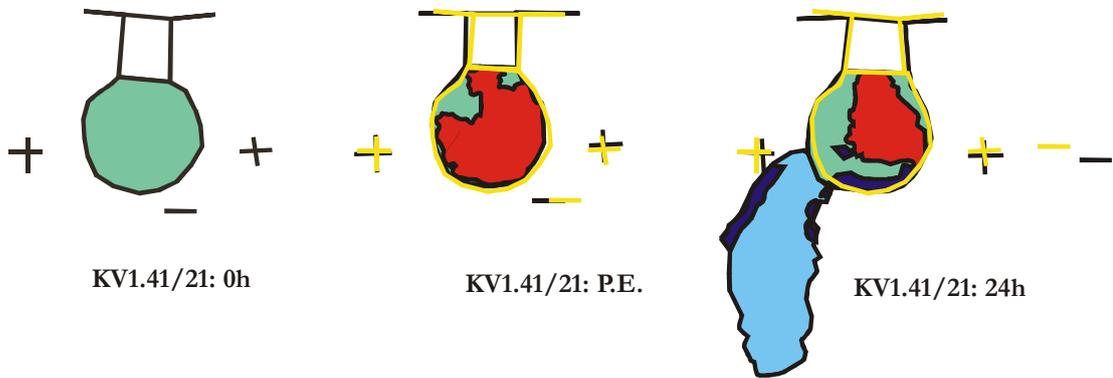
KV1.41/19: 24h



KV1.41/20: 0h

KV1.41/20: P.E.

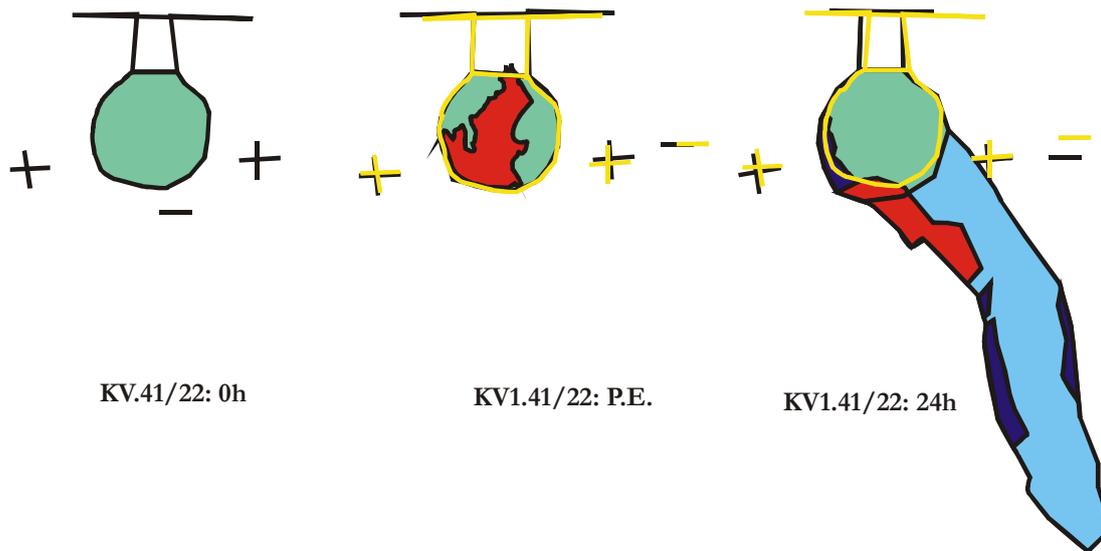
KV1.41/20: 24h



KV1.41/21: 0h

KV1.41/21: P.E.

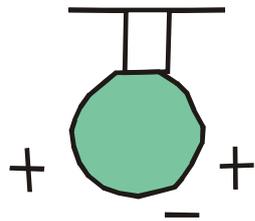
KV1.41/21: 24h



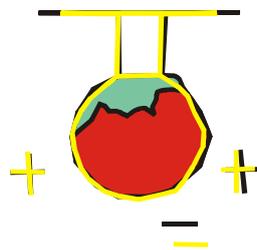
KV.41/22: 0h

KV1.41/22: P.E.

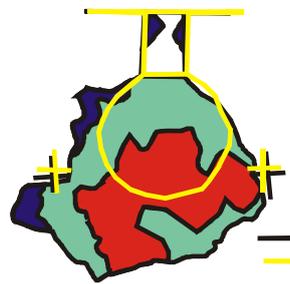
KV1.41/22: 24h



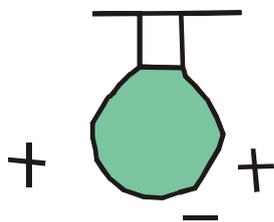
KV1.41/25: 0h



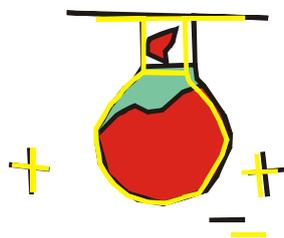
KV1.41/25: P.E.



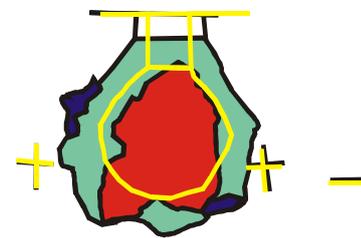
KV1.41/25: 24h



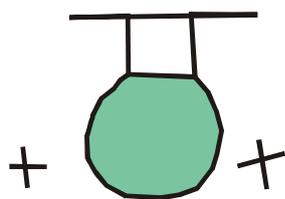
KV1.41/26: 0h



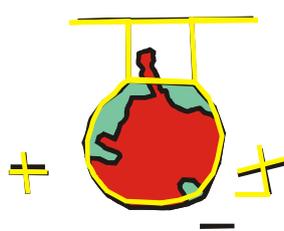
KV1.41/26: P.E.



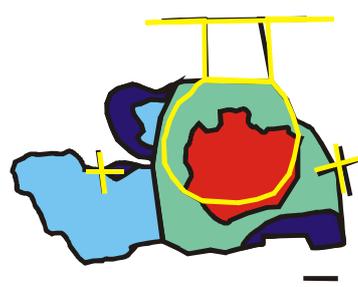
KV1.41/26: 24h



KV1.41/27: 0h

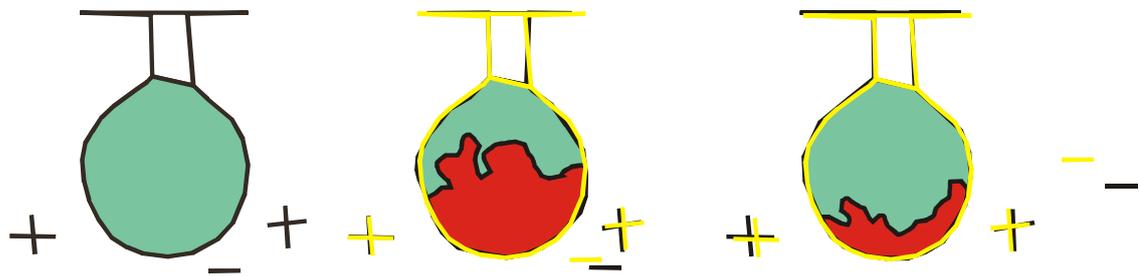


KV1.41/27: P.E.



KV1.41/27: 24h

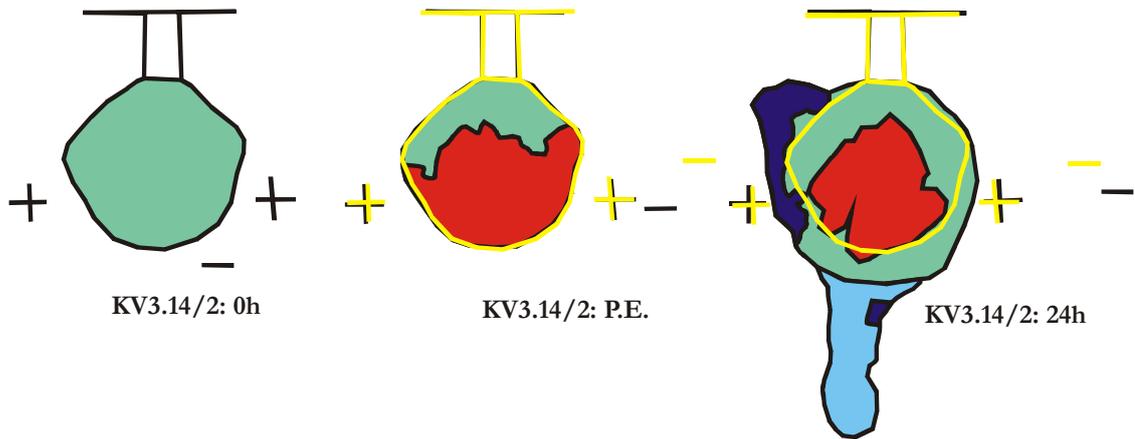
Versuche der Reihe mit einer *3.14ml großen Kammer* als vorgegebene, bereits existierende Struktur bei einer Gruppengröße von *10 Ameisen*



KV3.14/1: 0h

KV3.14/1: P.E.

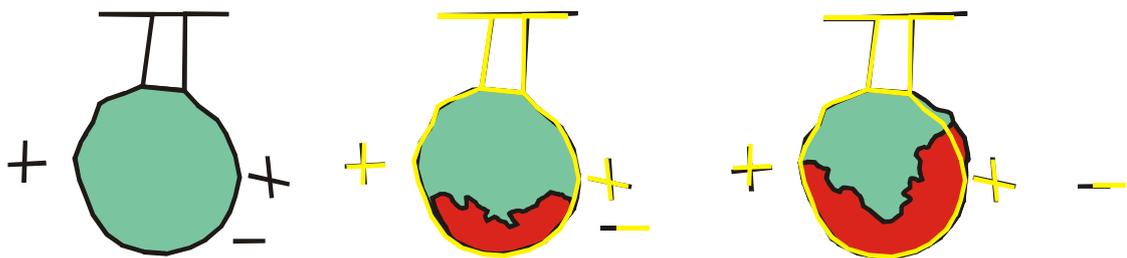
KV3.14/1: 24h



KV3.14/2: 0h

KV3.14/2: P.E.

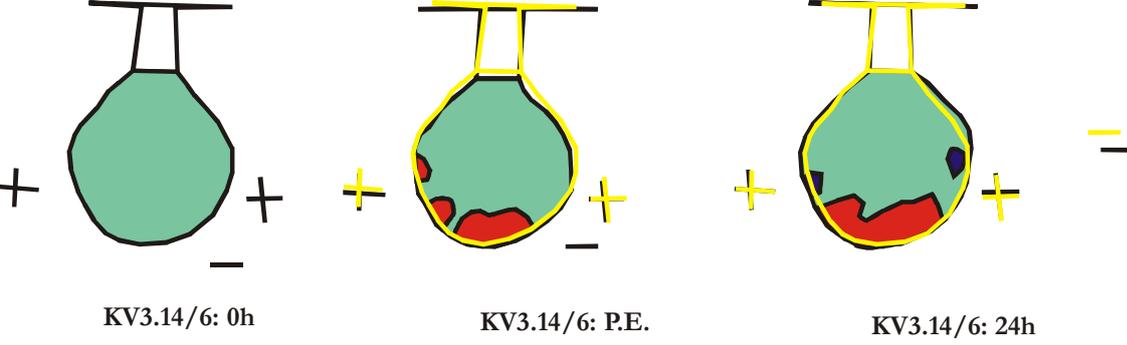
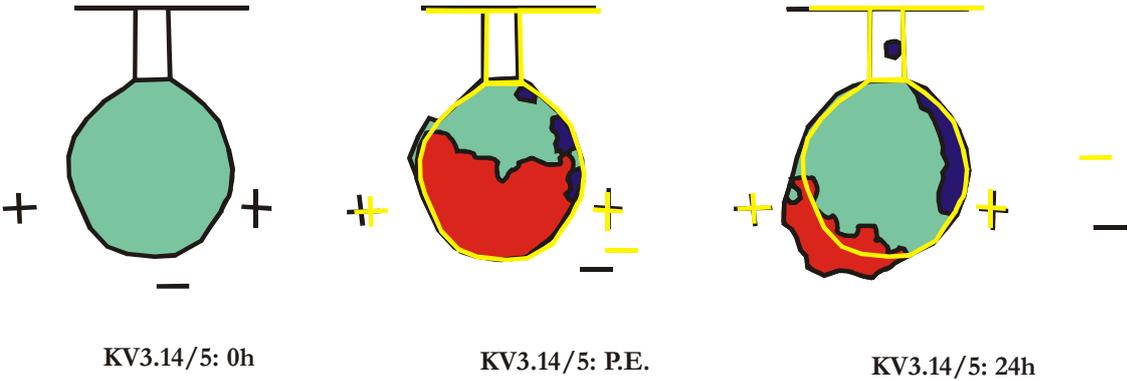
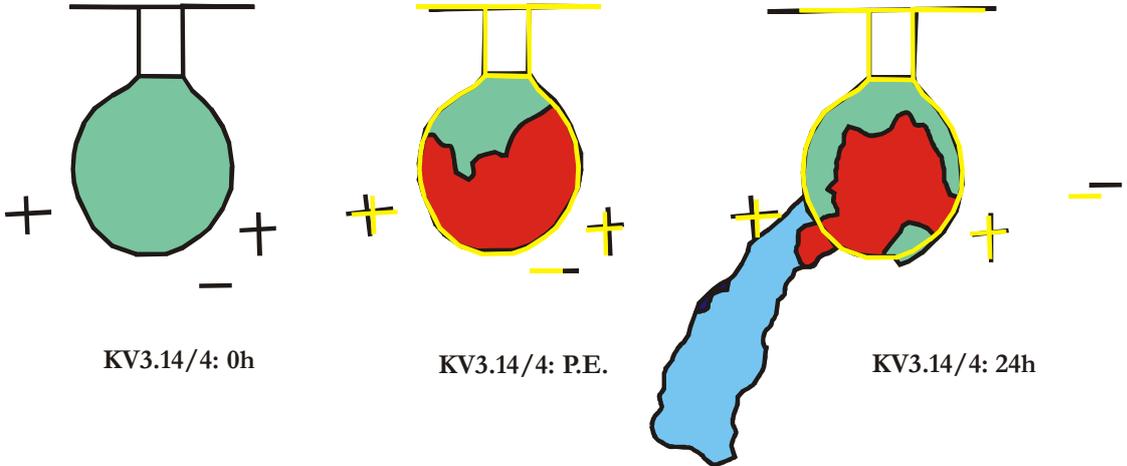
KV3.14/2: 24h

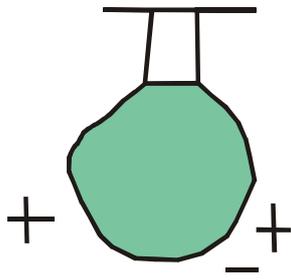


KV3.14/3: 0h

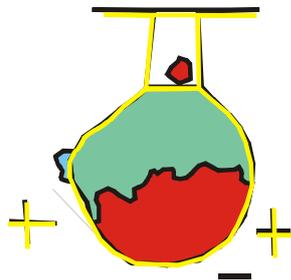
KV3.14/3: P.E.

KV3.14/3: 24h

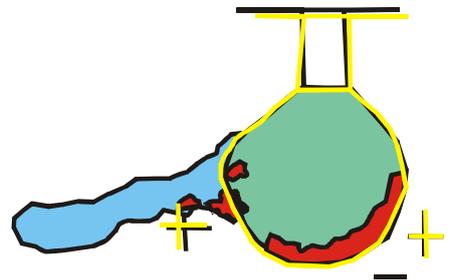




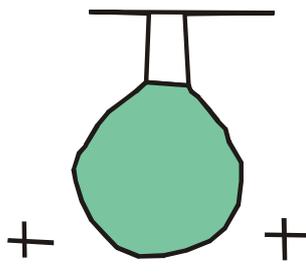
KV3.14/7: 0h



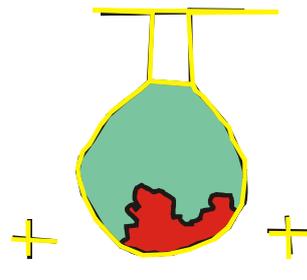
KV3.14/7: P.E.



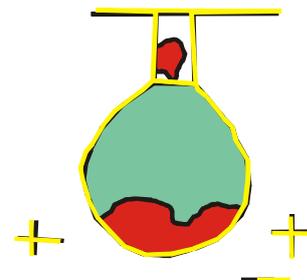
KV3.14/7: 24h



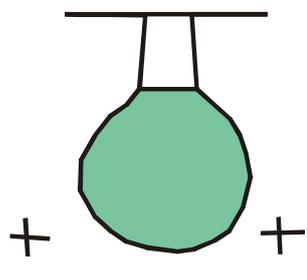
KV3.14/8: 0h



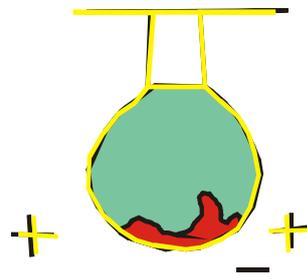
KV3.14/8: P.E.



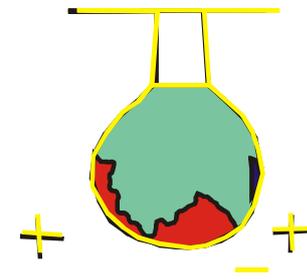
KV3.14/8: 24h



KV3.14/9: 0h



KV3.14/9: P.E.



KV3.14/9: 24h

4. Koloniewachstum: Einzelne Aktivitätsprofile

Abb. 3 bis Abb. 9 zeigen die einzelnen Aktivitätsprofile für jede Versuchsreihe. Durchgezogene Linie: Lehmartikel Austrag; Gepunktete Linie: Pilzpartikel Eintrag. Weiße Balken: Tag, graue Balken: Nacht. Die Pfeile zeigen den Zeitpunkt der Fütterung, wobei es bei den dünneren Pfeilen nur Wasser und Honigwasser und bei den Dickeren zusätzlich noch Blätter gab.

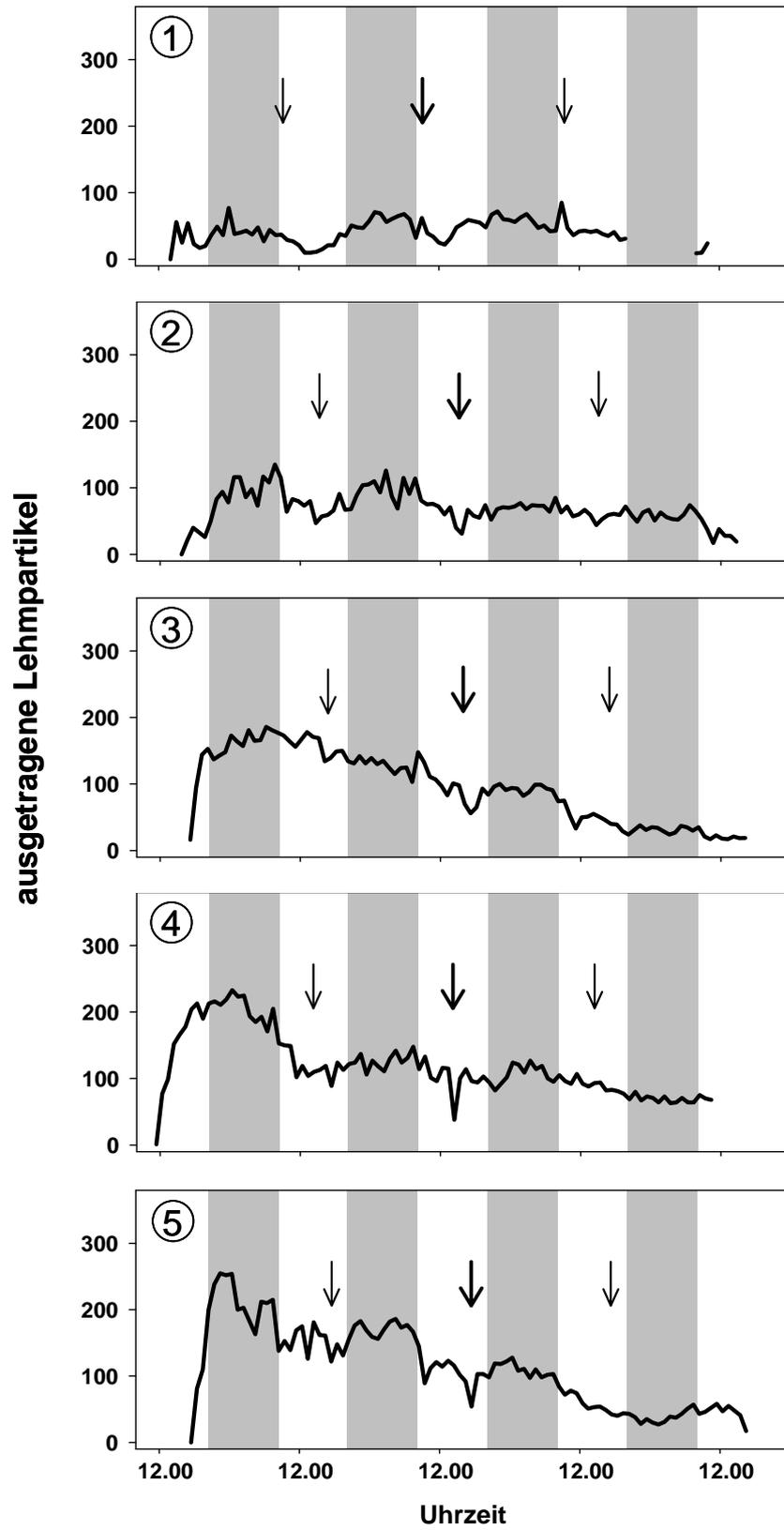


Abb. 3: Aktivitätsprofile der Versuche mit 1500 Ameisen, die ohne Pilz graben

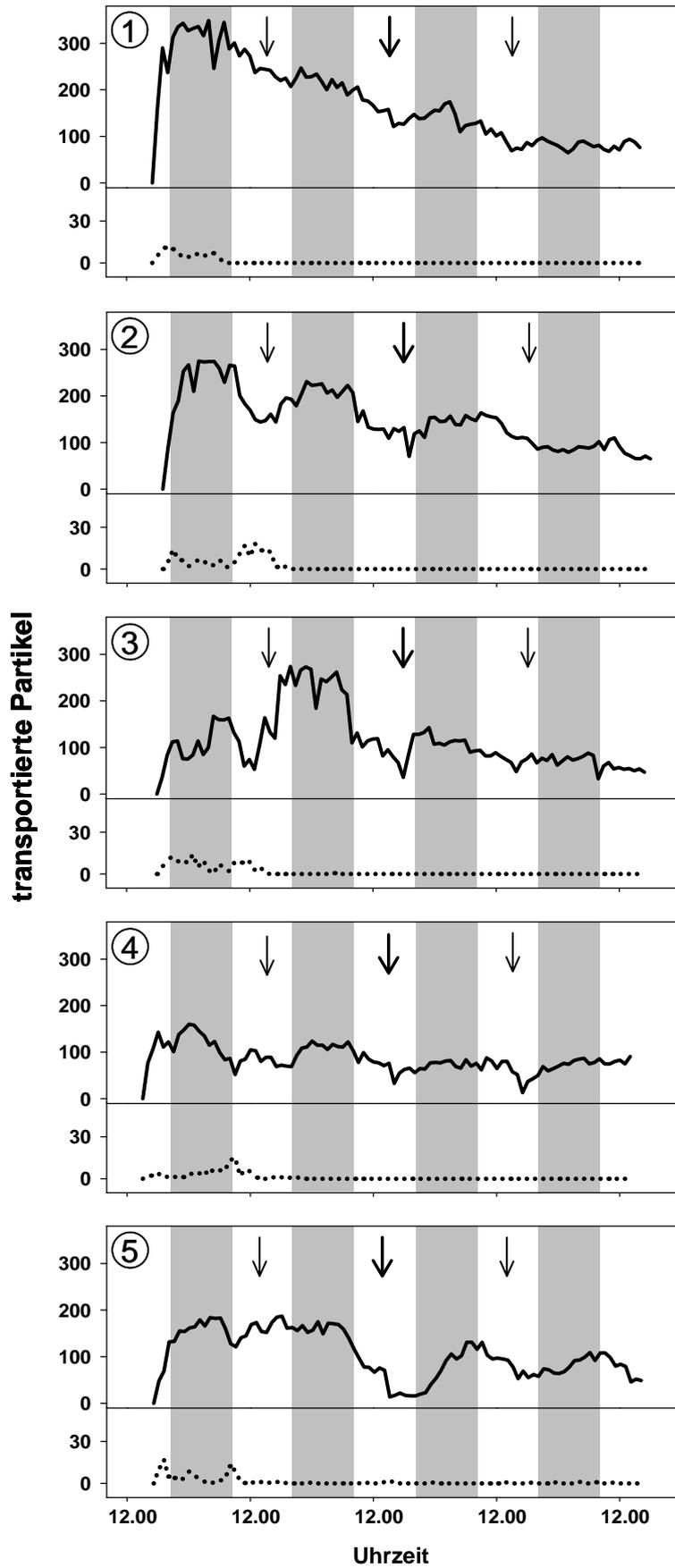


Abb. 4: Aktivitätsprofile der Versuche mit 40ml Pilz und 1500 Ameisen

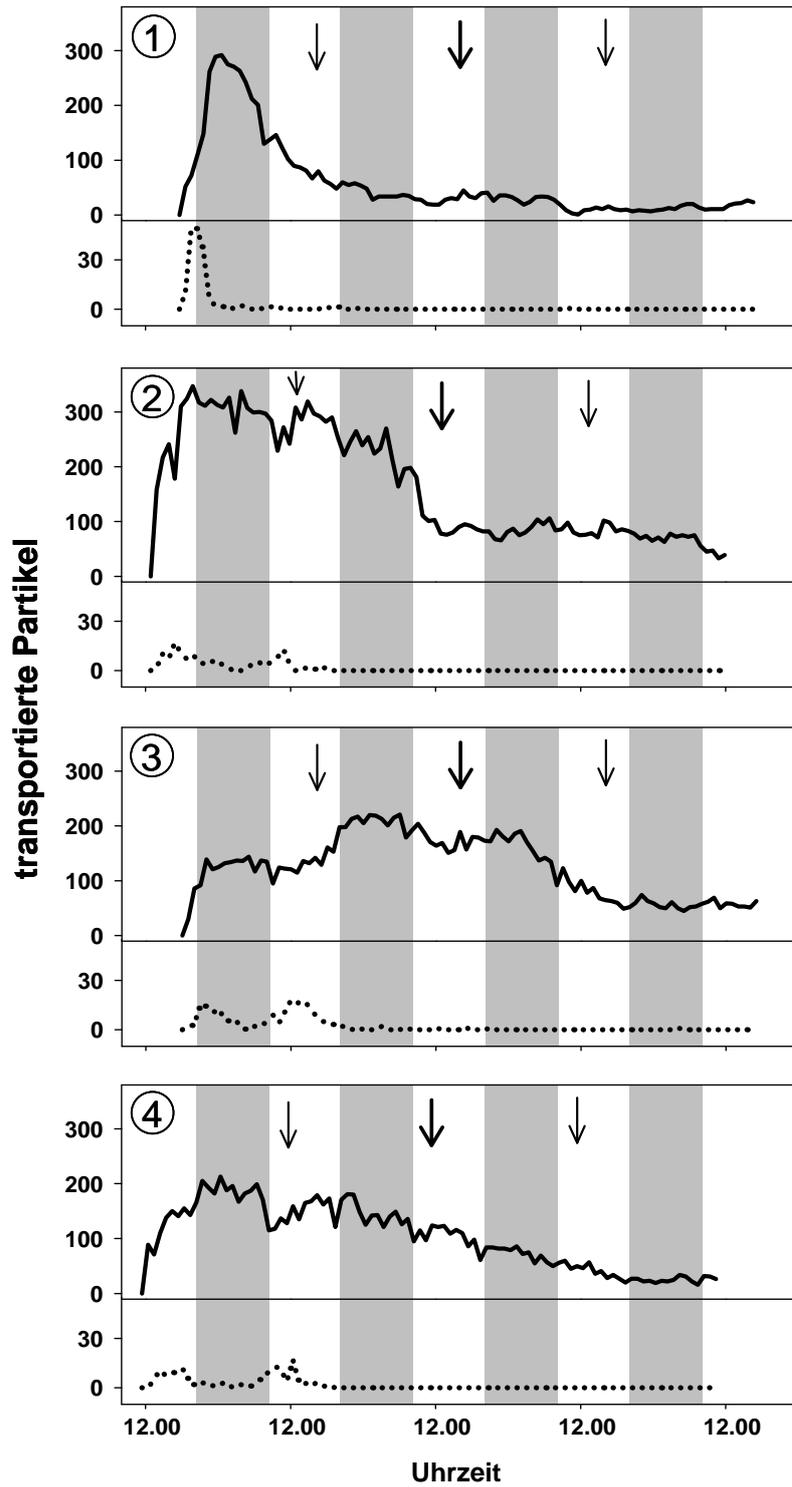


Abb. 5: Aktivitätsprofile der Versuche mit 80ml Pilz und 1500 Ameisen

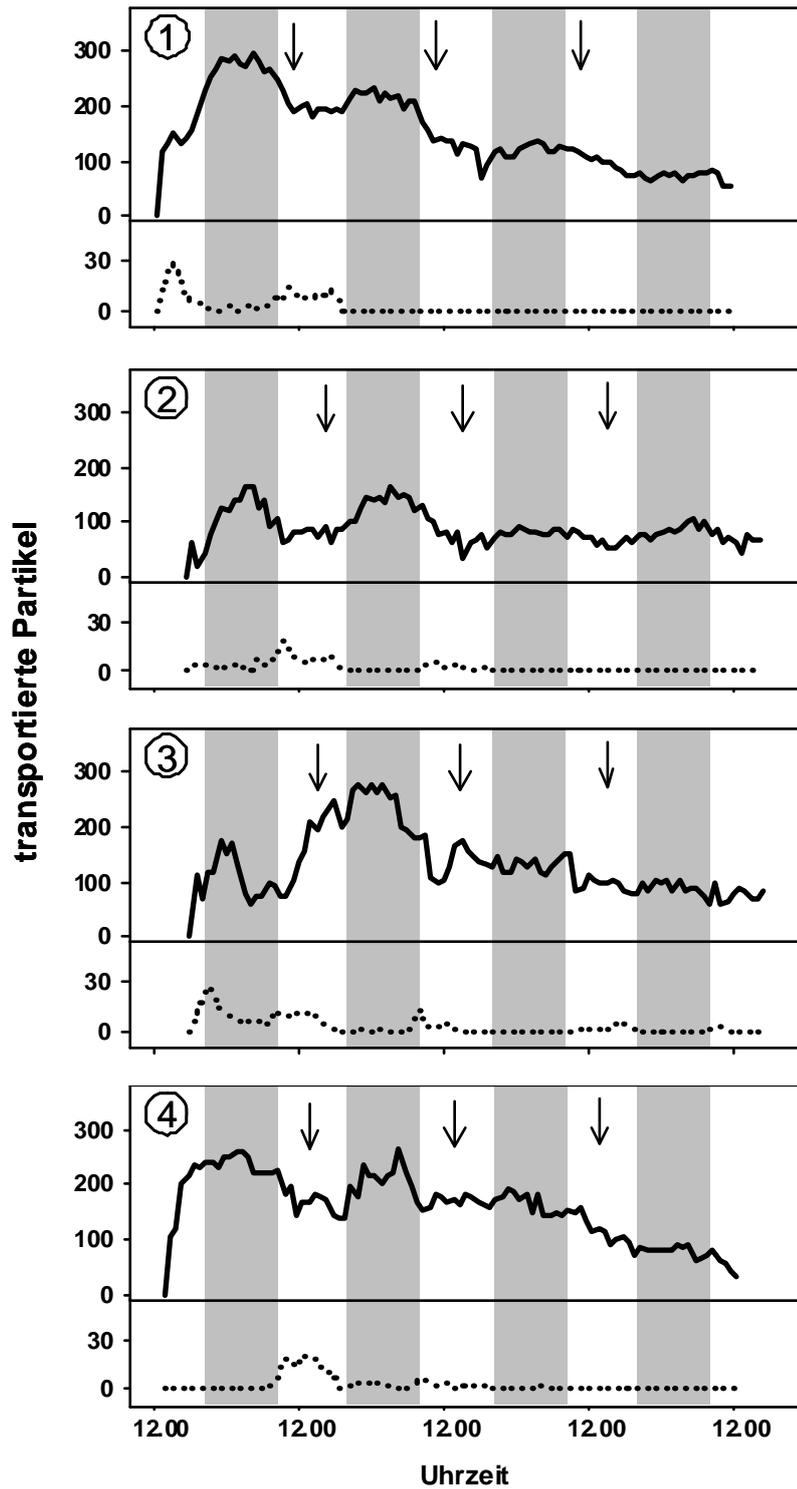


Abb. 6: Aktivitätsprofile der Versuche mit 120ml Pilz und 1500 Ameisen

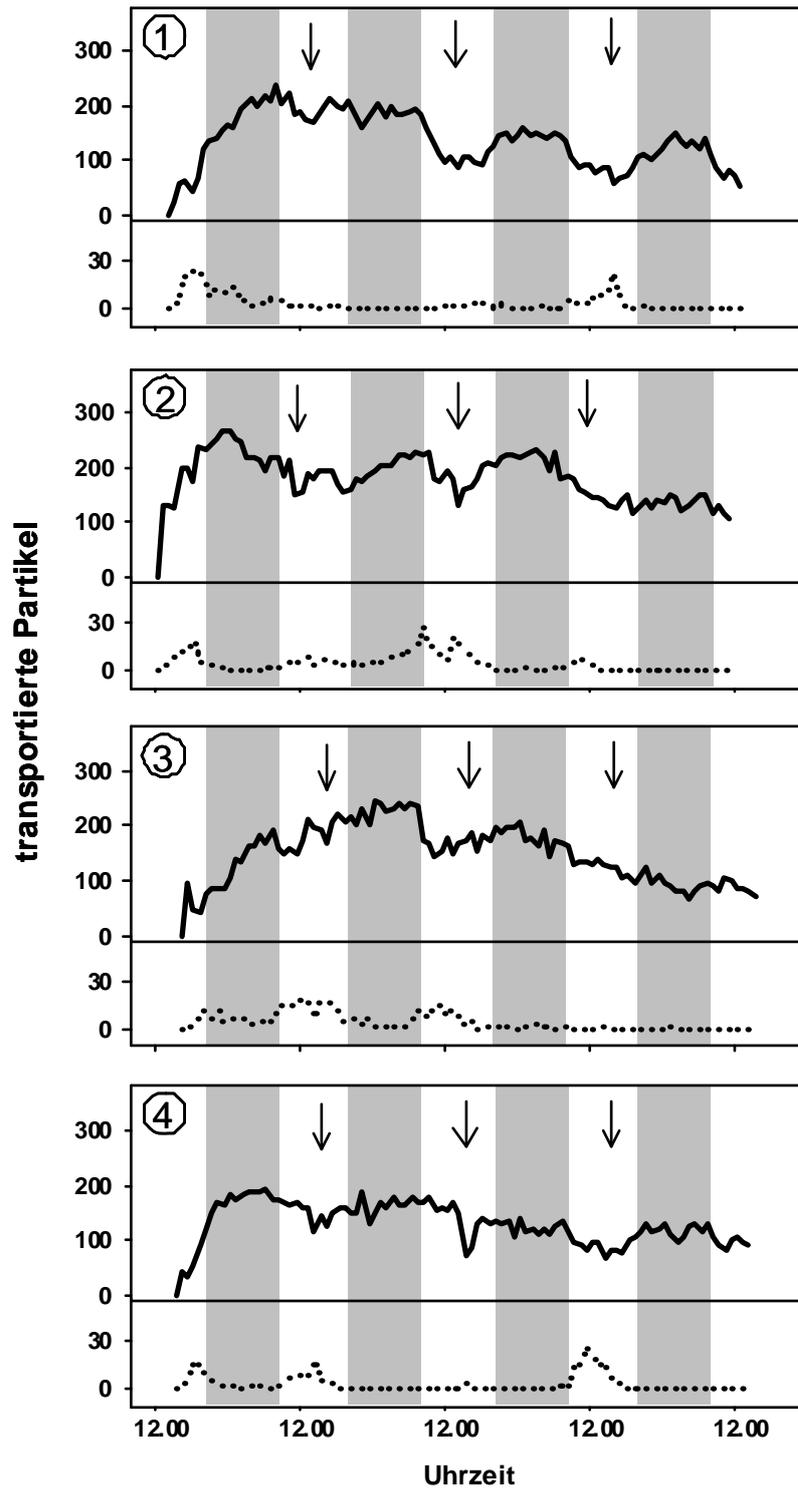


Abb. 7: Aktivitätsprofile der Versuche mit 160ml Pilz und 1500 Ameisen

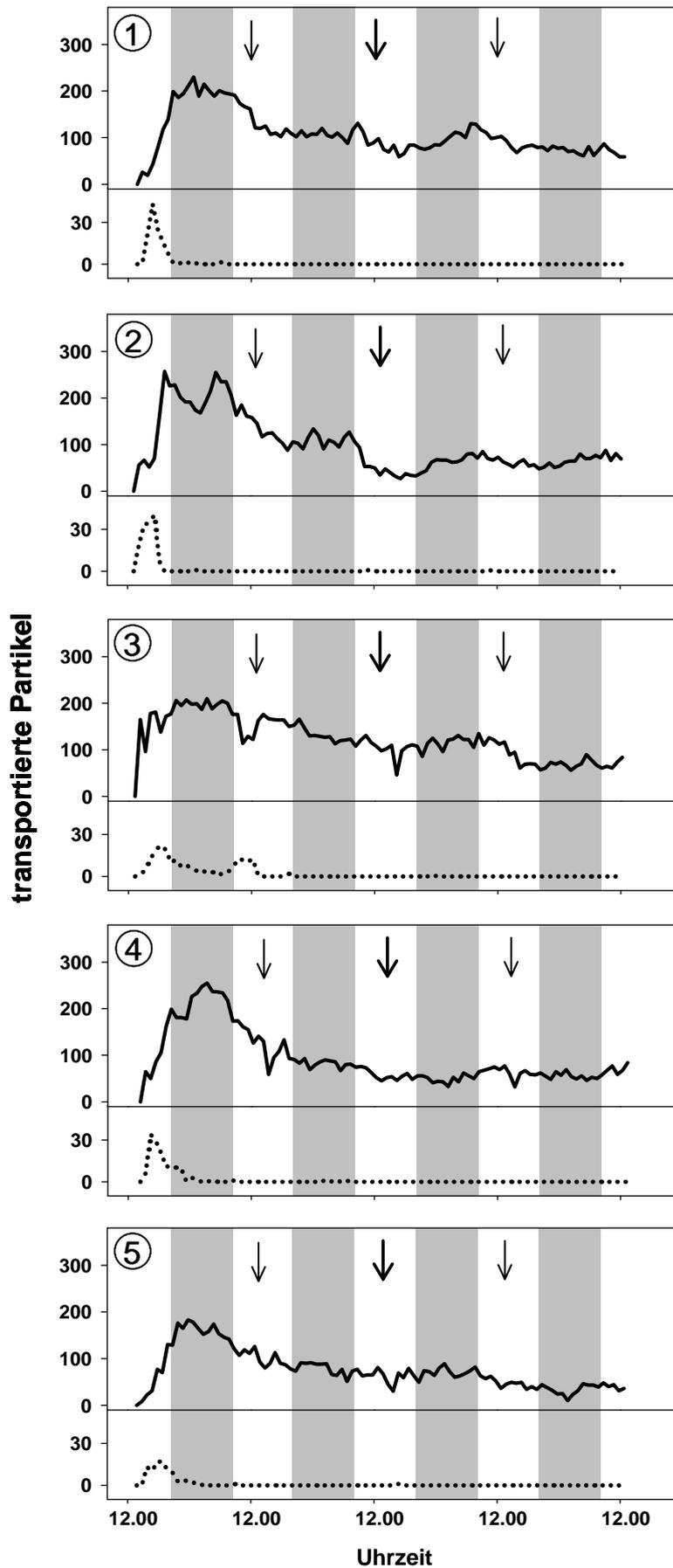


Abb. 8: Aktivitätsprofile der Versuche mit 750 Ameisen und 80ml Pilz

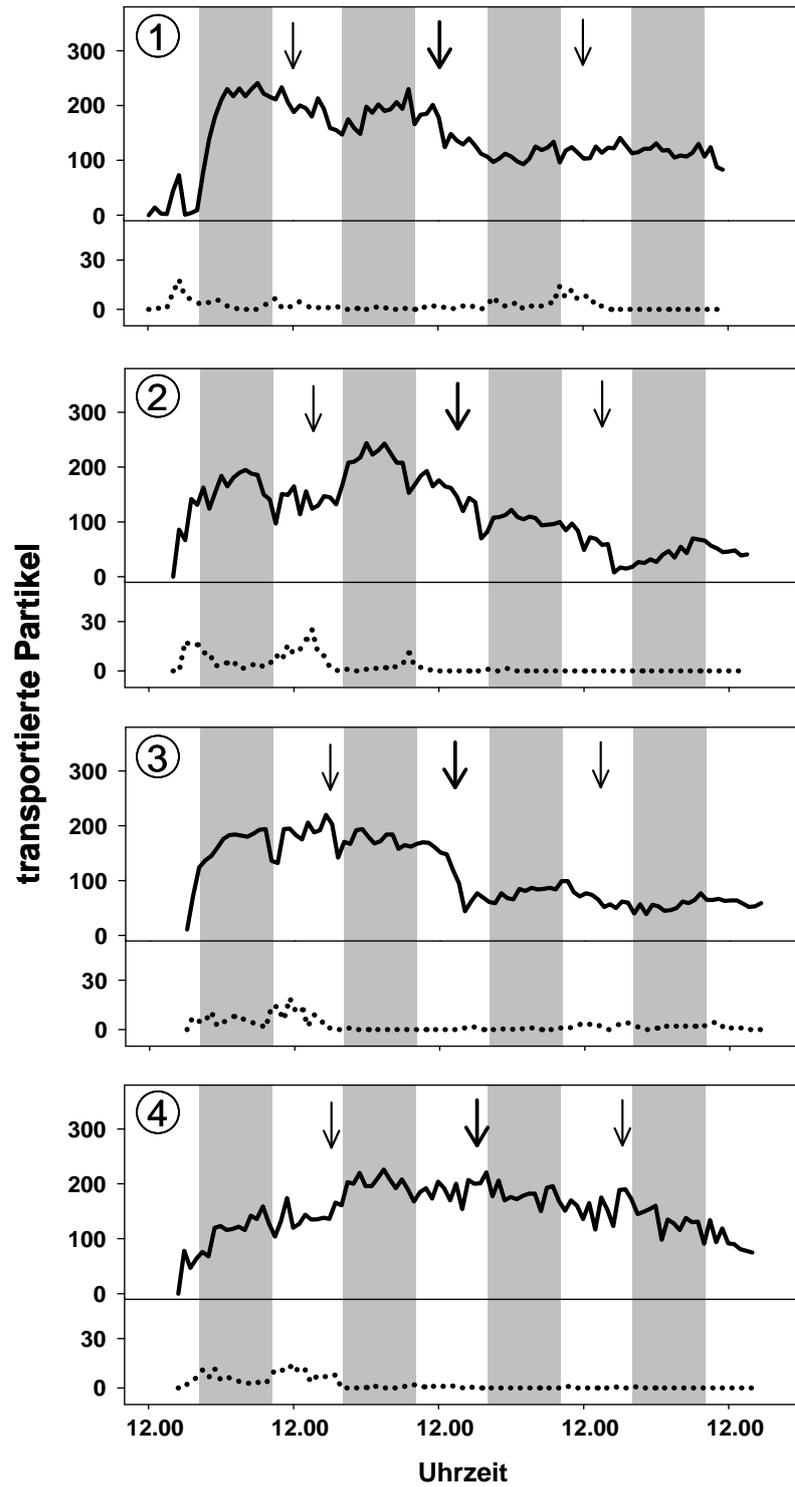


Abb. 9: Aktivitätsprofile der Versuche mit 2500 Ameisen und 80ml Pilz

Publikationen & Konferenzen

Buchkapitel

Fröhle K and Roces F (2009) “Underground agriculture: the control of nest size in fungus-growing ants”. In: From Insect Nest to Human Architecture. Proceedings of the International Workshop on Engineering principles of innovation in swarm-made architecture. Theraulaz G, Solé R and Kuntz P (Eds.) S. 95-104.

in Vorbereitung

Fröhle K and Roces F “Colony founding: the control of nest depth by leaf-cutting ant queens of *Atta vollemweideri*”

Konferenzen

- 10/2009 Zentral Europäischer Kongress der IUSI (International Union for the Study of Social Insects), Chiemsee, Deutschland
Vortrag: Control of nest size in the leaf-cutting ant *Acromyrmex lundii*
- 07/2006 Internationaler Kongress der IUSI (International Union for the Study of Social Insects), Washington D.C., USA
Vortrag: Colony founding: the control of nest depth in leaf-cutting ant queens
- 08/2005 Europäische Kongress der IUSI (International Union for the Study of Social Insects), St. Petersburg, Russland
Vortrag: Regulation of chamber size in nests of leaf-cutting ants
- 07/2005 Treffen des Sonderforschungsbereiches 554 in Retzbach/Würzburg, Deutschland
Vortrag: Regulation of chamber size in nests of leaf-cutting ants
Poster: Nest-building behavior in leaf-cutting ants: emergent architecture and the control of nest climate
- 06/2004 Jahresversammlung der Deutschen Zoologischen Gesellschaft (DZG), Rostock
Poster: Control of nest size in the leaf-cutting ant *Acromyrmex lundii*

Danksagung

Viele Menschen haben mich in den letzten Jahren auf meinem Weg begleitet, mir Hilfestellungen gegeben und mich tatkräftig unterstützt. Bei ihnen möchte ich mich nun Herzlich bedanken.

Mein allererster Dank geht an meinen Doktorvater Prof. Flavio Roces. Danke dafür, dass du das Vertrauen in mich und in meine Arbeit gesetzt hast und mir so die Möglichkeit gabst, die Arbeit bei dir anzufertigen. Ich hatte immer das Gefühl, dass du für mich verfügbar warst, wenn ich Hilfe brauchte. Hast mir aber andererseits immer den nötigen Freiraum für eine eigenständige Arbeit gelassen. Sechs Jahre Doktorarbeit ist eine lange Zeit in der du mich unermüdlich unterstützt hast, mir wertvolle Tipps gabst und mich zwischendurch aber auch konstruktiv kritisiert hattest. Dadurch konnte ich viel von dir und deiner Denkweise lernen, was mir auf meinem weiteren Weg sicherlich sehr hilfreich sein wird. Immer sehr in Erinnerung bleiben werden mir die stundenlangen Gespräche und Diskussionen, in denen wir vor allem wissenschaftliches, zwischendurch aber auch privates diskutierten und wodurch nicht nur diese Arbeit, sondern auch eine Freundschaft entstanden ist. Danke.

Ein Dankeschön geht auch an Prof. Judith Korb, die sich als zweite Gutachterin meiner Arbeit zur Verfügung gestellt hat.

Alejandro Di Giácomo, Estación Biológica “El Bagual” und der Familie Götz für die Möglichkeit, die Freilandarbeit dort durchzuführen, für vielfältige Unterstützung und für die Beschaffung von Versuchsmaterialien. Bei den Mitarbeitern Nino, Carmelo und Julio für die tatkräftige Hilfe beim Lehm besorgen oder Königinnen einfangen sowie für nette Mate Runden und Gespräche zwischendurch.

Bei Gerhard Eisenmann und Angel Vidal, die die verrücktesten Ideen in sinnvolle Versuchsaufbauten verwandelten. Sowie bei dem Ziegelwerk Wander und dessen Mitarbeiter Herr Liedner, die mir Lehm zur Verfügung stellten und bei denen ich immer wieder eine kleine Führung in der Ziegelei bekam, um mir die neuesten Errungenschaften anzuschauen.

Die Durchführung der Versuch wäre allerdings innerhalb dieser Zeit niemals möglich gewesen, wenn ich nicht tatkräftige Unterstützung gehabt hätte. Mein Dank geht hiermit an Phillip, der in fast unzähligen Stunden hartnäckig die Versuche immer und immer wieder wiederholte und mich viele Jahre begleitete. An Nina, deren ruhige und konzentrierte Art bewirkte, dass die Ameisen auf einmal nicht mehr starben. An Adrienne

und Annette, die dafür sorgten, dass es den Kolonien gut ging, Versuche für mich Durchführten und die Massen an Videobänder, in wer weiß wie vielen Stunden, auswerteten. Mein letztes Dankeschön in diesem Zusammenhang geht an Julia, eine Erasmusstudentin, die ihre Abschlussarbeit bei Flavio und mir anfertigte, und die durch ihren Fleiß und durch ihr logisches Denken eine Arbeit ablieferte, die viele Türen in der Nestbauwelt öffnete.

Ich hatte aber nicht nur das Glück Unterstützung im Labor in Würzburg zu bekommen, sondern ich konnte auch Hilfe mit nach Argentinien nehmen. Steffen und Jenja, danke das ihr dabei wart und mich unterstützt habt. Ich wüsste nicht wie ich die Materialschlachten und Nächte hätte überstehen sollen ohne eure Hilfe. 10 Wochen auf einer „einsamen“ Farm ist eine lange Zeit in der man sich sehr gut kennen lernt und sowohl positives als auch negatives über den anderen erfährt. Ich freue mich, dass wir uns so gut verstanden haben und ihr meine angebliche schlechte Laune am morgen (noch nie was davon mitbekommen, woher diese Vermutung wohl kommt?) und Phobien in der Nacht so gut ertragen habt. Ein Dank geht auch an Axel, der in seinem Praktikum über die Gründungsköniginnen Ergebnisse erzielte, die mir in einem Fall, ein bis dahin großes Mysterium enträtselten, wofür ich sehr dankbar bin, denn daraus sind mittlerweile richtig spannende Daten geworden.

Die Zusammensetzung der Arbeitsgruppe Rocés veränderte sich zwar in den Jahren immer wieder leicht, die „Grundpfeiler“ blieben jedoch gleich. Mein Dank geht daher an Oli, Nici, Martin, Anja und Steffen für die Diskussionen und Gespräche, die Hilfsbereitschaft und die Freundschaften, die sich daraus entwickelten. Es war nie langweilig mit euch und ich habe die Zeit mit euch sehr genossen. Danke auch an die gesamte Zoologie II, vor allem an Martin, Tom, Kinne, Andi und Christoph für die so manch lustige und schöne Stunden zusammen. Ganz besonders erwähnen möchte ich noch Claudi, Charly und Nici. Wir saßen jahrelang im gleichen Boot und durch all die Zeit, die wir zusammen verbracht haben, hat sich eine tiefe Freundschaft entwickelt, die, wie ich hoffe, noch jahrzehntelang bestehen wird.

Bei meinem ersten Aufenthalt in Argentinien lernte ich Mariam kennen, die mir mit ihrer Familie eine große Hilfe und Stütze in Buenos Aires war. Danke für die Freundschaft, für die Aufnahme in die Familie (ich fühlte mich immer sehr wohl bei euch) und für den Paketdienst in Buenos Aires. *Durante mi primer viaje a Argentina conocí a Miriam, la cual, junto a su familia, fue un gran soporte durante mis estadias en Buenos Aires. Gracias por la amistad, por integrarme en la familia (siempre me sentí muy confortable con ustedes) y por el servicio de recepción de paquetes en Buenos Aires.*

Die Freundschaften mit Jule Gombert, Rico Hauptvogel, Alexa Frentzen, Silke Hein und den „Familien“ der ehemaligen Platen,- und Schillerstrasse haben mir während all dieser Zeit geholfen, neben der Doktorarbeit meine Freizeit nicht ganz zu vergessen. Danke für die stundenlangen Telefonate, wenn ich mal wieder am jammern war, als es in der Arbeit oder im Privaten nicht so lief. Danke aber auch für schöne Stunden im Pulverschnee, für Wanderungen auf und um ein Bergmassiv herum, für das Leben in der Schillerstrasse sowie auch für die endlosen PartyTage und Nächte, die ich in der Plattenstraße verbringen durfte. Durch eure liebe, nette und aufgeschlossene Art habt ihr es geschafft, dass es auch mal Stunden gab, in denen ich nicht über die Doktorarbeit nachgedacht hatte, sondern vollkommen abschalten konnte. Aber was noch viel wichtiger ist, ihr habt es immer wieder geschafft mich zum Lachen zu bringen. Danke dafür.

Mein allerletzter Dank geht an meine Familie, die mir immer Geduld und Verständnis entgegen gebracht hatten. Ihre Unterstützung und ihr Glaube an mich, waren von unzählbaren Wert und haben mir letztendlich ermöglicht sowohl schöne als auch schwere Zeiten zu überstehen. Danke für alles was ihr bisher für mich getan habt und das ihr immer für mich da seid.

Erklärung

GEMÄß § 4 ABS. 3 ZIFF. 3,5 UND 8
DER PROMOTIONSORDNUNG DER FAKULTÄT FÜR BIOLOGIE DER
BAYRISCHEN JULIUS-MAXIMILIANS-UNIVERSITÄT WÜRZBURG

Hiermit erkläre ich ehrenwörtlich, die vorliegende Dissertation in allen Teilen selbstständig und nur mit den angegebenen Quellen und Hilfsmitteln angefertigt zu haben.

Die Dissertation wurde bisher weder vollständig noch teilweise einer anderen Hochschule mit dem Ziel einen akademischen Grad zu erwerben, vorgelegt.

Im September 2003 wurde mir von der Universität Würzburg der akademische Grad „Diplom-Biologin Univ.“ verliehen. Weitere akademische Grade habe ich weder erworben noch versucht zu erwerben.

Würzburg, den 21.12.2009

Kerstin Fröhle

