

Biomechanik des Wachslaufens
bei *Crematogaster (Decacrema)*-Partnerameisen
von *Macaranga*-Bäumen

Dissertation zur Erlangung des
naturwissenschaftlichen Doktorgrades
der Bayerischen Julius-Maximilians-Universität Würzburg

vorgelegt von
Tanja Brüning
aus
Düsseldorf

Würzburg 2006

Inhaltsverzeichnis

A. Einleitung	4
1. Allgemeine Biologie des Modellsystems <i>Crematogaster (Decacrema)-Macaranga</i>	6
1.1 Mutualismus <i>Crematogaster (Decacrema)-Macaranga</i>	6
1.2 Pflanzen	7
1.3 Ameisen	7
1.4 Besiedlungsmuster	8
1.5 Funktion wachsbereifter Pflanzenoberflächen in dem Mutualismus <i>Crematogaster (Decacrema)-Macaranga</i>	9
2. Mechanismen der Rutschigkeit wachsbereifter Pflanzenoberflächen für Insekten	12
3. Hypothesen zu biomechanischen Aspekten des Kletterns und der Wachslauffähigkeit	16
4. Untersuchungen zur Funktion von Wachsbarrieren und Wachslauffähigkeit als ökologischer Isolationsmechanismus	22
B. Material und Methoden	24
1. Mechanismen der Rutschigkeit wachsbereifter Pflanzenoberflächen für Insekten	24
1.1. Abbrechen von Wachskristallen	24
1.1.1 Rasterelektronenmikroskopische Aufnahmen nach Wachsläufen	24
1.1.2 Kraftmessungen auf Glas nach Wachsläufen	26
1.2 Mikrorauhigkeit und Oberflächenpolarität	28
2. Untersuchungen zur Fähigkeit des Wachslaufens bei <i>Crematogaster (Decacrema)-Ameisen</i>	31
2.1 Lauferfolg und Haftkräfte von Ameisen auf wachsberreiten <i>Macaranga</i> -Oberflächen und künstlichen Vergleichssubstraten	31
2.1.1 Rekristallisierung von <i>Macaranga hypoleuca</i> -Wachsen	31
2.1.2 Lauferfolg	33
2.1.3 Kraftmessungen	34
2.2 Abbrechen von Wachskristallen während des Wachslaufens auf der Wirtspflanze	34
2.3 Vergleich des Putzverhaltens auf Wachs- und Glasoberflächen	35
2.4 Morphometrischer Vergleich von Wachsläufnern und Nichtwachsläufnern	36
2.5 Vergleichende kinematische Untersuchungen	39
2.6 Einsatz präarsaler, tarsaler Strukturen beim Wachsläufen	44
2.6.1 Krallen- und Aroliumamputationen	44
2.6.2 Aufsetzende Tarsuselemente	45
3. Untersuchungen zur Funktion von Wachsbarrieren und Wachslauffähigkeit als ökologischer Isolationsmechanismus	46

C. Ergebnisse	50
1. Mechanismen der Rutschigkeit wachsbereifter Pflanzenoberflächen für Insekten	50
1.1 Abbrechen von Wachskristallen	50
1.1.1 Rasterelektronenmikroskopische Aufnahmen nach Wachsläufen	50
1.1.2 Kraftmessungen auf Glas nach Wachsläufen	53
1.2 Einfluß von Mikrorauigkeit und Oberflächenpolarität	55
2. Untersuchungen zur Fähigkeit des Wachslaufens bei <i>Crematogaster (Decacrema)</i>-Ameisen	58
2.1 Lauferfolg und Haftkräfte von Ameisen auf wachsbereiften <i>Macaranga</i> -Oberflächen und künstlichen Vergleichssubstraten	58
2.1.1 Lauferfolg	58
2.1.2 Kraftmessungen	61
2.2 Abbrechen von Wachskristallen während des Wachslaufens auf der Wirtspflanze	62
2.3 Putzverhalten der Tiere auf Wachs und Glas	63
2.4 Morphometrischer Vergleich von Wachsläufnern und Nichtwachsläufnern	65
2.4.1 Krallenmorphologie	68
2.4.2 Beinmorphologie	74
2.5 Vorteile längerer Beine	80
2.6 Vergleichende kinematische Untersuchungen	81
2.6.1 Vergleichende kinematische Untersuchungen auf zylindrischen, vertikalen Oberflächen	81
2.6.1.1 Abstände der Tarsusaufsetzpunkte	81
2.6.1.2 Abstände der Köperschwerpunkte	88
2.6.2 Vergleichende kinematische Untersuchungen auf planen, vertikalen Oberflächen	89
2.6.3 Kinematikänderung durch Laufoberflächenwechsel	93
2.7 Einsatz prätersaler und tarsaler Strukturen beim Wachsläufen	96
2.7.1 Krallen- und Aroliumamputationen	96
2.7.2 Aufsetzende Tarsuselemente	100
3. Untersuchungen zur Funktion von Wachsbarrieren und Wachslauffähigkeit als ökologischer Isolationsmechanismus	104
D. Diskussion	110
1. Mechanismen der Rutschigkeit wachsbereifter Pflanzenoberflächen für Insekten	110
1.1 Abbrechen und Anlösen von Wachskristallen	110
1.1.1 Einfluß der Kontaminationen auf die Haftfähigkeit	113
1.2 Einfluß von Mikrorauigkeit und Oberflächenpolarität auf die Haftleistung	114
2. Mechanismen der Wachslauffähigkeit	117
2.1 Reinigungsmechanismen bei Wachsläufnern und Nichtwachsläufnern	119

2.2 Unterschiede in der Beinmorphologie von <i>Crematogaster (Decacrema)</i> - Wachsläufern und -Nichtwachsläufern _____	127
2.3 Unterschiede in der Laufkinematik zwischen <i>Crematogaster (Decacrema)</i> - Wachsläufern und -Nichtwachsläufern _____	129
2.4 Einsatz tarsaler und prätersaler Strukturen während des Wachslaufens _____	134
2.4.1 Morphologie und Funktion der Krallen während des Wachslaufens _____	136
2.4.2 Morphologie und Funktion des Aroliums während des Wachslaufens _____	141
3. Untersuchungen zur Funktion von Wachsbarrieren und Wachslauffähigkeit als ökologischer Isolationsmechanismus _____	143
E. Zusammenfassung _____	151
F. Summary _____	155
G. Literaturverzeichnis _____	158
Curriculum Vitae _____	168
Publikationsliste und Konferenzbeiträge _____	169
Ehrenwörtliche Erklärung _____	170
Danksagung _____	171

A. Einleitung

Nahezu alle Interaktionen zwischen Insekten und Pflanzen spielen sich auf Pflanzenoberflächen ab. Viele Pflanzen haben ein großes Spektrum an Mechanismen entwickelt, um sich und ihre Oberflächen gegen herbivore Insekten zu schützen (Mello und Silva-Filho, 2002). Ein möglicher Mechanismus ist die physiologische Abwehr durch chemische Inhibitoren, die Insekten repellieren oder Fraßstopp bei ihnen auslösen (Eigenbrode und Espelie, 1995; Banerjee, 2000). Innerhalb von Insekten-Pflanzen-Interaktionen spielen aber nicht nur chemische, sondern auch physikalische Abwehrmechanismen eine Rolle. Im Laufe der Evolution haben sich die Insekten durch die Entwicklung tarsaler Haftstrukturen an die unterschiedlichsten Lafoberflächeneigenschaften, vor allem von Pflanzen, angepaßt (Gorb und Beutel, 2001). Da nicht alle Besuche von Insekten auf Pflanzenoberflächen erwünscht sind, haben viele Pflanzen mechanische Barrieren gegen Insekten entwickelt. Hierunter fallen speziell ausgebildete Oberflächen wie z. B. klebrige Drüsensekrete, Trichome und epikutikuläre Wachskristallschichten. Besonders epikutikuläre Wachskristallschichten werden in zahlreichen Insekten-Pflanzen-Interaktionen häufig als Laufbarrieren gegen Insekten eingesetzt (Knoll, 1914; Harley, 1991). Sie spielen in folgenden ökologischen Insekten-Pflanzen-Interaktionen eine wichtige Rolle:

- Schutz von Pflanzenoberflächen vor Herbivorie (Edwards, 1982).
- Schutz von Blüten vor aggressiven oder nektarraubenden Ameisen (Kerner von Marilaun, 1878).
- Insektivorie: Einsatz rutschiger Wachsschichten als Fangmechanismus (Juniper et al., 1989; Gaume et al., 2002).
- Tritrophische Systeme: Wachsschichten können die Haftung von Prädatoren in tritrophischen Systemen beeinflussen (Eigenbrode und Kabalo, 1999).
- Schützende Barrieren: epikutikuläre Wachskristallschichten dienen im *Crematogaster (Decacrema)-Macaranga* Mutualismus als Barriere, die besiedelnde Ameisen vor aggressiven, generalistischen Ameisen schützt und Wirtswechsel unterbindet (Federle et al., 1997; Fiala et al., 1999).

Obwohl es sich bei mechanischen Pflanzenbarrieren um ein häufiges Phänomen innerhalb von Insekten-Pflanzen-Interaktionen handelt, wurde der chemischen Abwehr in der Literatur bisher mehr Aufmerksamkeit gezollt. In der Evolution chemischer Pflanzenabwehrstoffe und der Mechanismen von Insekten, diese durch Detoxifikation oder Sequestration zu umgehen, haben koevolutive Prozesse eine Rolle gespielt (Ehrlich und Raven, 1964; Futuyama, 2000).

Der Entwicklung mechanischer Barrieren und der Mechanismen von Insekten diese zu umgehen, können möglicherweise ähnliche koevolutive Prozesse zugrunde liegen. Die Pflanzengattung *Macaranga* (Federle et al., 1997) ist neben der Gattung *Nepenthes* (Kannepflanzen) (Knoll, 1914; Martin und Juniper, 1970) ein Beispiel in dem epikutikuläre Wachskristalle wahrscheinlich in direktem Zusammenhang mit Insekten evolvierten.

Der *Crematogaster (Decacrema)-Macaranga*-Mutualismus bietet sich aus folgenden Gründen als Modellsystem zur Untersuchung einer biomechanischen Insekten-Pflanzen-Interaktion an: Es existieren acht sehr nah miteinander verwandte *Crematogaster (Decacrema)*-Morphospezies, die abhängig von der An- bzw. Abwesenheit epikutikulärer Wachskristallschichten ihrer *Macaranga*-Wirtspflanzen unterschiedliche Fähigkeiten zeigen, sich auf wachsbereiften Oberflächen fortzubewegen. So bestand die Möglichkeit innerhalb einer Insekten-Pflanzen-Assoziation, einerseits die Rutschigkeit wachsbereifter Pflanzenoberflächen und andererseits unterschiedliche Stadien von Wachslauffähigkeit an nah verwandten Insektenarten zu untersuchen. Desweiteren hat die Wachsbereifung in Evolution, sowie Ökologie der Ameisen-Pflanzensymbiose eine wichtige Rolle gespielt (Federle et al., 1997; Federle et al., 2002a; Federle und Bruening, 2005; Federle und Rheindt, 2005). Auch die Phylogenien des Ameisen- (Itino et al., 2001; Feldhaar et al., 2003a; Quek et al., 2004), sowie die des Pflanzenpartners (Juniper und Burras, 1962; Davies, 1996; Blattner et al., 2001; Bänfer et al., 2004) sind gut untersucht. *Macaranga*-Pflanzen ließen sich, zusammen mit ihren spezifischen *Crematogaster (Decacrema)*-Ameisenkolonien, problemlos in Gewächshäusern halten, weswegen beide Assoziationspartner ständig verfügbares Lebendmaterial für Laboruntersuchungen boten.

Die vorliegende Arbeit beschäftigte sich mit den proximalen Mechanismen, die der Rutschigkeit wachsbereifter Pflanzenoberflächen und speziell der *Macaranga*-Wachskristalloberflächen, sowie der außergewöhnlichen Wachslauffähigkeit der *Crematogaster (Decacrema)*-Wachsläufer zugrundeliegen. Desweiteren wurde die Wachslauffähigkeit und mögliche biomechanische Präadaptationen innerhalb der Artengruppe *Crematogaster (Decacrema)* anhand eines borneensischen Ausnahmesystems näher untersucht.

1. Allgemeine Biologie des Modellsystems *Crematogaster (Decacrema)-Macaranga*

1.1 Mutualismus *Crematogaster (Decacrema)-Macaranga*

Das myrmekophytische System von *Crematogaster (Decacrema)*-Ameisen mit *Macaranga*-Pflanzen hat seinen Hauptverbreitungsort in Südostasien auf der Halbinsel Malaysia, Borneo und Sumatra (Fiala et al., 1999). Es ist eines der speziereichsten Systeme dieser Art (Davidson und McKey, 1993). Die Beziehungen zwischen Ameisen und Pflanzen reichen von lockeren, fakultativen Beziehungen, bis hin zu obligaten Symbiosen (Davidson und McKey, 1993). Nichtmyrmekophytische *Macaranga*-Pflanzen bieten opportunistischen Ameisenarten während ihrer gelegentlichen Besuche Futterkörperchen und/oder extrafloralen Nektar an, wogegen obligate Myrmekophyten ihren Ameisenpartner zusätzlich Nistraum in Form von Domatien zur Verfügung stellen (Fiala et al., 1994; Fiala, 1996). Auch die Qualität der Futterkörperchenzusammensetzung variiert in Abhängigkeit von der Assoziationsform zwischen Ameise und Pflanze: Myrmekophyten stellen ihren Ameisenpartnern neben Kohlenhydraten in Form von Futterkörperchen, hohe Konzentrationen an energiereichen Lipiden und stickstoffhaltigen Proteinen zur Verfügung, während Futterkörperchen nichtmyrmekophytischer Pflanzen hauptsächlich gewöhnliche, lösliche Kohlenhydrate enthalten (Heil et al., 1998). Myrmekophytische *Crematogaster (Decacrema)*-Ameisen sind komplett von dem durch die Pflanze zur Verfügung gestellten Nahrungsangebot abhängig. Im Gegenzug für die Zurverfügungstellung von Nistraum und Nahrung (Fiala und Maschwitz, 1991; Fiala et al., 1991; Fiala und Maschwitz, 1992) werden die Myrmekophyten von den Ameisen vor Herbivoren, Pilzpathogenen und überwuchernden Rankenpflanzen geschützt (Fiala et al., 1989; Heil et al., 1997; Heil et al., 1998; Heil et al., 2001; Federle et al., 2002a).

Der Tod einer der beiden Partner des Myrmekophytensystemes hat einen großen Einfluß und kann zur Schädigung oder sogar zum Tod des anderen Partners führen. Stirbt die Königin einer Ameisenkolonie auf einer kleinen Pflanze, kann sie meist durch eine andere Kolonie wiederbesiedelt werden. Größere Pflanzen sind in dieser Situation durch Herbivoren schon stärker gefährdet, da die großen Blattflächen durch kleine, gerade anwachsende Kolonien nur unzureichend geschützt werden können (Fiala et al., 1989; Heil, 1998). Am Beispiel von zwei *Crematogaster (Decacrema)*-Morphospezies (mspp. 4 und 6) konnte gezeigt werden, daß durch sekundäre Polygynie die Lebenszeiten der Ameisenkolonien verlängert werden kann (Feldhaar et al., 2000). Für die Pflanze kann hierdurch ein verlängerter Herbivorenschutz gewährleistet bleiben.

1.2 Pflanzen

Die paleotropische Gattung *Macaranga* (Euphorbiaceae) umfaßt über 280 Sträucher- und Baumspezies. Ihre Verbreitung reicht von West-Afrika über Asien bis zu den Fiji-Inseln (Whitmore, 1969). Die meisten *Macaranga*-Arten sind, infolge erhöhten Lichtbedarfs Pionierpflanzen, die ursprünglich in Lichtungen und an Flußufern in Tiefland-Dipterocarpaceenwäldern wachsen (Whitmore, 1969).

Die Gattung *Macaranga* umfaßt nichtameisenbewohnte aber myrmekophile Arten, gelegentlich besiedelte Pflanzen, sowie obligate Ameisenpflanzen. 28 *Macaranga*-Arten leben in obligaten Assoziationen mit *Crematogaster*-Ameisen (Fiala et al., 1999). Molekulargenetische Analysen legen nahe, daß die Myrmekophytie mehrfach im Rahmen der Evolution dieser Assoziation entstanden und auch wieder verschwunden ist (Blattner et al., 2001; Davies et al., 2001). Die meisten der myrmekophytischen Pflanzen finden sich in den monophyletischen Sektionen *Pachystemon* und *Pruinosae* (Blattner et al., 2001; Davies et al., 2001). *Macaranga*-Pflanzen der Sektion *Winklerianae* sind phylogenetisch klar von diesen beiden *Macaranga*-Linien getrennt. Eine Besiedlung erfolgt nur durch die nicht-*Decacrema* Art *Crematogaster* msp. 8. Pflanzen der beiden monophyletischen Sektionen *Pruinosae* und *Pachystemon* sind phylogenetisch sehr ähnlich, was den Schluß zuläßt, daß sich diese beiden Sektionen erst in jüngerer Zeit aufgetrennt haben (Feldhaar et al., 2003a).

1.3 Ameisen

Die *Macaranga*-besiedelnden Ameisen stammen aus der myrmizinen Gattung *Crematogaster* (mspp. 1-4, 6-10). Acht dieser Morphospezies (msp.) gehören zur Untergattung *Decacrema*, wogegen *Crematogaster* msp. 8 eine nicht-*Decacrema*-Art ist. *Crematogaster* (*Decacrema*)-Ameisenkolonien wurden bisher nicht außerhalb von *Macaranga*-Pflanzen gefunden. Die Ameisenkolonien sind nicht polydom, daß heißt sie leben während ihres gesamten Lebenszyklus´ nur auf einer einzelnen *Macaranga*-Pflanze. Die Kolonien sind vorwiegend monogyn, nur bei *Crematogaster* (*Decacrema*) mspp. 4 und 6 wurde sekundäre Polygynie gefunden (Feldhaar et al., 2003b). Die acht *Crematogaster* (*Decacrema*)-Morphospezies wurden bisher aufgrund der Morphologie der Königinnen beschrieben (Fiala et al., 1999). Teilweise Sequenzierung der Cytochromoxidasen I und II und anschließende Maximum-Parsimonie-Analyse hat die Erstellung eines phylogenetischen Stammbaumes der *Crematogaster* (*Decacrema*)-Ameisen ermöglicht (Feldhaar et al., 2003a). Aufgrund der resultierenden Phylogenie konnten die *Crematogaster* (*Decacrema*) Morphospezies in drei verschiedene Gruppen eingeteilt werden: Die *Captiosa*-, die

Decamera- und die Morphospezies 7-Gruppe. Die Ergebnisse dieser Phylogenie unterstützen das Morphospezieskonzept für die Halbinsel Malaysia, wogegen einige Spezies aus Borneo Spezieskomplexe darstellen, die nicht durch rein morphologische Methoden aufgetrennt werden können. Eine formale Beschreibung der *Macaranga*-besiedelnden *Crematogaster* (*Decacrema*)-Ameisen und eine Überarbeitung der Taxonomie aufgrund ihrer Kern-DNA-Sequenzen stehen noch aus. Vertreter der drei phylogenetischen *Crematogaster* (*Decacrema*)-Gruppen lassen sich auch aufgrund der Morphologie, der Koloniestruktur und Ökologie unterscheiden, was sich in den unterschiedlichen Besiedlungsmustern mit den Wirtspflanzen widerspiegelt.

1.4 Besiedlungsmuster

Im myrmekophytischen System von *Crematogaster*-Ameisen mit *Macaranga*-Pflanzen sind die Ameisen-Pflanzen Assoziationen meist nicht, wie bei *Macaranga winkleri* und *Crematogaster* msp. 8, artspezifisch. Die meisten *Decacrema*-Arten besiedeln verschiedene Wirtspflanzenarten. Hierbei zeigen die meisten Ameisenarten ein größeres Spektrum möglicher Wirtspflanzenspezies, als umgekehrt die Pflanzen möglicher *Crematogaster* (*Decacrema*)-Spezies (Fiala et al., 1999). Untersuchungen zur phylogenetischen Entwicklung von *Crematogaster* (*Decacrema*)-Ameisen haben gezeigt, daß als Ursachen für die Diversifikation von *Crematogaster* (*Decacrema*)-Ameisen Wirtswechsel wahrscheinlich sind (Feldhaar et al., 2003a). Dennoch lassen sich einige Muster in der Besiedlung erkennen, die sich durch die Morphologie, bzw. Ökologie der Pflanzen bzw. der besiedelnden Ameisen ergaben.

Morphospezies aus der Klade *Decamera* (*Crematogaster* (*Decacrema*) mssp. 3, 6 und 9) bilden kleinere Königinnen und Arbeiterinnen aus. Auch die Koloniedichte ist sehr viel geringer als bei Morphospezies aus der *Captiosa*-Gruppe (*Crematogaster* (*Decacrema*) mssp. 1, 2, 4 und 5) (Feldhaar et al., 2003a). Die myrmekophytischen *Macaranga*-Pflanzen der *Pachystemon*-Klade zeigen eine Degeneration des Marks, während die myrmekophytischen *Pruinosae*-Pflanzen von den besiedelnden Ameisen aktiv ausgehöhlt werden müssen (Feldhaar et al., 2003a; Quek et al., 2004). Für die kleineren Königinnen der *Decamera*-Klade ist es darum einfacher und energiesparender, nur die markdegenerierten *Macaranga*-Pflanzen der *Pachystemon*-Klade zu besiedeln. Die größeren Königinnen der *Captiosa*-Gruppe gründen nur auf Pflanzen der *Pruinosae*-Klade neue Kolonien und können auch noch die Äste größerer Bäume besiedeln (Feldhaar et al., 2003b). Dies führt dazu, daß größere Pflanzen, die ihre Ameisenkolonie verloren haben nur durch eine Morphospezies aus dieser Gruppe

wiederbesiedelt werden können und daß auch kleine Keimlinge der *Pruinosae*-Klade exklusiv durch sie besiedelt werden können. Auch das Nahrungsangebot der Wirtspflanzen hat einen Einfluß auf die Besiedlungsstruktur. Vertreter aus der *Decamera*-Gruppe können hier einen kompetitiven Vorteil haben, da nur größere Pflanzen mit ihrem Nahrungsangebot schnellwachsende Kolonien aufrechterhalten können (Feldhaar et al., 2003b).

Die Assoziation von *Macaranga winkleri* mit der nicht-*Decacrema*-Art *Crematogaster* msp. 8 zeigt im Gegensatz zu den meisten anderen *Crematogaster* (*Decacrema*)-*Macaranga*-Assoziationen eine größere Spezifität. Diese Ameisen-Morphospezies wurde bisher immer nur auf dieser *Macaranga*-Art gefunden und es konnten auch keine anderen besiedelnden Ameisen-Arten auf der *Macaranga winkleri* gefunden werden (Fiala et al., 1999). Auch Ameisen aus der Morphospezies 7-Gruppe, die eine sehr basale Gruppe in der *Crematogaster* (*Decacrema*)-Phylogenie darstellt, sind nur mit *Macaranga motleyana*, aus einer ebenfalls basalen Klade der *Macaranga*-Phylogenie, assoziiert (Blattner et al., 2001; Feldhaar et al., 2003a). Diese Assoziation ist endemisch auf Borneo, was vermuten läßt, daß sich hier der Ursprung dieses Ameisen-Pflanzen-Mutualismus´ befindet (Feldhaar et al., 2003a).

Vordringlich spielen bei der Spezifität und der Ausbildung von Besiedlungsmustern mechanische Ursachen eine Rolle innerhalb dieses Ameisen-Pflanzen-Systems. Federle und Rheindt (2005) haben durch vergleichende phylogenetische Untersuchungen zeigen können, daß Konkurrenz zwischen verschiedenen Ameisenpopulationen einen wesentlichen Faktor in der Evolution des Myrmekophytie-Systems *Crematogaster* (*Decacrema*)-*Macaranga* darstellt. Diese Konkurrenz hat auch dazu geführt, das das Nahrungsangebot der Pflanzen zum Schutz der eigenen besiedelnden Ameisenart z. B. unter Stipelblättern versteckt wurde und daß wachsbereifte Oberflächen ausgebildet wurden, die nur dem eigenen Ameisenpartner Zutritt zu Nahrungsressourcen gestatten. Auch die Wachsbereifung einiger *Macaranga*-Pflanzen ist ein wesentlicher Faktor, der das Besiedlungsmuster der Pflanzen prägt, da sich abhängig von der Beschaffenheit ihrer Wirtspflanzenoberflächen die besiedelnden *Crematogaster* (*Decacrema*)-Morphospezies eklatant in ihrer Fähigkeit, sich auf diesen Oberflächen fortzubewegen unterscheiden (Federle et al., 1997).

1.5 Funktion wachsbereifter Pflanzenoberflächen in dem Mutualismus *Crematogaster* (*Decacrema*)-*Macaranga*

In der südostasiatischen Ameisen-Pflanzen Symbiose *Crematogaster* (*Decacrema*)-*Macaranga* haben epikutikuläre Wachskristalloberflächen eine spezielle Funktion. 14 der insgesamt 26 in Malaysia vorkommenden, ameisenassoziierten *Macaranga*-Spezies weisen

epikutikuläre Wachskristallschichten auf ihren Sproßachsen auf. Nur die Ameisenpartner wachsbereifter *Macaranga*-Pflanzen können sich problemlos auf diesen Pflanzenoberflächen bewegen (Federle et al., 1997). Unter den acht *Crematogaster (Decacrema)*-Morphospezies befinden sich sechs Wachsläufer (*Crematogaster (Decacrema)* mspp. 1, 2, 5, 6, 7 und 9) und zwei Nichtwachsläufer (*Crematogaster (Decacrema)* mspp. 3 und 10). Ein Test auf phylogenetische Unabhängigkeit innerhalb des *Crematogaster (Decacrema)*-*Macaranga*-Systems hat gezeigt, daß Wachsbarrrieren signifikant häufiger bei Ameisen-Pflanzen vorhanden sind, als bei myrmekophilen Vertretern der Gattung *Macaranga* (Federle und Rheindt, 2005). Darüber hinaus sind die Oberflächen wachsbereifter, myrmekophiler Pflanzen behaart, was zur Unwirksamkeit der Laufbarriere führt (Federle et al., 1997).

Ein Test der Kletterfähigkeit von 17 generalistischen Ameisenarten auf wachsbereiften *Macaranga*-Pflanzen hat gezeigt, daß die Ameisen häufig von diesen Oberflächen herunterfallen oder sich nur langsam darauf fortbewegen können (Federle et al., 1997). Die wachsbereiften Sproßoberflächen wirken daher als Barrieren, welche aggressive, generalistische Ameisen zugunsten der spezialisierten Partnerameisen ausschließen (siehe Abb. 1).



Abb. 1: Die aggressiven, generalistischen Ameisen (*Crematogaster* cf. *Arifex*, unten) können nur in dem unteren Bereich des *Macaranga*-Astes laufen, in dem die epikutikuläre Wachskristallschicht mechanisch entfernt wurde. Im Gegensatz hierzu können sich die mit dieser Pflanze assoziierten Ameisen (*Crematogaster (Decacrema)* oben) problemlos auf der noch verbliebenen Wachskristallschicht bewegen und sind dadurch gegen Prädatoren und vor Konkurrenten geschützt (Photo: Walter Federle).

Macaranga-Wachsbarrrieren schützen aber nicht nur Spezialisten vor Generalisten, sondern sie wirken auch als ökologischer Isolationsmechanismus. Da die Partnerameisen von wachskristallfreien *Macaranga*-Wirtspflanzen nicht auf den wachsbereiften Sproßachsen

laufen können, fördern die Wachsbarrieren die Wirtsspezifität innerhalb dieser Ameisen-Pflanzen-Symbiose (Federle et al., 1997; Fiala et al., 1999). Wirtswechsel werden hierdurch verhindert, da Nichtwachsläufer, die hauptsächlich nichtwachsbereifte *Macaranga*-Pflanzen der *Pachystemon*-Klade besiedeln, nicht die wachsbereiften Pflanzen der Sektion *Pruinosae*, sowie der Sektion *Pachystemon* (Klade 2 und 4 und *Macaranga havilandii* aus Klade 1) besiedeln können (Federle et al., 1997; Federle et al., 2002a; Feldhaar et al., 2003a). Der Barriereeffekt wird zusätzlich dadurch verstärkt, bzw. zeitlich verlängert, daß manche *Macaranga*-Pflanzen auch während des sekundären Dickenwachstums eine extreme Epidermislanglebigkeit aufweisen, die auch bei größeren Pflanzen eine flächendeckende, intakte Wachsbereifung auf den Ästen, sowie dem Stamm sichert (Federle et al., 1997).

Die An- bzw. Abwesenheit dieser *Macaranga*-Wachsbarrieren hat vielfältige ökologische Konsequenzen für beide Symbiose-Partner: Bei den Assoziationen nichtwachsbereifter *Macaranga*-Spezies fehlt ein Schutzmechanismus; die Ameisen schützen sich hier durch eine größere Koloniedichte, eine ausgeprägtere Aggressivität und stärkeres Rankenbeißen vor Invasionen anderer Ameisen (Davidson et al., 1988; Itioka et al., 2000; Federle et al., 2002a). Auch die Wirtspflanzen zeigen charakteristische Unterschiede: Die wachsbereiften und damit für generalistische Ameisen schwer zugänglichen *Macaranga*-Wirtspflanzen bieten nährstoffreiche Futterkörperchen und extrafloralen Nektar offen auf der Pflanzenoberfläche an, wogegen die nichtwachsbereiften Wirtspflanzen ihre Blattnektarien zu Hydathoden reduziert haben und Futterkörperchen "versteckt" unter umgebogenen Stipeln anbieten. Diese versteckte Präsentation ist wahrscheinlich eine Adaption zum Schutz der assoziierten Ameisen-Art vor Konkurrenz (Federle und Rheindt, 2005).

Bei der Wachsbereifung von myrmekophytischen *Macaranga*-Spezies (Sektion *Pruinosae*, Sektion *Pachystemon* Kladen 2 und 4) handelt es sich wahrscheinlich um ein ursprüngliches Merkmal (Blattner et al., 2001; Davies et al., 2001; Feldhaar et al., 2003a). Die *Crematogaster* (*Decacrema*)-Morphospezies, die diese wachsbereiften *Macaranga*-Pflanzen besiedeln, repräsentieren darum wahrscheinlich ebenfalls ursprünglichere Linien (Feldhaar et al., 2003a).

Im Folgenden wird auf Hypothesen zu Ursachen der Rutschigkeit wachsbereifter Pflanzenoberflächen und ihrer speziellen ökologischen Funktion in dem System *Crematogaster* (*Decacrema*)-*Macaranga* eingegangen.

2. Mechanismen der Rutschigkeit wachsbereifter Pflanzenoberflächen für Insekten

Die Interaktion *Crematogaster(Decacrema)-Macaranga* ist durch die gegenseitige, biomechanische Anpassung der Ameisen und Pflanzen interessant. Auf der einen Seite haben sich im Laufe der Evolution epikutikuläre, für die meisten Insekten rutschige, Wachskristallschichten auf den Pflanzenoberflächen ausgebildet - auf der anderen Seite haben die symbiontischen Ameisen die außergewöhnliche Fähigkeit erlangt, diese Barrieren zu überwinden. Trotz genauer Kenntnisse zur Mikromorphologie und der chemischen Zusammensetzung der Wachsschichten ist über ihre Funktionsweise als Laufbarriere nicht viel bekannt. Die Ursache der Rutschigkeit von wachsbereiften Pflanzenoberflächen für Insekten kann auf verschiedenen Mechanismen beruhen:

- Abbrechen der Wachskristalle (Knoll, 1914; Juniper und Burras, 1962; Stork, 1980; Stork, 1986; Eigenbrode et al., 1996; Gorb und Gorb, 2002)
- Anlösen der Wachskristalle (Gorb und Gorb, 2002; Gaume et al., 2004)
- Mikrorauhe Oberflächen durch die Geometrie der epikutikulären Wachskristalle
 - a) Die Mikrorauhigkeit kann so fein sein, daß keine Insertionspunkte für die Krallen vorhanden sind (Dai et al., 2002).
 - b) Bei zu breiter und/oder zu hoher Oberflächenrauigkeit kann das Haftsekret die dadurch geformten Rauigkeitstäler nicht auffüllen, um dadurch die Haftung zu vermitteln.
 - c) Der Abstand der zur Oberfläche exponierten Kristallerhebungen ist so gering, daß sich das Arolium nicht durch Deformierung anpassen kann, so daß die tatsächliche Kontaktfläche zu klein wird, um eine ausreichende Haftung zu vermitteln (Gorb, 2001; Dai et al., 2002).
- Geringere Haftkräfte aufgrund schlechter Benetzbarkeit der Oberflächen (Holloway, 1969b; Holloway, 1969a; Holloway, 1970; Barthlott und Neinhuis, 1997). Die Ursache hierfür kann durch die vorher beschriebene Mikrorauhigkeit resultieren. Die epikutikuläre Wachsbereifung von Pflanzenoberflächen besteht aus aliphatischen Substanzen, mit hoher Hydrophobizität. Eine schlechte Benetzbarkeit kann desweiteren auch durch die Wechselwirkung der hydrophoben, wachsbereiften Pflanzenoberfläche mit dem vorwiegend apolaren Haftsekret resultieren.

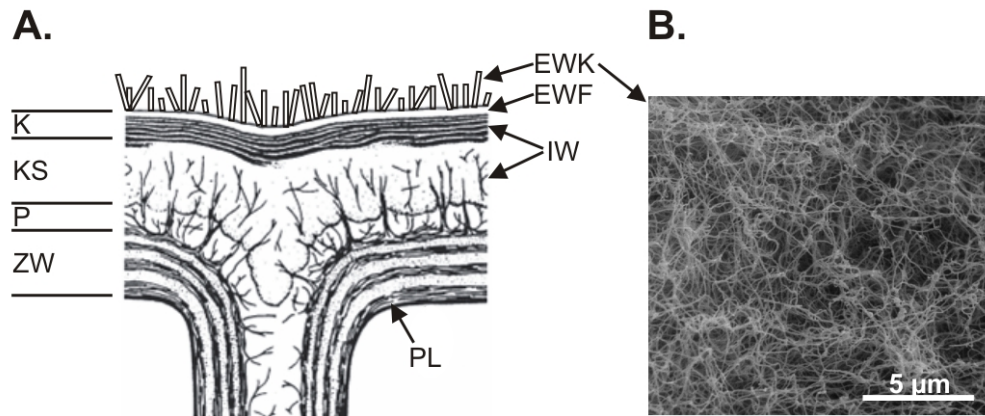


Abb. 2: A.) Querschnitt durch eine Pflanzenoberfläche (Jeffree, 1986) (EWK=epikutikuläre Wachskristallschicht, EWF=epikutikulärer Wachsfilm, IW=intrakutikuläre Wachse, K=Kutikula, KS=kutikuläre Schicht, P=Pektinhaltige Schicht und Mittellammelle, PL=Plasmalemma, ZW=Zellwand) B.) Rasterelektronenmikroskopische Aufsicht auf die epikutikuläre Wachskristallschicht von *Macaranga hypoleuca*.

Wachskristalle besitzen eine dreidimensionale Struktur mit Kristalldurchmessern im Nanometerbereich. Diese Kristalle können bei entsprechender Belastung brechen (Knoll, 1914; Juniper und Burras, 1962; Stork, 1980; Stork, 1986). Ameisen besitzen, wie alle Hymenopteren, als prätersales Haftorgan ein Arolium, welches vorwiegend auf glatten Lafoberflächen eingesetzt wird (Federle et al. 2001a). Das Arolium kann durch die abbrechenden Kristallstücke verschmutzen und damit seine Haftfähigkeit verlieren (Juniper und Burras, 1962; Gaume et al., 1998; Eigenbrode, 2004; Gorb und Gorb, 2005; Gorb et al., 2005).

Die Haftung von Insektenhaftorganen wird durch eine Haftflüssigkeit vermittelt (Walker et al., 1985; Ishii, 1987; Lees und Hardie, 1988; Eisner und Aneshansley, 2000; Jiao et al., 2000; Federle et al., 2002b). Chemische Analysen der Haftsekrete verschiedener Käferarten zeigten in der chloroformlöslichen Fraktion überwiegend höhere Kohlenwasserstoffe, Fettsäuren und Alkohole (Ishii, 1987), beziehungsweise höhere Kohlenwasserstoffe und echte Wachse (Kosaki und Yamaoka, 1996). Eisner und Aneshansley (2000) vermuten, daß es sich bei der Haftflüssigkeit um ein Öl handelt. Dieses Öl besteht aus Mischungen gesättigter und ungesättigter Kohlenwasserstoffe mit einer Kettenlänge von C_{20} bis C_{28} und mit (Z)-9-Pentacosen als Hauptkomponente. Federle et al. (2002b) und Voetsch et al. (2002) haben durch Untersuchungen der Haftsekrete von Ameisen (*Oecophylla smaragdina*) und Heuschrecken (*Locusta migratoria*) herausgefunden, daß es sich nicht ausschließlich um ölige, hydrophobe Sekrete handelt, sondern wahrscheinlich um Emulsionen, da auch hydrophile Anteile in Form feinsten Tröpfchen nachweisbar waren. Insekten könnten während der Lokomotion auf wachsbereiften Pflanzenoberflächen durch den Einsatz der

Haftflüssigkeiten Kristalle aus den Lafoberflächen herauslösen (Gorb und Gorb, 2002) oder die vorher mechanisch abgebrochenen Kristalle anlösen. Hierdurch kann die Ausbildung eines Schmierfilms begünstigt werden, welcher Reibung und Adhäsion der Insektentarsen auf den Oberflächen verschlechtern kann.

Auch die Mikrorauhigkeit wachsbereifter Pflanzenoberflächen kann einen Einfluß auf die Haftung von Insekten haben (Gorb und Gorb, 2002). Da das tarsale Haftorgan der Hymenopteren, das Arolium, eine glatte Oberfläche besitzt, besteht, abhängig von seiner Elastizität, nur begrenzt die Möglichkeit, der Anpassung an raue Strukturen: Mikrorauere Oberflächen, d.h. Oberflächen mit Strukturen im Mikro- und Nanometerbereich (wie auch epikutikuläre Wachskristallschichten), lassen das Arolium möglicherweise nur mit ihren höchsten Erhebungen in Kontakt kommen, wodurch die tatsächliche Kontaktfläche zwischen Arolium und Lafoberfläche reduziert wäre. Falls das Haftorgan auf diesen Lafoberflächen zum Tragen kommt und die Haftkraft des Insektes von der tatsächlichen Kontaktfläche zwischen seinem Haftorgan und der Lafoberfläche abhängt, führt eine Oberflächenmikrorauhigkeit zwangsläufig zu einer verminderten Haftkraft.

Während der Lokomotion auf vertikalen Oberflächen, dienen, bei ausreichender Rauigkeit, auch die Krallen der Verstärkung der Haftung (Knoll, 1914; Roth und Willis, 1952; Betz, 2002; Dai et al., 2002). Als Insertionspunkte für die Krallen dienen Unebenheiten der Oberflächen (Nachtigall, 1974; Cartmill, 1985). Auf den vertikalen Oberflächen können die Krallen nur zur Haftung beitragen, wenn der Durchmesser der Oberflächenstruktur sehr viel größer wird als der der Krallenspitzen (Dai et al., 2002). Welches Durchmesserverhältnis zwischen Krallenspitzen von *Crematogaster (Decacrema)*-Ameisen und der Oberflächenstruktur von *Macaranga*-Wachskristallen besteht, ist bisher noch nicht bekannt, ebensowenig wie die Relevanz von Krallen auf den wachsbereiften *Macaranga*-Oberflächen.

Die Kutikula lebender Pflanzen ist bedeckt von und beinhaltet lipophile Substanzen (Jeffree, 1986; Juniper, 1995) (siehe Abb. 2). Bei diesen handelt es sich um komplexe Mischungen primärer, höherer, aliphatischer Kohlenwasserstoffe und ihren sekundären Oxidationsprodukten, wie sekundäre Alkohole und Ketone, sowie geradkettige, primäre Alkohole und Fettsäuren (Walton, 1990). Die epikutikulären Kristalle wachsbereifter *Macaranga*-Pflanzen z. B. werden hauptsächlich von hydrophoben Triterpenen gebildet (Markstädter et al. 2000). Die chemische Zusammensetzung epikutikulärer Wachskristalle verschiedener Pflanzenspezies korreliert mit charakteristischen Kristallstrukturen (Baker, 1982; Jeffree, 1986). Die epikutikulären Wachskristalle kommen, je nach chemischer Zusammensetzung, als Stäbchen, Plättchen, Fäden oder röhrenförmige Strukturen vor, die

zwischen wenigen Mikrometern bis einige zehn Mikrometer dick sein können (Jeffree, 1986; Barthlott et al., 1998). Die triterpenoiddominierten Wachskristalle wachsbereifter *Macaranga*-Oberflächen zeigen eine sehr filigrane, fädige Struktur. Knoll (1914) hat durch seine Versuche zeigen können, daß allein die chemische Zusammensetzung der epikutikulären Wachse nicht entscheidend für ihre Rutschigkeit für Insekten ist. Die Haftung von Insekten ist stark von der Anwesenheit dieser Kristallstrukturen abhängig. Auf wachsbereiften Gemüsekohloberflächen (*Brassica oleracea*) ist die Haftung sechsmal geringer als auf glatten Wachsoberflächen, die durch thermisches Aufschmelzen derselben Wachskristalle gewonnen wurden (Eigenbrode und Jetter, 2002). Auf Glasoberflächen aufgebraute Wachskristalle waren für Insekten weiterhin rutschig, wogegen diese Oberflächen erst nach Aufschmelzen der Kristalle für Insekten wieder begehbar wurden (Knoll, 1914). Die Kombination aus Oberflächenrauigkeit (Bico et al., 2001) und Polarität epikutikulärer Wachskristallschichten führt dazu, daß Pflanzenoberflächen durch Flüssigkeiten schlechter benetzbar werden (Holloway, 1969a; Holloway, 1970; Barthlott und Neinhuis, 1997; Herminghaus, 2000). Bisher wurden die Benetzungsversuche von Pflanzenoberflächen mit Wasser, als Agens, durchgeführt, es ist aber denkbar, daß Insektenhaftflüssigkeiten die hydrophoben, epikutikulären Wachskristalle ebenfalls schlechter benetzen und sich dadurch die Haftung der Insektentarsen auf diesen Pflanzenoberflächen verringert.

Alle geschilderten Mechanismen der Rutschigkeit wachsbereifter Pflanzenoberflächen können auch in dem *Crematogaster (Decacrema)-Macaranga* Mutualismus zum Tragen kommen. Sie schließen sich nicht gegenseitig aus, sondern können einen additiven oder synergistischen Einfluß haben. In der vorliegenden Arbeit wurde, am Beispiel des *Crematogaster (Decacrema)-Macaranga*-Ameisen-Pflanzensystemes, näher untersucht, welcher der gerade beschriebenen Mechanismen, bzw. welche Kombination von Mechanismen tatsächlich für die Rutschigkeit wachsbereifter *Macaranga*-Oberflächen verantwortlich ist.

I. Abbrechen von Wachskristallen

Hierfür wurden unter anderem die Tarsen von *Crematogaster (Decacrema)*- sowie generalistischen Ameisenarten nach Lokomotion auf wachsbereiften *Macaranga*-Pflanzenoberflächen rasterelektronenmikroskopisch auf Kristallrückstände bzw. Verschmutzungen der Tarsen untersucht. Haftkraftmessungen auf glatten Oberflächen nach vorheriger Lokomotion von *Crematogaster (Decacrema)*-Ameisen auf wachsbereiften *Macaranga*-Oberflächen, dienten der Untersuchung des Einflusses eventuell vorhandener

Kristallkontaminationen auf die Haftreibung der Insekten.

II. Einfluß der Mikrorauhigkeit und Oberflächenpolarität

In weiteren Haftkraftmessungen wurde durch den Einsatz verschiedener künstlicher Versuchsoberflächen untersucht, ob ein Einfluß von Oberflächenpolarität und -rauigkeit auf die Haftreibung von *Crematogaster (Decacrema)*-Ameisen existiert.

3. Hypothesen zu biomechanischen Aspekten des Kletterns und der Wachslauffähigkeit

Nicht nur der Mechanismus der Rutschigkeit wachsbereifter Pflanzenoberflächen für Insekten ist bisher ungeklärt, sondern auch die biomechanischen Ursachen des Wachslaufens bei den Partnerameisen von *Macaranga*-Ameisenpflanzen. Die Haftung verschiedener Insektenarten auf glatten, senkrechten Oberflächen ist schon häufig Grundlage von Untersuchungen gewesen (Hooke, 1665; Dewitz, 1884; Stork, 1983a; Stork, 1983b; Walker et al., 1985; Lees und Hardie, 1988; Gorb, 1998). Southwood (1986) postulierte, daß die Haftung von Insekten auf Pflanzenoberflächen ein entscheidender Faktor in der Evolution von Insekten war und eine wichtige Hürde, die zu einer Limitierung der Zahl pflanzenbesiedelnder Insektenordnungen führte. In ihrer Evolution haben Hexapoden zwei konvergente Mechanismen zur Haftung an senkrechten, glatten Oberflächen entwickelt: Haarige Haftorgane (haarige Pulvilli, haarige Haftorgane: ‚hairy adhesive soles‘) und glatte Haftorgane (Arolium, Euplantulae, glatte Pulvilli) (Gorb und Beutel, 2001). Bei haarigen sowie glatten Haftstrukturen kann eine Haftflüssigkeit zur Vergrößerung des Oberflächenkontaktes zwischen Haftorgan und der glatten Lafoberfläche führen und so zur verbesserten Adhäsion beitragen (Walker et al., 1985; Ishii, 1987; Lees und Hardie, 1988; Eisner und Aneshansley, 2000; Jiao et al., 2000). Durch die Entstehung wachsbereifter Pflanzenoberflächen ergab sich ein mechanischer Spezialfall. Um diese Pflanzenoberflächen als Lebensraum zu erschließen, mußten sich die besiedelnden bzw. assoziierten Insekten an die Oberflächentextur und -chemie dieser Pflanzen anpassen.

Einige Mechanismen, die generell während des Kletterns von Insekten auf senkrechten Pflanzenoberflächen wichtig sind, können ebenso auf senkrechten, wachsbereiften Oberflächen eine funktionelle Bedeutung besitzen. Diese Mechanismen können teilweise ineinandergreifen und so nicht eindeutig voneinander getrennt werden. Aus diesem Grund werden hier neben Mechanismen, die speziell der Wachslauffähigkeit zugrundeliegen könnten ebenfalls solche angesprochen, die auf senkrechten, glatten Pflanzenoberflächen die Lokomotion von Insekten begünstigen.

Jedes individuelle Habitat stellt unterschiedliche physikalische Anforderungen an die

entsprechenden Bewegungsapparate der dort ansässigen Tiere (Herrel et al., 2002). Diese besonderen biomechanischen Anforderungen haben bei verschiedenen Tierarten zu einer Vielzahl morphologischer und/oder kinematischer Anpassungen geführt. Ameisen der Gattung *Cataglyphis* sind durch ihre Lebensweise in Wüsten großem Hitzestress ausgesetzt. Der Selektionsdruck hat bei ihnen zu einer Vielzahl an Adaptionen in Morphologie und Kinematik der Tiere geführt. Eine höhere Laufgeschwindigkeit begünstigt die Minimierung der Zeit, in der sich die Tiere außerhalb ihres Nestes aufhalten. Um eine größere Geschwindigkeit zu erreichen, haben sie eine höhere Schrittfrequenz und längere Beine entwickelt (Zollikofer, 1994). Die längeren Beine bewirken zusätzlich, daß die Körper weiter vom Wüstenboden abgehoben werden können und so der Hitzestress reduziert wird (Wehner, 1983; Wehner, 1987).

Auch das Leben in arborealen Habitaten hat zu einer begrenzten Anzahl sinnvoller biomechanischer Anpassungen und damit zu verschiedenen Konvergenzen geführt, die selbst entfernt verwandte Tiere morphologisch ähnlich erscheinen lassen (Cartmill, 1985). Neu-Welt Menschenaffen haben sich z. B. durch verschiedene morphologische Veränderungen der Finger bzw. Zehen an die Lokomotion auf Ästen mit geringen Durchmessern angepaßt (Hamrick, 1998). Der Vergleich der Körperform von bodenlebenden und arborealen Eidechsen zeigte, daß letztere dorsoventral abgeflacht sind und damit in ihrem Habitat biomechanisch begünstigt sind (Vanhooydonck und Van Damme, 1999). Durch einen flachen Körperbau können kletternde Tiere ihre Schwerpunkte an die Laufoberfläche annähern und dadurch ihre Position stabilisieren. Durch zusätzlichen Einsatz von Krallen kann die Haftreibung auf senkrechten Oberflächen, wie sie vorwiegend in arborealen Habitaten vorkommen, noch verstärkt werden (Roth und Willis, 1952). Das Tier kann hierdurch theoretisch an senkrechten Ästen jeden Durchmessers klettern, selbst an planen Oberflächen mit unendlichem Durchmesser. Durch die inserierenden Krallen kann auch hier eine fast senkrechte neue Kontaktzone generiert werden, die so zu einer Vergrößerung der Haftreibung führt. Die Größe der Haftreibung durch Krallen hängt von zwei weiteren Parametern, der Krümmung sowie der Eindringtiefe der Krallen ins Substrat ab (Cartmill, 1985). Dies spiegelt sich auch in der Morphologie von Tieren, die während ihrer Lokomotion in arborealen Habitaten ihre Krallen einsetzen, wider: Sie besitzen spitzere, sowie gekrümmtere Krallen als ihre bodenlebenden Verwandten (Cartmill, 1985; Norberg, 1986). Vergleichende Untersuchungen an zwei Leguanarten zeigten, daß die arboreale Art generell größere Krallen besitzt, die länger, höher sowie gekrümmter sind, als die ihrer ausschließlich terrestrisch lebenden Verwandten (Ribas et al., 2004).

Käfer der Gattung *Stenus* zeigen eine Synergie zwischen Krallen und den haarigen Haftorganen auf wachsbereiften, senkrechten Pflanzenoberflächen (Betz, 2002). Die jeweilige Entfernung der Krallen bzw. des haarigen Haftorganes resultiert in signifikant schwindenden Zugkräften. Der Einsatz der Krallen führt bei diesen Tieren gleichzeitig zu einer Verstärkung der Adhäsions- und Reibungskräfte der Setae (Betz, 2002). Bisher wurde in der Literatur abhängig von der Lafoberfläche eine strikte Aufgabentrennung zwischen den haarigen beziehungsweise glatten Haftorganen und den Krallen beschrieben. Wobei glatte Haftorgane auf senkrechten, glatten Oberflächen und die Krallen auf senkrechten, rauhen Oberflächen zum Tragen kommen (Roth und Willis, 1952; Federle et al., 2001). Ein solche Aufgabentrennung ist durchaus sinnvoll, da die glatten Haftorgane beim Laufen auf rauhen Oberflächen leicht beschädigt werden und dadurch eventuell ihre Funktion verlieren können (Roth und Willis, 1952). Hymenopteren zeigen nicht nur eine Arbeitsteilung von Krallen und Arolien, sie setzen diese Elemente zudem selektiv - abhängig von der Oberflächentextur ein (Federle et al., 2001). Nach diesem mechanisch-hydraulischen Modell wird eine Entfaltung des Aroliums immer erst nach der Flexion der Krallen ausgeführt. Auf glatten Lafoberflächen kann sich das Arolium komplett entfalten, da die Krallen durchrutschen und keinen Halt finden. Sobald die Krallen in eine Oberflächenrauigkeit inserieren, wird die Rotationsbewegung der Krallen gestoppt und die anschließende Entfaltung des Aroliums bleibt aus. Welche der beiden Haftstrukturen der *Crematogaster (Decacrema)*-Ameisen während der Lokomotion auf wachsbereiften *Macaranga*-Ästen entscheidend ist, oder ob ebenfalls synergistische Effekte zwischen diesen beiden Elementen zu finden sind, wurde bisher nicht untersucht. Auch morphologische Unterschiede der Krallen beziehungsweise Arolien wachslaufender und nichtwachslaufender *Crematogaster (Decacrema)*-Ameisen sind bisher nicht bekannt und wurden im Rahmen der vorliegenden Arbeit untersucht.

Diese Wachsbereifung einiger *Macaranga*-Spezies stellt eine zusätzliche biomechanische Herausforderung innerhalb des arborealen Habitats der *Crematogaster (Decacrema)*-Ameisen dar. Morphologische Anpassungen, die die Lokomotion auf senkrechten, glatten Oberflächen erleichtern, können gleichzeitig dazu führen, daß die Haftreibung auf senkrechten, wachsbereiften Oberflächen vergrößert wird, wie schon anhand der strukturellen Adaptionen der Beinlängen bei mehligem Kohlblattläusen (*Brevicoryne brassicae*) nachgewiesen wurde: Die Kohlblattlaus kann sich durch längere Beine effizienter auf den wachsbereiften Blättern von *Brassica*-Pflanzen fortbewegen, als die Senfblattlaus (*Lipaphis erysimi*) (Eigenbrode, 1996). Im Rahmen von Haftreibungsversuchen mit verschiedenen Ameisenspezies konnte auch auf wachsbereiften *Macaranga*-Oberflächen gezeigt werden, daß die langbeinigen Arten

auf Ästen dünneren Durchmessers eine größere Haftreibung erreichen können. Diese wird wahrscheinlich durch ein vereinfachtes Herumgreifen um den Ast (Federle et al., 1997) und damit durch günstigere Aufsetzwinkel der Tarsen auf die Oberfläche erzielt. Wie schon erwähnt kann der Einsatz von Krallen in diesen Situationen zu einer Verstärkung der Haftreibung führen. Initiale Laufversuche mit Ameisen ergaben, daß diese mit ihren Krallen nicht die Epidermis der belauften Pflanzenzellen durchdringen können (Knoll, 1914). Dieses Ergebnis ist allerdings abhängig von der Elastizität der Epidermis. Es ist denkbar, daß die Krallen an genügend elastischen Oberflächen dennoch Halt finden. Andererseits ist, auf wachsbereiften Pflanzenoberflächen, auch eine Insertion der Krallen in die dreidimensionale Topographie der Wachskristalle und eine daraus resultierende Verstärkung der Haftreibung denkbar (Betz, 2002).

Adaptionen von Insekten an Pflanzenoberflächen zeigen sich häufiger durch Abweichungen des Verhaltens als durch morphologische Veränderungen (Huxley, 1986; Kennedy, 1986). Die Blattkäferart *Paropsis aegrota* findet sich häufig auf extrem wachsbereiften Eukalyptus Spezies. Bei dieser Käferart ließen sich keine offensichtlichen tarsalen Anpassungen an ihr wachsbereiftes Habitat finden. Das Haftungsproblem auf den rutschigen Eukalyptusoberflächen kann diese Käferart dadurch lösen, daß sie sich während des Fressens und des Eierlegens an den Blatträndern, an denen sie Halt findet, festhält und dadurch ihre Position stabilisiert (Edwards und Wanjura, 1990). Eigenbrode (1996) hat bei der Beobachtung drei verschiedener Insektenarten auf wachsbereiften *Brassica*-Oberflächen feststellen können, daß sich die Tiere weniger mit der Lokomotion als mit „unproduktivem Verhalten“ wie Putzen beschäftigen. Dieses Putzverhalten konnte bei verschiedensten Insektenarten nach der Lokomotion auf unterschiedlichen wachsbereiften Pflanzenoberflächen beobachtet werden (Knoll, 1914; Edwards, 1982; Edwards und Wanjura, 1990; Eigenbrode et al., 1996; Gaume et al., 2002; Gorb und Gorb, 2005). Die Tiere sind möglicherweise durch ein solches Putzverhalten in der Lage abgebrochene Wachskristalle (Juniper und Burras, 1962; Gaume et al., 1998; Eigenbrode, 2004; Gorb und Gorb, 2005; Gorb et al., 2005) und daraus resultierende Verschmutzung der Tarsen aktiv zu entfernen und so die Sauberkeit der tarsalen Haftstrukturen und damit die Haftkräfte dauerhaft zu erhalten. Initiale Beobachtungen wachslaufer *Crematogaster (Decacrema)*-Ameisen haben auch bei ihnen das Vorkommen tarsalen Putzens gezeigt. Inwieweit dieses Putzverhalten durch die Lokomotion auf wachsbereiften Oberflächen ausgelöst wird, welche Eigenschaften der wachsbereiften Oberflächen zur Initiierung des Putzverhaltens führen und letztendlich welchen Einfluß dieses Putzverhalten auf die Wachslauffähigkeit der Tiere hat ist noch

ungeklärt und wurde unter anderem im Rahmen dieser Arbeit untersucht.

Auch Umstellungen der Laufkinematik können ein Beispiel für Verhaltensänderungen sein. Vanhooydonck et al. (2006) haben an Geckos gezeigt, daß die Lebensweise in senkrechten Mikrohabitaten mit unterschiedlichen Substrateigenschaften einen Einfluß auf die Kinematik und die wiederum auf die Überlebensfähigkeit der Tiere besitzt. Geckos ändern bei der Umstellung von horizontalem Laufen zu Klettern an senkrechten Oberflächen ihre Laufkinematik, indem sie z. B. ihre Körperschwerpunkte an die Lafoberfläche annähern (Autumn et al., 2005). Dies führt zu einer Stabilisierung der Tiere auf dem Laufsubstrat. Für mehrlige Kohlblattläuse (Eigenbrode, 1996) ist es auf wachsbereiften *Brassica*-Oberflächen nicht ausreichend, wie zuvor beschrieben, morphologisch längere Beine als ihre Verwandten zu besitzen. Die zusätzliche Beinlänge muß effektiv auf den rutschigeren Oberflächen eingesetzt werden, um eine funktionelle Bedeutung zu erlangen. Dies wird erst erreicht, wenn die Tiere ihre längeren Beine senkrecht zu der wachsbereiften Oberfläche ausrichten, um lateral wirkende Vektoren, die zu einer Verringerung der Haftreibung führen könnten, zu reduzieren (Huxley, 1986).

Im Rahmen der vorliegenden Arbeit wurde näher betrachtet, welche dieser Mechanismen im Rahmen der Wachslauffähigkeit auch im *Crematogaster (Decacrema)-Macaranga*-Mutualismus eine Rolle spielen. Hierfür wurde untersucht ob Haftunterschiede, morphologische, kinematisch und/oder verhaltensbezogene Unterschiede zwischen *Crematogaster (Decacrema)*-Wachsläufern und -Nichtwachsläufern existieren, die zu der außergewöhnlichen Wachslauffähigkeit beitragen könnten und welchen Einfluß diese auf die Biomechanik des Kletterns auf den wachsbereiften Pflanzenoberflächen ausüben:

I. Haftunterschiede

Weder das günstigere Oberflächen-Volumen-Verhältnis bei kleineren Ameisen noch eine allgemein bessere Haftfähigkeit auf glatten Oberflächen kamen bisher als ausreichende Erklärungen für die Wachslauffähigkeit von *Crematogaster (Decacrema)*-Wachsläufern in Frage (Federle et al., 1997; Federle et al., 2000). Die Hypothese, daß das außergewöhnliche Wachslaufverhalten der *Macaranga*-Wachsläufer auf höheren Haftkräften auf glatten Oberflächen beruht, konnte durch (Federle et al., 2000) abgelehnt werden. *Crematogaster (Decacrema)*-Wachsläufer waren beim Klettern auf senkrechten, wachsbereiften Oberflächen generalistischen Ameisen deutlich überlegen, während sie auf glatten Oberflächen geringere Haftkräfte ausbildeten. Im Rahmen der vorliegenden Arbeit wurden kombinierte Laufversuche und Haftkraftmessungen an *Crematogaster (Decacrema)*-Wachsläufern und -

Nichtwachsläufern, sowie einer generalistischen Ameisenart durchgeführt. Als Versuchsoberflächen dienten *Macaranga hypoleuca*-Äste, sowie artifizielle Oberflächen mit unterschiedlichen Texturen. Da keine Korrelation zwischen der Wachslauffähigkeit und der Haftung auf glatten Oberflächen bestand (Federle et al., 2000), wurde durch diesen Versuchsaufbau untersucht, ob für die Wachslauffähigkeit dennoch ein Unterschied in der Haftfähigkeit zwischen wachslaufenden und nichtwachslaufenden *Crematogaster (Decacrema)*-Ameisen auf wachsbereiften Oberflächen entscheidend sein kann.

II. morphologische Unterschiede

Da morphologische Veränderungen bei der Anpassung an physikalische Gegebenheiten von Habitaten eine Rolle spielen, wurden morphologische Unterschiede zwischen wachslaufenden und nichtwachslaufenden *Crematogaster (Decacrema)*-Spezies detaillierter betrachtet. Hierfür wurden die tarsalen Strukturen untersucht, die in direkten Oberflächenkontakt treten, wie z. B. die Haftorgane (Arolium und Krallen). Desweiteren wurden quantitative Unterschiede der Beinlängen zwischen *Crematogaster (Decacrema)*-Wachsläufern und -Nichtwachsläufern bestimmt.

III. Verhaltensunterschiede

Da neben morphologischen Anpassungen an physikalische Habitateigenschaften auch Verhaltensanpassungen entscheidend sind, wurden im Rahmen der vorliegenden Arbeit vergleichende kinematische Untersuchungen auf verschiedenen künstlichen, senkrechten Oberflächen und auf senkrechten *Macaranga hypoleuca*-Oberflächen an kletternden *Crematogaster (Decacrema)*-Wachsläufern und -Nichtwachsläufern durchgeführt. Hierbei wurden unter anderem die Abstände der Tarsusaufsetzpunkte auf die Laufoberfläche und die Abstände der Schwerpunkte von der Oberfläche bestimmt. Desweiteren wurde mittels stark vergrößernder Highspeed-Aufnahmen vergleichend untersucht, welche Tarsuselemente von Wachsläufern und Nichtwachsläufern während der Lokomotion auf senkrechten Glas- und *Macaranga hypoleuca*-Oberflächen in Laufoberflächenkontakt treten.

Eigenbrode (1996) konnte durch Beobachtung verschiedener Insektenarten auf *Brassica*-Pflanzen zeigen, daß sich die Aktivität der Tiere auf den wachsbereiften Arten von der Lokomotion zum Putzen verlagerte. Ob ein solches Putzverhalten auch bei wachslaufenden *Crematogaster (Decacrema)*-Ameisen vorhanden ist oder sogar zu einer verbesserten Lokomotion auf wachsbereiften Oberflächen führt, ist bisher nicht untersucht worden. Zur Klärung dieser Fragen wurde das Putzverhalten von *Crematogaster (Decacrema)*-Ameisen während der Lokomotion auf verschiedenen senkrechten Oberflächen (Glas, wachsbereifte *Macaranga hypoleuca*- und raue Oberflächen) untersucht.

4. Untersuchungen zur Funktion von Wachsbarrieren und Wachslauffähigkeit als ökologischer Isolationsmechanismus

Konkurrenz ist im Rahmen der Evolution von Myrmekophytie-Systemen ein wichtiger Faktor (Federle und Rheindt, 2005). Die Wachsbereifung einiger *Macaranga*-Pflanzen wurde als selektiver mechanischer Filter evolviert, der nur den Partner-Ameisen dieser Pflanzen freien Zugang zu ihren Oberflächen gewährt (Federle et al., 1997; Federle et al., 2002a; Feldhaar et al., 2003a). Damit dient die Wachsbereifung dazu, die Partner-Ameisen vor generalistischen Ameisen zu schützen. Auch Wirtswechsel werden durch sie unterbunden (Federle et al., 1997). Solche biomechanischen Faktoren können zu einer reproduktiven Isolation von Populationen führen und dadurch eine ökologische Artbildung bewirken (Podos und Hendry, 2005). Bei Wachsbereifung sowie Wachslauffähigkeit innerhalb des *Crematogaster (Decacrema)*-*Macaranga*-Mutualismus' handelt es sich wahrscheinlich um ursprüngliche Merkmale (Blattner et al., 2001; Davies, 2001; Feldhaar et al., 2003a; Quek et al., 2004). Der Vergleich der Phylogenien beider Mutualismusparker läßt vermuten, daß die Besiedlungsmuster durch wiederholte Besiedlungen der Pflanzen durch präadaptierte Ameisen und nicht durch strikte Kospeziation entstanden sind (Feldhaar et al., 2003a; Feldhaar et al., 2003b; Bänfer et al., 2004).

Bisher wurden wachslaufende *Crematogaster (Decacrema)*-Morphospezies ausschließlich auf wachsbereiften *Macaranga*-Pflanzen und *Crematogaster (Decacrema)*-Nichtwachsläufer ausschließlich auf Pflanzen mit wachskristallfreien Oberflächen gefunden. In Sabah (Borneo) wurden zwei, in der Regel nur mit einer wachskristallfreien *Macaranga*-Spezies (*Macaranga indistincta*) assoziierte *Crematogaster (Decacrema)*-Arten (mspp. 4 und 10), in direkter geographischer Nachbarschaft, auch auf der wachsbereiften *Macaranga glandibracteolata* gefunden. Es ist zu vermuten, daß es sich hierbei um einen Mechanismus der Entwicklung der Wachslauffähigkeit „in der Entstehung“ handelt. Allgemeine biomechanische Untersuchungen der Wachslauffähigkeit und darüber hinaus die Untersuchungen spezieller Ausnahmefälle innerhalb des Ameisen-Pflanzen-Mutualismus', können zu einem Verständnis der Evolution und möglicher Adaptationen führen. Das borneensische Ausnahmesystem bot somit die Möglichkeit potentielle morphologische oder verhaltensbezogene Unterschiede innerhalb dieser vier funktionell-unterschiedlichen Ameisen-Pflanzen-Assoziationen zu untersuchen. In der vorliegenden Arbeit wurden, neben dem Lauferfolg dieser vier Pflanzenameisen auf verschiedenen wachsbereiften Pflanzenoberflächen, die Beine morphologisch auf mögliche Unterschiede untersucht.

Durch die vorliegende Arbeit konnten Einblicke in die proximalen Mechanismen, die der Rutschigkeit von *Macaranga*-Wachskristalloberflächen zugrunde liegen, gewährleistet werden und dadurch Rückschlüsse auf die allgemeinen Mechanismen der Rutschigkeit von Pflanzenoberflächen gezogen werden. Die Untersuchungen der außergewöhnlichen Wachslauffähigkeit der *Crematogaster (Decacrema)*-Wachsläufer zeigten Mechanismen auf, mit denen die Rutschigkeit senkrechter, wachsbereifter Pflanzenoberflächen von Insekten umgangen werden können. Durch die Untersuchungen der Wachslauffähigkeit ursprünglich nichtwachslaufender *Crematogaster (Decacrema)*-Morphospezies innerhalb eines borneensischen Ausnahmesystems, konnte gezeigt werden, daß Wirtswechsel innerhalb der *Crematogaster (Decacrema)*-*Macaranga*-Assoziation vorkommen und, daß wahrscheinlich der Ameisenpartner durch Präadaptationen seines Verhaltens diese begünstigt haben könnte. Durch die vorliegende Arbeit konnte die enorme Bedeutung mechanischer Faktoren für Ökologie und Evolution von Insekten-Pflanzen-Interaktionen, am Beispiel des *Crematogaster (Decacrema)*-*Macaranga*-Mutualismus´ gezeigt werden.

B. Material und Methoden

1. Mechanismen der Rutschigkeit wachsbereifter Pflanzenoberflächen für Insekten

1.1. Abbrechen von Wachskristallen

1.1.1 Rasterelektronenmikroskopische Aufnahmen nach Wachsläufen

Zur Untersuchung des Abbrechens von Kristallen während der Lokomotion auf wachsbereiften *Macaranga hypoleuca*-Ästen wurden mit *Macaranga*-Pflanzen assoziierte *Crematogaster (Decacrema)*-Ameisen, sowie die generalistische Ameisenart *Atta sexdens* ($N=6$) eingesetzt. Unter den *Crematogaster (Decacrema)*-Ameisen wurden die wachslaufende Art msp. 2 (Wirtspflanze: *Macaranga hosei*) ($N=6$) und die nichtwachslaufende Art msp. 4 (Wirtspflanze: *Macaranga bancana*) ($N=6$) untersucht. Die Ameisen wurden vor dem Versuch über mindestens eine Stunde auf ein angefeuchtetes, fusselfreies Tuch (Kimwipes®) gesetzt, um eventuell schon vorhandene Verschmutzungen der Tarsen zu entfernen. Wachsläufer und Nichtwachsläufer wurden unter standardisierten Bedingungen auf den wachsbereiften *Macaranga hypoleuca*-Oberflächen laufengelassen. Den Versuchstieren wurde ein Plastikstreifen angeboten, auf den sie laufen konnten, um die Tiere anschließend problemlos und ohne weitere Störungen von diesem auf die Versuchsoberflächen umsetzen zu können. Sie haben eine definierte Laufzeit von mindestens fünf Minuten und eine Mindestlaufstrecke von fünf Zentimetern vorgegeben bekommen. Bei Vertreterinnen der generalistischen Ameisenart *Atta sexdens* konnten diese standardisierten Bedingungen nicht eingehalten werden, da sich die Tiere weder über den ausgewählten Zeitrahmen noch über die ausgewählte Laufstrecke auf den der Pflanzenoberfläche halten konnten und immer wieder herunterfielen. Diese Tiere wurden mehrmals hintereinander, mittels des oben beschriebenen Plastikstreifens, auf die zuerst horizontal ausgerichtete Oberfläche aufgebracht, welche dann senkrecht gestellt wurde.

Als schwierig gestaltete sich die weitere Vorgehensweise. Die Tiere sollten direkt ohne weitere Störungen für die spätere Rasterelektronenmikroskopische Untersuchung getrocknet werden. Ihnen durfte nicht die Möglichkeit gegeben werden sich zwischendurch zu putzen, bzw. durch das Belaufen anderer Oberflächen eventuell vorhandene Wachskristalle zu entfernen. Es wurden drei verschiedene Behandlungen der Tiere nach Wachsläufen auf ihren Erfolg untersucht

- Die Tiere wurden noch während des Laufens auf den wachsbereiften *Macaranga hypoleuca*-Oberflächen heruntergekühlt, so daß sie im Lauf auf der Oberfläche erstarrten. Die Tiere wurden dann mittels einer Pinzette in ein Gefäß, welches sich in

flüssigem Stickstoff (Temperatur: -196°C) befand, überführt.

- Tiere wurden mit einer Wasserstrahlpumpe am Thorax angesaugt (Heinze, 1993) und so direkt in die in flüssigem Stickstoff stehenden Eppendorf-Gefäße überführt und so schockgefroren.
- Tiere wurden nach den Läufen mit Federstahlpinzetten abgesammelt und dann ebenfalls in die Gefäße überführt und in flüssigem Stickstoff schockgefroren.

Bei den letzten beiden Methoden bestand das Problem, daß die Tiere sobald sie mit der Wasserstrahlpumpe oder der Pinzette fixiert wurden, mit den Beinen versuchten den Kontakt zur Versuchsoberfläche zu halten. Dadurch bestand die Möglichkeit weitere Wachskristalle von den Lafoberflächen abzubrechen und diese dann an den Tarsen zu akkumulieren. Die Tiere konnten auch nicht sofort in flüssigen Stickstoff überführt werden, da beim Eintauchen von Objekten starke Turbulenzen durch die siedende Flüssigkeit entstehen. Dadurch könnten Wachskristalle, die sich eventuell am Tarsus der Tiere befinden, leicht mechanisch entfernt werden. Zudem entsteht eine Isolationsschicht (Leidenfrost-Phänomen), die ein sofortiges Schockgefrieren unterbindet. Ein Schockgefrieren durch Freon oder Isopentan, bei denen dieses Phänomen unterbleibt, ist in diesem Fall nicht möglich, da eventuell vorhandene Wachskristalle durch diese Behandlung in Lösung gehen würden und somit nicht mehr nachweisbar wären.

Die drei oben beschriebenen Methoden ergaben sehr unterschiedliche Ergebnisse. In die Auswertung gingen letztendlich nur die qualitativen Ergebnisse ein, die durch das Herunterkühlen der Tiere direkt auf der Lafoberfläche gewonnen wurden, da durch diese Methode die Tiere im Lauf erstarrten und keine weiteren Schritte auf den Versuchsoberflächen durchgeführt werden konnten. Trotz der standardisierten Bedingungen gab es dennoch große Unterschiede im Verschmutzungsgrad selbst sich entsprechender Beinpaare, so daß auch hier eine Quantifizierung nicht möglich war. Auch innerhalb der beiden Morphospezies ergaben sich Unterschiede im Grad der Verschmutzung, die nicht auf speziesspezifische Ursachen schließen lassen konnten.

Die Gefäße mit den Versuchstieren wurden in dem mit flüssigem Stickstoff gefüllten Behältnis gesammelt und nach der Gefriertrocknung die Haftorgane rasterelektronenmikroskopisch auf abgebrochene Wachskristallfragmente untersucht.

1. Rasterelektronenmikroskopie

Die Proben, die unter dem Rasterelektronenmikroskop betrachtet werden sollen, wurden zuvor unter verringertem Druck in Argon-Atmosphäre 300 Sekunden lang besputtert, bis eine

ca. 20 nm dicken Gold-Paladiumschicht vorlag (Bal-Tec SCD005 Sputter Coater, 25mM, Zeiss Oberkochen, Deutschland). Die Schichtdicke war dabei auf die verwendete Beschleunigungsspannung (15kV) optimiert. Die Präparate wurden anschließend in einem Rasterelektronenmikroskop (Zeiss DSM 962; Zeiss, Oberkochen, Deutschland) betrachtet fotografiert. Die Beschleunigungsspannung lag in den meisten Fällen bei 15 kV. Bei feinen, vom Präparatetisch abstehenden Objekten, wie z.B. den Tarsen, wurde die Beschleunigungsspannung reduziert, um eventuell auftretende Aufladungen des Präparates, und damit Einbußen in der Bildqualität zu vermeiden. In unserem Fall wurden die von dem Elektronenstrahl (Primärelektronen) aus dem Oberflächenmaterial herausgeschlagenen Sekundärelektronen für die Bildgebung genutzt. Die Untersuchungspräparate mußten vor ihrer Betrachtung im Rasterelektronenmikroskop getrocknet werden. Dies geschah entweder je nach Versuchsaufbau durch Lufttrocknung oder durch Gefriertrocknung.

1.1.2 Kraftmessungen auf Glas nach Wachsläufen

In diesem Versuchteil wurde der Einfluß von Wachskristallkontamination auf die Adhäsion an glatten Glasoberflächen untersucht. Hierfür wurden zwei mit *Macaranga*-Pflanzen assoziierte *Crematogaster (Decacrema)*-Ameisen (msp. 2, Wachsläufer; msp. 4, Nichtwachsläufer) und eine generalistische Ameisenart, *Camponotus floridanus*, auf eine senkrechte *Macaranga hypoleuca*-Oberfläche gesetzt. Um eine ausreichende Zahl von Oberflächenkontakten zu gewährleisten, sollten sie entweder eine Strecke von fünf Zentimeter zurücklegen oder sich mindestens fünf Minuten auf der Oberfläche fortbewegen. Anschließend wurden die Haftkräfte der Tiere in der Zentrifuge (siehe Abb. 3) auf einer polierten, sauberen Plexiglasoberfläche gemessen. Zwischen den Läufen auf den wachsbereiften bzw. den Glasoberflächen wurde den Tiere keine Zeit gelassen, die Tarsen zu putzen. Die Versuchstiere wurden direkt im Anschluß an die Läufe auf den wachsbereiften Oberflächen auf die Plexiglas-Zentrifugenoberfläche gesetzt und die Zentrifuge wurde sofort gestartet. In diesem Versuchteil wurden die maximalen Haftkräfte jedes Tieres, im Gegensatz zu den anderen, noch folgenden Haftkraftmessungen, nur einmal gemessen. Dadurch sollten die Störungen der Tiere minimal gehalten werden und eine Akkumulation von Wachskristallen an den Tarsen soll so kontrollierbarer bleiben.

I. Kraftmessungen mittels einer Zentrifuge

Um die Haftreibungskräfte der Ameisen von Wachsläufnern und Nichtwachsläufnern zu bestimmen, wurde die Zentrifugentechnik eingesetzt (siehe Abb. 3) (Federle et al., 2000).

Diese Methode ermöglicht es, die Haftkräfte sehr kleiner Insekten auf verschiedenen natürlichen und künstlichen Oberflächen zu messen. Zentrifugen wurden auch schon von (Dixon et al., 1990; Brainerd, 1994; Federle et al., 2000) zur Kraftmessung bei Insekten verwendet. Da Insekten bei Einwirkung von Beschleunigungen eine Erstarrungsreaktion zeigen (Federle et al., 2000), bei welcher sie mit allen sechs Tarsen in Oberflächenkontakt bleiben, kann vorausgesetzt werden, daß annähernd die maximale Haftleistung der Versuchstiere gemessen wird.

Ein Stroboskop wird mittels einer Reflexlichtschranke direkt von der Zentrifugen-Trommel getriggert, so daß durch jede Umdrehung ein Blitz ausgelöst wird. Hierdurch kann auch bei hohen Drehgeschwindigkeiten ein stehendes Bild vom Rotorraum aufgenommen und ausgewertet werden. Ein Tachometer mißt die Anzahl der Lichtblitze pro Sekunde, dessen Anzeige über eine über dem Setup angebrachte, Videokamera aufgenommen wird (siehe Abb. 3).

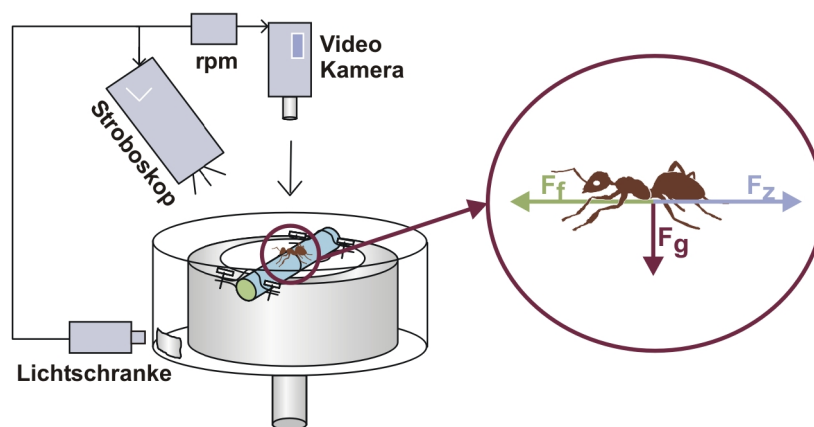


Abb. 3: Schema des eingesetzten Zentrifugen-Aufbaus (nach (Federle et al., 2000) und Wirkungsrichtung der Kräfte auf die Ameise (F_f = Beschleunigungskraft; F_z = Zentrifugalkraft; F_g = Gewichtskraft)

Da der Tachometer gegen Ende der Versuchreihe versagte, mußte eine weitere Methode zur Messung der Geschwindigkeit herangezogen werden. Die Winkelgeschwindigkeit, die zeitliche Änderung des Drehwinkels mit der Zeit, wurde mit einer konstanten Stroboskop-Frequenz ermittelt. Während der Videoaufzeichnung (Feld- (=Halbbild-)frequenz der Kamera: 50 Hz) lief ein Stroboskop (Blitzfrequenz: 100 Hz), so daß auf jedem Halbbild zwei Ameisen zu sehen waren. Die Geschwindigkeitsbestimmung wurde über den Winkel zwischen zwei aufeinander folgenden Blitzen vollzogen.

Jedes Individuum wurde dreimal getestet, wobei zur Regeneration der Tiere zwischen den einzelnen Zentrifugenläufen mindestens 15 Minuten lagen. Da die Haftkräfte für jedes

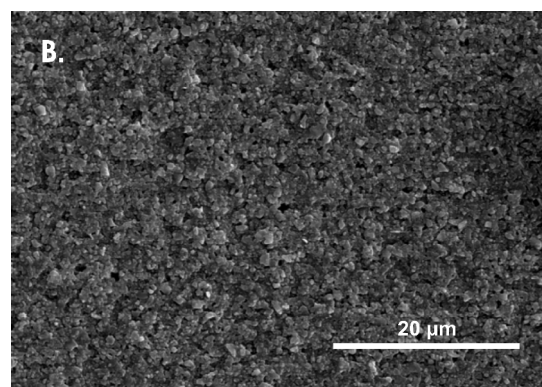
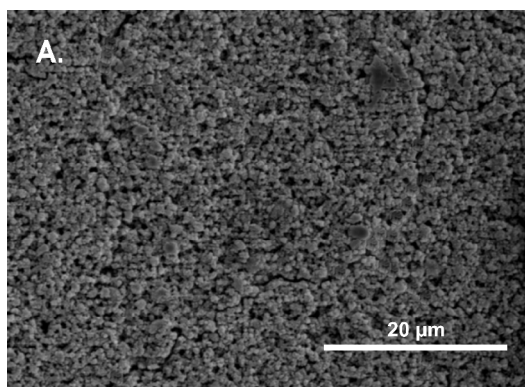
Individuum von der ersten bis zur letzten Messung annähernd konstant blieben, bzw. sich keine Tendenz zeigte, daß die Haftkräfte der Tiere durch die Behandlung abnahmen und die Tiere keine Ermüdungserscheinungen zeigten, ging der Mittelwert aus den drei Messungen in die Auswertung ein. Die Tiere wurden vor den Kraftmessungen gewogen, um die Haftkräfte relativ zur Körpermasse bestimmen zu können.

1.2 Mikrorauigkeit und Oberflächenpolarität

Zur Überprüfung des Einflusses von Mikrorauigkeit auf die Haftfähigkeit von *Crematogaster (Decacrema)*-Ameisen wurden Polierfolien der Firma Ultratec (Santa Ana, CA, USA) als Rauigkeitsstandards eingesetzt. Diese Oberflächen besitzen, durch eine Beschichtung mit Aluminiumoxid-Partikeln, unterschiedliche Rauigkeiten. In diesen Versuchen wurden Polierfolien mit Partikelgrößen von 0,05 µm, 0,3 µm, 1 µm, und 12 µm eingesetzt (siehe Abb. 4, Tab. 1). Als Standard für glatte Oberflächen wurde vergleichend dazu Glas eingesetzt.

Tab. 1: Verwendete Rauigkeitsstandards der Firma Ultratec (Santa Ana, CA, USA).

Partikelgröße	Artikelnummer
0,05 µm	M.5410.1
0,3 µm	M.5411.1
1 µm	M.5412.1
12 µm	M.5417.1
30 µm	M.5420.1



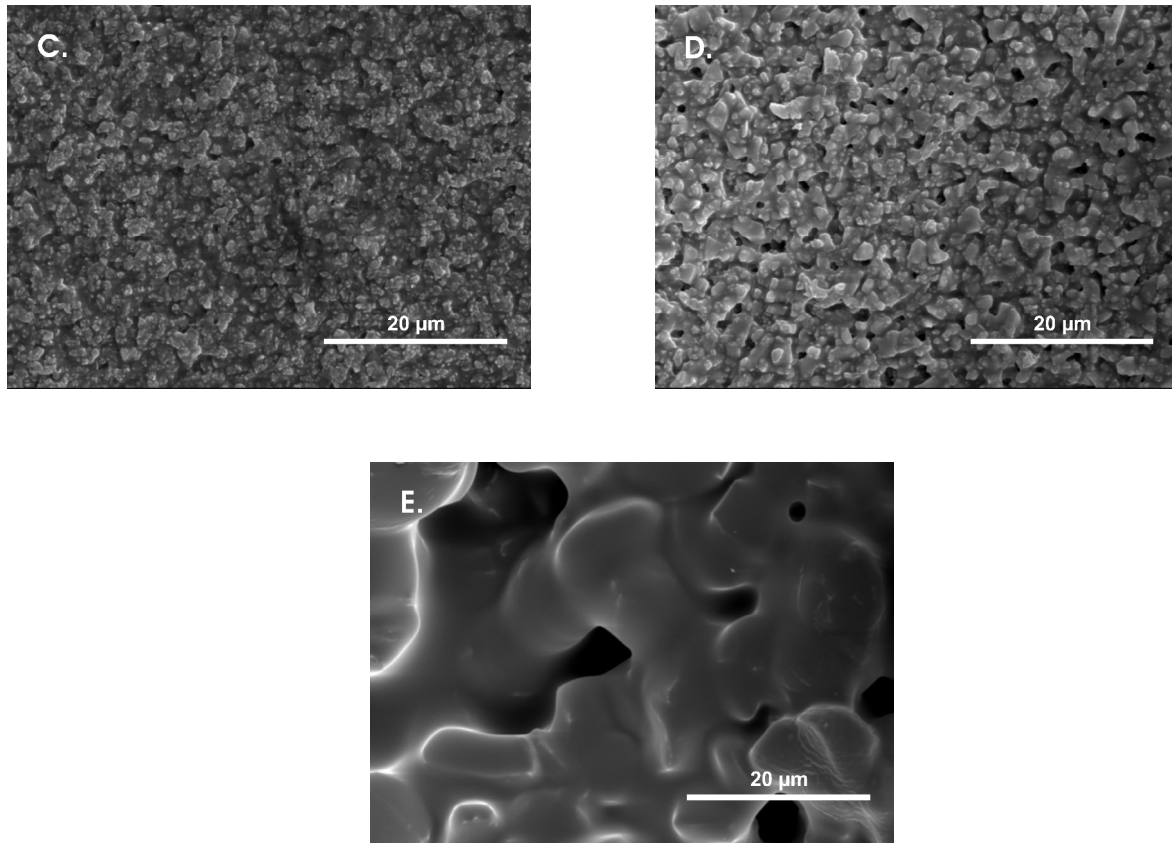


Abb. 4: Rasterelektronenmikroskopische Aufnahmen der künstlichen Oberflächenstandards von Ultratec mit A.) 0,05 µm- B.) 0,3 µm- C.) 0,5 µm- D.) 1 µm- E.) 12 µm-Partikeldurchmesser

Die Aluminiumoxid-Oberflächen haben hydrophile Oberflächeneigenschaften, während die *Macaranga*-Wachskristalle der Ameisen-Pflanzen durch die Triterpene hydrophobe Eigenschaften besitzen. Um die Effekte von Rauigkeit und Oberflächenpolarität zu trennen, wurde auf eine neue Oberflächentechnologie, die Beschichtung durch "Self-Assembled Monolayers" (SAM) (Whitesides und Laibinis, 1990; Himmel et al., 1998; Woell, 1999), zurückgegriffen. Diese Technik ermöglicht es, durch Variation der Oberflächenpolarität bei gleichbleibender Rauigkeit und umgekehrt, beide Faktoren unabhängig voneinander zu betrachten. Hierfür werden goldbedampfte Oberflächen mit langkettigen Thiolen beschichtet, da diese hydrophile sowie hydrophobe funktionelle Gruppen besitzen können.

Die Versuchsoberflächen wurden, zur Erhöhung der Stabilität der resultierenden Oberfläche mit Chrom besputtert. Anschließend wurde, ebenfalls wurde mit Hilfe eines Sputters, eine 100 nm-dicke Schicht Gold auf die Oberfläche aufgebracht. Die „Self-assembly“ Filme wurden generiert indem die Versuchsoberfläche für 24 Stunden in 0,1 millimolare Lösungen der jeweiligen Thiollösungen gelegt wurden. Durch diese Methode konnten die monomolekularen Thiolschichten hergestellt werden.

Diese Thiole bestehen aus einem hydrophoben Kohlenstoffgerüst, einer Mercapto-

Kopfgruppe und einer endständigen, funktionellen Schwanzgruppe (Abb. 5). Die Mercaptogruppen gehen selbst-organisierende, stabile Bindungen mit der Goldoberfläche ein, während die Polaritäten der endständigen, funktionellen Gruppen von hydrophob bis hydrophil gewählt werden können. Hydrophobe Oberflächeneigenschaften wurden in unserem Versuchsaufbau durch das Hexadecanthiol mit seiner endständigen Methylgruppe erzielt, während als hydrophiles Thiol das 11-Mercapto-Undecanol mit seiner Hydroxygruppe gewählt wurde (beide Chemikalien von Aldrich; St. Louis, MO, USA).

Es wurden ebenfalls Oberflächen mit dem polaren Thiol 16-Mercapto-Hexadecansäure beschichtet, da die Säuregruppe eine höhere Polarität als das Hydroxy-terminierte 11-Mercapto-Undecanol bietet. Da die Säuregruppen sehr starke Wasserstoffbrückenbindungen untereinander ausbilden, kombiniert mit der, bei diesen Kräften, hohen Flexibilität der Alkylketten, kann eine hohe Unordnung des SAMs-Filmes resultieren und damit die so wichtige Homogenität der Oberflächen nicht vorausgesetzt werden. Um dies zu vermeiden wurde für die folgenden Kraftmessungen, als polares SAMs, nur das 11-Mercapto-Undecanol eingesetzt.

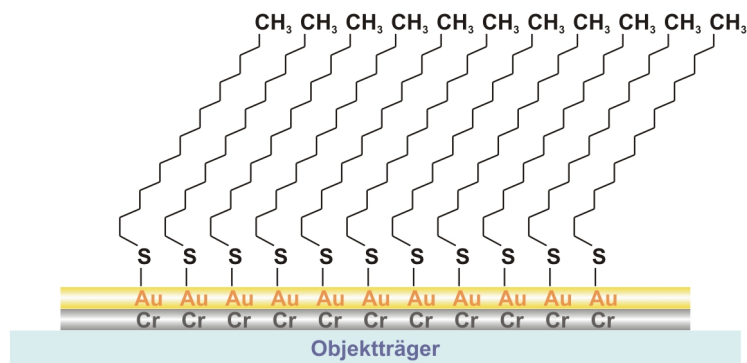


Abb. 5: Schematische Darstellung einer mit Self-Assembly-Monolayern (SAM) beschichteten Objekträgeroberfläche. Zur Stabilisierung der Beschichtung ist der Objekträger vorher mit einer Chromschicht bedampft worden. Die Thiole sind über eine Goldbrücke an die Oberfläche gebunden. Bei dem hier abgebildeten Thiol (Hexadecanthiol) handelt es sich um ein, durch seine Methyl-Schwanzgruppe, hydrophobes Molekül (AU=Gold, Cr=Chrom, CH₃=Methylgruppe, S=Schwefel).

Die so beschichteten künstlichen Oberflächen wurden auf Objekträger aufgebracht und konnten in dem Rotor der Zentrifuge fixiert werden, so daß die Kräfte für die Ameisen horizontal zur Oberfläche wirkten. Dieser Ausrichtung entspricht der Kraftrichtung, die aufgrund der Schwerkraft auf kletternde Ameisen wirkt.

2. Untersuchungen zur Fähigkeit des Wachslaufens bei *Crematogaster (Decacrema)*-Ameisen

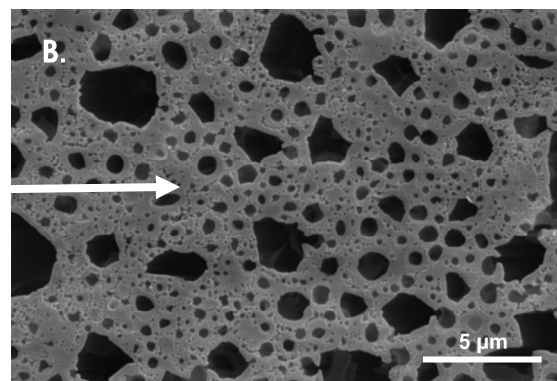
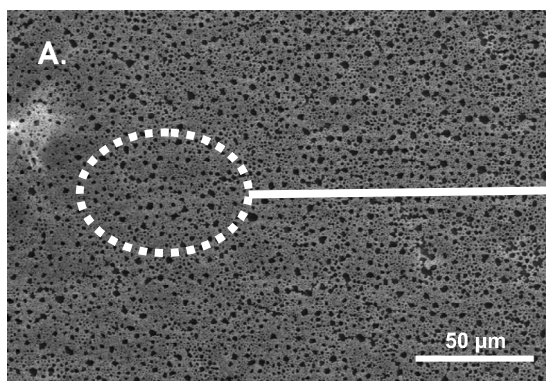
2.1 Lauferfolg und Haftkräfte von Ameisen auf wachsbereiften *Macaranga*-Oberflächen und künstlichen Vergleichssubstraten

2.1.1 Rekristallisierung von *Macaranga hypoleuca*-Wachsen

Um die kombinierten Lauferfolg- und Haftkraftmessungen auf standardisierten *Macaranga*-Wachskristalloberflächen durchführen zu können, wurden im Vorfeld, gelöste *Macaranga hypoleuca*-Wachskristalle auf Glasoberflächen rekristallisiert. *Macaranga*-Oberflächenwaxe bestehen bei wachskristallfreien *Macaranga*-Pflanzen zu 0-36%, bei wachsbereiften Pflanzen zu 52-88%, aus Triterpenoiden. Die Vertreter Epitaraxerol und Taraxaron dieser Stoffklasse sind wahrscheinlich für die Kristallbildung verantwortlich (Markstädter et al., 2000).

Die Wachskristalle wurden mit warmem Chloroform von der *Macaranga*-Astoberfläche heruntergelöst. Die Lösung wurde anschließend unter einem Stickstoffluftstrom verdampft und in 1ml frischem Chloroform wieder aufgenommen, so daß eine konzentrierte Lösung entstand. Diese Lösung wurde anschließend auf Glasoberflächen (Deckgläschen) aufgebracht und erneut verdampft. Die Verdampfung wurde unter verschiedenen Bedingungen durchgeführt. Es wurde jeweils ein Tropfen der vorher durchmischten Lösung auf die Deckgläschen aufgebracht.

- Die Lösung wurde bei Raumtemperatur an der Luft in einer Petrischale verdampft,
- Die Lösung wurde schneller, unter Erhitzen des Deckgläschens, verdampft,
- Die Lösung wurde unter einem kontinuierlichem Stickstoffstrom verdampft.



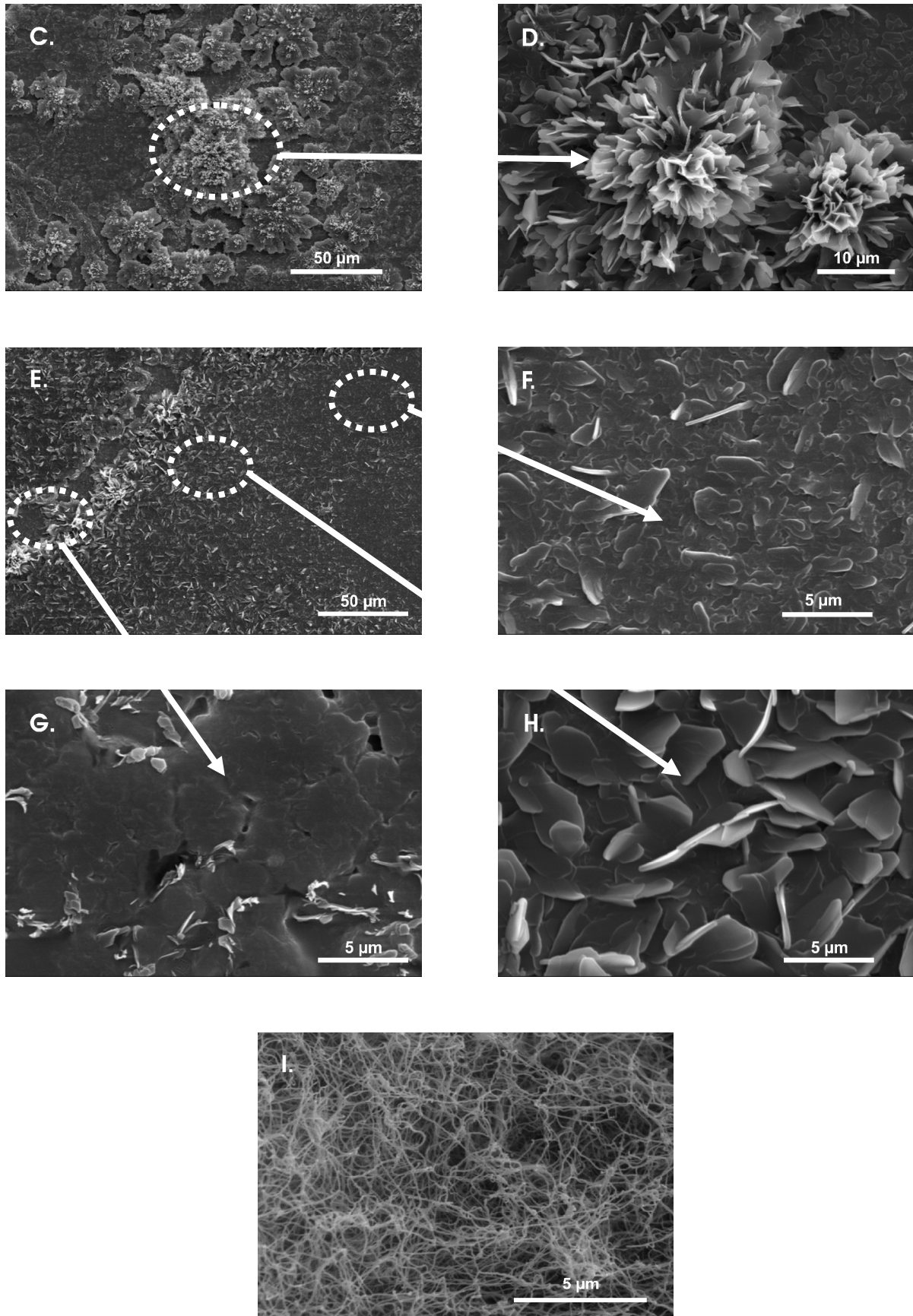


Abb. 6: Rasterelektronenmikroskopische Aufnahmen von, mit rekristallisierten *Macaranga hypoleuca*-Wachsen bedeckten Oberflächen (A.-H.). I. Aufnahme einer kristallinen Wachs Oberfläche unter natürlichen Bedingungen. Wachskristallschicht einer *Macaranga hypoleuca*-Astoberfläche.

Die Ergebnisse der Rekristallisierungen waren trotz der standardisierten Versuchsbedingungen nicht reproduzierbar und selbst innerhalb einer rekristallisierten Fläche von wenigen Quadratmikrometern ließen sich immer verschiedene Kristalltypen, bzw. amorphe Niederschläge finden (Abb. 6 E.-H.). Die für *Macaranga hypoleuca* typischen fädigen Wachskristalle (siehe Abb. 6 I.) traten hingegen nicht auf. Die Laufuntersuchungen und Kraftmessungen wurden aus diesem Grund auf abgeschnittenen *Macaranga hypoleuca*-Ästen durchgeführt.

2.1.2 Lauferfolg

Die Wachslauffähigkeit wurde getestet, indem Versuchstiere mit Hilfe eines Kunststoffstreifens auf die Versuchsoberfläche, senkrechte *Macaranga hypoleuca*-Äste, gesetzt wurden. Jene Tiere wurden als erfolgreich bewertet, die eine Strecke von fünf Zentimeter auf einem senkrechten *Macaranga hypoleuca*-Ast innerhalb der Zeit von maximal fünf Minuten zurücklegen konnten. Heruntergefallene Tiere wurden als erfolglos gewertet. Um zu umgehen, daß Tiere gewertet werden, die aufgrund des Aufsetzens auf die Oberfläche abstürzen, wurden diejenigen Läufe nicht gewertet, die innerhalb der ersten fünf Sekunden durch den Absturz von den Ästen beendet wurden. Um stereotypes, d.h. gleichmäßiges und natürliches Laufverhalten der Tiere zu erzielen, wurden die Versuchstiere nicht mit Pinzetten umgesetzt, sondern mit Hilfe eines Kunststoffstreifens, über den sie sich als Brücke zwischen ihrer Wirtspflanze und dem Versuchsstab bewegen konnten. Hierdurch sollte zudem vermieden werden, daß die Tiere durch Abwehrreaktionen die Versuchsoberflächen mit Ameisensäure verschmutzen. Die Wachslauffähigkeit wurde zur Quantifizierung des Laufverhaltens von *Crematogaster (Decacrema)* msp. 2 (Wachsläufer) und *Crematogaster (Decacrema)* msp. 4 (Nichtwachsläufer) und einer generalistischen *Crematogaster* Spezies gemessen (kartonnestbauende, arboreale *Crematogaster* spec.; Brunei, White Sands, Tutong). Die Wachslauffähigkeit wurde jeweils in Kombination mit den Kraftmessungen getestet, um abhängige Ergebnisse zu erhalten. Die Wachslauffähigkeit von maximal drei Tieren, deren maximale Haftkräfte an einem Versuchstag gemessen werden sollten, wurden nacheinander anhand des oben erläuterten Versuchsaufbaus getestet. Die Tiere wurden anschließend isoliert in eine Petrischale überführt, um die Tiere für die Kraftmessungen unterscheiden zu können. Nach frühestens 15 Minuten, um den Tiere eine ausreichende Regenerationszeit zu geben, wurden die maximalen Haftkräfte dieser drei Tiere mittels der Zentrifuge bestimmt. Der zeitliche Ablauf wurde so gewählt, um die Tiere nicht allzu lange isoliert von ihrer Kolonie in den Petrischalen zu halten. Außerhalb ihrer Kolonie und ihrer Wirtspflanze ließen

sich die Tiere nicht länger als einen Tag halten.

2.1.3 Kraftmessungen

Um die Haftreibungskräfte der *Crematogaster (Decacrema)* msp. 2 (Wachsläufer) und msp. 4 (Nichtwachsläufer) und der generalistischen *Crematogaster*-Art zu bestimmen, wurde ebenfalls die Zentrifugentechnik eingesetzt (Federle et al., 2000). Versuchsaufbau und -beschreibung siehe Absatz 1.1.2. Als Versuchsoberflächen wurden wachsbereifte *Macaranga hypoleuca*-Äste und Glasstäbe ähnlichen Durchmessers (Durchmesser Glas: 10 mm, Mittelwert der Durchmesser (*Macaranga hypoleuca*): 9,2 mm) eingesetzt, die horizontal in den Zentrifugenrotor eingesetzt wurden (siehe Abb. 7). Die während des Zentrifugationsvorganges auf die Ameisen wirkende Krafrichtung entsprach der, die während des Klettern aufgrund der Schwerkraft auf die Tiere wirkt.

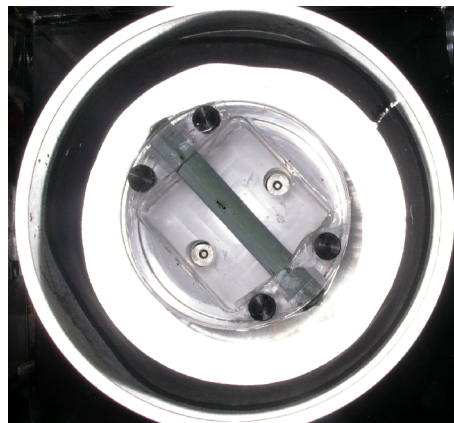


Abb. 7: Dorsaler Blick in den Rotorraum der Zentrifuge mit dem in eine Plexiglasvorrichtung horizontal eingespannten *Macaranga hypoleuca*-Ast und einer sich darauf befindlichen *Crematogaster (Decacrema)* msp. 2

2.2 Abbrechen von Wachskristallen während des Wachslaufens auf der Wirtspflanze

Der vorher beschriebene Versuchsaufbau birgt den Nachteil, daß, obwohl versucht wurde die Störungen der Tiere minimal zu halten, die Versuchstiere ständig manipuliert werden mußten, um sie auf die Laufoberflächen zu setzen, bzw. sie wieder von den Versuchsoberflächen zu entfernen. Hierdurch können die Tiere mit Abwehr, bzw. Aggressionsverhalten reagieren, das sich eventuell auf die Versuchsergebnisse auswirken kann. In diesem Versuchsteil wurde untersucht, ob das Abbrechen der Wachskristalle auch in natürlichem Umfeld der Tiere Relevanz hat, bzw. ob Wachsläufer auch unter natürlichen Bedingungen während des Wachslaufens Wachskristalle von den *Macaranga*-Pflanzenoberflächen abbrechen. Hierfür wurden zwei Äste einer von *Crematogaster*

(*Decacrema*) msp. 2 besiedelten *Macaranga hypoleuca*-Pflanze vorsichtig, um ein Abbrechen von Wachskristallen zu vermeiden, mit Klebefilmstreifen beklebt. Es wurde ein Klebefilm mit einer sehr glatten Oberfläche (Tesafilm „kristall-klar“) gewählt. Als Kontrolle wurde einer der Äste durch ‚Tangle-Trap Insect Trap Coating‘ (Tanglefoot, Grand Rapids, MI, USA), einer selbstklebenden Paste zum Fangen von Insekten, von den besiedelnden Ameisen isoliert, während ein zweiter für die Arbeiterinnen weiterhin frei zugänglich war (siehe Abb. 8 A., B.). Nach 24 Stunden wurden die Klebefilmstreifen wiederum vorsichtig abgenommen und die Oberfläche rasterelektronenmikroskopisch (siehe Methodenteil 1.1.1) nach abgebrochenen Wachskristallen untersucht.

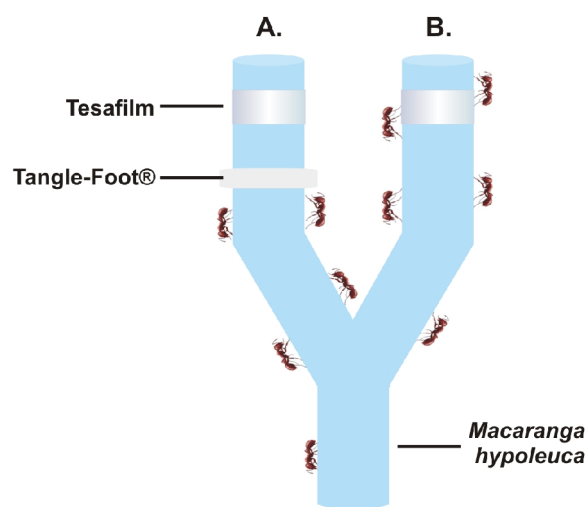


Abb. 8: Schema des Versuchsaufbaus zum Wachslaufen auf der Wirtspflanze A.) auf dem linken *Macaranga hypoleuca*-Ast befindet sich der durch Tangle-Trap isolierte Tesafilmstreifen während B.) auf der rechten Seite ein Tesafilmstreifen für die *Crematogaster (Decacrema)* msp. 2-Ameisen frei zugänglich ist.

2.3 Vergleich des Putzverhaltens auf Wachs- und Glasoberflächen

Schrittzyklen von kletternden Wachsläufern und Nichtwachsläufern (*Crematogaster (Decacrema)* mssp. 2 und 4) wurden mittels einer Highspeed-Kamera (Redlake PCI 1000 B/W, Stuttgart, Deutschland) auf zwei verschiedenen senkrechten Oberflächen, *Macaranga hypoleuca*-Ästen und Glasstäben, aufgenommen. Die Glasstäbe wurden zwischen den Läufen mit 50%igem Ethanol gereinigt, um eventuell entstandene Verschmutzungen der Oberfläche zu entfernen. Die Anzahl der Schritte und die Häufigkeit und Dauer des Putzens wurden gezählt und nach den drei verschiedenen Beinpositionen (Vorder-, Mittel-, Hinterbein) aufgeschlüsselt. Die Häufigkeit des Putzverhaltens wurde zum einen auf die Gesamtzeit des Wachslaufens und zum anderen auf die Anzahl der Schritte normiert. Dadurch konnten die einzelnen Individuen anschließend summiert werden. Die Ergebnisse von Wachsläufern und Nichtwachsläufern wurden dadurch vergleichbar.

2.4 Morphometrischer Vergleich von Wachsläufern und Nichtwachsläufern

Um zu überprüfen, ob es morphologische Unterschiede an den Lauf- bzw. den Haftstrukturen bei *Crematogaster (Decacrema)* msp. 2 (Wachsläufern) und msp. 4 Nichtwachsläufern gibt wurden die Krallen, sowie die Beine morphologisch verglichen.

I. Morphometrie der Krallen

Die Oberflächen wachsbereifter *Macaranga hypoleuca*-Pflanzen zeigen eine 3-dimensionale Matrix von Wachskristallen. Dies wirft die Frage auf, ob die Krallen durch Insertion zu einer vergrößerten Haftung auf diesen Oberflächen führen könnten. Die Krallenparameter von Arbeiterinnen von *Crematogaster (Decacrema)* mssp. 2 und 4 wurden vermessen. Es wurden insgesamt fünf verschiedene Parameter für die Vorder-, Mittel- und Hinterbeine aufgenommen (siehe Material und Methoden, Abb. 10 A.): Krallenlänge, -stärke, -höhe, Krallenspitzendurchmesser und Krallenkrümmungsdurchmesser.

Der Parameter Krallenspitzenradius konnte mit Hilfe einer Software des Rasterelektronenmikroskopes aus einem Bild bestimmt werden.

Hierfür wurde ein Kreis in die äußerste Spitze gelegt, der den Krümmung der Krallenspitze am Besten widerspiegelt (siehe Abb. 10 A. und D.). Die Krallenlänge, -höhe sowie -stärke wurden mit einer speziell hierfür entwickelten MATLAB®-Routine 3-dimensional ausgewertet (siehe Abb. 10 A.). Hierfür wurden pro Kralle am Rasterelektronenmikroskop (Details zur Elektronenmikroskopie und Probenvorbereitung unter Material und Methoden Teil 1.1.1) zwei Fotos unter einem Parallaxwinkel von 20° aufgenommen. Die Berechnung von Längen aus zwei Messungen (siehe Abb. 9) funktioniert nur unter der Annahme, daß der Arbeitsabstand im Vergleich zum Objekt sehr groß ist und damit der Öffnungswinkel vernachlässigbar klein wird.

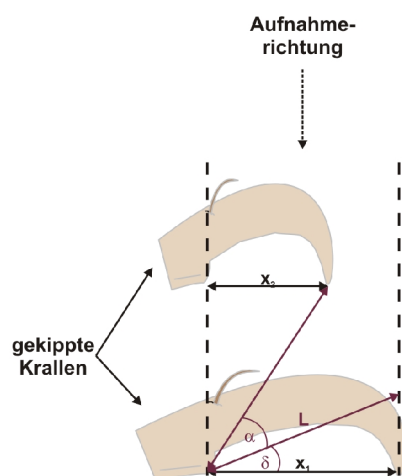


Abb. 9: Methode zur Berechnung einer Länge aus zwei unter einem Parallaxwinkel aufgenommenen rasterelektronenmikroskopischen Fotos. Untere Kralle=Bild 1; Obere Kralle=Bild 2 (L=tatsächliche Länge; x_1 =gemessene Länge aus dem ersten Bild; x_2 =gemessene Länge aus dem zweiten Bild; α , δ =Winkel zwischen den gemessenen Strecken) .

$$\cos \delta = \frac{x_1}{L} \Leftrightarrow \text{Gleichung (1)}$$

$$\cos(\alpha + \delta) = \frac{x_2}{L} \Leftrightarrow \text{Gleichung (2)}$$

$$L = \sqrt{\left(\frac{x_1 \cos \alpha - x_2}{\sin \alpha} \right)^2 + x_1^2} \quad \text{Gleichung (3)}$$

Die Krallenlänge wurde von der Krallenspitze bis zur ventralen Verdickung der Kralle gemessen. Die Krallenhöhe wurde bestimmt, indem zwei parallele Geraden zwischen der ventralen Innenseite der Kralle und der Krallenspitze angesetzt wurden und der Abstand der beiden vermessen wurde. Die Krallenstärke wurde bestimmt, indem der Abstand der parallelen Geraden zwischen der dorsalen und der ventralen Innenseite der Kralle bestimmt wurde. Die Krallenkrümmung wurde ebenfalls mit Hilfe einer MATLAB®-Routine ausgewertet, hierfür mußten drei verschiedene Punkte pro Kralle angeklickt werden. Um diese Auswertung zu vereinheitlichen wurden die Punkte jeweils auf der Krallenunterseite an der Hälfte der Krallenlänge zwischen Krallenbasis und Spitze, an dem Viertel und an der Spitze der Krallen geklickt. Durch diese Methode konnte ein Kreis in die Innenseite der gekrümmten Kralle gelegt werden, der den Krümmungsdurchmesser am Besten wiedergab.

Um Ungenauigkeiten in der 3D-Berechnungen zu vermeiden, wurde ein anderer Teil der Krallenmorphometrie-Proben lichtmikroskopisch untersucht. Es wurden Proben von *Crematogaster (Decacrema)* msp. 2 und msp. 4 verwendet, die aus den vergleichenden kinematischen Untersuchungen stammten, da die Gewächshaus-Kolonien von *Crematogaster (Decacrema)* msp. 4 gegen Ende der Untersuchungen abstarben.

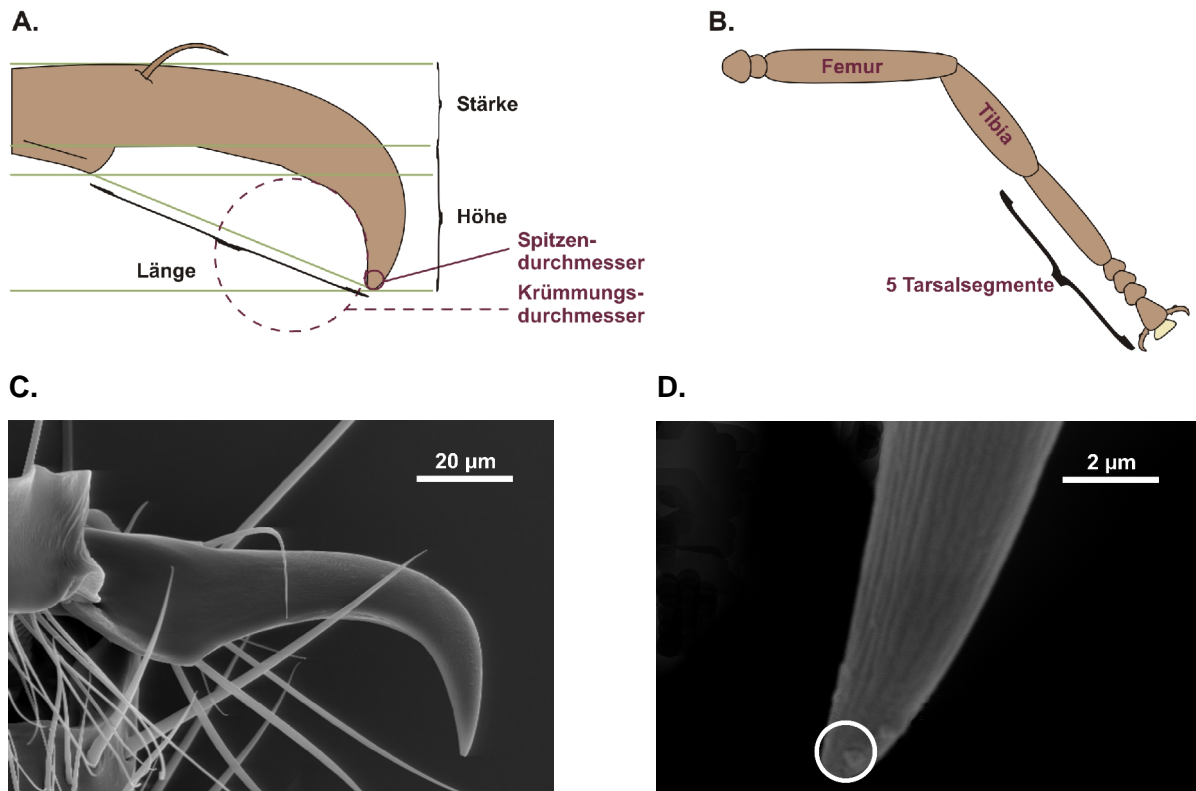


Abb. 10: Vermessene A.) Krallenparameter wie Krallenlänge, -stärke, -höhe und -spitzendurchmesser und Krümmungsdurchmesser. B.) Beinparameter. Die Beinlängen wurden vom Übergang des Trochanters zum Femur zum Ende des Prätarus vermessen. Rasterelektronenmikroskopische Aufnahmen von C.) einer kompletten Kralle von *Crematogaster (Decacrema)* msp. 2 sowie D.) einer Krallenspitze mit dem eingezeichneten Krallenspitzenradius der in die Auswertung eingegangen ist.

I. Morphometrie der Beinlängen

Hierfür wurden zuerst die einzelnen Längen vom Femur, Tibia und allen fünf Tarsalsegmenten (siehe Abb. 10 B.) von *Crematogaster (Decacrema)* msp. 2 (Wachsläufer) und msp. 4 (Nichtwachsläufer) lichtmikroskopisch vermessen und dann aufsummiert. Zudem wurde die Trockenmasse der untersuchten Tiere als Kovariate mit aufgenommen. Auf die Trockenmasse als Äquivalent für die Größe der Tiere wurde zurückgegriffen, da von einigen *Crematogaster (Decacrema)*-Morphospezies keine Lebendkolonien verfügbar waren, sondern nur Alkoholmaterial, welches im Laufe der Zeit gesammelt und archiviert wurde. Diese Behandlung mit Ethanol kann zum Herauslösen von polaren, niedermolekularen Substanzen aus der Gewebematrix der Ameisen und damit zu einer Verringerung des ursprünglichen Gewichtes führen. Um eine einheitliche Behandlung voraussetzen zu können, wurden auch die in den Gewächshäusern der Universität Würzburg vorhandenen lebenden Tiere vor der Wägung mindestens zwei Wochen in 100% Ethanol eingelegt und anschließend mindestens zwei Tage im Exsikator getrocknet. Nachdem sich signifikante Unterschiede zwischen diesen beiden Morphospezies ergeben hatten, wurden die Beinlängen der Vorder-, Mittel- und

Hinterbeine weiterer, verfügbarer Morphospezies (mspp. 1, 3, 5, 6, 7, 9 und 10) zu Untersuchungen herangezogen (siehe Tab. 2). *Crematogaster (Decacrema)* msp. 5 hat sich im Laufe weiterer phylogenetischer Untersuchungen als ein Hybrid aus msp. 1 und 4 herausgestellt (Feldhaar, persönliche Mitteilung) und wurde deswegen in die folgenden Auswertungen nicht mit einbezogen. Von *Crematogaster (Decacrema)* msp. 7 und 9 standen insgesamt nur 20 bzw. sieben Individuen aus nur zwei Kolonien zur Verfügung, diese Proben wurden unter Vorbehalt in die Auswertung einbezogen. Die hier verwendeten Spezies wurden bisher anhand des Morphospezies-Konzeptes zugeordnet, die molekulare Phylogenie steht bisher noch aus.

Tab. 2: In die Beinmorphometrie eingegangene *Crematogaster (Decacrema)*-Morphospezies. Angegeben sind ist die Anzahl der verwendeten Individuen und die Zahl der Kolonien aus denen diese Tiere stammten.

<i>Crematogaster (Decacrema)</i> msp.	Funktionelle Gruppe	N (Individuen)	N (Kolonien)
msp. 1	Wachsläufer	36	4
msp. 2	Wachsläufer	49	4
msp. 3	Nichtwachsläufer	29	7
msp. 4	Nichtwachsläufer	59	7
msp. 6	Wachsläufer	52	5
msp. 7	Wachsläufer	20	2
msp. 9	Wachsläufer	7	2
msp. 10	Nichtwachsläufer	23	6

2.5 Vergleichende kinematische Untersuchungen

Für die kinematischen Untersuchungen wurden je nach Versuchsaufbau eine oder zwei Highspeed-Kameras (Redlake MASD, Inc. MotionScope®, PCI 1000S, Objektive Nikon AF Nikkor 105 mm und Sigma AF 105 mm) eingesetzt. Es wurde mit einer Bildrate von 50 Bildern pro Sekunde und einer Belichtungszeit von 1/150 Sekunden aufgenommen. Für die vergleichende Kinematik wurden *Crematogaster (Decacrema)*- msp. 2 (Wachsläufer) und msp. 4 (Nichtwachsläufer) eingesetzt. Es gingen nur Läufe in die Auswertung ein, in denen die Versuchstiere ein stereotypes, kontinuierliches Kletterverhalten zeigten. Als stereotype Läufe wurden diejenigen gewertet, in denen die Ameisen kontinuierlich ohne Pause oder Geschwindigkeitswechsel senkrecht kletterten und ein regelmäßiges Schrittmuster zeigten. Es wurde zudem nur Läufe ausgewertet in denen die Tiere hochkletterten, um eventuell durch die Laufrichtung vorhandene Unterschiede in der Laufkinematik auszuschließen.

I. Vergleichende Kinematik Glas - Macaranga hypoleuca

In diesem Aufbau wurden als Versuchsoberflächen *Macaranga hypoleuca*-Äste und

Glasstäbe ähnlichen Durchmessers eingesetzt (*Macaranga hypoleuca*: $n=6$ Äste, mittlerer Durchmesser=9,2 mm; Glasstäbe: Durchmesser=10 mm) Als Versuchstiere wurden *Crematogaster* (*Decacrema*) msp. 2 Wachsläufer ($n = 21$ und 24 auf Glas bzw. auf *Macaranga hypoleuca*-Ästen) und msp.4 Nichtwachsläufer ($n = 19$ und 24 auf Glas bzw. auf *Macaranga hypoleuca*-Ästen) eingesetzt.

Die Laufachse der Tiere auf den senkrechten Versuchsoberflächen wurde von zwei, im rechten Winkel ausgerichteten, synchronisierten Highspeed-Kameras gefilmt (siehe Abb. 12). Hierdurch resultierten eine dorsale sowie eine laterale Ansicht. Aus der dorsalen Ansicht konnten Laufparameter wie Geschwindigkeit, Schrittlänge, Schrittmuster, relative Aufsetzzeit und die Abstände von jeweils Vorder-, Mittel- und Hinterbeinen, sowie der Vorder- und Hinterbeinabstand bestimmt werden. Die Geschwindigkeiten wurden zweidimensional als Mittelwerte der Geschwindigkeiten des Thorax, in x- und y-Ebene, bestimmt. Die Schrittlänge bezeichnet den räumlichen Abstand eines Tarsusaufsetzpunktes zu dem folgenden desselben Beines. Als Schrittmuster gilt die graphische Auftragung der Luft- bzw. Schrittphasen aller sechs Beine gegen die Laufzeit. Die relative Aufsetzzeit definiert die Zeit, in der sich ein Bein in Bodenkontakt befindet relativ zur Gesamtzeit des jeweiligen Laufes. Die 3-dimensionalen Raumparameter wurden aus der dorsalen Ansicht bestimmt und unter Einsatz einer MATLAB®-Routine berechnet. In der MATLAB®-Routine konnten, mittels einer grafischen Benutzeroberfläche, die Tarsusaufsetzpunkte angeklickt werden und hieraus die x- und die y-Koordinaten bestimmt werden. Über die Information des Krümmungsradius' des jeweiligen, belaufenen *Macaranga*-Astes bzw. Glasstabes konnten darüberhinaus die z-Koordinaten errechnet werden. Diese Methode machte es möglich, trotz der zweidimensionalen Aufnahmetechnik, die exakten 3-dimensionalen Abstände der tarsalen Aufsetzpunkte zu errechnen. Der Abstand der Vorder-, Mittel- und Hinterbeine wurde anschließend mit der doppelten morphometrisch bestimmten Beinlänge verrechnet. Im Gegensatz zu den lateralen Beinabständen wurde der Vorder-, Hinterbeinbeinabstand relativ zur Pronotumbreite, als Körperlängenvariable, verrechnet. Hierbei dient die Pronotumbreite als besserer Schätzwert des effektiven Hebelarmes.

Die Äste, die einen Winkel von mehr als 5° zum Lot hatten, wurden aus den Berechnungen ausgenommen, damit gewährleistet werden konnte, daß die Versuchsäste immer senkrecht standen und die Versuchstiere somit immer parallel zur Gravitationskraft liefen. Laufsequenzen in denen Ameisen in einem Winkel größer 18° zu der Aufnahmerichtung der dorsalen Kamera gelaufen sind, wurden ebenfalls nicht gewertet (siehe Abb. 11). Durch diesen Winkel verkürzt sich optisch der tatsächliche Beinabstand L , so daß

nur der Beinabstand L' gemessen werden kann. Um diesen Fehler zu vermeiden wurden alle Laufsequenzen in denen die Tiere mit einem Winkel größer als $\alpha=18^\circ$, entspricht einer Fehlerwahrscheinlichkeit größer 5%, gelaufen sind mit der MATLAB®-Routine herausgefiltert (siehe Abb. 11).



Abb. 11: Querschnitt durch einen Ast mit einer senkrecht aufwärts kletternden Ameise. α =Winkel den das Tier relativ zur Astachse läuft; L =tatsächlicher Beinabstand; L' =aufgrund des Winkels gemessener kürzerer Abstand.

Diese entsprechenden Sequenzen wurden auch aus den synchron vorliegenden lateralen Aufnahmen dieser Läufe herausgefiltert, da ebenfalls die exakte Bestimmung des Körperabstandes der Tiere von der Astoberfläche fehlerhaft gewesen wäre. Diese Fehler konnten schon während der Highspeed-Aufnahmen durch ein Kugellager, an welchem der Ast bzw. Glasstab eingespannt war, minimiert werden (siehe Abb. 12). Das Kugellager ermöglichte es, den Ast relativ zur seitlichen Abweichung der Tiere von der Laufroute mitzudrehen.

Auch Sequenzen, in denen die Ameisen relativ zur Astachse in einem Winkel $>18^\circ$ liefen, wurden nicht gewertet, da die Beinabstände nur senkrecht zur Astachse bestimmt werden sollten. Hier kommt dieselbe Rechnung, bzw. derselbe Fehler wie in Gleichung (4) zum tragen. Zudem konnte so garantiert werden, daß die Gravitationskraft immer nahezu parallel zur Laufachse der Tiere verlief.

Aus den lateralen Highspeed-Aufnahmen konnten Parameter wie der mittlere Abstand der drei Körpermassenschwerpunkte von Kopf, Thorax und Gaster sowie der Winkel des Gasters relativ zur Oberfläche berechnet werden. Die Positionen der drei Körpersegmentenschwerpunkte wurden über die geometrischen Schwerpunkte, die aus der Lateralansicht dieser Segmente bestimmt wurden, errechnet. Es wurde unter anderem vorausgesetzt, daß in allen drei Körpersegmenten eine homogene Dichte vorlag .

Die Versuchstiere wurden so weit unterhalb des Aufnahmefeldes der Kameras aufgesetzt, daß sich über diese Strecke, trotz der Störungen durch das Umsetzen, ein stereotyper Lauf entwickeln konnte.

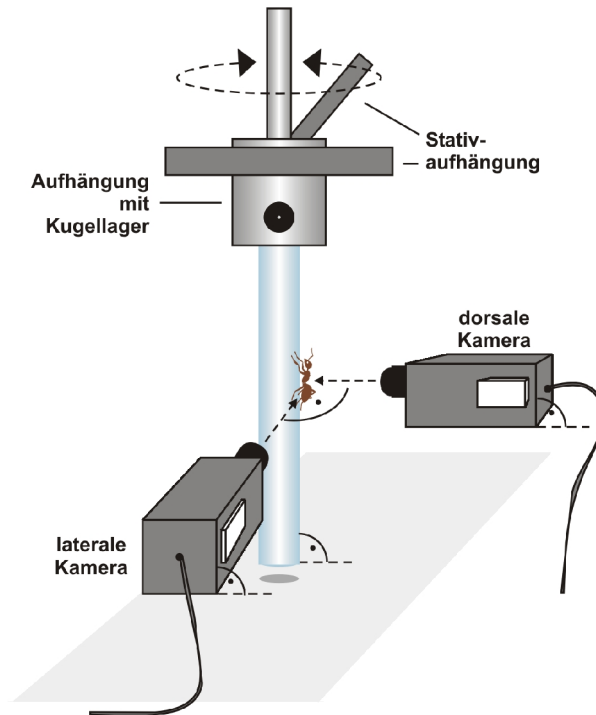


Abb. 12: Versuchsaufbau zur vergleichenden Kinematik. Die Abbildung zeigt die beiden im 90°-Winkel zueinander ausgerichteten Highspeed-Kameras, die die dorsale bzw. die laterale Ansicht der Laufstrecke aufzeichneten. Der *Macaranga hypoleuca*-Ast, bzw. Glasstab war in eine Aufhängung mit integriertem Kugellager eingespannt, so daß er um seine Achse frei drehbar blieb und parallel zur Gravitationskraft ausgerichtet war.

II. Plane Versuchsoberflächen:

Der Versuchsaufbau entsprach größtenteils dem oben beschriebenen Aufbau. Als Versuchsoberflächen dienten in diesem Fall plane Glasflächen (Objektträger), sowie Rauheitsstandards von Ultratec mit Korngrößen von 0,05 μm (siehe Abb. 4 A., Tab. 1). Es war leider nicht möglich plane Oberflächen, durch Rekristallisation, mit *Macaranga hypoleuca*-Wachskristallen zu generieren, weswegen als Vergleichsoberfläche auf die Rauheitsstandards zurückgegriffen wurde (siehe Material & Methoden, Kapitel 2.1.1). Dieser Vergleich bot sich an, da Wachsläufer und Nichtwachsläufer auf dieser Oberfläche, vergleichbar mit den Ergebnissen auf den natürlichen *Macaranga*-Substraten, in ihrem Lauferfolg unterschieden. Der jeweilige Lauferfolg war.

Im Vergleich zu der Kinematik auf den gekrümmten Oberflächen, konnten sich die Tiere auf den planen Oberflächen auch lateral über eine große Fläche bewegen und gerieten relativ schnell aus der Fokusebene der lateral ausgerichteten Highspeed-Kamera. Aus diesem Grund konnten die synchronen Lateral-Aufnahmen nicht sinnvoll ausgewertet werden.

III. Oberflächenwechsel

Der grundsätzliche Versuchsaufbau entsprach dem oben beschriebenen Aufbau. Als Versuchsoberflächen wurden *Macaranga hypoleuca*-Äste verwendet, deren unterer Teil von

der Wachsbereifung befreit wurde. Die Tiere wechselten automatisch während des Laufens über den Ast von dem wachsfreien in den wachsbereiften Teil (siehe Abb. 13). Dadurch ließ sich ein abhängiger Vergleich der verschiedenen Laufparameter durchführen. Auch hier wurden zwei Kameras eingesetzt, die jeweils eine laterale und eine dorsale Ansicht aufzeichneten. Durch die natürliche Krümmung der zur Verfügung stehenden Äste entfernten sich die Tiere allerdings aus der Fokusebene der lateral ausgerichteten Kamera. Aus diesem Grund konnte keine ausreichende Zahl von Aufnahmen dieser Ansicht gewonnen werden. Tiere die auch innerhalb des Aufnahme Fensters der Kameras nicht geradlinig liefen, daß heißt mehr oder weniger exakt senkrecht aufwärts kletterten, wurden von den Auswertungen ausgenommen.

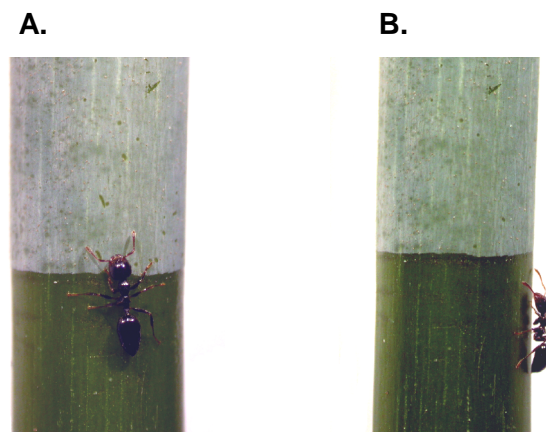


Abb. 13: A.) Dorsal- und B.) Lateralansicht auf den eingespannten *Macaranga hypoleuca*-Ast. Auf der unteren Seite ist jeweils dunkelgrün die Fläche zu sehen, von der die epikutikulären Wachskristalle mechanisch entfernt wurden. Die darüberliegende weißlich-blaue Zone zeigt die intakte Wachsbereifung.

Für die Auswertung wurde die Laufstrecke der Ameisen in drei verschiedene Zonen eingeteilt. 1) die Zone, in der sich alle Beine der Tiere in dem wachsfreien Bereich befanden, 2) der Übergangsbereich, in dem sich Beine auf der wachsfreien und andere sich schon auf der wachsbereiften Oberfläche befanden und 3) die Zone, in der sich das Tier mit allen sechs Beinen auf der kristallinen Wachoberfläche befand. Bei der Einstellung des Vergrößerungsmaßstabes mußte ein Kompromiß eingegangen werden: Um die eingenommenen Beinpositionen optimal lokalisieren und damit in dem Auswertungsprogramm anklicken zu können, wurde mit einer relativ starken Vergrößerung gearbeitet. Diese durfte aber nur so stark sein, daß im Aufnahme feld der Kameras beide Oberflächen sichtbar waren und eine ausreichende Anzahl von Schrittzyklen, auf beiden Laufoberflächen, für die Auswertung aufgezeichnet werden konnten. Dieser Kompromiß führte dazu, daß für die Berechnung von Laufparametern, welche über eine größere Laufstrecke verfolgt werden mußten, wie zum Beispiel die Schrittlänge, nicht ausreichend

viele Einzelschritte zur Verfügung standen. Dieser Versuchsteil konnte nur mit *Crematogaster (Decacrema)* msp. 2 durchgeführt werden, da msp. 4 bei Erreichen der Wachsschicht stoppten, umkehrten und sich nie freiwillig in die Wachsschicht begaben.

2.6 Einsatz präatarsaler, tarsaler Strukturen beim Wachslaufen

2.6.1 Krallen- und Aroliumamputationen

Um den Einfluß der beiden präatarsalen Haftstrukturen, Krallen und Arolien, auf die Wachslauffähigkeit zu untersuchen, wurden sie bei *Crematogaster (Decacrema)* msp. 2, selektiv amputiert. Das resultierende Laufverhalten der Versuchstiere wurde anschließend auf wachsbereiften *Macaranga hypoleuca*-Ästen und Glasstäben gleichen Durchmessers mit einer Videokamera aufgezeichnet. Vor der Amputation der entsprechenden präatarsalen Elemente wurden die Tiere durch Untertauchen in einem Wasserbehältnis betäubt. Diese Betäubungsmethode hatte den Vorteil gegenüber der Betäubung mit Kohlendioxid, daß die Versuchstiere kein Abwehrverhalten zeigten und relativ schnell ohne ersichtliche Beeinträchtigung wieder aufwachen. Die mit Kohlendioxid betäubten Tiere reagierten auf diese Betäubungsmethode stets mit einem starken Aggressions- und Abwehrverhalten und sonderten Ameisensäure ab, was zu einer Verschmutzung der Tarsen führen konnte. In den ersten beiden Versuchsteilen wurden den Tieren mit einer Minutiennadel bzw. einem Mikroskalpell entweder alle Arolien oder alle Krallen entfernt. Die Anzahl der krallenamputierten und der arolienamputierten Tiere betrug jeweils fünf. Nach einer Regenerationszeit von ca. einer halben Stunde wurden, zur Überprüfung des vollständigen Amputationserfolges und der Unversehrtheit ihres Laufapparates, die aroliumamputierten Tiere auf Glasstäbe gesetzt. Anschließend wurden die so präparierten Tiere auf *Macaranga hypoleuca*-Äste gesetzt und das Laufverhalten mit einer herkömmlichen Videokamera zur späteren Auswertung aufgezeichnet. Die Tiere wurden auf die zuerst horizontal ausgerichteten Äste, bzw. Glasstäbe aufgesetzt und diese dann langsam und kontinuierlich in eine vertikalen Position gekippt. Die Laufkinematik wurde über eine Strecke von mindestens 10 cm mittels einer Videokamera aufgezeichnet. Durch den diesen Versuchsteil konnte die große Bedeutung der Krallen für das Wachslaufen gezeigt werden. Ein möglicher Einfluß des Aroliums auf das Wachslaufverhalten konnte hier nicht gezeigt werden.

Um nun zu überprüfen, ob die Arolien auf den *Macaranga hypoleuca*-Oberflächen keine, oder nur eine untergeordnete Rolle spielen, wurde den Tieren im zweiten Versuchsteil jeweils nur ein Arolium an jeweils einem Vorder-, Mittel- oder Hinterbein entfernt. Der Erfolg der Präparation und die Unversehrtheit des restlichen tarsalen Apparates wurden wiederum zuerst

auf einem Glasstab getestet. Die Tiere wurden anschließend unter den oben genannten Versuchsbedingungen während der Lokomotion auf wachsbereiften *Macaranga hypoleuca*-Ästen gefilmt. Die Häufigkeit des, für jede Beinposition, gezählten Rutschens wurde auf die Gesamtzahl der ausgewerteten Schritte jedes Beines normiert.

Auf den ventralen Seiten der Tarsussegmente sind eine Vielzahl von Haaren zu finden. Die 3-dimensionale Struktur der fädigen *Macaranga hypoleuca*-Wachskristalle lassen vermuten, daß diese Haare während der Lokomotion in die Wachskristallmatrix geschoben werden können und damit die Haftung auf den wachsbereiften Oberflächen maximieren. Dieser Effekt käme bei aufwärtskletternden Ameisen vor allem bei den Mittel- und Hinterbeinen zum Tragen, da durch die Ausrichtung der Vorderbeine während der Lokomotion die Haare in Laufrichtung weisen. Um diese Hypothese zu überprüfen wurden im dritten Versuchsteil nur die Krallen sowie das Arolium eines Hinterbeines entfernt. Das jeweils intakte Bein diente hier als Referenz.

2.6.2 Aufsetzende Tarsuselemente

Im vorherigen Versuchsteil konnte die enorme Bedeutung der Krallen während des Wachslaufvorganges festgestellt werden. Initiale Highspeed-Videoaufnahmen von wachslaufenden *Crematogaster (Decacrema)* msp. 2 ließen erkennen, daß auch proximale Tarsussegmente mit der Lafoberfläche in Kontakt kamen.

In diesem Versuchsteil wurde weiterführend untersucht

- ob es einen selektiven Unterschied im Einsatz der verschiedenen Tarsalsegmente bzw. der präatarsalen Elemente wie Krallen und Arolien, abhängig von der Lafoberfläche (Glas und *Macaranga hypoleuca*) gibt und
- ob es einen Unterschied im Einsatz dieser präatarsalen Elemente abhängig von der Beinposition gibt.

Die Kinematik des Tarsusaufsetzens wurde mit insgesamt drei Highspeed-Kameras beobachtet. Die nur gering vergrößernde Dorsalansicht diente zur Orientierung, welches Bein sich momentan in Oberflächenkontakt befand. Die zwei Lateralansichten der Highspeed-Kameras waren stärker vergrößert, um sichtbar zu machen, welche Tarsussegmente beim Aufsetzen in Kontakt mit der Lafoberfläche traten. Soweit es aus den Aufzeichnungen ersichtlich war, wurde vermerkt, ob sich das Arolium entfaltete bzw. ob die Krallen in Oberflächenkontakt kamen. Hierfür war es erforderlich im Voraus zu definieren was genau als Oberflächenkontakte durch die Krallen, bzw. die Arolien gewertet werden sollte. Ein Durchrutschen der Krallen, wie es vermehrt auf den Glasoberflächen vorkam, wurde nicht als

Krallenkontakt gewertet, da diese in diesem Fall nicht in die Oberflächentextur inserieren konnten und damit auch nicht zur Kletterkinematik beitragen konnten. Auf den wachsbereiften *Macaranga hypoleuca*-Oberflächen kam es bei wenigen Tieren zum teilweisen Entfalten der Arolien. In der Auswertung wurden nur vollständig entfaltete Arolien gewertet. Zudem war es bei einigen Aufnahmen, aufgrund des geringen Kontrastes zwischen Arolium und Wachsbereifung der *Macaranga hypoleuca*-Äste, schwierig eine Entfaltung zu beobachten. Als Indiz für eine mögliche Entfaltung der Arolien wurde, in den Fällen in denen das Arolium aufgrund fehlenden Kontrastes nicht eindeutig erkennbar war, das Ausmaß der oben beschriebenen Rotationsbewegung der Krallen herangezogen. Nur wenn eine vollständige Rotation der Krallen in proximale Richtung zu beobachten war, wurde eine Aroliumsentfaltung gewertet.

Diese Highspeed-Untersuchungen wurden nur mit *Crematogaster (Decacrema)* msp. 2 (Wachsläufern) gemacht, da es sich bei den msp. 4 aufgrund der mangelnden Wachslauffähigkeit unmöglich gestaltete, Schritte vor allem der Mittel- und Hinterbeine aufzuzeichnen. Die Tarsuskinematik wurde auf senkrechten *Macaranga hypoleuca*-Ästen und Glasstäben beobachtet. Die Beinpositionen Vorder-, Mittel- und Hinterbeine wurden getrennt ausgewertet, um mögliche beinpositionsbedingte Unterschiede im Aufsetzverhalten ermitteln zu können.

3. Untersuchungen zur Funktion von Wachsbarrieren und Wachslauffähigkeit als ökologischer Isolationsmechanismus

Crematogaster (Decacrema) mssp. 4 und 10 sind in der Regel nur mit nicht wachsbereiften *Macaranga*-Spezies assoziiert. In den Sekundärwäldern an den Grenzen des Mount Kinabalu-Nationalparks, ca. 80 km westlich der Hauptstadt Kota Kinabalu (Sabah, Malaysia), wurde ein Ameisen-Pflanzen-System entdeckt, in dem diese Morphospezies nicht nur auf einer nichtwachsbereiften Pflanze, *Macaranga indistincta*, sondern auch auf der wachsbereiften Art *Macaranga glandibracteolata* anzutreffen sind. Diese Beobachtung und dieses außergewöhnliche System legt die Vermutung nahe, daß es sich hierbei um einen Mechanismus der Entwicklung der Wachslauffähigkeit „in der Entstehung“ handelt, bzw. um den Übergang von den nichtwachslaufenden zu wachslaufenden Spezies.

Die *Crematogaster (Decacrema)* mssp. 4 und 10 wurden in diesem Versuchsaufbau auf zwei verschiedenen wachsbereiften Pflanzen, *Macaranga glandibracteolata* und *Macaranga hypoleuca*, auf ihre Lauffähigkeit (siehe Material und Methoden, Kapitel 2) getestet. Zudem wurden Ameisen von *Crematogaster (Decacrema)* msp. 6 als reine Wachslaufspezies, die nur

von der wachsbereiften *Macaranga hypoleuca* stammten, mit in die Laufuntersuchungen einbezogen. Die untersuchten Individuen von *Crematogaster (Decacrema)* msp. 4 und 10 stammten von den Wirtspflanzen *Macaranga indistincta* und *Macaranga glandibracteolata*. Aus einer Kolonie wurden jeweils 20 Individuen auf beiden *Macaranga*-Laufoberflächen getestet (siehe Tab. 3). Die Versuchstiere wurden gesammelt, indem ihre Wirtspflanze gefällt wurde, in ca. 20 cm lange Äste zerkleinert wurde und in Plastiktüten gesammelt wurde. Die überschüssigen Tiere sowie die Königin wurden in Alkohol konserviert und zur späteren molekular-phylogenetischen Bestimmung an Frau Dr. Heike Feldhaar, Würzburg weitergegeben. *Crematogaster (Decacrema)* msp. 10 von der Wirtspflanze *Macaranga glandibracteolata* waren an dem Untersuchungsstandort relativ selten, weswegen nur wenige Kolonien für die Laufuntersuchungen zur Verfügung standen.

Tab. 3: Anzahl der Individuen und Kolonien, die jeweils in die Laufuntersuchungen auf den verschiedenen Laufoberflächen eingingen.

<i>Crematogaster (Decacrema)</i>	Wirtspflanze	N(Individuen) Versuchspflanzen		N(Kolonien)
		<i>M. glandibracteolata</i>	<i>M. hypoleuca</i>	
		msp. 4	<i>M. glandibracteolata</i>	
	<i>M. indistincta</i>	100	100	13
msp. 10	<i>M. glandibracteolata</i>	40	40	9
	<i>M. indistincta</i>	140	140	9
msp. 6	<i>M. hypoleuca</i>	120	120	6

Die Beinlängen einiger, in den Lauftests untersuchter Tiere, wurden anschließend morphometrisch vermessen, um eventuell vorhandene Längenunterschiede zu finden. In Tab. 4 ist die Anzahl der Individuen und die Zahl der in die Morphometrie eingegangenen Kolonien von *Crematogaster (Decacrema)* msp. 4 und 10 vermerkt.

Tab. 4: Anzahl der Individuen und Kolonien, die jeweils in die Morphometrie eingingen.

<i>Crematogaster (Decacrema)</i>	Wirtspflanze	N(Individuen)	N(Kolonien)
msp. 4	<i>M. glandibracteolata</i>	24	8
	<i>M. indistincta</i>	33	11
msp. 10	<i>M. glandibracteolata</i>	24	8
	<i>M. indistincta</i>	12	4

Die in die Laufuntersuchungen eingegangenen Kolonien von *Crematogaster (Decacrema)* mspp. 4 und 10 konnten erst in Würzburg in den Laboren, mittels mikroskopischer Morphometrie eindeutig den jeweiligen Morphospezies-Gruppen zugeordnet

werden. In Malaysia half die grobe morphologische Einteilung anhand der Farbe der Königinnen und der Augenform. Königinnen von *Crematogaster (Decacrema)* msp. 4 haben annähernd ovale Augen und sind bräunlich gefärbt, während Königinnen von *Crematogaster (Decacrema)* msp. 10 annähernd kreisrunde Augen besitzen und einen schwarzen Habitus haben.

Anhand mikroskopischer Morphometrie konnten die Tiere in den Würzburger Laboren sicherer zugeordnet werden. Für diese weitere morphometrische Einordnung wurden drei Merkmale verglichen (siehe Abb. 14)

1. die drei Ozellen
2. das Verhältnis von Kopflänge zu Augenlänge
3. das Breitenverhältnis von Petiolus zu dem Postpetiolus

ad 1) Die Königinnen besitzen drei zwischen den Ansatzpunkten der Antennen lokalisierte Ozellen (siehe Abb. 14 A.). Zwei dieser Ozellen sitzen auf der selben Höhe, während die dritte anterior zwischen den beiden sitzt. Es wurde der Abstand der beiden ersten Ozellen und die Breite der dritten Ozelle vermessen. Ist die Breite dieser dritten Ozelle kleiner als der Abstand der beiden anderen, dann handelt es sich wahrscheinlich um eine *Crematogaster (Decacrema)* msp. 10 (siehe Tab. 5)

ad 2) Das Verhältnis von Kopflänge zu Augenlänge wurde berechnet. Als Augenlänge wurde die jeweils längste Seite der Augen vermessen (siehe Abb. 14 B., Tab. 5)

ad 3) Petiolus und Postpetiolus wurden jeweils an ihren breitesten Stellen vermessen und das Verhältnis zwischen beiden berechnet (siehe Abb. 14 C., Tab. 5)

Stimmten die Ergebnisse der Morphospezieszuordnung aller drei vermessener Merkmale überein, konnten die jeweiligen Kolonien in die Auswertung zur Wachslauffähigkeit eingehen, da Fehler in der Morphospezieszuordnung unwahrscheinlicher waren. Die hier eingesetzten Ameisenkolonien sind bisher noch nicht molekular-phylogenetisch untersucht worden. *Crematogaster (Decacrema)* msp. 6 konnten schon im Feld eindeutig bestimmt werden, da auf *Macaranga hypoleuca*-Pflanzen kleiner als 5 m ausschließlich Kolonien von *Crematogaster (Decacrema)* msp. 6 zu finden sind (Feldhaar et al., 2003b). Die Besiedelung dieser Pflanzen mit *Crematogaster (Decacrema)* msp. 1 findet erst bei Pflanzen höher als 5 m statt.

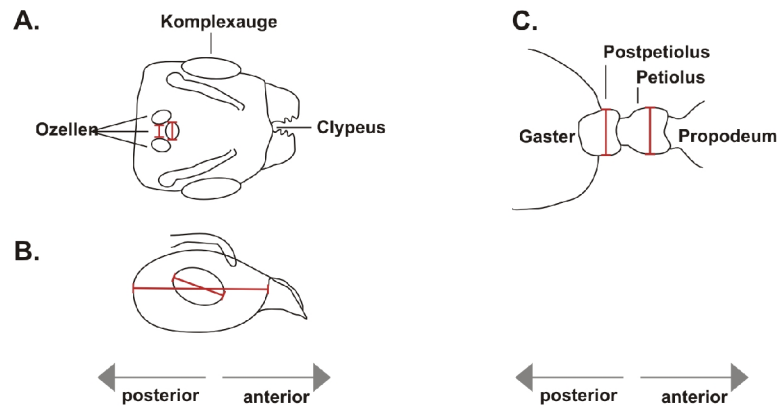


Abb. 14: Schematische Darstellung der untersuchten morphometrischen Merkmale (rot eingezeichnet)
 A.) Köninginnenkopf in der Dorsalansicht. An der posterioren Seite ist die Lage der drei Ozellen gezeigt, deren Abstand bzw. Breite in die Vergleiche eingegangen sind B.) Köninginnenkopf in der Lateralansicht, hier sind die vermessenen Augen- und Kopflängen eingezeichnet. Es wurde jeweils die längste Stelle vermessen C.) Dorsale Ansicht des Abdomens einer Köningin. Eingezeichnet sind die vermessenen Postpetiolus- und Petiolusbreiten. Hier wurde jeweils die breiteste Stelle der Körpersegmente vermessen.

Tab. 5: Kategorisierung der untersuchten *Crematogaster (Decacrema)*-Königinnen in die Morphospezies 4 und 10 anhand der folgenden morphometrischen Merkmale.

<i>Crematogaster (Decacrema)</i>	Verhältnis Petiolus zu Postpetiolus		Verhältnis Kopf-zu Augenlänge		Abstand zwischen 1. & 2. Ozelle	
	>1	<1	>1/3	<1/3	>3.Ozelle	<3.Ozelle
msp.	10	4	4	10	10	4

C. Ergebnisse

1. Mechanismen der Rutschigkeit wachsbereifter Pflanzenoberflächen für Insekten

1.1 Abbrechen von Wachskristallen

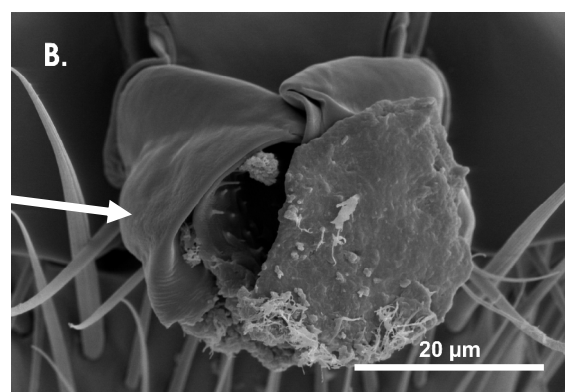
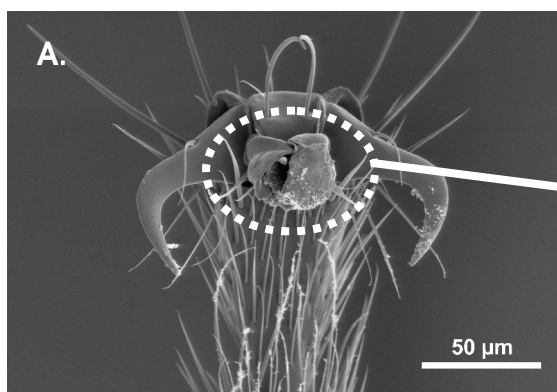
1.1.1 Rasterelektronenmikroskopische Aufnahmen nach Wachsläufen

Um einen potentiellen, verschmutzenden Einfluß epikutikulärer Wachskristalle auf die Tarsen von Insekten, die sich auf diesen Pflanzenoberflächen fortbewegten, zu untersuchen wurden rasterelektronenmikroskopische Aufnahmen der Haftstrukturen nach dem Wachsläufen aufgenommen. Diese Untersuchungen wurden an *Crematogaster (Decacrema)*-msp. 2 (Wachsläufer), msp. 4 (Nichtwachsläufer) und der generalistischen Ameisenart *Atta sexdens* durchgeführt.

Ameisen der generalistischen Art *Atta sexdens*, wurden direkt nach dem Belaufen wachsbereifter *Macaranga hypoleuca*-Oberflächen narkotisiert und eingefroren. Sie zeigten eine starke Verschmutzung ihrer Tarsen mit Wachskristallen (siehe Abb. 15 G.). *Crematogaster (Decacrema)*-Arten wiesen dagegen keinerlei, bzw. geringere Verschmutzungen ihrer Tarsen auf. In den an den Tarsen aller drei Ameisenarten gefundenen Partikeln zeigte sich teilweise die für wachsbereifte *Macaranga*-Pflanzen typische Struktur der fädigen Wachskristalle (siehe Abb. 15 B., D.). Diese fädigen Wachskristallstrukturen wurden an den Krallen (siehe Abb. 15 E.) und auch in den Haaren auf der Unterseite der distal gelegenen Tarsalsegmente gefunden. Hingegen schienen die meisten an den Arolien, besonders an den der *Crematogaster (Decacrema)*-Ameisen, beobachteten Partikel ihre Kristallstruktur verloren zu haben und wiesen eine amorphe Konsistenz auf (siehe Abb. 15 A., B.). Die Kontaminationen an den präatarsalen Elementen konnten an allen drei Beinpaaren festgestellt werden. Die Hinterbeine zeigten, im Gegensatz zu den Vorder- bzw. Mittelbeinen, meist eine stärkere Verschmutzung der Haare der distalen drei Tarsalsegmente. Tiere, die auf die wachsbereifte *Macaranga hypoleuca*-Oberfläche aufgesetzt wurden, verhielten sich unterschiedlich. Da sich die Wachsläufer problemlos auf diesen Oberflächen bewegen konnten, zeigten sie durchweg eine stereotype Lokomotion, ohne Richtungswechsel oder Stopps (siehe Ergebnisse, Kapitel 2.6.1.1). Nichtwachsläufer zeigten ein häufig von Putzpausen unterbrochenes Bewegungsmuster. Hierfür verharrten sie auf der Oberfläche und führten, bei gleichzeitigen Kontakt der hinteren beiden Beinpaare, ein intensives Putzen der Vorderbeine und der Antennen durch (siehe auch Ergebnisse, Kapitel 2.3). Anschließend scharrrten sie zuerst mehrfach mit den Vordertarsen über die Oberfläche bevor sie einen erneuten Einstieg in eine kurze, stereotype Lokomotionssequenz fanden. Teilweise verharrten

diese Tiere nach den beschriebenen Putzpausen komplett an der Stelle

Tiere der generalistischen Ameisenart *Atta sexdens* hingegen konnten sich kaum auf den Oberflächen halten und fielen schon nach wenigen Schritten, oder Scharren mit den Vorderbeinen, herunter. Die Tiere mußten vorsichtig, mit einer Federstahlpinzette, von der Oberfläche entfernt werden, um hierbei keine zusätzlichen Kristalle von der Oberfläche abzubrechen. Den Tieren durfte desweiteren keine Möglichkeit gegeben werden, durch Putzen oder das Belaufen sauberer Oberflächen, eventuell vorhandene Wachskristalle abzustreifen. Eine schnelle Betäubung der Versuchstiere war also notwendig, um vergleichbare Ergebnisse zu garantieren. Die Narkose mit Kohlendioxid zeigte leider sehr variable Resultate. Einige Tiere ließen sich sehr schnell betäuben, während andere Tiere noch weitere Bewegungen auf den Versuchsoberflächen durchführen konnten. Die hier beschriebenen Verhaltensweisen erschwerten die Reproduzierbarkeit und die Quantifizierung der Versuchsergebnisse, da die unterschiedlichen Voraussetzungen zu Abweichungen in der Akkumulationsdichte von Wachskristallen an den Tarsen führten, was sich auch in den Ergebnissen zeigte. Letztendlich wurden die Tiere während des Laufens heruntergekühlt woraufhin die Bewegungen langsam stoppten und die Tiere dann mit Hilfe einer Federstahlpinzette vorsichtig abgesammelt werden konnten. Im Vergleich wachslaufender mit nichtwachslaufender *Crematogaster (Decacrema)*-Ameisen konnte kein qualitativer Unterschied der verschmutzenden Partikeln an ihren Tarsen gefunden werden. Beide wiesen fädige *Macaranga hypoleuca*-Kristalle an den Krallen, ventralen Haaren und auch amorphes Material in Kombination mit fädigen Kristallen an den Arolien auf. Auch wenn die Ergebnisse nicht quantifiziert werden konnten, schienen die *Crematogaster (Decacrema)*-Ameisen auf den ersten Blick geringer verschmutzte Tarsen nach Wachslaufen aufzuweisen als die generalistische Ameisenart.



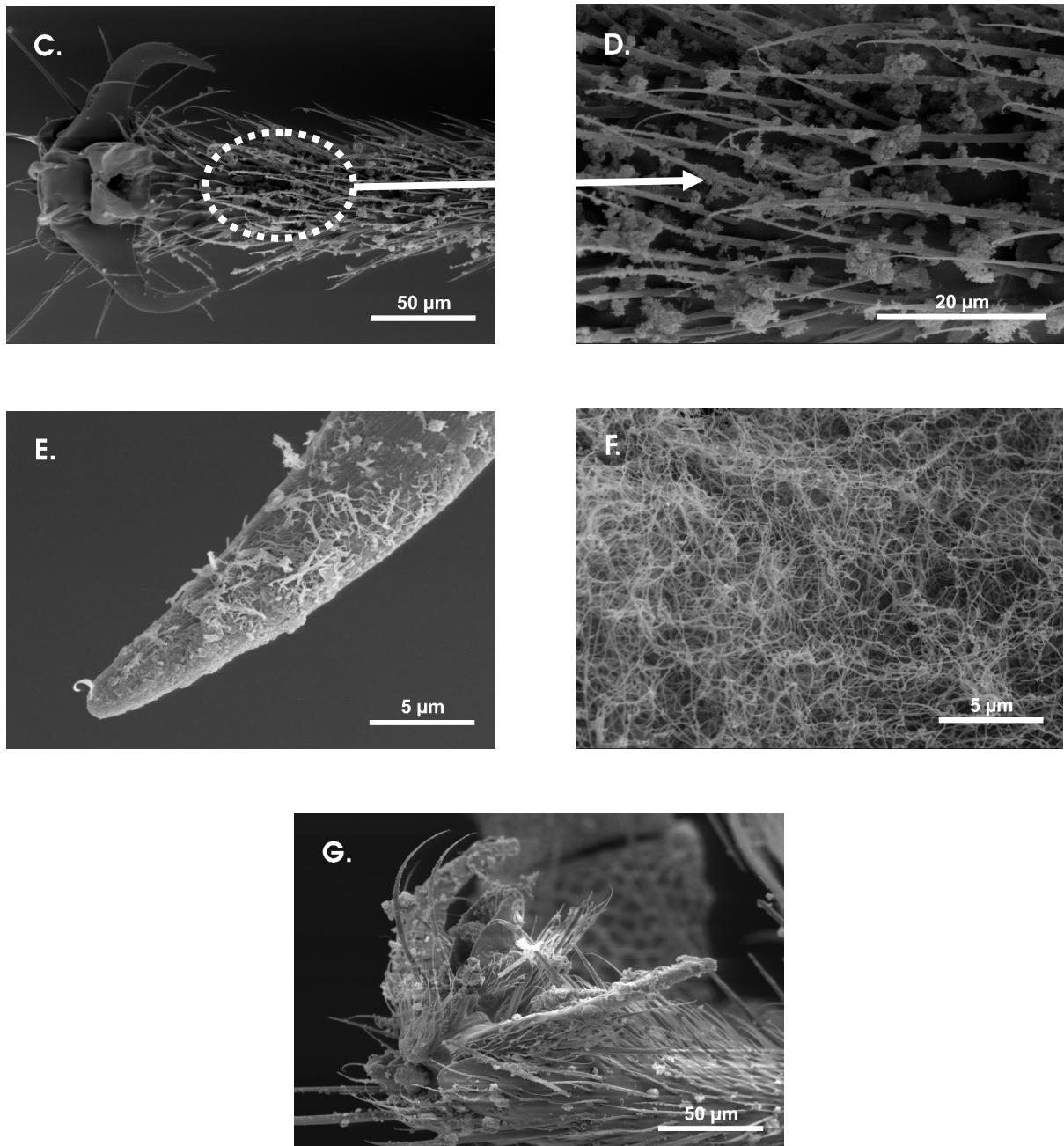


Abb. 15: Rasterelektronenmikroskopische Aufnahmen von *Crematogaster (Decacrema)* msp. 4 (Nichtwachsläufern) nach der Lokomotion auf senkrechten wachsbereiften *Macaranga hypoleuca*-Ästen A.-E.) A.) letztes Tarsussegment mit Haftorganen, Mittelbein dorsal B.) Arolium, Mittelbein dorsal C.) letzte drei Tarsalsegmente, Hinterbein dorsal D.) vorletztes Tarsalsegment, Hinterbein dorsal E.) Krallen, Mittelbein F.) *Macaranga hypoleuca*, epikutikuläre Wachskristalle, G.) Tarsus *Atta sexdens*, Mittelbein

Um in Zukunft Reproduzierbarkeit zu gewährleisten sollten durch Kameras die tatsächlich auf der wachsbereiften Lafoberfläche durchgeführten Schritte der Ameisen gezählt werden. Durch die Beobachtung der Laufsequenzen kann gewährleistet werden, daß ausschließlich *Crematogaster (Decacrema)*-Wachsläufern und -Nichtwachsläufern mit vergleichbaren Schritthäufigkeiten miteinander verglichen werden. Durch diese Methode könnten potentielle Unterschiede in Lokalisierung und Dichte der

Wachskristallkontaminationen abhängig von der Beinposition festgestellt werden, falls Unterschiede in den Aufsetzkräften der Tarsen auf die Oberfläche existierten, oder wenn abhängig von der Beinposition andere oder zusätzliche tarsale Strukturen in Oberflächenkontakt gebracht würden.

Durch diesen Versuchsteil konnte nachgewiesen werden, daß durch das Wachslaufen von Ameisen auf den wachsbereiften *Macaranga hypoleuca*-Ästen Wachskristalle von der Oberfläche abbrechen und zu einer Kontamination der Tarsen führten. Auch bei den *Crematogaster (Decacrema)*-Wachsläufern ließen nach dem Wachslaufen Wachskristallkontaminationen an den Tarsen finden.

1.1.2 Kraftmessungen auf Glas nach Wachslaufen

Dieser Versuchsteil sollte klären, ob die während der Lokomotion auf den wachsbereiften *Macaranga hypoleuca*-Ästen herausgebrochenen Wachskristalle, durch Verschmutzung der tarsalen Haftorgane zu einer Verringerung der Haftleistung auf glatten Oberflächen führten. Zur Messung der Haftkräfte wurde ein Zentrifugen-Setup eingesetzt (siehe Material und Methoden, Kapitel 1.1.2). Da Insekten bei Einwirkung von Beschleunigungen eine Erstarrungsreaktion zeigen (Federle et al., 2000), bei welcher sie mit allen sechs Tarsen in Oberflächenkontakt bleiben, kann vorausgesetzt werden, daß annähernd die maximale Haftleistung gemessen wird. Es wurden Haftkräfte von zwei mit *Macaranga*-Pflanzen assoziierten *Crematogaster (Decacrema)*-Ameisen, msp. 2 (Wachsläufer) und msp. 4 (Nichtwachsläufer), sowie der generalistischen Ameisenart *Camponotus floridanus* bestimmt.

Die Haftkräfte der *Macaranga*-assoziierten Ameisenspezies (*Crematogaster (Decacrema)*) msp. 2 erreichten nach dem Wachslaufen auf Plexiglas mittlere, maximale Anhaftungskräfte von 275 ± 126 -fachem Körpergewicht, während die Kräfte nach Laufen auf Glas 264 ± 72 betragen. *Crematogaster (Decacrema)* msp. 4 erreichten maximale Haftleistungen von 289 ± 106 nach Wachslaufen und von 315 ± 94 nach Glaslaufen. Der interspezifische Vergleich der Haftkräfte der beiden *Crematogaster (Decacrema)*-Spezies nach Wachslaufen zeigte keinen signifikanten Unterschied (Mann-Whitney-U; *Crematogaster (Decacrema)* msp. 2: $N=12$; *Crematogaster (Decacrema)* msp. 4: $N=12$; $Z=-0,520$; $P=0,603$). Die generalistische Ameisenart *Camponotus floridanus* erzielte nur 1/4 der bei den beiden *Crematogaster*-Arten gemessenen maximalen Haftkräfte. Nach dem Wachslaufen wurde eine maximale Haftleistung von 83 ± 60 und 68 ± 32 nach der Lokomotion auf Glas gemessen. *Crematogaster (Decacrema)* msp. 2 besitzen höchst signifikant größere maximale Haftkräfte als *Camponotus floridanus* (Mann-Whitney-U; *Crematogaster (Decacrema)* msp. 2: $N=12$;

Camponotus floridanus: $N=12$; $Z=-3,406$; $P<0,001$).

Für keine der drei Arten ergaben sich nach Durchführung von Mann-Whitney-U Tests signifikante, intraspezifische Unterschiede zwischen den jeweiligen Haftkräften nach Wachsläufen und denen nach Glasläufen (siehe Tab. 6).

Tab. 6: Paarweise, intraspezifische Vergleiche der maximalen Kräfte, mittels Mann-Whitney-U-Tests, nach Wachsläufen und nach Glasläufen für *Crematogaster (Decacrema)*-mspp. 2 und 4 sowie *Camponotus floridanus*. Die maximalen Haftkräfte jeder Versuchsaemise wurden nur auf jeweils einer Lafoberfläche gemessen.

Spezies	N nach		Z	P
	Wachsläufen	Glasläufen		
<i>Crematogaster (Decacrema)</i> msp. 2	12	12	-0,115	0,932
<i>Crematogaster (Decacrema)</i> msp. 4	12	12	-0,808	0,419
<i>Camponotus floridanus</i>	12	12	-0,520	0,603

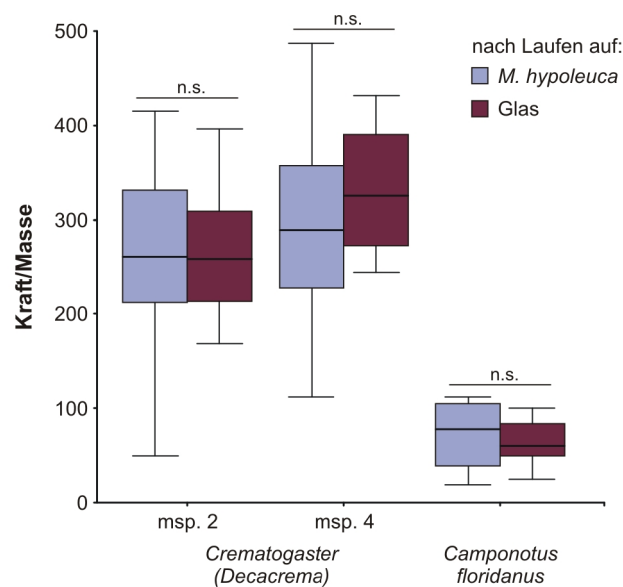


Abb. 16: Maximale Anhaftungskräfte der drei verschiedenen Ameisenarten *Crematogaster (Decacrema)* msp. 2 und 4 und *Camponotus floridanus* auf Glasoberflächen, in der Zentrifuge gemessen. Die Tiere bewegten sich vorher entweder über eine Strecke von mindestens fünf Zentimetern oder eine Laufzeit von mindestens fünf Minuten auf *Macaranga hypoleuca*-Ästen oder als Kontrolle auf Glasstäben. Die Tiere wurden sofort im Anschluß an die Läufe auf die Plexiglasoberfläche der Zentrifugen aufgebracht und die Messungen begonnen. Es wurde jeweils der Mittelwert aus drei Messungen verrechnet.

Die maximalen Haftkräfte der drei, hier auf Plexiglas untersuchten, Ameisenspezies reduzierten sich nicht signifikant durch vorheriges Wachsläufen. Die vorherige Lokomotion auf wachsbereiften Oberflächen hat also keinen signifikanten Einfluß auf die Anhaftung dieser Ameisenspezies auf glatten Oberflächen zu haben. Hingegen zeigte sich zwischen den *Crematogaster (Decacrema)*-Ameisenarten und der *Camponotus*-Art ein höchst signifikanter

Unterschied in den maximalen Haftkräften. Die *Crematogaster (Decacrema)*-Ameisen erzielen bis zu viermal größere Haftkräfte pro Körpergewicht als die *Camponotus*-Art.

1.2 Einfluß von Mikrorauhigkeit und Oberflächenpolarität

In dem folgenden Versuchsteil wurde durch Variation der Oberflächenpolarität bei gleichbleibender Rauigkeit und umgekehrt der Einfluß dieser beiden Faktoren auf die Haftkräfte von *Crematogaster (Decacrema)*-Ameisen untersucht. Mikrorauhigkeit von Oberflächen kann z. B. dazu führen, daß die effektive Kontaktfläche des Aroliums herabgesetzt und dadurch die Haftleistung verschlechtert wird. In solchen Fällen kann der Einsatz ausreichender Mengen Haftflüssigkeit zur Verstärkung der Adhäsion und damit der Haftleistung führen (Drechsler und Federle, 2006). Um den Einfluß der Oberflächenrauigkeit auf die Haftleistung der *Crematogaster (Decacrema)*-Ameisen zu untersuchen, wurde ebenfalls der Zentrifugen-Setup eingesetzt (Federle et al. 2000). Diese Methode macht es möglich, die Haftkräfte sehr kleiner Insekten auf verschiedenen, natürlichen und künstlichen Oberflächen zu messen. Die *Macaranga*-Wachskristalle weisen eine mikrorauere Oberflächentopographie auf. Um auch auf standardisierten Vergleichsoberflächen messen zu können wurden Rauigkeitsstandards der Firma Ultratec eingesetzt (siehe Material und Methoden, Kapitel 1.2), die eine der Wachskristallschichten vergleichbare Topographie aufweisen. Diese Vergleichsoberflächen wurden mit hydrophoben (apolaren) oder hydrophilen (polaren) Thiolen beschichtet (siehe Material und Methoden, Kapitel 1.2). Als glatte Oberflächen wurden vergleichend hierzu Glasoberflächen eingesetzt, die mit den gleichen Thiolen beschichtet wurden.

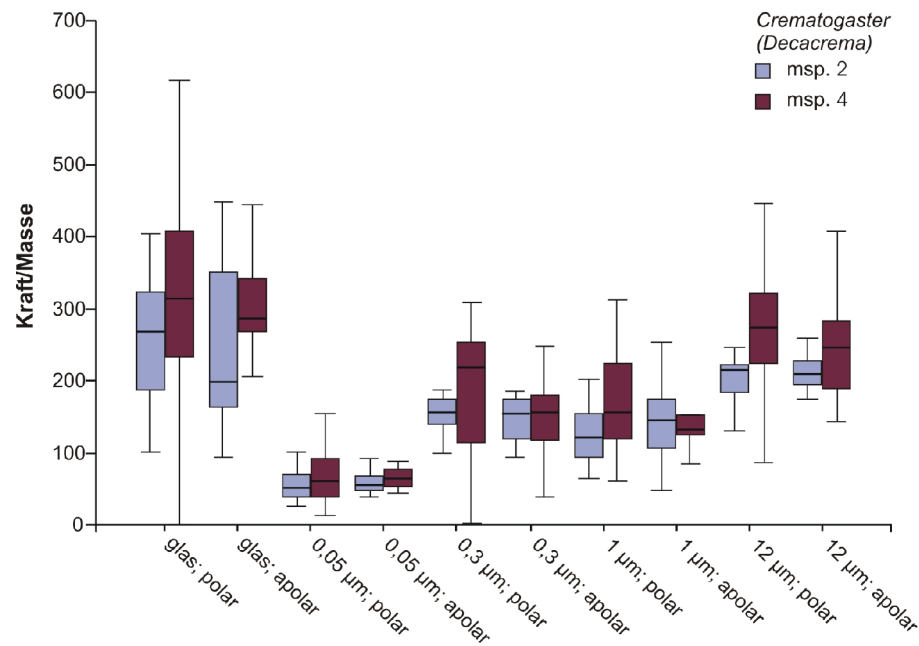


Abb. 17: Maximale Haftkräfte pro Körpergewicht von *Crematogaster (Decacrema)* mssp. 2 und 4 auf horizontalen Oberflächen verschiedener Rauigkeit und Polarität. Als apolar wurden die mit Hexadecanthiol beschichteten Oberflächen bezeichnet, während die mit dem Thiol 11-Mercapto-Undecanol beschichteten Oberflächen als polar bezeichnet wurden. Es wurde jeweils der Mittelwert aus drei Messungen verrechnet.

Tab. 7: Paarweise Vergleiche der beiden *Crematogaster (Decacrema)*-mssp. der Kraftmessungen aller untersuchten Bedingungen mittels Mann-Whitney-U Tests. Die Irrtumswahrscheinlichkeit lag nach Bonferroni-Korrektur, aufgrund des multiplen Testens, bei $\alpha=0,05/10$. Die Sternchen geben das Signifikanzniveau an (* $P<0,05/10$; ** $P<0,01/10$; *** $P<0,001/10$; n.s. nicht signifikant).

Ultratec-Oberfläche	Polarität	Stichprobendichte <i>N</i> <i>Crematogaster (Decacrema)</i>		Mann-Whitney-U	Z	P	
		msp. 2	msp. 4				
Glas	polar	14	22	114,0	-1,298	0,194	n.s.
	apolar	12	10	37,0	-1,517	0,129	n.s.
0,05 µm	polar	18	23	184,5	-0,592	0,554	n.s.
	apolar	13	15	91,5	-0,277	0,782	n.s.
0,3 µm	polar	17	18	102,0	-1,683	0,092	n.s.
	apolar	12	24	136,0	-0,269	0,788	n.s.
1 µm	polar	13	31	130,0	-1,840	0,066	n.s.
	apolar	17	13	103,0	-0,314	0,754	n.s.
12 µm	polar	10	30	64,5	-2,671	0,008	n.s.
	apolar	10	15	57,5	-0,971	0,331	n.s.

Tab. 8: Paarweise Vergleiche des Einflusses der beiden Polaritätsbedingungen mittels Mann-Whitney-U Tests. Die Irrtumswahrscheinlichkeit lag nach Bonferroni-Korrektur, aufgrund des multiplen Testens, bei $\alpha=0,05/10$. Die Sternchen geben das Signifikanzniveau an (* $P<0,05/10$; ** $P<0,01/10$; *** $P<0,001/10$; n.s. nicht signifikant).

<i>Crematogaster</i> (<i>Decacrema</i>)	Ultratec- Oberfläche	Stichprobendichte <i>N</i> <i>Crematogaster</i> (<i>Decacrema</i>)		Mann- Whitney- U	Z	P	
		polar	apolar				
msp. 2	Glas	14	12	71,0	-0,669	0,504	n.s.
	0,05 μm	18	13	86,5	-1,222	0,222	n.s.
	0,3 μm	17	12	95,0	-0,310	0,757	n.s.
	1 μm	13	17	96,5	-0,586	0,558	n.s.
	12 μm	10	10	47,0	-0,227	0,821	n.s.
msp. 4	Glas	22	10	106,5	-0,142	0,887	n.s.
	0,05 μm	23	15	166,5	-0,179	0,858	n.s.
	0,3 μm	18	24	145,0	-1,805	0,071	n.s.
	1 μm	31	13	163,0	-0,990	0,322	n.s.
	12 μm	30	15	173,5	-1,240	0,215	n.s.

Die Kraftmessungen und die anschließenden multiplen Mann-Whitney-U-Tests mit Bonferroni-Korrektur zeigten, daß es keine interspezifischen Unterschiede in der Höhe der Haftkräfte zwischen *Crematogaster* (*Decacrema*) mssp. 2 und 4 gab (siehe Abb. 17, Tab. 7). Auch die Oberflächenpolarität hatte keinen Einfluß auf die Haftkräfte der Tiere (siehe Abb. 17, Tab. 8).

Tab. 9: Paarweise Vergleiche des Einflusses verschiedener Rauigkeitsstufen mittels Mann-Whitney-U Tests (*Crematogaster* (*Decacrema*) msp. 2, polare Oberflächen). Die Irrtumswahrscheinlichkeit lag nach Bonferroni-Korrektur, aufgrund des multiplen Testens, bei $\alpha=0,05/5$. Die Sternchen geben das Signifikanzniveau an (* $P<0,05/5$; ** $P<0,01/5$; *** $P<0,001/5$; n.s. nicht signifikant).

Ultratec-Oberflächen		Stichprobendichte		Mann- Whitney- U	Z	P	
Glas	0,05 μm	14	18	0,5000	-4,7713	$1,8305 \cdot 10^{-6}$	***
Glas	0,3 μm	14	17	33,000	-3,4140	$3,4196 \cdot 10^{-4}$	**
Glas	1 μm	14	13	10,000	-3,4950	$2,0101 \cdot 10^{-4}$	**
Glas	12 μm	14	10	45,000	-1,4645	0,1545	n.s.
0,05 μm	0,3 μm	18	17	1,000	-5,0189	$8,8153 \cdot 10^{-10}$	***

Deutlich zeigte sich der Effekt der Rauigkeit hingegen auf die maximalen Haftkräfte beider Morphospezies. Die Haftkräfte auf der mikrorauen Oberfläche (Partikelgröße 0,05 μm) waren im Vergleich zu denen auf glatten Oberflächen um 80% reduziert, dieser Effekt war höchst signifikant (siehe Tab. 9). Die Kräfte stiegen dann auf den Oberflächen mit 0,3 und 1 μm Partikelgröße auf das doppelte an. Die auf der 12 μm -Oberfläche gemessenen Kräfte

lagen wieder in dem Bereich der auf glatten Oberflächen gemessenen Haftkräfte (siehe Tab. 9). Diese hohen Werte wurden möglicherweise durch Haftreibungskräfte des Aroliums hervorgerufen. Rasterelektronenmikroskopische Aufnahmen der 12 μm -Oberfläche im Material- und Methodenteil (siehe Kapitel 1.2) zeigten, daß die Oberfläche der Partikel in Dimension der prätersalen Haftorgane relativ glatt ist, so daß tatsächlich das Arolium schon wieder für ausreichenden Haftkontakt sorgen könnte. Es ist aber auch möglich, daß die Krallen ab dieser Partikelgröße schon in die Oberflächentextur inserieren können. Die im Rahmen der vorliegenden Arbeit gemessenen Krallenspitzenradien der *Crematogaster (Decacrema)*-Ameisen lagen bei 2,1 μm .

2. Untersuchungen zur Fähigkeit des Wachslaufens bei *Crematogaster (Decacrema)*-Ameisen

2.1 Lauferfolg und Haftkräfte von Ameisen auf wachsbereiften *Macaranga*-Oberflächen und künstlichen Vergleichssubstraten

Um zu klären, ob der außergewöhnliche Lauferfolg der *Crematogaster (Decacrema)*-Wachsläufer auf wachsbereiften *Macaranga hypoleuca*-Ästen auf einer besonders ausgeprägten Haftfähigkeit oder auf anderen Faktoren wie z. B. morphologischen Ursachen oder einer auf das Wachslaufen angepaßten Kinematik (siehe Ergebnisse, Kapitel 2) beruht, wurde in diesem Versuchsteil zuerst der Lauferfolg verschiedener Ameisenspezies auf senkrechten *Macaranga hypoleuca*-Oberflächen sowie einer Vergleichsoberfläche (mikrorau, 0,05 μm (Ultratec)) und anschließend die maximalen Haftkräfte auf beiden Oberflächen untersucht. Die Messungen wurden auf dem standardisierten Vergleichssubstrat durchgeführt, um ein raues Vergleichssubstrat zu haben und um gleichzeitig auszuschließen, daß das Ergebnis der Kraftmessungen auf den wachsbereiften *Macaranga hypoleuca*-Oberflächen auf einem Artefakt, durch die Gewächshausherkunft (siehe Diskussion, Kapitel 2) der Pflanzen beruht. Da die Ameisen bei diesen Haftkraftmessungen in der Zentrifuge eine Erstarrungsreaktion zeigten, spielte die Kinematik der Tiere hierbei keine Rolle. Die vergleichenden Untersuchungen wurden am Beispiel von zwei mit *Macaranga*-Pflanzen assoziierten *Crematogaster (Decacrema)*-Spezies msp. 2 (Wachsläufer) und msp. 4 (Nichtwachsläufer) sowie anschließend vergleichend an *Crematogaster (Decacrema)* msp. 2 (Wachsläufer) und einer generalistischen *Crematogaster spec.* durchgeführt.

2.1.1 Lauferfolg

Der Lauferfolg der jeweiligen Versuchstiere wurde kurz vor den Zentrifugmessungen

bestimmt (siehe Material und Methoden, Kapitel 2.1.2), um bei beiden Messungen eine vergleichbare Vitalität der Tiere voraussetzen zu können. Wie in Abb. 18 A. zu sehen ist, zeigt sich auf den *Macaranga*-Sproßachsen ein Unterschied im Lauferfolg zwischen Wachsläufern und Nichtwachsläufern. 91% der Wachsläufer konnten sich problemlos auf der Oberfläche bewegen, während die Absturzrate der Nichtwachsläufer ca. 85% betrug. Dieser Unterschied war höchst signifikant (*Crematogaster (Decacrema)* mssp. 2 und 4: $N=34$; $\chi^2=39,90$; $P<0,001$). Während bei den nicht erfolgreichen *Crematogaster (Decacrema)*-mssp. 2 und 4 das Verhältnis von abgestürzten Tieren und Tieren, die die Strecke nicht in der vorgegebenen Zeit zurücklegen konnten gleichverteilt war, wurden die Läufe der nicht erfolgreichen generalistischen *Crematogaster*-Ameisen in fast 100% aller Fälle durch Abstürze der Tiere von der Lafoberfläche beendet. Dieses Ergebnis spiegelte sich auch in den Ergebnissen auf den mikrorauen Vergleichsoberflächen wider, *Crematogaster (Decacrema)* msp. 2 (Wachsläufer) waren auf den mikrorauen Oberflächen hoch signifikant erfolgreicher als msp. 4 (Nichtwachsläufer) (*Crematogaster (Decacrema)* msp. 2: $N=41$; *Crematogaster (Decacrema)* msp. 4: $N=40$; χ^2 -Wert=9,96; $P=0,0016$) (siehe Abb. 19 A.). Bezüglich der Lauffähigkeit von wachslaufenden und nichtwachslaufenden *Crematogaster (Decacrema)*-Ameisen ist die mikrorauere Oberfläche also als passende Vergleichsoberfläche zur *Macaranga hypoleuca*-Pflanzenoberfläche einsetzbar.

Da sich durch die Ergebnisse der Haftkraftmessungen die Vermutung die Wachslauffähigkeit basiere auf einer besseren Haftung der *Crematogaster (Decacrema)*-Wachsläufer im Vergleich zu den -Nichtwachsläufern, nicht bestätigte, wurden die Laufuntersuchungen und Haftkraftmessungen vergleichend zu *Crematogaster (Decacrema)*-Ameisen auch an einer generalistischen *Crematogaster*-Art (kartonnestbauende *Crematogaster* spec.; Brunei, White Sands) ähnlicher Körpergröße durchgeführt. Die ursprünglichsten Partner des *Crematogaster (Decacrema)*-*Macaranga*-Mutualismus sind wachslaufende *Crematogaster (Decacrema)*-Spezies (mssp. 3 und 7), die mit wachsbereiften *Macaranga motleyana*-Wirtspflanzen assoziiert sind (Feldhaar et al., 2003a). Bei der Wachslauffähigkeit der *Crematogaster (Decacrema)*-Ameisen handelt es sich um ein ursprüngliches Merkmal. Auch wenn die Wachslauffähigkeit im Laufe der Evolution in der Phylogenie der *Crematogaster (Decacrema)*-Ameisen mehrfach verschwunden und wieder aufgetaucht ist, ist es möglich, daß biomechanische Anpassungen an wachsbereifte Pflanzenoberflächen, wie z. B. eine größere Haftung auf Wachskristalloberflächen, auch bei nichtwachslaufenden *Crematogaster (Decacrema)*-Ameisen weiterhin vorhanden sind und sich in diesem Ergebnis widerspiegeln. Der Vergleich mit einer generalistischen

Crematogaster-Ameisenart kann zu einer Klärung dieses Punktes führen. Die hier untersuchte kartonnestbauende *Crematogaster*-Ameisenart ist generalistisch und nichtmyrmecophytisch.

Zwischen *Crematogaster (Decacrema)* msp. 2 und der generalistischen *Crematogaster*-Art ergab sich weder auf den *Macaranga hypoleuca*-Oberflächen noch auf den rauen Vergleichsoberflächen ein signifikanter Unterschied im Lauferfolg. (*Macaranga hypoleuca*: *Crematogaster (Decacrema)* msp. 2, spec.: $N=21$; χ^2 (Yates)=0,69; $P=0,4076$) (mikrorauhe Vergleichsoberfläche: *Crematogaster (Decacrema)* msp. 2: $N=20$; *Crematogaster* spec.: $N=23$; χ^2 (Yates)=0,04; $P=0,8397$). Auch wenn die Ergebnisse nicht signifikant waren, zeigten sich die *Crematogaster (Decacrema)* msp. 2 auf beiden Oberflächen tendenziell erfolgreicher als die generalistische Spezies. Die Stichprobendichte der Vergleiche dieser beiden Arten war im Gegensatz zu der Stichprobendichte des vorherigen Lauferfolgtests von *Crematogaster (Decacrema)* mssp. 2 und 4 nur sehr gering, so daß sich nur diese Trends aufzeigen lassen.

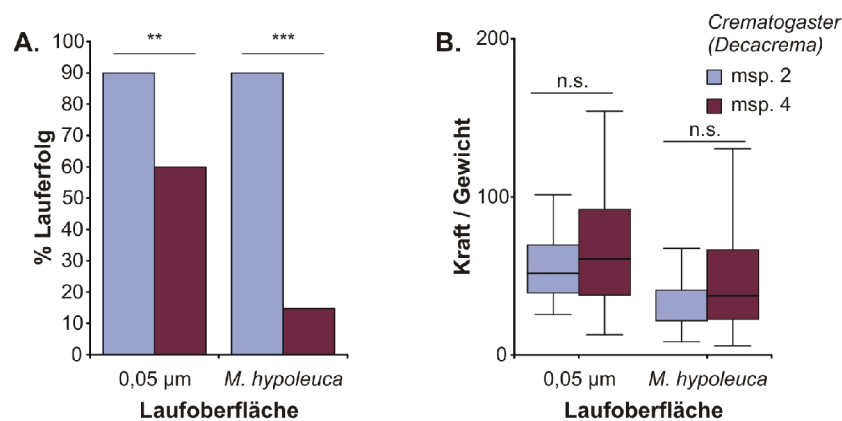


Abb. 18: A.) Lauferfolg von *Crematogaster (Decacrema)* mssp. 2 und 4 auf senkrechten *Macaranga hypoleuca*-Oberflächen und einem 0,05 µm-Rauhigkeitsstandard. B.) Maximale Haftkräfte von *Crematogaster (Decacrema)* mssp. 2 und 4 auf horizontalen *Macaranga hypoleuca*-Oberflächen und dem 0,05 µm-Rauhigkeitsstandard.

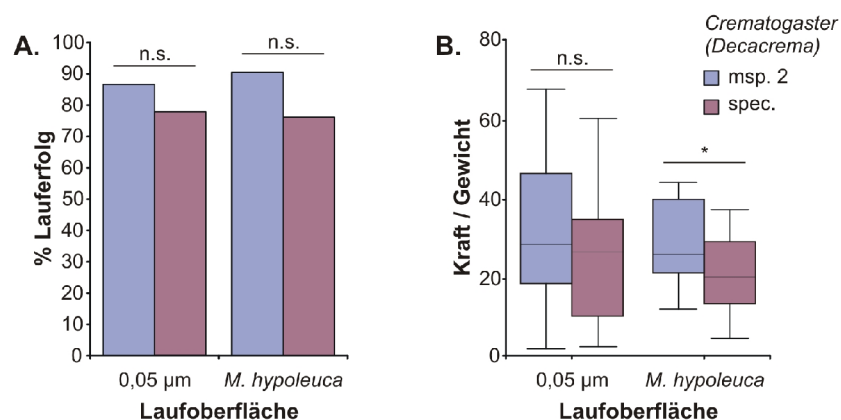


Abb. 19: A.) Lauferfolg von *Crematogaster (Decacrema)* mssp. 2 und einer generalistischen *Crematogaster* Spezies auf senkrechten *Macaranga hypoleuca*-Oberflächen und einem 0,05 µm-Rauhigkeitsstandard. B.) Maximale Haftkräfte von *Crematogaster (Decacrema)* msp. 2 und der generalistischen *Crematogaster* Spezies auf horizontalen *Macaranga hypoleuca*-Oberflächen und dem 0,05 µm-Rauhigkeitsstandard.

2.1.2 Kraftmessungen

Neben den Lauftests wurden auch die maximalen Haftkräfte der Tiere mittels der Zentrifugentechnik auf horizontal eingespannten *Macaranga hypoleuca*- und mikrorauen Oberflächen gemessen. Trotz des enormen Lauferfolges der *Crematogaster (Decacrema)*-Wachsläufer konnte auf den *Macaranga hypoleuca*-Oberflächen kein signifikanter Unterschied der statischen Haftkräfte zwischen Wachsläufern und Nichtwachsläufern festgestellt werden (siehe Abb. 18 B.) (*Crematogaster (Decacrema)* msp. 2: $N=38$; *Crematogaster (Decacrema)* msp. 4: $N=36$; Mann-Whitney- $U=542,5$; $P=0,126$). Die Haftkräfte der Nichtwachsläufer lagen tendenziell sogar über denen der Wachsläufer.

Die Kraftmessungen auf der $0,05\ \mu\text{m}$ -Vergleichsoberfläche, ergaben ebenfalls keine signifikante Trennung von Wachsläufern und Nichtwachsläufern (siehe Abb. 18 B.) (*Crematogaster (Decacrema)* msp. 2: $N=18$; *Crematogaster (Decacrema)* msp. 4: $N=23$; Mann-Whitney- $U=185,0$; $P=0,563$). Wie auf den natürlichen *Macaranga*-Oberflächen ergab sich auch hier kein Unterschied in den maximalen Haftkräften zwischen Wachsläufern und Nichtwachsläufern.

Im Vergleich der maximalen Haftkräfte zwischen den *Crematogaster (Decacrema)*-Wachsläufern und der generalistischen *Crematogaster*-Art ergab sich auf den rauen Vergleichsoberflächen kein signifikanter Unterschied (t-Test; *Crematogaster (Decacrema)* msp. 2: $N=20$; *Crematogaster spec.*: $N=20$; $T=1,434$; $P=0,160$). Auf den *Macaranga hypoleuca*-Ästen zeigten die *Crematogaster (Decacrema)* msp. 2-Ameisen hingegen signifikant größere Haftkräfte als die generalistische *Crematogaster*-Spezies (t-Test; *Crematogaster (Decacrema)* msp. 2: $N=19$; *Crematogaster spec.*: $N=20$; $T=2,100$; $P=0,043$).

Da ein Lauf- aber kein statischer Haftunterschied zwischen *Crematogaster (Decacrema)* mssp. 2 und 4, sowohl auf der natürlichen als auch auf der künstlichen Vergleichsoberfläche gefunden wurde, ist somit anzunehmen, daß die Wachslauffähigkeit nicht auf einer besseren Oberflächenhaftung, sondern auf Anpassungen des Bewegungsmechanismus auf den wachsbereiften Oberflächen zurückzuführen ist. Die vergleichenden Haftkraftmessungen von *Crematogaster (Decacrema)* msp. 2 und der generalistischen *Crematogaster*-Spezies hingegen haben zeigen können, daß die Haftkräfte der Pflanzenameise signifikant höher waren. Die mit *Macaranga*-Pflanzen assoziierten *Crematogaster (Decacrema)*-Ameisen scheinen also höhere Haftkräfte auf den wachsbereiften Pflanzenoberflächen aufzubringen als ihre generalistische Verwandte. Diese Daten weisen darauf hin, daß höhere Haftkräfte im Vergleich von Arbeiterinnen der generalistischen *Crematogaster*-Art mit denen der

Macaranga-Art verantwortlich sind. Der signifikante Unterschied im Wachslaufverhalten zwischen *Crematogaster (Decacrema)*-Wachsläufern und -Nichtwachsläufern hingegen scheint rein auf lokomotorischen Unterschieden zu beruhen, da es keine signifikanten Haftungsunterschiede gab. Auf den potentiellen Einfluß der Kinematik auf das Wachslaufen wird im Folgenden näher eingegangen.

2.2 Abbrechen von Wachskristallen während des Wachslaufens auf der Wirtspflanze

Um zu untersuchen, ob ein Abbrechen der Wachskristalle von *Macaranga hypoleuca*-Oberflächen und dadurch auch die oben beschriebene Verschmutzung der Tarsen während des Wachslaufens auf wachsbereiften Wirtspflanzen möglich ist, wurden Untersuchungen auf besiedelten *Macaranga hypoleuca*-Pflanzen gemacht. Dafür wurden saubere Klebefilmstreifen um *Macaranga*-Äste geklebt, die während der üblichen Aktivität der besiedelnden Ameisen häufig belaufen werden mußten. Als Kontrolle wurden Äste mittels Tangle-Trap, einer selbstklebenden Paste die zum Fangen von Insekten dient, von der Ameisenkolonie isoliert.

Die auf die Äste applizierten Klebefilm-Streifen zeigten eine stärkere Akkumulierung von Partikeln als die Kontrollstreifen. Bei 22000-facher Vergrößerung einiger dieser Partikel waren an einigen Stellen die für *Macaranga hypoleuca* typischen fädigen Wachskristalle zu sehen, die restlichen zeigten eine eher amorphe Struktur (Abb. 20). Die Ergebnisse dieses Versuchsteils ließen sich nicht quantifizieren, da über den Untersuchungszeitraum von 24 Stunden nicht zu kontrollieren war wie viele Tiere den Streifen beliefen. Der Streifen sollte in zukünftigen Versuchen mit einer Kamera überwacht werden, um so die Anzahl der Tiere die in Kontakt kamen und die Anzahl der vollzogenen Schritte auf dem Klebefilmstreifen mit aufzunehmen. Ebenso müßte die Stichprobendichte dieses Versuchsteils erhöht werden um einen statistischen Vergleich durchführen zu können. Insgesamt wurden jeweils zwei Klebefilmstreifen und die dazugehörigen zwei Kontrollstreifen rasterelektronenmikroskopisch untersucht. Dieses vorläufige Ergebnis spricht dafür, daß es sich bei dem Abbrechen der Kristalle nicht um ein Artefakt handelt, sondern daß tatsächlich Wachskristalle während der Lokomotion von *Crematogaster (Decacrema)*-Ameisen auf ihren Wirtspflanzen aus der Oberfläche herausbrechen.

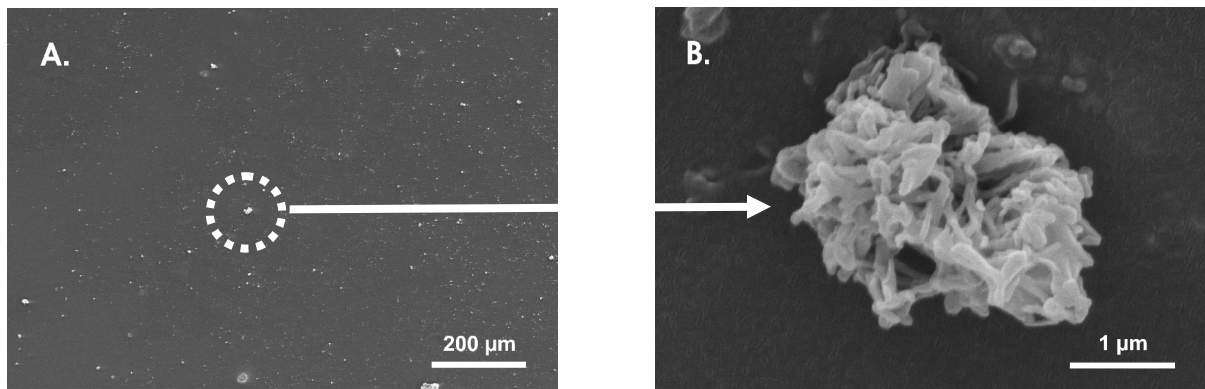


Abb. 20: Rasterelektronenmikroskopische Aufnahmen von A.) der Oberfläche des belaufenen Tesafilm-Streifens mit Partikeln B.) einem Partikel bei 22000-facher Vergrößerung.

2.3 Putzverhalten der Tiere auf Wachs und Glas

Wie im Ergebnisteil Kapitel 1.1.1 gezeigt wurde, brechen Wachskristalle während der Lokomotion von Ameisen auf der wachsbereiften *Macaranga hypoleuca* aus der Oberfläche heraus und führen zu einer Verschmutzung der Tarsen. In diesem Teil der Arbeit ist untersucht worden, ob die Tiere diese Verschmutzungen registrieren und eventuell mit der Reinigung der betroffenen Stellen reagieren und ob die sicherere Lokomotion der Wachsläufer auf *Macaranga hypoleuca*-Oberflächen eventuell auch auf Unterschieden im Putzverhalten basiert.

Bei der Bewegung auf den wachsbereiften *Macaranga hypoleuca*-Ästen zeigten *Crematogaster (Decacrema)* msp. 2 (Wachsläufer) sowie msp. 4 (Nichtwachsläufer) nur auf die Vorderbeine beschränktes Putzverhalten. Ein Putzen der Mittel- und Hinterbeine konnte auf den senkrechten *Macaranga hypoleuca*-Oberflächen nie beobachtet werden. Dieses nur auf die Vorderbeine beschränkte Putzverhalten trat nur auf den wachsbereiften Oberflächen, nicht aber auf den sauberen, senkrechten Glasoberflächen auf (siehe Abb. 21). Das Ergebnis spricht dafür, daß das Putzverhalten durch Verunreinigungen ausgelöst wird, die durch abbrechende Wachskristalle hervorgerufen werden, da es bei der Lokomotion auf sauberen, senkrechten Oberflächen nicht auftrat.

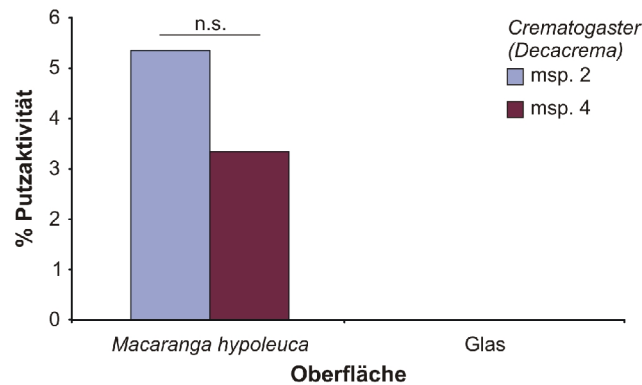


Abb. 21: Häufigkeit auftretenden Putzverhaltens von *Crematogaster (Decacrema)* msp. 2 (Wachsläufer) und 4 (Nichtwachsläufer) während der Lokomotion auf einer senkrechten *Macaranga hypoleuca*-Oberfläche (links) und einem senkrechten Glasstab. Die prozentuale Putzaktivität ist das arithmetische Mittel der Anzahl der Putzvorgänge bezogen auf die Gesamtzahl der mit diesem Bein durchgeführten Schritte. Werte beider Vorderbeine gemittelt. Stichprobendichte N gibt die Gesamtzahl der ausgewerteten Läufe an ($N(\text{Wachsläufer auf Glas})=32$; $N(\text{Nichtwachsläufer auf Glas})=39$; $N(\text{Wachsläufer auf Macaranga hypoleuca})=32$; $N(\text{Wachsläufer auf Macaranga hypoleuca})=28$).

Die Wachsläufer zogen die Vorderbeine während ihrer Fortbewegung auf der wachsbereiften Oberfläche durch die Mandibeln. Hierbei handelte es sich um eine sehr schnelle Bewegung, die in den Fortbewegungszyklus der Vorderbeine integriert war. Das Vorderbein, welches zum Schritt angehoben wurde, wurde vor der vollständigen Durchführung des Schrittes durch einen einmaligen Zug durch die Mandibeln gereinigt und dann erst auf die Lafoberfläche aufgesetzt. Durch diesen Bewegungsablauf wurden maximal die distalen vier Tarsussegmente gereinigt. Während Wachsläufer die Putzbewegungen der Vorderbeine in den Ablauf der Lokomotion einbanden, unterbrachen die Nichtwachsläufer stets die Lokomotion und putzten sich ausgiebig auf der Stelle. Die Nichtwachsläufer zogen nicht nur, wie die Wachsläufer die Vordertarsen durch die Mandibeln, sondern reinigten auch die Antennen. Während der alternierenden Vorderbein- und Antennenreinigung bestand mit den hinteren beiden Beinpaaren ständiger Oberflächenkontakt. Die beiden hinteren Beinpaare wurden auch bei den Nichtwachsläufern während der Lokomotion auf wachsbereiften Oberflächen nicht geputzt. Es wurde beobachtet, daß *Crematogaster (Decacrema)* msp. 4 Nichtwachsläufer während der Reinigung ihren Körperschwerpunkt weit von der Astoberfläche entfernten. Dabei kam es häufig vor, daß die Nichtwachsläufer von den wachsbereiften *Macaranga hypoleuca*-Oberflächen herunterfielen.

Um das Putzverhalten vergleichbar zu machen wurde die Häufigkeit des auftretenden Putzverhaltens auf die Gesamtzahl aller durchgeführten Schritte der jeweiligen Beinposition normiert (siehe Abb. 21). Da nur die Vorderbeine geputzt wurden, gingen nur die Putzhäufigkeiten, sowie die Schrittzahlen der Vorderbeine in die Berechnungen ein. Die Abbildung zeigt, daß sich weder die Wachsläufer noch die Nichtwachsläufer auf den

Glasstäben putzten, wohingegen 5,35% bzw. 3,34% ihrer Aktivität auf den wachsbereiften *Macaranga*-Ästen auf Putzen entfiel. Wie in Tab. 10 zu sehen ist, ist der Vergleich zwischen der Aktivität der Wachsläufer und der Nichtwachsläufer nicht signifikant.

Tab. 10: Kreuztabelle mit dem Vergleich der Putzhäufigkeiten relativ zu den Gesamtschritten der Vorderbeine auf wachsbereiften *Macaranga hypoleuca*-Ästen.

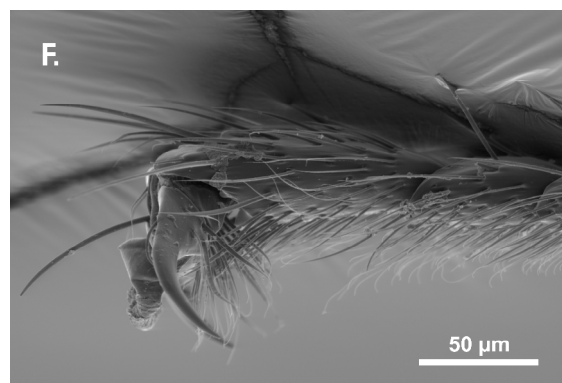
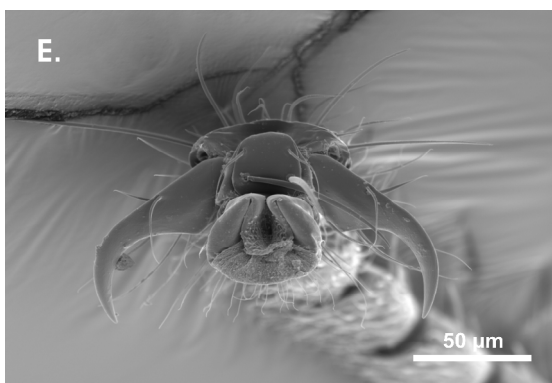
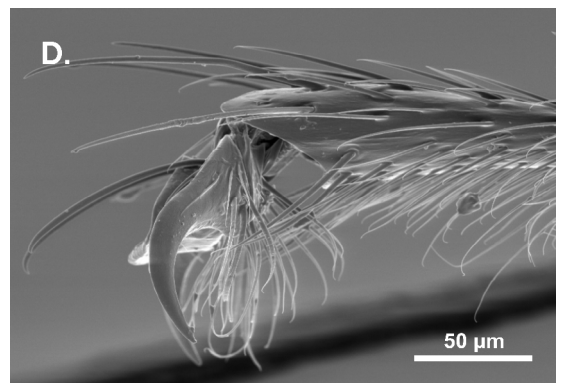
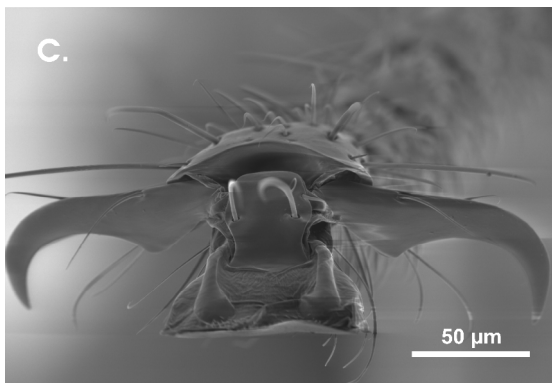
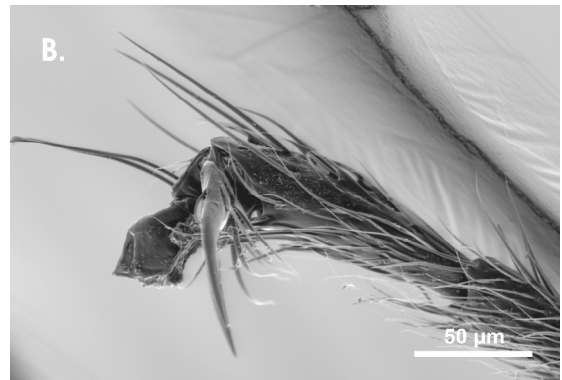
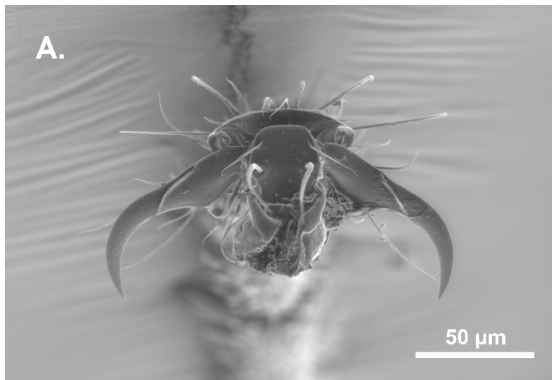
Schritte	Bein		Summe	χ^2	P
	Wachsläufer	Nichtwachsläufer			
Putzen	16	20	36	1,9107	0,1669
Schritte	299	598	897		
Summe	315	618	933		

Auf die Gesamtlaufzeit normiert ergab die Putzhäufigkeit der Wachsläufer 0,32 Putzereignisse pro Sekunde, die der Nichtwachsläufer hingegen 0,19 Putzereignisse pro Sekunde. Auch dieses Ergebnis war nach Durchführung eines Mann-Whitney-U-Testes nicht signifikant (Mann-Whitney-U; *Crematogaster (Decacrema)* msp. 2: $N=32$; *Crematogaster (Decacrema)* msp. 4: $N=35$; $Z=-1,025$; $P=0,30$). Die Tendenz zeigt aber auch hier, daß sich die Wachsläufer häufiger putzen.

2.4 Morphometrischer Vergleich von Wachsläufern und Nichtwachsläufern

Die Arbeiterinnen der verschiedenen mit *Macaranga*-Pflanzen assoziierten *Crematogaster (Decacrema)*-Morphospezies sind eng miteinander verwandt und auch morphologisch sehr ähnlich. Um eventuell vorhandene morphologische Unterschiede an den Lauf- und Haftstrukturen von Wachsläufern und Nichtwachsläufern zu identifizieren, wurden diese Strukturen zuerst qualitativ rasterelektronenmikroskopisch an acht verschiedenen *Crematogaster (Decacrema)*-Morphospezies (mspp. 1, 2, 3, 4, 6, 7, 9 und 10) untersucht. Anschließend wurden verschiedene Parameter, die einen Einfluß auf das Laufverhalten auf wachsbereiften Pflanzenoberflächen haben könnten, wie Krallenspitzendurchmesser, Krallenkrümmungsradius, Krallenlänge, -höhe und -stärke sowie die Tarsuslänge, an einer wachslaufenden und einer nichtwachslaufenden *Crematogaster (Decacrema)*-Spezies (mspp. 2 und 4) morphometrisch untersucht. Die vorangegangenen rasterelektronenmikroskopischen Untersuchungen der Bein- und Tarsusstrukturen konnten, wie in Abb. 22 dargestellt ist, keine qualitativen Unterschiede aufzeigen. Weder die Krallen noch der Gesamtaufbau der Tarsen ergaben offensichtliche Unterschiede zwischen wachslaufenden und nichtwachslaufenden *Crematogaster (Decacrema)*-Spezies. Auch die Betrachtungen der ventralen Haare an den Tarsen, die während der Lokomotion ebenfalls in Oberflächenkontakt treten könnten und

damit Unterschiede in der Haftung hervorrufen könnten, zeigten keine Unterschiede (z. B. Stärke, Länge, Dichte).



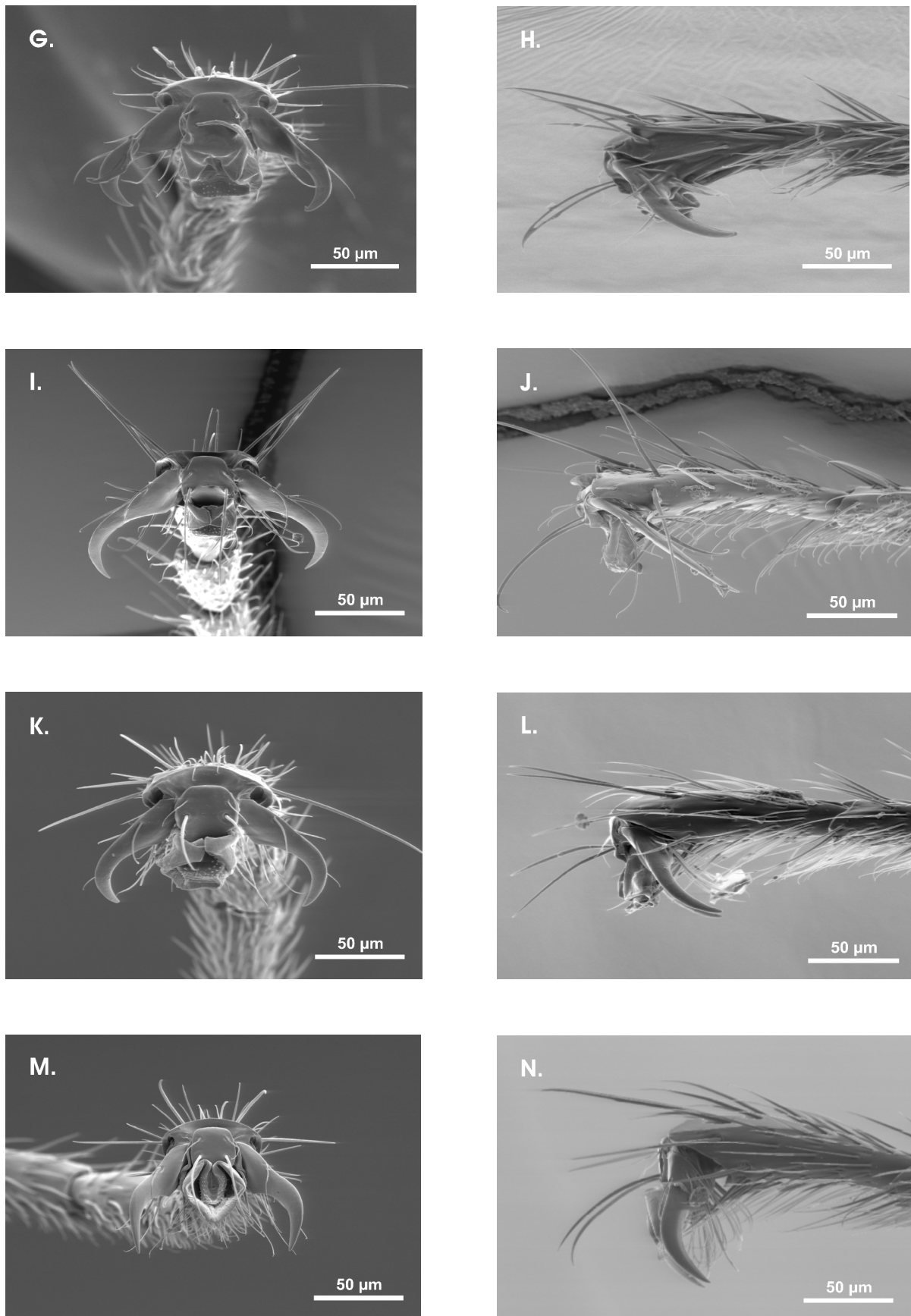


Abb. 22: Vergleichende rasterelektronenmikroskopische Aufnahmen der tarsalen Strukturen von *Crematogaster* (*Decacrema*) mssp. 1 (A., B.), 2 (C., D.), 3 (E., F.), 4 (G., H.), 6 (I., J.), 7 (K., L.) und 10 (M, N) bei 500-facher Vergrößerung. Die erste Aufnahme zeigt jeweils die apikale Ansicht des Prätarsus mit Krallen und eingefaltetem Arolium, die zweite hingegen eine Lateralansicht des letzten Tarsussegmentes.

Im Folgenden werden die Ergebnisse aus der Morphometrie von Krallenspitzendurchmesser, Krallenkrümmungsradius, Krallenlänge, -höhe und -stärke sowie die Tarsuslänge betrachtet.

2.4.1 Krallenmorphologie

Die dreidimensionale Kristallstruktur der wachsbereiften *Macaranga*-Spezies wirft die Frage auf, ob die Insertion der Krallen ursächlich für die Wachslauffähigkeit ist. Falls die Krallen für die Wachslauffähigkeit entscheidend sind und auch für den Laufunterschied von *Crematogaster (Decacrema)*-Wachsläufern und -Nichtwachsläufern verantwortlich sind, könnten sich hier mögliche morphologische Unterschiede finden lassen. Zur Überprüfung dieser Hypothese wurden rasterelektronenmikroskopische Bildpaare der Krallen von *Crematogaster (Decacrema)* msp. 2- (Wachsläufer) und msp. 4- (Nichtwachsläufer) Arbeiterinnen unter einem Parallax-Winkel aufgenommen und anschließend unter Zuhilfenahme einer speziell hierfür entwickelten MATLAB®-Routine dreidimensional ausgewertet.

Da keine offensichtlichen qualitativen Unterschiede z. B. in der Form, bzw. der Krümmung der Krallen gefunden werden konnten, wurden Krallenparameter wie der Krallenspitzendurchmesser, die Krallenlänge, -höhe und -stärke sowie der Krallenkrümmungsradius vermessen (siehe Material und Methoden, Abb. 10 A.). Vier der Rangkorrelationskoeffizienten nach Spearman waren signifikant (siehe Tab. 11). Da die Korrelationskoeffizienten nicht voneinander differierten (siehe Tab. 12) konnten die allgemeinen Rangkorrelationskoeffizienten („common correlation coefficient“) nach (Zar, 1999) berechnet werden. Drei der berechneten allgemeinen Rangkorrelationskoeffizienten unterschieden sich hoch bzw. höchst signifikant von Null (siehe Tab. 13).

Tab. 11: Korrelation zwischen den verschiedenen Krallenparametern der einzelnen *Crematogaster* (*Decacrema*)-Morphospezies und der Masse. R_s =Spearman'scher Rangkorrelationskoeffizient; P =Signifikanzen. Die Irrtumswahrscheinlichkeit lag nach Bonferroni-Korrektur, aufgrund des multiplen Testens, bei $\alpha=0,05/6$. Die Sternchen geben das Signifikanzniveau an (* $P<0,05/6$; ** $P<0,01/6$; *** $P<0,001/6$; n.s. nicht signifikant).

Krallenparameter	<i>Crematogaster</i> (<i>Decacrema</i>) msp.	Beinposition	N (Individuen)	R_s	P	
Spitzen- durchmesser	msp. 2	VB	14	0,4491	0,1072	n.s.
		MB	15	0,3892	0,1516	n.s.
		HB	15	0,0898	0,7504	n.s.
	msp. 4	VB	15	-0,3397	0,2155	n.s.
		MB	13	0,4613	0,1126	n.s.
		HB	12	-0,1301	0,6871	n.s.
Krümmungs- durchmesser	msp. 2	VB	22	0,2205	0,3240	n.s.
		MB	23	0,4399	0,0357	n.s.
		HB	25	0,2326	0,2631	n.s.
	msp. 4	VB	11	0,6849	0,0200	n.s.
		MB	18	0,0506	0,8421	n.s.
		HB	15	-0,1144	0,8848	n.s.
Stärke	msp. 2	VB	16	0,5592	0,0243	n.s.
		MB	16	0,4135	0,1113	n.s.
		HB	16	0,5872	0,0168	n.s.
	msp. 4	VB	19	0,7436	$2,6282 \cdot 10^{-4}$	**
		MB	19	0,7767	$9,2042 \cdot 10^{-5}$	***
		HB	16	0,8639	$1,6085 \cdot 10^{-5}$	***
Höhe	msp. 2	VB	16	-0,3782	0,1486	n.s.
		MB	16	-0,0485	0,8582	n.s.
		HB	16	0,312	0,2394	n.s.
	msp. 4	VB	19	0,2256	0,3530	n.s.
		MB	19	-0,2878	0,2301	n.s.
		HB	16	0,4724	0,1895	n.s.
Länge	msp. 2	VB	16	0,5475	0,0282	n.s.
		MB	16	0,3297	0,2124	n.s.
		HB	16	0,3046	0,2513	n.s.
	msp. 4	VB	19	0,7278	$4,1178 \cdot 10^{-4}$	**
		MB	19	0,559	0,0128	n.s.
		HB	16	0,4724	0,0646	n.s.

Tab. 12: χ^2 -Tests auf Unterschiede der Korrelationskoeffizienten der Krallenparameter Spitzendurchmesser, Länge, Höhe und Stärke. Die Sternchen geben das Signifikanzniveau an (* $P<0,05$; ** $P<0,01$; *** $P<0,001$; n.s. nicht signifikant)

Krallenparameter	N (Individuen)	χ^2	P	
Spitzendurchmesser	84	4,2093	0,8109	n.s.
Krümmungsdurchmesser	114	3,5525	0,6155	n.s.
Stärke	102	2,0147	0,8471	n.s.
Höhe	102	5,1289	0,4004	n.s.
Länge	102	2,7563	0,7375	n.s.

Tab. 13: Allgemeine Korrelationskoeffizienten (Zar, 1999) der Krallenparameter Spitzendurchmesser, Länge, Höhe und Stärke. Die Irrtumswahrscheinlichkeit lag nach Bonferroni-Korrektur, aufgrund des multiplen Testens, bei $\alpha=0,05/5$. Die Sternchen geben das Signifikanzniveau an (* $P<0,05/5$; ** $P<0,01/5$; *** $P<0,001/5$; n.s. nicht signifikant).

Krallenparameter	N (Individuen)	R	Z	P	
Spitzendurchmesser	84	0,1496	0,9140	0,3607	n.s.
Krümmungsdurchmesser	114	0,3551	2,6522	$7,9974 \cdot 10^{-3}$	*
Stärke	102	0,5988	3,8145	$1,3648 \cdot 10^{-4}$	***
Höhe	102	0,0375	0,2392	0,8109	n.s.
Länge	102	0,5149	3,1948	$1,3993 \cdot 10^{-3}$	**

Eine Korrelation der Parameter Krümmungsdurchmesser, Krallenstärke und -länge zu der Masse kann als gegeben vorausgesetzt werden. Die Parameter Krallenspitzendurchmesser sowie Krallenhöhe sind im Gegensatz hierzu unabhängig von der Größe der Tiere (siehe Abb. 23, Abb. 24, Tab. 13.). Da die Shapiro-Wilks Tests für die Krallenhöhen, sowie Krallenspitzendurchmesser eine parametrische Verteilung der Datenreihen ergaben, und Levene-Tests Varianzhomogenität bestätigten, konnten die folgenden Vergleiche mit Hilfe von t-Tests und anschließender Bonferroni-Korrektur durchgeführt werden. Abb. 23 zeigt die Krallenspitzendurchmesser von *Crematogaster (Decacrema)* msp. 2 und 4 als Boxplots.

Tab. 14: Ergebnisse der Vergleiche der Krallenspitzendurchmesser von *Crematogaster (Decacrema)* msp. 2 und 4, mittels t-Tests. Die Irrtumswahrscheinlichkeit lag nach Bonferroni-Korrektur, aufgrund des multiplen Testens, bei $\alpha=0,05/3$. Die Sternchen geben das Signifikanzniveau an (* $P<0,05/3$; ** $P<0,01/3$; *** $P<0,001/3$; n.s. nicht signifikant).

Beinposition	Mittelwerte [μm]		N		T	P	
	<i>Crematogaster (Decacrema)</i>		msp. 2	msp. 4			
	msp. 2	msp. 4	msp. 2	msp. 4			
Vorderbein	2,0479	2,1580	14	15	-0,7783	0,4432	n.s.
Mittelbein	2,0973	1,9554	15	13	1,0788	0,2919	n.s.
Hinterbein	2,1100	2,1225	15	12	-0,0855	0,9325	n.s.

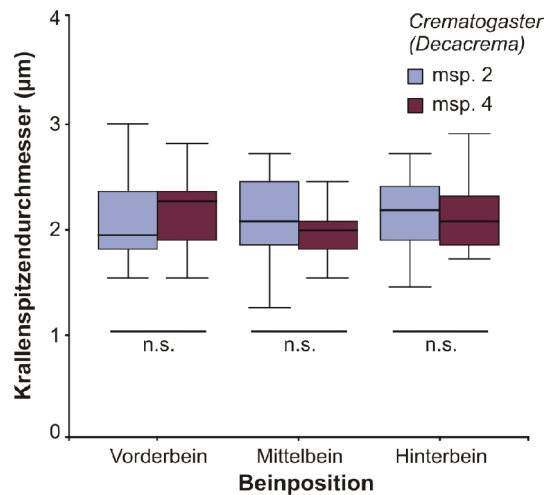


Abb. 23: Vergleich der Krallenspitzen Durchmesser von *Crematogaster (Decacrema)* msp. 2 und 4 der Vorder-, Mittel- und Hinterbeine.

Tab. 15: Ergebnisse der Vergleiche, mittels t-Tests, der Krallenhöhen von *Crematogaster (Decacrema)* msp. 2 und 4. Die Irrtumswahrscheinlichkeit lag nach Bonferroni-Korrektur, aufgrund des multiplen Testens, bei $\alpha=0,05/3$. Die Sternchen geben das Signifikanzniveau an (* $P<0,05/3$; ** $P<0,01/3$; *** $P<0,001/3$; n.s. nicht signifikant).

Beinposition	Mittelwerte [μm] <i>Crematogaster (Decacrema)</i>		N		T	P	
	msp. 2	msp. 4	msp. 2	msp. 4			
Vorderbein	30,6549	28,2849	16	19	2,130	0,0422	n.s.
Mittelbein	34,0377	28,1696	16	19	5,509	$2,5394 \cdot 10^{-6}$	***
Hinterbein	33,9185	27,7716	14	15	5,775	$5,6891 \cdot 10^{-6}$	***

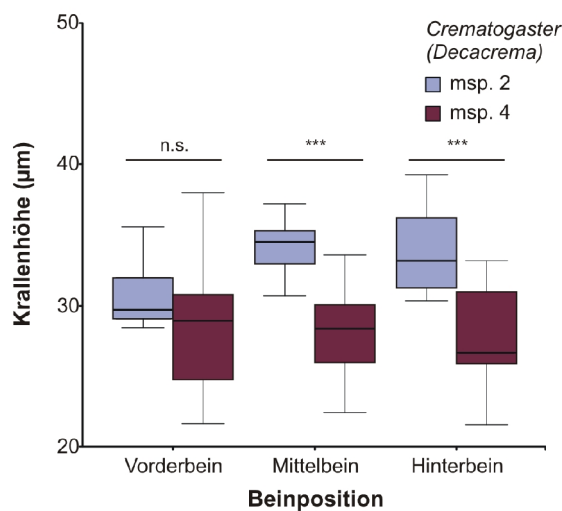


Abb. 24: Vergleich der Krallenhöhen von *Crematogaster (Decacrema)* msp. 2 und 4 der Vorder-, Mittel- und Hinterbeine.

Tab. 14 zu entnehmen ist ergeben sich, aufgrund ihrer Krallenspitzen Durchmesser, keine

signifikanten Unterschiede zwischen *Crematogaster (Decacrema)* msp. 2 und msp. 4. Die Krallenhöhen der Mittel- und Hinterbeine ergaben hingegen höchst signifikante Unterschiede zwischen diesen beiden Morphospezies (siehe Tab. 15). Die Krallenhöhen der Vorderbeine waren nicht signifikant unterschiedlich, aber eine Tendenz in diese Richtung war gegeben (siehe Abb. 24).

Wie die allgemeinen Korrelationskoeffizienten (siehe Tab. 13) ergaben, waren die restlichen Krallenparameter Krümmungsdurchmesser, Länge sowie Stärke von der Masse der Tiere abhängig. Die Datenreihen dieser Parameter waren in allen Fällen, wie Shapiro-Wilks-Tests bzw. Levene-Tests gezeigt haben, normalverteilt bzw. varianzhomogen, so daß zum interspeziesvergleich univariate Ancovas durchgeführt wurden. Es ergaben sich teilweise signifikante Unterschiede zwischen den Arten (siehe Tab. 16).

Tab. 16: Mittelwerte der gemessenen Krallenparameter für *Crematogaster (Decacrema)* msp. 2 und 4. (Rohdaten) und das jeweilige Signifikanzniveau (univariate Ancovas, univariate parametrische Ancovas für den Krümmungsdurchmesser). Die Stichprobengröße lag zwischen 13 und 15 Tieren pro Morphospezies. Die Irrtumswahrscheinlichkeit lag nach Bonferroni-Korrektur, aufgrund des multiplen Testens, bei $\alpha=0,05/3$. Die Sternchen geben das Signifikanzniveau an (* $P<0,05/3$; ** $P<0,01/3$; * $P<0,001/3$; n.s. nicht signifikant).**

Parameter	Beinposition	Mittelwerte log [μm]		F	Signifikanzniveau P	
		msp. 2	msp. 4			
Krümmungsdurchmesser	Vorderbein	1,4751	1,3640	6,0417	0,0200	n.s.
	Mittelbein	1,5521	1,4352	11,0583	$1,9650 \cdot 10^{-3}$	**
	Hinterbein	1,5244	1,4030	8,7228	$5,4345 \cdot 10^{-3}$	*
Länge	Vorderbein	1,7734	1,7069	2,2105	0,1468	n.s.
	Mittelbein	1,8234	1,7469	9,9631	$3,4698 \cdot 10^{-3}$	*
	Hinterbein	1,8445	1,7567	8,0602	$8,2823 \cdot 10^{-3}$	*
Stärke	Vorderbein	1,4863	1,4459	3,2553	0,0806	n.s.
	Mittelbein	1,5310	1,4463	0,5498	0,4638	n.s.
	Hinterbein	1,5289	1,4407	1,1455	0,2933	n.s.

Die Krallen der Mittel- und der Hinterbeine der *Crematogaster (Decacrema)*-Wachsläufer waren signifikant länger als die der -Nichtwachsläufer (siehe Abb. 26, Tab. 16). Die Krümmungsdurchmesser waren auch bei den *Crematogaster (Decacrema)*-Wachsläufern an den Mittel- und Hinterbeinen hoch signifikant bzw. signifikant größer als bei *Crematogaster (Decacrema)* msp. 4. (siehe Abb. 25, Tab. 16). Die Tendenzen der Vorderbeine gingen auch in Richtung größerer Krümmungsradien und längerer Krallen der Wachsläufer. Die Krallenstärke ergab keinen signifikanten Unterschied zwischen *Crematogaster (Decacrema)*-msp. 2 und msp. 4, obwohl die Tendenzen für alle drei Beinpositionen in Richtung stärkerer Krallen der *Crematogaster (Decacrema)*-Wachsläufer zeigten (siehe Abb. 27, Tab. 16).

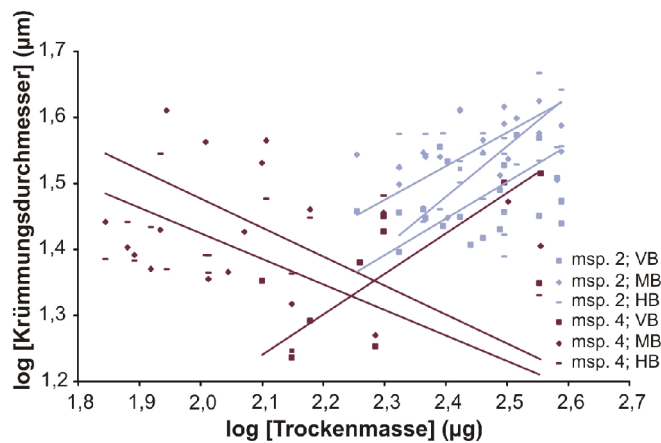


Abb. 25: Logarithmierter Krallenkrümmungsdurchmesser gegen die logarithmierten Lebendmassen von *Crematogaster (Decacrema)* mssp. 2 und 4. Die Regressionsgeraden sind nach Modell II berechnet. VB=Vorderbein; MB=Mittelbein; HB=Hinterbein.

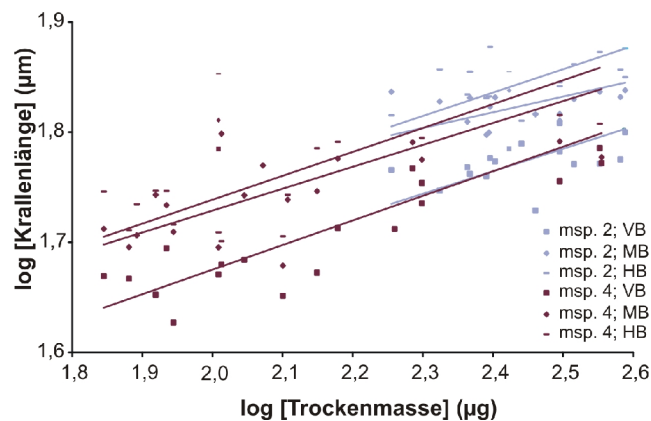


Abb. 26: Logarithmierte Krallenlängen gegen die logarithmierten Lebendmassen von *Crematogaster (Decacrema)* mssp. 2 und 4. Die Regressionsgeraden sind nach Modell II berechnet. VB=Vorderbein; MB=Mittelbein; HB=Hinterbein.

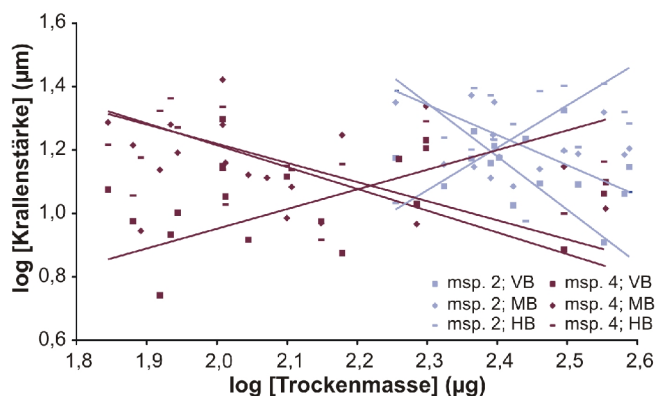


Abb. 27: Logarithmierte Krallenstärken gegen die logarithmierten Lebendmassen von *Crematogaster (Decacrema)* mssp. 2 und 4. Die Regressionsgeraden sind nach Modell II berechnet. VB=Vorderbein; MB=Mittelbein; HB=Hinterbein.

2.4.2 Beinmorphologie

Da auch die Beinlänge der Tiere, wie von Eigenbrode (1996) und Federle (1997) gezeigt und im Ergebnisteil Kapitel 2.5 hergeleitet, einen entscheidenden Einfluß auf das Wachslaufverhalten auf senkrechten Pflanzenoberflächen haben kann, wurde dieser Parameter ebenfalls morphometrisch untersucht. Für diese Untersuchung wurden zuerst Arbeiterinnen von *Crematogaster (Decacrema)*-msp. 2 (Wachsläufer) und 4 (Nichtwachsläufer) vermessen. Nachdem zwischen diesen beiden Morphospezies die ersten Unterschiede gefunden worden waren, wurden auch die übrigen Morphospezies in die morphometrischen Untersuchungen mit einbezogen (*Crematogaster (Decacrema)*-Wachsläufer=msp. 1, 2, 5, 6, 7 und 9; Nichtwachsläufer=msp. 3, 4 und 10). *Crematogaster (Decacrema)* msp. 5 erwies sich nach neueren, phylogenetischen Untersuchungen (Feldhaar, persönliche Mitteilung) als Hybrid zwischen msp. 1 und 4 und wurde zwar vermessen, aber von den Vergleichen ausgenommen.

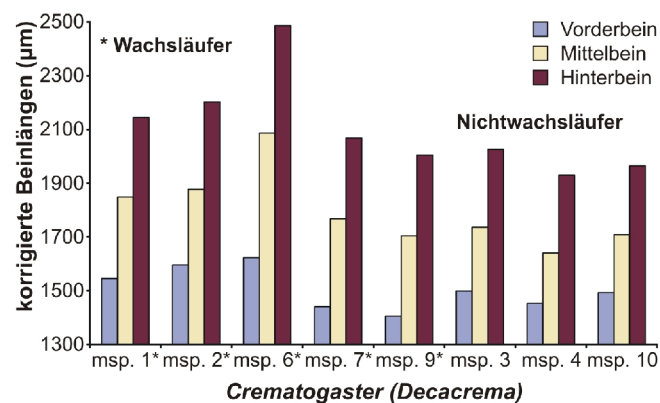


Abb. 28: Auf das Körpergewicht, mittels korrigierter Mittelwerte („adjusted means“, geschätztes Randmittel, SPSS), normierte Beinlängen (µm) gegen die jeweilige Beinposition, für *Crematogaster (Decacrema)* msp. 1, 2, 6, 7 und 9 (*Wachsläufer) und msp. 3, 4 und 10 (Nichtwachsläufer) aufgetragen

Die Größen der verschiedenen *Crematogaster (Decacrema)* Morphospezies unterschieden sich stark voneinander. Die niedrigsten Gruppenmittelwerte der Massen zeigte *Crematogaster (Decacrema)* msp. 7 mit 73 µg Ethanol-Trockenmasse (Erläuterung siehe Material und Methoden, Kapitel 2.4) und die höchsten zeigten *Crematogaster (Decacrema)* msp. 2 mit 250 µg. Die Rangkorrelationskoeffizienten nach Spearman waren für alle Beinpositionen und *Crematogaster (Decacrema)*-Morphospezies positiv und bis auf einen alle signifikant (siehe Tab. 17).

Tab. 17: Korrelation zwischen den Beinlängen der einzelnen *Crematogaster (Decacrema)*-Morphospezies und der Masse. R_s =Spearman'scher Rangkorrelationskoeffizient.; P =Signifikanz. Die Irrtumswahrscheinlichkeit lag nach Bonferroni-Korrektur, aufgrund des multiplen Testens, bei $\alpha=0,05/8$. Die Sternchen geben das Signifikanzniveau an (* $P<0,05/8$; ** $P<0,01/8$; *** $P<0,001/8$; n.s. nicht signifikant).

<i>Crematogaster (Decacrema)</i> msp.	N (Individuen)	N (Kolonien)	R_s	P		
msp. 1	36	4	0,8482	$1*10^{-6}$	***	Wachsläufer
msp. 2	49	4	0,7306	$1*10^{-6}$	***	Wachsläufer
msp. 3	29	7	0,6318	$2,3659*10^{-4}$	**	Nichtwachsläufer
msp. 4	59	7	0,6275	$1*10^{-6}$	***	Nichtwachsläufer
msp. 6	52	5	0,3495	0,0111	n.s.	Wachsläufer
msp. 7	20	2	0,8515	$1,9155*10^{-6}$	***	Wachsläufer
msp. 9	7	2	0,9643	$4,5415*10^{-4}$	**	Wachsläufer
msp. 10	23	6	0,8271	$1,1347*10^{-6}$	***	Nichtwachsläufer

Eine positive Korrelation der Beinlängen aller Beinpositionen und aller *Crematogaster (Decacrema)*-Morphospezies zu ihren jeweiligen Massen kann also als gegeben vorausgesetzt werden. Nach einem Vergleich zwölf verschiedener Ameisenspezies aus vier verschiedenen Gattungen hat Zollikofer (1994) gezeigt, daß die relative Beinlänge innerhalb einer Spezies konstant ist. Nach Zollikofer (1994) wächst die Beinlänge, bei steigender Masse der Tiere, mit einem Skalierungsexponenten von 0,33. Dies entspricht einer isometrischen Abhängigkeit eines Längenparameters von der Masse.

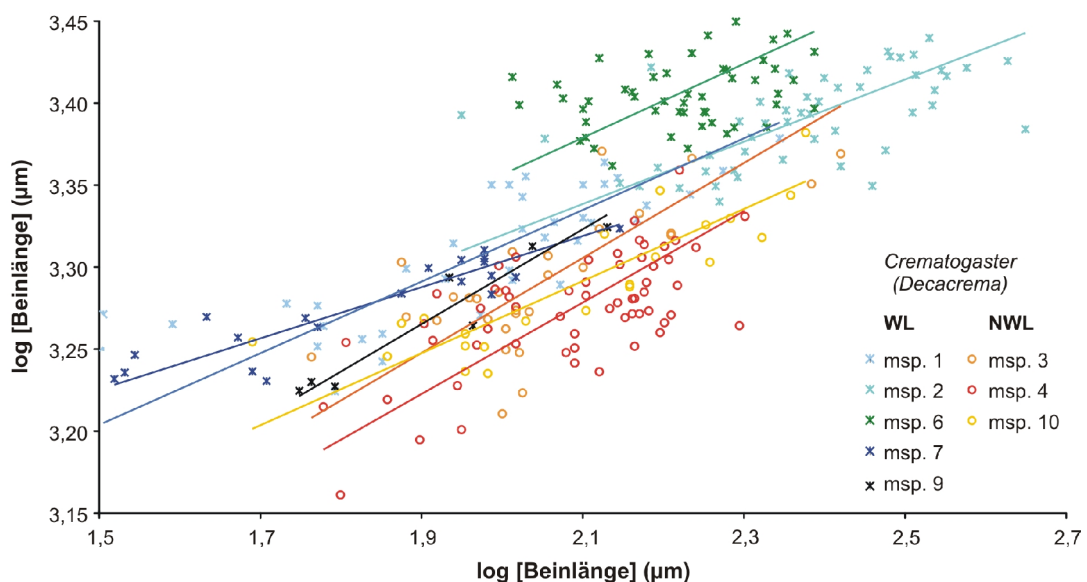


Abb. 29: Doppellogarithmische Auftragung der Hinterbeinlänge gegen die Trockenmasse verschiedener *Crematogaster (Decacrema)* Morphospezies. WL=Wachsläufer, NWL=Nichtwachsläufer

In unsere Fall lagen die Mittelwerte der Skalierungsexponenten nach Modell II für alle (*Crematogaster (Decacrema)*-Morphospezies mit 0,23 unterhalb des von Zollikofer

gemessenen Wertes, d. h. größere *Crematogaster* (*Decacrema*)-Arbeiterinnen besitzen verhältnismäßig kürzere Beine als die kleineren Vergleichstiere (t-Test: $N(\text{Regressionsgleichungen})=8$, $T=-5,617$, $P=8,0127$).

Tab. 18: Stichprobendichte, Skalierungsgleichungen und das Bestimmtheitsmaß R^2 für die doppellogarithmierten mittleren Beinlängen (Mittelwert der Längen von Vorder-, Mittel- und Hinterbeinen) gegen die Massen der acht verschiedenen *Crematogaster* (*Decacrema*)-Morphospezies. Die Skalierungsgleichungen wurden nach Modell II berechnet., da die Beinlängen sowie die Massen der Tiere zufälligen Effekten unterworfen sind.

<i>Crematogaster</i> (<i>Decacrema</i>) msp.	N (Individuen)	N (Kolonien)	Scaling Gleichung (Modell II)	Bestimm- theitsmaß R^2	
msp. 1	36	4	0,2183x+2,8763	0,6391	Wachsläufer
msp. 2	49	4	0,1898x+2,9400	0,3067	Wachsläufer
msp. 3	29	7	0,2893x+2,6980	0,5288	Nichtwachsläufer
msp. 4	59	7	0,2787x+2,6932	0,4171	Nichtwachsläufer
msp. 6	52	5	0,2255x+2,9052	0,0959	Wachsläufer
msp. 7	20	2	0,1561x+2,9912	0,8331	Wachsläufer
msp. 9	7	2	0,2199x+2,8299	0,9052	Wachsläufer
msp. 10	23	6	0,2888x+2,7164	0,7274	Nichtwachsläufer

Tab. 19: Stichprobendichte, angepaßte Mittelwerte („adjusted means“) und die jeweiligen Standardfehler für die acht verschiedenen *Crematogaster* (*Decacrema*)-Morphospezies.

<i>Crematogaster</i> (<i>Decacrema</i>) msp.	N (Individuen)	angepaßte Mittelwerte (μm)			Standardfehler		
		FL	ML	HL	FL	ML	HL
msp. 1	36	1541,47	1844,47	2138,28	15,74	18,94	22,22
msp. 2	49	1635,26	1926,27	2262,65	17,14	20,62	24,19
msp. 3	29	1499,93	1736,25	2026,24	16,97	20,41	23,95
msp. 4	59	1456,39	1643,20	1933,53	11,93	14,35	16,83
msp. 6	52	1639,08	2106,62	2509,86	12,66	15,23	17,87
msp. 7	20	1427,78	1751,47	2047,37	21,79	26,21	30,75
msp. 9	7	1396,03	1692,84	1989,96	34,60	41,62	48,83
msp. 10	23	1498,19	1714,68	1971,71	18,74	22,54	26,44

Um die quantitativen Beinlängenunterschiede der einzelnen Morphospezies, trotz der Massenunterschiede vergleichbar zu machen, wurden die angepaßten Mittelwerte („adjusted means“) (siehe Abb. 28, Tab. 19) berechnet. Die Ergebnisse zeigten, daß die Hinterbeine aller gemittelten Wachsläufer um 11% länger waren als die der Nichtwachsläufer (siehe Abb. 28). Die quantitative Morphometrie ergab eine starke interspezifische Variation der Beinlänge. Wie aus Abb. 29 ersichtlich ist, lassen sich die beiden funktionellen Gruppen, Nichtwachsläufer und Wachsläufer, durch die doppellogarithmische Auftragung der

Beinlängen gegen die Massen weitgehend auftrennen. Die Regressionsgeraden der drei Nichtwachsläufer (*Crematogaster (Decacrema)* msp. 3, 4 und 10) lagen nach einer doppellogarithmischen Auftragung der Beinlängen gegen die Massen unterhalb derer der Wachsläufer (*Crematogaster (Decacrema)* msp. 1, 2, 6, 7 und 9). Von *Crematogaster (Decacrema)* msp. 7 und 9 standen 20 bzw. sieben Individuen, aus nur zwei Kolonien, zur Verfügung. Diese wurden der Vollständigkeit halber, aber aufgrund der geringen Stichprobendichte, unter Vorbehalt in die Vergleiche einbezogen.

Da die Datenreihen nicht durchgängig normalverteilt vorlagen und die Durchführung von Levene-Tests Varianzinhomogenität der Daten ergab, wurden zum Interspeziesvergleich Rang-Ancovas für alle drei Beinpositionen (Vorder-, Mittel- und Hinterbeine), mit den Rängen der Masse als Kovariate, durchgeführt (Conover und Iman, 1981; Zimmerman und Zumbo, 1993). Parallel wurden herkömmliche Ancovas berechnet. Alle drei durchgeführten Ancovas, sowie die Rang-Ancovas ergaben höchst signifikante Unterschiede innerhalb der Gruppen (siehe Tab. 20, Tab. 21, Tab. 22, Tab. 23, Tab. 24, Tab. 25). Anschließend wurden Scheffé-Gruppierungen der Morphospezies in homogene Gruppen vorgenommen. Die Gruppen wurden aufgrund der resultierenden Signifikanzen eingeteilt. Die Verteilungsmuster der homogenen Gruppen der Rang-Ancovas waren ähnlich derer der herkömmlichen Ancovas (siehe Tab. 20, Tab. 21, Tab. 22, Tab. 23, Tab. 24, Tab. 25). Die durchgeführten Ancovas für die Vorder-, Mittel- und Hinterbeine ergaben leicht abweichende Gruppeneinteilungen für die acht Morphospezies. Anhand der Hinterbeinlängen ergab sich die stärkste Auftrennung der beiden funktionellen Gruppen Wachsläufer und Nichtwachsläufer. Dies lag daran, daß der Beinlängenunterschied an den Hinterbeinen auch am größten war. (*Crematogaster (Decacrema)* msp. 7 und 9 wurden durch die homogenen Gruppen nach Scheffé der Gruppe der Nichtwachsläufer zugeteilt. Für beide Morphospezies standen, wie schon eingangs erwähnt, nur wenige Individuen aus nur zwei Kolonien zur Verfügung (siehe Tab. 18). Die geringe Stichprobendichte kann hier zu diesem Effekt geführt haben. Alle anderen hier untersuchten *Crematogaster (Decacrema)* Morphospezies ließen sich allein aufgrund ihrer Beinlängen in die funktionellen Gruppen Wachsläufer und Nichtwachsläufer einteilen. Zudem zeigen die Ergebnisse durchgängig, daß Wachsläufer längere Beine als Nichtwachsläufer besitzen.

Tab. 20: Rang-Ancova mit den morphometrischen Ergebnissen der Vorderbeinlängen, Gewicht der Tiere als Kovariate ($df=7$, $F=21,5055$, $P=6,4080 \cdot 10^{-23}$). Einteilung in homogene Gruppen, mittels Scheffé-post hoc-Tests. Die Gruppen wurden auf dem 5%-Niveau getrennt.

<i>Crematogaster</i> (<i>Decacrema</i>)	Mittlerer Rang	Vorderbeine				
		a	b	c	d	e
msp. 9	50,0000	a	b			
msp. 7	51,2750	a				
msp. 4	101,6271		b	c		
msp. 3	119,4138			c		
msp. 10	128,4130			c		
msp. 1	128,6111			c		
msp. 6	221,7788				d	
msp. 2	255,3776					e

Tab. 21: Rang-Ancova mit den morphometrischen Ergebnissen der Mittelbeinlängen, Gewicht der Tiere als Kovariate ($df=7$, $F=55,7788$, $P=1,1613 \cdot 10^{-48}$). Einteilung in homogene Gruppen, mittels Scheffé-post hoc-Tests. Die Gruppen wurden auf dem 5%-Niveau getrennt.

<i>Crematogaster</i> (<i>Decacrema</i>)	Mittlerer Rang	Mittelbeine		
		a	b	c
msp. 9	69,2143	a	b	
msp. 4	81,2034	a		
msp. 7	86,8500	a		
msp. 10	108,6957	a	b	
msp. 3	112,1207	a	b	
msp. 1	137,9167		b	
msp. 2	238,5510			c
msp. 6	249,6731			c

Tab. 22: Rang-Ancova mit den morphometrischen Ergebnissen der Hinterbeinlängen, Gewicht der Tiere als Kovariate ($df=7$, $F=57,0285$, $P=2,0413 \cdot 10^{-49}$). Einteilung in homogene Gruppen, mittels Scheffé-post hoc-Tests. Die Gruppen wurden auf dem 5%-Niveau getrennt.

<i>Crematogaster</i> (<i>Decacrema</i>)	Mittlerer Rang	Hinterbeine		
		a	b	c
msp. 9	76,5000	a	b	
msp. 4	86,8983	a		
msp. 7	87,7250	a	b	
msp. 10	98,8913	a	b	
msp. 3	107,7586	a	b	
msp. 1	132,4583		b	
msp. 2	235,2551			c
msp. 6	254,2981			c

Tab. 23: Herkömmliche Ancova für parametrische Daten mit den morphometrischen Ergebnissen der Vorderbeinlängen, Gewicht der als Kovariate ($df=7$, $F=22.4885$, $P=7,7699 \cdot 10^{-24}$). Einteilung in homogene Gruppen, mittels Scheffé-post hoc-Tests. Die Gruppen wurden auf dem 5%-Niveau getrennt. In der zweiten Spalte sind die Mittelwerte der logarithmierten Rohdaten angegeben.

<i>Crematogaster</i> (<i>Decacrema</i>)	Mittelwert	Vorderbeine			
		a	b	c	d
msp. 9	3,1129	a			
msp. 7	3,1180	a			
msp. 4	3,1519		b		
msp. 3	3,1617		b		
msp. 1	3,1683		b		
msp. 10	3,1687		b		
msp. 6	3,2231			c	
msp. 2	3,2502				d

Tab. 24: Herkömmliche Ancova für parametrische Daten mit den morphometrischen Ergebnissen der Mittelbeinlängen, Gewicht der Tiere als Kovariate ($df=7$, $F=75,0801$, $P=2,3580 \cdot 10^{-59}$). Einteilung in homogene Gruppen, mittels Scheffé-post hoc-Tests. Die Gruppen wurden auf dem 5%-Niveau getrennt. In der zweiten Spalte sind die Mittelwerte der logarithmierten Rohdaten angegeben.

<i>Crematogaster</i> (<i>Decacrema</i>)	Mittelwert	Mittelbeine		
		a	b	c
msp. 9	3,1957	a		
msp. 4	3,2036	a		
msp. 7	3,2085	a		
msp. 3	3,2234	a		
msp. 10	3,2261	a	b	
msp. 1	3,2447		b	
msp. 2	3,3214		b	c
msp. 6	3,3304			c

Tab. 25: Herkömmliche Ancova für parametrische Daten mit den morphometrischen Ergebnissen der Hinterbeinlängen, Gewicht der Tiere als Kovariate ($df=7$, $F=85,8411$, $P=1,4726 \cdot 10^{-64}$). Einteilung in homogene Gruppen, mittels Scheffé-post hoc-Tests. Die Gruppen wurden auf dem 5%-Niveau getrennt. In der zweiten Spalte sind die Mittelwerte der logarithmierten Rohdaten angegeben.

<i>Crematogaster</i> (<i>Decacrema</i>)	Mittelwert	Hinterbeine		
		a	b	c
msp. 9	3,2657	a		
msp. 4	3,2746	a		
msp. 7	3,2760	a		
msp. 10	3,2873	a	b	
msp. 3	3,2913	a	b	
msp. 1	3,3097		b	
msp. 2	3,3912			c
msp. 6	3,4069			c

2.5 Vorteile längerer Beine

Aus der nachgewiesenen Langbeinigkeit wachslaufender *Crematogaster (Decacrema)*-Morphospezies können zwei mechanische Vorteile für senkrecht kletternde Tiere entstehen.

1. Tiere mit längeren Vorder- und Hinterbeinen, können diese längs der Körperachse weiter abspreizen und haben, bei gleichem Abstand des Schwerpunkts zur Astoberfläche, einen potentiell größeren Hebelarm als kurzbeinigere Tiere. Hierdurch können sie die senkrecht auf die Vorderbeine wirkende Ablösekraft $-F_{\perp}$ reduzieren (siehe Abb. 30 A.).
2. Tiere mit längeren Beinen können durch weiteres Umgreifen des Astes größere Normalkräfte F_{\perp} generieren (siehe Abb. 30 B.).

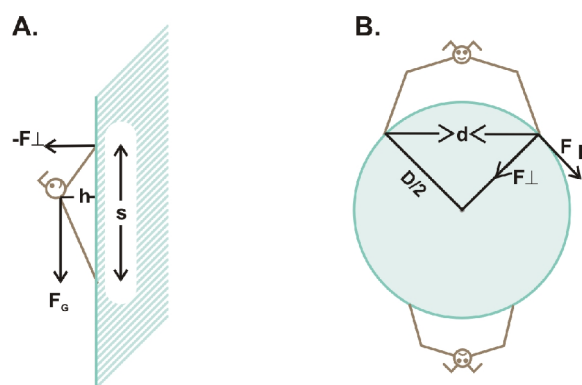


Abb. 30: Vereinfachte Zweibeinmodelle von senkrecht kletternden Ameisen. A.) Laterale Ansicht B.) Astquerschnitt. (F_{\perp} =Normalkraft, F_{\parallel} =Parallelkraft, F_G =Gewichtskraft, h =Abstand des Körperschwerpunktes zur Astoberfläche, s =Abstand zwischen Vorder- Hintertarsen, d =Abstand der Tarsen eines Beinpaars zueinander)

Insekten die senkrechte Äste hochklettern, können durch das Zusammendrücken der Beinpaare die Normalkraft F_{\perp} vergrößern. Damit steigt aber gleichzeitig die parallel zur Astoberfläche wirkende Scherkraft F_{\parallel} an. Auf größeren Astdurchmessern kann dies zum Rutschen der Tarsen führen. Auf planen Oberflächen, deren Krümmungsradius als unendlich anzusehen ist, ist es, falls die Krallen keinen funktionellen Einfluß auf die Haftung ausüben, somit mechanisch nicht mehr sinnvoll sein, die Beinpaare lateral weiter voneinander abzuspreizen. Das Verhältnis von Scherkraft F_{\parallel} zu Normalkraft F_{\perp} hängt von dem Abstand der Beine zueinander, sowie dem Astdurchmesser D ab (siehe Gleichung (5)).

$$\frac{F_{\parallel}}{F_{\perp}} = \sqrt{\frac{(D)^2}{d} - 1} \quad \text{Gleichung (5)}$$

Um ein Rutschen zu vermeiden, darf das Verhältnis von Parallel- zu Normalkraft den statischen Reibungskoeffizienten μ nicht überschreiten.

$$\sqrt{\frac{(D)^2}{d}} - 1 < \mu \text{ und damit } d > \frac{D}{\sqrt{\mu^2 + 1}} \quad \text{Gleichung (6)}$$

Wenn Ameisen mit einem typischen statischen Reibungskoeffizienten von $\mu < 1$ an der Astoberfläche haften, geht aus Gleichung (6) hervor, daß die Ameisen ohne Einfluß von Adhäsionskräften nur ihre Haftung verstärken können, wenn sie mit $d > 0,71$ um den Ast herumgreifen. Die Beine müssen also mindestens ein Viertel des Stammumfangs umspannen. Tiere die sich mit ihren Krallen an Oberflächenunebenheiten festhalten, generieren eine neue Kontaktfläche und so können sie sich auch in dem Fall wenn $d < 0,71$ ist auf den Ästen halten (Cartmill, 1985). Durch das Eintauchen ihrer Krallen könnten die Tiere auf beliebig gekrümmten und sogar planen, senkrechten Oberflächen Halt finden.

Ein weiterer Vorteil längerer Beine entsteht durch einen potentiell größeren Abstand zwischen Vorder- und Hinterbeinen. Während des Aufwärtskletterns der Tiere wirkt eine Hebelkraft auf die Vorderbeine und zieht diese vom Ast weg. Diese Kraft ist von dem Abstand des Massenschwerpunktes der Ameise zum Ast (h) und von dem Abstand zwischen Vorder- und Hinterbeinen (s) abhängig (siehe Abb. 30 A. und Gleichung (7)).

$$F_{\perp} = \frac{h * F_G}{s} \quad \text{Gleichung (7)}$$

Je länger die Beine eines aufwärts kletternden Tieres sind, und je größer die Tiere ihren Vorder- Hinterbeinabstand einstellen, desto kleiner wird die Kraft, die die Vorderbeine von der Oberfläche weghebelt. Der gleiche Effekt wird durch eine Annäherung des Körperschwerpunktes an die Astoberfläche erzielt.

2.6 Vergleichende kinematische Untersuchungen

2.6.1 Vergleichende kinematische Untersuchungen auf zylindrischen, vertikalen Oberflächen

2.6.1.1 Abstände der Tarsusaufsetzpunkte

Da sich anhand der Kraftmessungen kein Unterschied zwischen wachslaufenden und nichtwachslaufenden *Crematogaster (Decacrema)*-Spezies fand, läßt sich schließen, daß die

Wachslauffähigkeit auf lokomotorische Anpassungen begründet ist. Im Rahmen der folgenden, kinematischen Untersuchungen wurde untersucht, ob die morphometrisch gefundene Langbeinigkeit der Wachsläufer tatsächlich bei der Lokomotion auf senkrechten, rutschigen Oberflächen eine biomechanisch wichtige Rolle spielt. Hierfür wurde das Klettern einer wachslaufenden und einer nichtwachslaufenden *Crematogaster (Decacrema)*-Spezies (msp. 2 und msp. 4) auf wachsbereiften *Macaranga hypoleuca*-Sproßachsen und vergleichend auf Glasstäben ähnlichen Durchmessers, von zwei im 90° Winkel zueinander orientierten; synchronisierten Hochgeschwindigkeits-Kameras aufgenommen. Dadurch, daß die Tiere immer nach oben kletterten und selten die Laufrichtung änderten, wurden die Aufnahmen jeweils einer lateralen und einer synchronen, dorsalen Ansicht möglich. Um Schrittparameter und Körperstellung zu analysieren, wurden die Schrittpositionen und die Körperkoordinaten mittels einer MATLAB®-Routine digitalisiert, analysiert und gefiltert (siehe Material und Methoden, Kapitel 2.5).

Bei Wachsläufern und Nichtwachsläufern wichen die Schrittmuster auf Glas und auf wachsbereiften *Macaranga*-Ästen stark ab (siehe Abb. 31). Die Ameisen kletterten schneller auf den Glasstäben und zeigten den für Insekten typischen Dreifußgang. *Crematogaster (Decacrema)* msp. 2 bewegten sich auf den Glasoberflächen signifikant schneller und mit einer geringeren Aufsetzzeit fort, als auf den wachsbereiften *Macaranga hypoleuca*-Oberflächen (siehe Abb. 32, Tab. 26). Auf den wachsbereiften Ästen hingegen bewegten sich die Tiere langsamer und zeigten ein „sichereres“ Schrittmuster, d. h. es befanden sich stets mehr gleichzeitig Beine in Oberflächenkontakt (siehe Abb. 32, Tab. 26).

Tab. 26: Ergebnisse der Vergleiche der relativen Aufsetzzeiten und Laufgeschwindigkeiten zu unterschiedlichen Bedingungen. Da die Shapiro-Wilks-Tests keine Normalverteilung der Daten ergaben wurden Mann-Whitney-U Tests für unabhängige Stichproben durchgeführt.

	Bedingungen		U-Wert	P
<i>Crematogaster (Decacrema)</i>	msp. 2			
Lafoberfläche	Glas	wachsbereift		
rel. Aufsetzzeit	0,7443	0,8807	52	5,3568*10 ⁻⁶
Geschwindigkeit (mm/sec)	11,4971	2,1501	13	7,9155*10 ⁻⁸
<i>Crematogaster (Decacrema)</i>	msp. 2	msp. 4		
Lafoberfläche	wachsbereift			
rel. Aufsetzzeit	0,8807	0,9340	102	1,2538*10 ⁻⁴
Geschwindigkeit (mm/sec)	2,1501	0,5342	67	8,6748*10 ⁻⁶

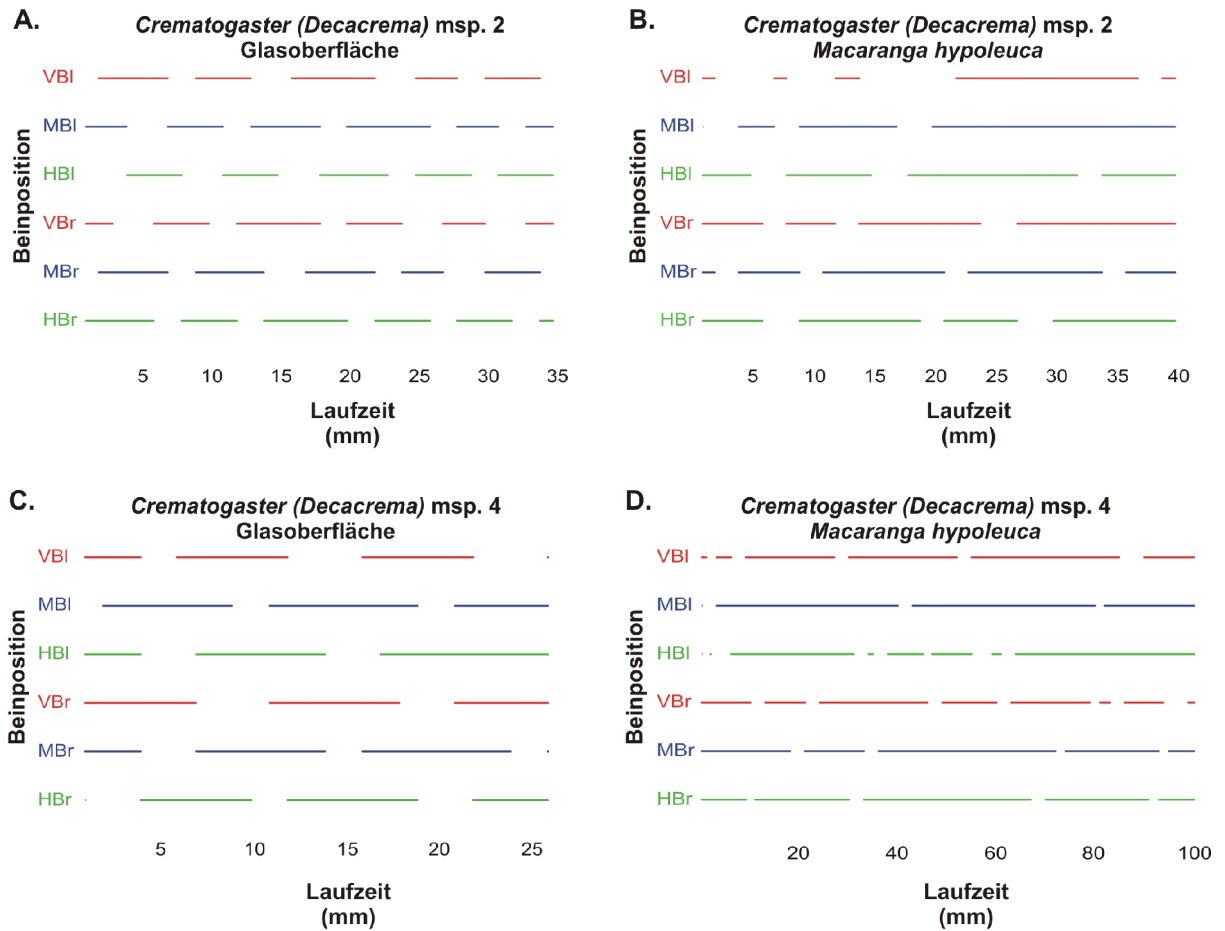


Abb. 31: Schrittmuster von *Crematogaster (Decacrema)* mssp. 2 und 4 auf verschiedenen Oberflächen: *Crematogaster (Decacrema)* msp. 2 auf A.) Glasstäben, B.) *Macaranga hypoleuca*-Ästen und *Crematogaster (Decacrema)* msp. 4 auf C.) Glasstäben, D.) *Macaranga hypoleuca*-Ästen. (VB=Vorderbein, MB=Mittelbein, HB=Hinterbein, l=links, r=rechts). Die Linienmuster markieren die Beinpositionen mit Oberflächenkontakt, wogegen die Linienunterbrechungen die Schwungphasen der Beine angeben.

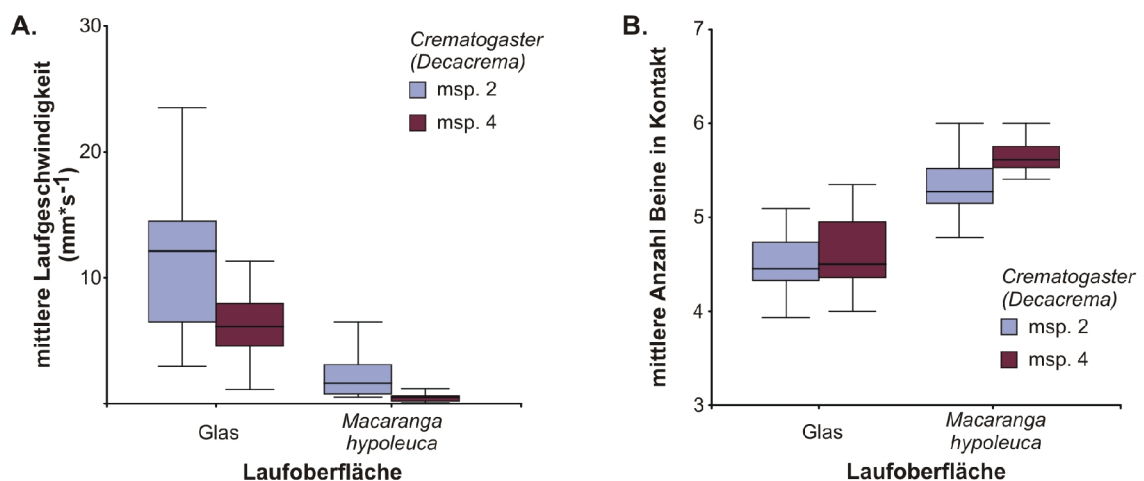


Abb. 32: Kinematikparameter von *Crematogaster (Decacrema)* mssp. 2 und 4 auf senkrechten Glas- sowie *Macaranga hypoleuca*-Oberflächen. A.) Mittlere Laufgeschwindigkeit B.) Mittlere Anzahl von Beinen in Oberflächenkontakt.

Während des Wachslaufens wurden die Vorderbeine typischerweise mit einer höheren Frequenz auf die Oberfläche aufgesetzt (*Crematogaster (Decacrema)* msp. 2 Mittelwert (Schrittfrequenz)= $6,6 \text{ sec}^{-1} \pm 4,72$) als die Mittel- bzw. Hinterbeine (Mittelwert (Schrittfrequenz)= $1,7 \text{ sec}^{-1} \pm 1,41$, bzw. Mittelwert (Schrittfrequenz)= $2,1 \text{ sec}^{-1} \pm 1,62$). Die Ameisen setzten die Vorderbeine wiederholt auf die Oberfläche und zogen sie im Anschluß zur Körperachse, bevor sie einen weiteren Vorwärtsschritt machten. Dieses Verhalten dient wahrscheinlich dazu, Stellen auf der wachsbereiften Oberfläche zu finden, auf denen eine ausreichende Haftung für den folgenden Schrittzzyklus gewährleistet ist. *Crematogaster (Decacrema)* msp. 2 Wachsläufer kletterten schneller auf den wachsbereiften *Macaranga hypoleuca* Ästen als msp. 4 (zweiseitiger U-Test; $N(\textit{Crematogaster (Decacrema) msp. 2})=23$; $N(\textit{Crematogaster (Decacrema) msp. 4})=24$; $U=67,0$; $P < 0,001$). Sie erzielten auch einen größeren Lauferfolg auf diesen Oberflächen (siehe Ergebnisteil, Kapitel 2.1). *Crematogaster (Decacrema)* msp. 2 waren auf den wachsbereiften *Macaranga hypoleuca*-Oberflächen nicht nur schneller, sondern bewegten sich geradliniger astaufwärts, wogegen *Crematogaster (Decacrema)* msp. 4 häufiger die Laufrichtung wechselten. Die Nichtwachsläufer stoppten häufig die Laufsequenzen, blieben auf den wachsbereiften Oberflächen stehen und putzten ausgiebig ihre Vorderbeine und die Antennen. Die Wachsläufer hingegen zeigten auf beiden Laufoberflächen ein kontinuierlich, stereotypes Laufverhalten, wie z. B. auch den Schrittmustern zu entnehmen ist. Sie änderten selten bis nie ihre Laufrichtung und auch die Geschwindigkeit des Laufes blieb relativ konstant. Um auszuschließen, daß bei den folgenden Beinabstandsvergleichen größenabhängige Faktoren und nicht funktionell bedingte Faktoren bewertet werden, wurden die jeweiligen Abstände der Tarsusaufsetzpunkte (siehe Material und Methoden, Kapitel 2.5) auf die vorher vermessenen Beinlängen normiert. Dies geschah indem sie durch die zweifache morphometrisch bestimmte Beinlänge des jeweiligen Beinpaars dividiert wurden. Die relativen Abstände der tarsalen Aufsetzpunkte von Vorder- und Hinterbeinen wurden in vertikaler Richtung gemessen und ergaben keinen signifikanten Unterschied zwischen Wachsläufern und Nichtwachsläufern (siehe Abb. 34). Zur besseren Abschätzung des effektiven Hebelarms wurden darum die Abstände der Tarsusaufsetzpunkte aller drei Beinpositionen relativ zur Pronotumbreite, als Körperlängenvariable, verrechnet.

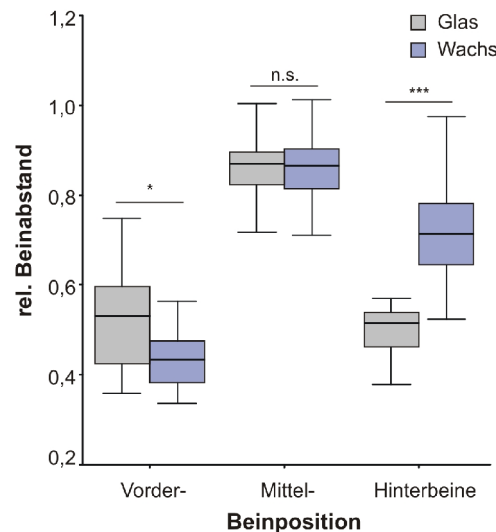


Abb. 33: Kinematik des Wachslaufens von *Crematogaster (Decacrema)* msp. 2 auf senkrechten Glasstäben und *Macaranga hypoleuca*-Ästen gleichen Durchmessers. Der relative Abstand der Tarsusaufsetzpunkte gibt den während der Kinematik gemessenen Abstand relativ zu den morphometrisch gemessenen Beinlängen an. Die lateralen Abstände der Tarsusaufsetzpunkte zwischen Vorder-, Mittel- und Hinterbeinen wurden tangential zum Stamm gemessen. Jeder Einzelwert repräsentiert den mittleren Abstand einer Laufsequenz.

Die Abstände ihrer Tarsusaufsetzpunkte von *Crematogaster (Decacrema)* msp. 2 und 4 variieren abhängig von der Beschaffenheit der Laufoberfläche. Abbildung Abb. 33 zeigt am Beispiel von *Crematogaster (Decacrema)* msp. 2, daß bei der Lokomotion auf den *Macaranga*-Ästen, im Vergleich zu den Glasoberflächen, die Aufsetzabstände der Vorder- und der Hinterbeine signifikant vergrößert wurden (siehe Tab. 27), während sich die Mittelbeinabstände nicht signifikant verringerten.

Tab. 27: Vergleiche der Abstände der Tarsusaufsetzpunkte von *Crematogaster (Decacrema)* msp. 2 und msp. 4 während der Lokomotion auf wachsbereiften Oberflächen versus Glasoberflächen. Mann-Whitney-U Tests für unabhängige Stichproben. Abstände der Tarsusaufsetzpunkte von Vorder-, Mittel- und Hinterbeinen mit zwei multipliziert und relativ zu den morphometrisch bestimmten Beinlängen gerechnet. Der Abstand der Aufsetzpunkte von Vorder- und Hinterbeinen relativ zur Pronotumbreite. Die Irrtumswahrscheinlichkeit lag nach Bonferroni-Korrektur, aufgrund des multiplen Testens, bei $\alpha=0,05/4$. Die Sternchen geben das Signifikanzniveau an (* $P<0,05/4$; ** $P<0,01/4$; *** $P<0,001/4$; n.s. nicht signifikant).

<i>Crematogaster (Decacrema)</i>	relativer Abstand	N (Glas)	N (<i>M. hyp.</i>)	U-Wert	P	
msp. 2	Vorderbeinabstand	19	24	122	$9,5333 \cdot 10^{-3}$	*
	Mittelbeinabstand	20	24	235	0,9062	n.s.
	Hinterbeinabstand	21	24	10	$3,6772 \cdot 10^{-8}$	***
	Abstand Vorder- zu Hinterbeinen	21	23	99	$8,1305 \cdot 10^{-4}$	**
msp. 4	Vorderbeinabstand	19	24	41	$4,7985 \cdot 10^{-6}$	***
	Mittelbeinabstand	19	24	126	$1,261 \cdot 10^{-2}$	n.s.
	Hinterbeinabstand	9	24	121	$8,8740 \cdot 10^{-3}$	*
	Abstand Vorder- zu Hinterbeinen	19	24	52	$1,6745 \cdot 10^{-5}$	***

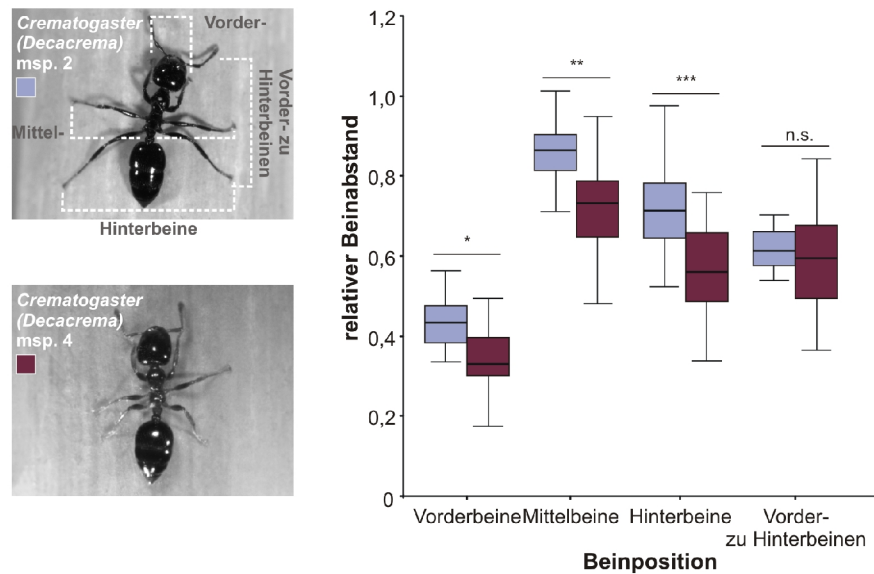


Abb. 34: Kinematik des Wachslaufens von *Crematogaster (Decacrema)* mssp. 2 und 4 auf senkrechten *Macaranga hypoleuca*-Ästen. Der relative Abstand der Tarsusaufsetzpunkte gibt den während der Kinematik gemessenen Abstand relativ zu den morphometrisch gemessenen Beinlängen an. Die lateralen Abstände zwischen Vorder-, Mittel- und Hinterbeinen wurden tangential zum Stamm gemessen, während der Abstand der Tarsusaufsetzpunkte von Vorder- zu Hinterbeinen parallel zum Ast gemessen wurde. Jeder Einzelwert repräsentiert den mittleren Abstand einer Laufsequenz.

Tab. 28: Vergleiche der Abstände der Tarsusaufsetzpunkte von *Crematogaster (Decacrema)* msp. 2 versus msp. 4 während der Lokomotion auf wachsbereiften Oberflächen oder Glasoberflächen. Mann-Whitney-U Tests für unabhängige Stichproben. Die Abstände der Tarsusaufsetzpunkte von Vorder-, Mittel- und Hinterbeinen wurden mit zwei multipliziert und relativ zu den morphometrisch bestimmten Beinlängen gerechnet. Der Abstand der Aufsetzpunkte von Vorder- und Hinterbeinen wurde relativ zu der Pronotumbreite verrechnet. Die Irrtumswahrscheinlichkeit lag nach Bonferroni-Korrektur, aufgrund des multiplen Testens, bei $\alpha=0,05/4$. Die Sternchen geben das Signifikanzniveau an (* $P<0,05/4$; ** $P<0,01/4$; *** $P<0,001/4$; n.s. nicht signifikant).

Laufoberfläche	relativer Abstand	N (msp. 2)	N (msp. 4)	U-Wert	P	
Glas	Vorderbeinabstand	19	19	170	0,7729	n.s.
	Mittelbeinabstand	20	19	141	0,1749	n.s.
	Hinterbeinabstand	21	19	162	0,3200	n.s.
	Abstand von Vorder- zu Hinterbeinen	21	19	151	0,1959	n.s.
<i>Macaranga hypoleuca</i>	Vorderbeinabstand	24	24	145	$3,1921 \cdot 10^{-3}$	*
	Mittelbeinabstand	24	24	116	$3,9027 \cdot 10^{-4}$	**
	Hinterbeinabstand	24	24	104	$1,4823 \cdot 10^{-4}$	***
	Abstand von Vorder- zu Hinterbeinen	23	24	158	$1,203 \cdot 10^{-2}$	*

Im interspezifischen Vergleich unterschieden sich auf den wachsbereiften *Macaranga hypoleuca*-Oberflächen die senkrecht zu dem Ast gemessenen relativen Abstände der Aufsetzpunkte von Vorder-, Mittel- und Hinterbeinen. *Crematogaster (Decacrema)* msp. 2 umspannten die wachsbereiften Versuchsäste signifikant weiter mit den Beinen aller

Beinpositionen (siehe Abb. 34, Tab. 28). Dieses Ergebnis zeigt, daß *Crematogaster (Decacrema)* msp. 2-Wachsläufer nicht nur längere Beine haben (siehe Ergebnisteil, Kapitel 2.4.2), sondern diese auf wachsbereiften Oberflächen tatsächlich weiter abspreizen als die untersuchten Nichtwachsläufer. Beide Ergebnisse in Kombination weisen darauf hin, daß längere Beine eine funktionelle Bedeutung für die Wachslauffähigkeit haben.

Der Median des Abstandes zwischen Vorder- und Hinterbeinen relativ zur Pronotumbreite war für *Crematogaster (Decacrema)* msp. 2 auf wachsbereiften Oberflächen mit 5,79 signifikant größer als für msp. 4 mit 5,42 (siehe Tab. 28, Abb. 35). *Crematogaster (Decacrema)* msp. 2 Wachsläufer verfügten damit, auf den wachsbereiften *Macaranga hypoleuca*-Oberflächen, über einen längeren Hebelarm und erreichten dadurch einen mechanischen Vorteil. Auf den Glasoberflächen zeigte sich kein signifikanter Unterschied des Abstandes der Vorder- und Hinterbeine.

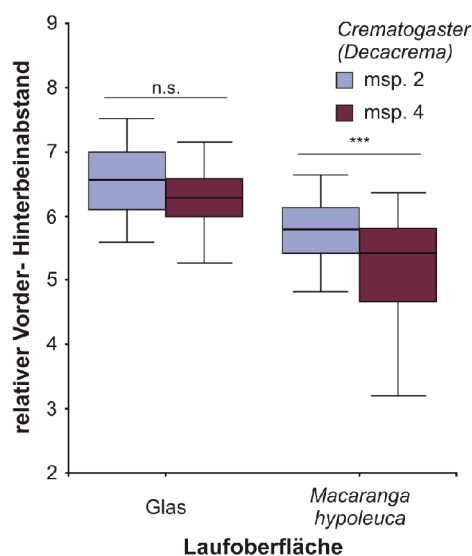


Abb. 35: Kinematik des Wachslaufens von *Crematogaster (Decacrema)* mssp. 2 und 4 auf senkrechten *Macaranga hypoleuca*-Ästen (Mittelwert Astdurchmesser (*Macaranga hypoleuca*): 9,2 mm) und Glasstäben. Der relative Abstand der Tarsusaufsetzpunkte von Vorder-, Hinterbeinen, gibt den während der Kinematik gemessenen Abstand relativ zur gemessenen Pronotumbreite an. Der Abstand wurde parallel zum Ast gemessen. Jeder Einzelwert repräsentiert den mittleren Abstand einer Laufsequenz.

Wie die Untersuchungen der Tarsusaufsetzpunkte der *Crematogaster (Decacrema)* msp. 2-Wachsläufer auf den beiden Versuchsoberflächen zeigten, wurden die Aufsetzpunkte der Vorder- und der Mittelbeine systematisch und gezielt der jeweiligen Laufoberfläche angepaßt, indem die Beine signifikant weiter abgespreizt wurden. Zudem spreizten die Wachsläufer ihre Beine auf beiden Oberflächen weiter ab, als die untersuchten Nichtwachsläufer. In Kombination mit den morphometrisch gefundenen längeren Beinen erzielten die wachslaufenden *Crematogaster (Decacrema)*-Ameisen somit einen mechanischen Vorteil.

2.6.1.2 Abstände der Köperschwerpunkte

Wie im Ergebnisteil, Kapitel 2.5 dargelegt, kann unter anderem durch einen verringerten Abstand des Massenschwerpunktes aufwärts kletternder Ameisen die Kraft verringert werden mit der die Vorderbeine von der Lafoberfläche abgehoben werden. Hierdurch stabilisiert sich das Tier auf der Lafoberflächen und die Lokomotion wird vereinfacht.

Zur Bestimmung des exakten Laufes der Tiere entlang der Astachse und der Lage der drei Köperschwerpunkte während der Läufe auf verschiedenen Oberflächen wurden laterale Highspeed-Aufnahmen gemacht. Die übliche Bestimmung eines Massenschwerpunktes mittels mehrmaligen Aufhängens war aufgrund der schwierigen Präparation der Ameisenkörper und der geringen Größe der Tiere (Mittelwert (Masse (*Crematogaster* (*Decacrema*) msp. 2=905 μg ; msp. 4=516 μg)) bis dato nicht möglich. Im Rahmen unserer Schwerpunktsbestimmungen wurden die Schwerpunkte der Einzelsegmente (Kopf, Thorax und Gaster) durch die jeweiligen Zentroide aus der Lateralansicht angenähert. Hierfür wurde angenommen, daß die Dichte an allen Stellen der hier untersuchten Strukturen gleich ist. Die Ergebnisse dieser Auswertungen zeigten, daß sowohl *Crematogaster* (*Decacrema*) msp. 2 und als auch msp. 4 beim Klettern auf wachsbereiften *Macaranga hypoleuca*-Ästen, im Vergleich zu der Lokomotion auf Glasstäben, ihre Köperschwerpunkte signifikant an die Astachse näherten. Um die Ergebnisse unabhängig von den unterschiedlichen Körpergrößen von Wachsläufern und Nichtwachsläufern darstellen zu können, wurde durch die Pronotumbreite, als Körperlängenvariable, dividiert.

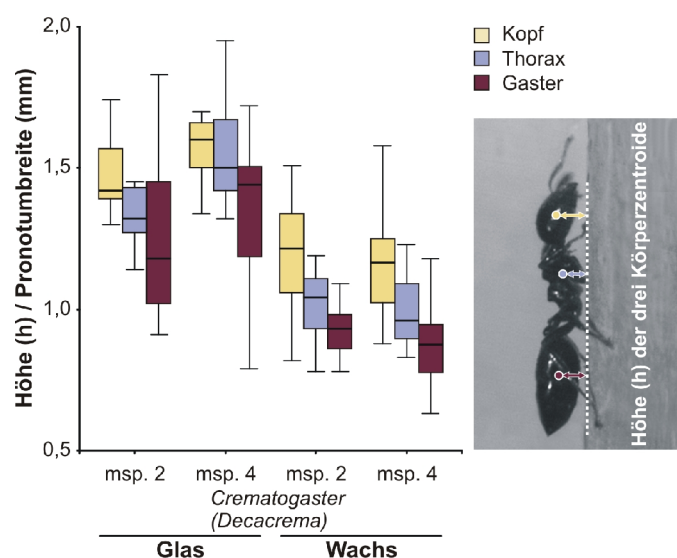


Abb. 36: Relativer Abstand der Kopf-, Thorax- und Gasterschwerpunkte zur Astoberfläche. *Crematogaster* (*Decacrema*) mssp. 2 und 4 vergleichend gegenübergestellt. Versuchsoberflächen: senkrechte Glasstäbe und *Macaranga hypoleuca*-Äste. Der relative Abstand ergibt sich aus den drei Schwerpunktabständen (h) dividiert durch die Pronotumbreite der einzelnen Versuchstiere.

Tab. 29: Ergebnisse der statistischen Vergleiche des Oberflächeneinflusses (Glas, Wachs) auf die Abstände der drei Körperschwerpunkte (Kopf, Thorax, Gaster) zur Lafoberfläche von *Crematogaster (Decacrema)* msp. 2 und 4. Mann-Whitney-U Tests für unabhängige Stichproben. Die Irrtumswahrscheinlichkeit lag nach Bonferroni-Korrektur, aufgrund des multiplen Testens, bei $\alpha=0,05/3$. Die Sternchen geben das Signifikanzniveau an (* $P<0,05/3$; ** $P<0,01/3$; *** $P<0,001/3$; n.s. nicht signifikant).

Crematogaster (Decacrema)	Schwerpunkt	N (Glas)	N (Wachs)	Mann-Whitney-U	P	
msp. 2	Kopf	14	14	34,5	$3,5175 \cdot 10^{-3}$	*
	Thorax	14	14	15,0	$1,3577 \cdot 10^{-4}$	***
	Gaster	14	14	31,5	$2,2248 \cdot 10^{-3}$	***
msp. 4	Kopf	11	12	12,5	$9,8087 \cdot 10^{-4}$	**
	Thorax	11	12	8,0	$3,5625 \cdot 10^{-4}$	**
	Gaster	11	12	11,0	$7,0741 \cdot 10^{-4}$	**

Tab. 30: Ergebnisse der statistischen Vergleiche von *Crematogaster (Decacrema)* msp. 2 und 4 bezüglich der Lage der drei Körperschwerpunkte (Kopf, Thorax, Gaster) zur Lafoberfläche. Mann-Whitney-U Tests für unabhängige Stichproben. Die Irrtumswahrscheinlichkeit lag nach Bonferroni-Korrektur, aufgrund des multiplen Testens, bei $\alpha=0,05/3$. Die Sternchen geben das Signifikanzniveau an (* $P<0,05/3$; ** $P<0,01/3$; *** $P<0,001/3$; n.s. nicht signifikant).

Lafoberfläche	Schwerpunkt	N(<i>Crematogaster (Decacrema)</i>)		Mann-Whitney-U	P	
		msp. 2	msp. 4			
Glas	Kopf	14	11	54,0	0,2077	n.s.
	Thorax	14	11	42,0	0,0552	n.s.
	Gaster	14	11	54,5	0,2175	n.s.
<i>M. hypoleuca</i>	Kopf	14	12	73,5	0,5889	n.s.
	Thorax	14	12	69,5	0,4553	n.s.
	Gaster	14	12	59,5	0,1980	n.s.

Weder auf den Glasoberflächen noch auf den *Macaranga hypoleuca*-Oberflächen zeigten sich Unterschiede zwischen *Crematogaster (Decacrema)* msp. 2 und msp. 4 bezüglich der Abstände der drei Körperschwerpunkte (siehe Tab. 30). Der Trend der Mediane zeigt, daß die Wachsläufer auf Glas sowie auf wachsbereiften *Macaranga hypoleuca*-Ästen ihre Schwerpunkte an die Lafoberfläche weiter annäherten als die Nichtwachsläufer. Beide Morphospezies verringerten auf den wachsbereiften Oberflächen, im Vergleich zu den Glasoberflächen, die auf die Vorderbeine wirkende Hebelkraft durch signifikante Annäherung ihrer Körperschwerpunkte an die Astachse.

2.6.2 Vergleichende kinematische Untersuchungen auf planen, vertikalen Oberflächen

Das Abspreizen der Beine auf wachsbereiften Oberflächen scheint, wie im vorherigen Kapitel gezeigt wurde, ein wesentlicher Faktor der Laufkinematik auf wachsbereiften zylindrischen *Macaranga hypoleuca*-Ästen zu sein. Auf planen Oberflächen, deren

Krümmungsradius als unendlich anzusehen ist, sollte es daher, falls die Krallen keinen Einfluß haben, mechanisch nicht sinnvoll sein, die Beinpaare lateral weiter voneinander abzuspreizen. Hingegen wäre ein größerer Abstand von Vorder- und Hinterbeinen auch auf planen Oberflächen sinnvoll, da er zu einem größeren Hebelarm führt und damit die Kraft, mit der die Vorderbeine von der Oberfläche gezogen werden, verkleinert (siehe Ergebnisteil, Kapitel 2.5). In dem folgenden Versuchsteil wurde dieser Parameter auf planen Laufoberflächen untersucht.

Da es nicht möglich war, standardisierte plane Wachskristall-Oberflächen zu generieren (siehe Material und Methoden, Kapitel 2.1.1) wurden die mikrorauen Vergleichsoberflächen von Ultratec als Laufoberfläche verwendet. Diese Vergleichsoberflächen bieten eine der *Macaranga*-Wachsbereifung ähnliche Oberflächenrauigkeit, und haben, wie die vorangegangenen Untersuchungen gezeigt haben, eine den *Macaranga hypoleuca*-Oberflächen ähnliche Rutschigkeit. *Crematogaster (Decacrema)*-Wachsläufer zeigten auf diesen Oberflächen einen größeren Lauferfolg, als die entsprechenden Nichtwachsläufer, entsprechend den Ergebnissen auf wachsbereiften *Macaranga hypoleuca*-Oberflächen (siehe Abb. 38, Tab. 31). Auf planen Glas- und planen, mikrorauen Oberflächen ($0,05 \mu\text{m}$ -Partikelgröße) wurde desweiteren kinematisch untersucht, ob *Crematogaster (Decacrema)*-mspp. 2 und 4 ihre Laufparameter oberflächenabhängig ändern (siehe Abb. 37, Tab. 31).

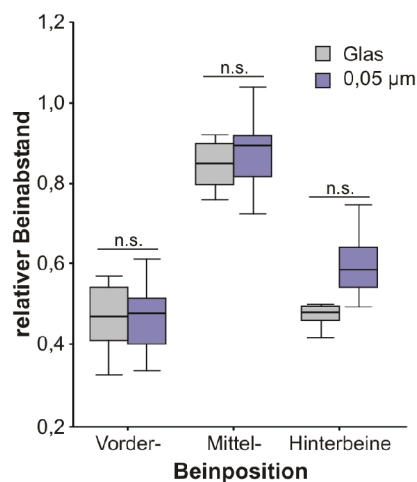


Abb. 37: Kinematik von kletternden *Crematogaster (Decacrema)* mspp. 2 auf planen Glas- bzw. mikrorauen Oberflächen ($0,05 \mu\text{m}$ Partikelgröße). Der relative Abstand der Tarsusaufsetzpunkte gibt den während der Kinematik gemessenen Abstand relativ zu den morphometrisch gemessenen Beinlängen an. Jeder Einzelwert repräsentiert den mittleren Abstand einer Laufsequenz.

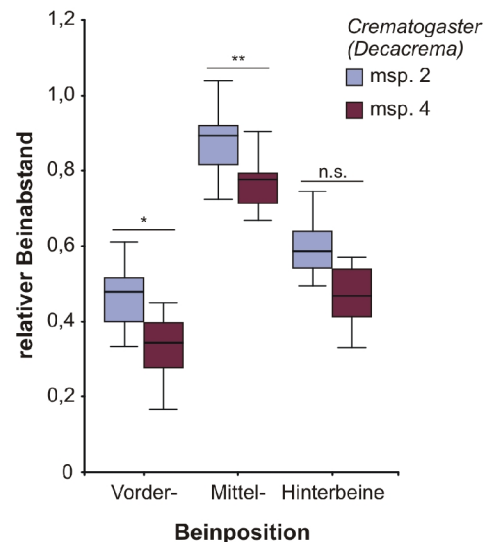


Abb. 38: Kinematik von kletternden *Crematogaster* (*Decacrema*) msp. 2 und 4 auf planen, mikrorauen Oberflächen ($0,05 \mu\text{m}$ -Partikelgröße). Die relativen Abstände der Tarsusaufsetzpunkte geben die während der Kinematik gemessenen Abstände relativ zu den morphometrisch gemessenen Beinlängen an. Jeder Einzelwert repräsentiert den mittleren Abstand einer Laufsequenz.

Tab. 31: Statistische Vergleiche der Abstände der tarsalen Aufsetzpunkte auf planen, mikrorauen Oberflächen und Glasoberflächen. Multiple t-Tests für ungepaarte Stichproben. Die Irrtumswahrscheinlichkeit lag nach Bonferroni-Korrektur, aufgrund des multiplen Testens, bei $\alpha=0,05/4$. Die Sternchen geben das Signifikanzniveau an (* $P<0,05/4$; ** $P<0,01/4$; *** $P<0,001/4$; n.s. nicht signifikant). Bei vorliegender Inhomogenität der Varianzen (nach Levene) wurde der schon korrigierte T - bzw. P -Wert angegeben.

<i>Crematogaster</i> (<i>Decacrema</i>)	Beinposition	N(Individuen)		T	P	
		Glas	rau			
msp. 2	Vorderbein	9	15	0,2882	0,7759	n.s.
	Mittelbein	9	16	-1,0671	0,2970	n.s.
	Hinterbein	9	15	-2,1255	0,0450	n.s.
	Vorder-, Hinterbein	9	16	0,6851	0,5000	n.s.
msp. 4	Vorderbein	7	15	1,5475	0,1374	n.s.
	Mittelbein	7	15	0,5090	0,6267	n.s.
	Hinterbein	7	15	1,3998	0,1769	n.s.
	Vorder-, Hinterbein	7	15	1,5776	1,3034	n.s.

Tab. 32: Statistische Vergleiche der Abstände der tarsalen Aufsetzpunkte von *Crematogaster* (*Decacrema*) msp. 2 und 4. Multiple t-Tests für ungepaarte Stichproben. Die Irrtumswahrscheinlichkeit lag nach Bonferroni-Korrektur, aufgrund des multiplen Testens, bei $\alpha=0,05/4$. Die Sternchen geben das Signifikanzniveau an (* $P<0,05/4$; ** $P<0,01/4$; *** $P<0,001/4$; n.s. nicht signifikant). Bei vorliegender Inhomogenität der Varianzen (nach Levene) wurde der schon korrigierte *T*- bzw. *P*-Wert angegeben.

Laufoberfläche	Beinposition	N(<i>Crematogaster</i> (<i>Decacrema</i>))		T	P	
		msp. 2	msp. 4			
Glas	Vorderbein	9	7	1,7091	0,1095	n.s.
	Mittelbein	9	7	0,7425	0,4813	n.s.
	Hinterbein	9	7	-7,2750	0,4789	n.s.
	Vorder-, Hinterbein	9	7	-1,8826	0,8535	n.s.
rau	Vorderbein	15	15	3,5375	0,014	*
	Mittelbein	16	15	3,6885	$9,2560 \cdot 10^{-4}$	**
	Hinterbein	15	15	3,1669	0,037	n.s.
	Vorder-, Hinterbein	16	15	1,0101	0,3208	n.s.

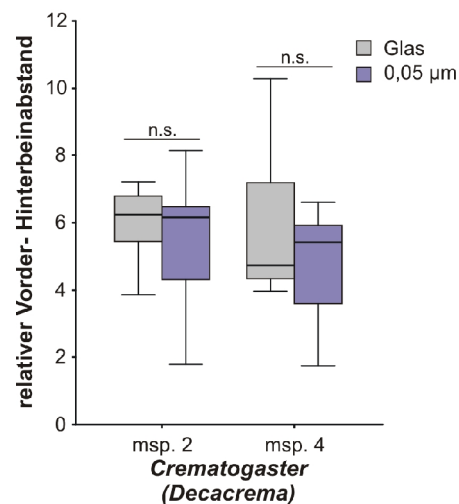


Abb. 39: Kinematik von kletternden *Crematogaster* (*Decacrema*) msp. 2 und 4 auf planen Glas- bzw. mikrorauen Oberflächen ($0,05 \mu\text{m}$ Partikelgröße). Der relative Abstand der Tarsusaufsetzpunkte von Vorder- und Hinterbeinen gibt den während des Kletterns gemessenen Abstand relativ zur Pronotumbreite an. Jeder Einzelwert repräsentiert den mittleren Abstand einer Laufsequenz.

Die durchgeführten t-Tests ergaben auf den mikrorauen Oberflächen für den Vergleich der relativen Vorder-, Mittel- und Hinterbeinabstände von *Crematogaster* (*Decacrema*)-Wachsläufers mit -Nichtwachsläufers signifikante, interspezifische Unterschiede (siehe Abb. 36, Tab. 32). Die Wachsläufer spreizten auch auf den planen, mikrorauen Oberflächen die Vorder- und Mittelbeine weiter ab als die Nichtwachsläufer. Auch die Tendenz der Mittelwerte der tarsalen Aufsetzpunkte der Hinterbeine zeigte in diese Richtung. Auf den planen Glasoberflächen hingegen fanden sich keine signifikanten Unterschiede in den Abständen der tarsalen Aufsetzpunkte von Vorder-, Mittel- bzw. Hinterbeinen (siehe Abb. 37,

Tab. 32). Auch dieses Ergebnis entspricht dem Ergebnis des Vergleiches von Wachsläufern und Nichtwachsläufern auf den zylindrischen Glasoberflächen.

Im Vergleich zu den Ergebnissen auf den *Macaranga hypoleuca*-Ästen ließ sich auf den planen, mikrorauen Oberflächen hier allerdings kein interspezifischer Unterschied zwischen den relativ zur Pronotumbreite gemessene Abständen von Vorder- und Hinterbeinen feststellen. Dieses Ergebnis widerspricht der durch das Modell der kletternden Ameise (siehe Ergebnisse, Abb. 30) unterstützten Erwartung, daß es für die Tiere auch auf planen Oberflächen mechanisch sinnvoll wäre, den Abstand von Vorder- und Hinterbeinen zu vergrößern. Beide Morphospezies veränderten die Abstände der tarsalen Aufsetzpunkte der Vorder- und Hinterbeine nicht abhängig von der Lafoberfläche (siehe Abb. 39, Tab. 31), wie dies die Resultate der Untersuchungen auf zylindrischen Versuchsflächen gezeigt haben.

2.6.3 Kinematikänderung durch Lafoberflächenwechsel

Da sich durch die vorherigen kinematischen Auswertungen zeigte, daß die Langbeinigkeit der *Crematogaster (Decacrema)*-Wachsläufer zusätzlich durch größere Abstände der tarsalen Aufsetzpunkte der Hinterbeine und der Vorder- und Hinterbeine auf wachsbereiften Oberflächen verstärkt wird (siehe Ergebnisse, Kapitel 2.6.1.1). Diese Parameter spielten also beim Klettern auf wachsbereiften, zylindrischen Oberflächen eine Rolle. Zudem näherten die Tiere ihre Schwerpunkte beim Klettern auf diesen Oberflächen signifikant weiter an die Astachse an (siehe Ergebnisse, Kapitel 2.6.1.2). Es stellt sich nun die Frage, ob diese Parameter abhängig von wechselnden Oberflächeneigenschaften variieren. Desweiteren ist von Interesse, wie schnell sich, wenn überhaupt, Anpassungen dieser Parameter an Veränderungen der Lafoberflächeneigenschaften vollziehen. Zur Klärung dieser Fragen wurden die Tiere auf *Macaranga hypoleuca*-Äste gesetzt, deren unterer Teil von der Wachsbereifung befreit wurde und damit für die Tiere nicht mehr rutschig war. Der obere Teil wies die noch intakte Wachsbereifung auf. Dieser Versuchsteil konnte nur mit *Crematogaster (Decacrema)* msp. 2 (Wachsläufer) durchgeführt werden, da msp. 4 (Nichtwachsläufer), sobald sie einen Tarsus auf die Wachsschicht aufgesetzt hatten stehen blieben, umkehrten und sich freiwillig nicht auf die Wachsschicht begaben. Allein diese Beobachtung zeigt, daß die Tiere sehr schnell auf Änderungen der Oberflächenbeschaffenheit oder der Rutschigkeit von Oberflächen reagierten.

Die in diesem Versuchsteil entstandenen, synchronen Lateraltaufnahmen konnten für die Untersuchung der Schwerpunktsannäherung nicht herangezogen, da die Versuchstiere durch die abrupte Lafoberflächenänderung nie geradlinig, senkrecht den Ast hinaufkletterten.

Dadurch mußte der Ast mehrfach während des Klettern mittels eines Kugellagers gedreht werden. Durch die natürliche Krümmung der Äste wurden sie durch die Drehungen aus der Fokusebene der zweiten, lateral ausgerichteten Kamera entfernt. Tiere die auch innerhalb des Kameraausschnittes nicht geradlinig liefen wurden von den Auswertungen ausgenommen.

Während des Laufes über die Versuchsoberfläche konnten mittels der dorsalen Highspeed-Aufnahmen drei verschiedene Laufgeschwindigkeiten gemessen. Diese Geschwindigkeiten wurden bestimmt, indem die zurückgelegten Strecken des Thorax der Versuchstiere pro Zeiteinheit gemessen wurden und über den Gesamtlauf gemittelt wurden. Auf der wachsfreien Oberfläche bewegten sie sich mit im Mittel 6,4 mm/sec am schnellsten, in der Übergangsphase (in der sich Beine in der wachsfreien sowie der wachsbereiften Zone des Astes befanden) wurde die Geschwindigkeit auf 3,8 mm/sec reduziert, während sich die Tiere, sobald sie sich mit allen sechs Tarsen in der Wachszone befanden, wieder ein wenig schneller wurden (4,4 mm/sec), aber nicht die Ursprungsgeschwindigkeit in dem wachsfreien Bereich erzielten (siehe Tab. 33). Dieses Ergebnis spiegelt sich auch in der relativen Aufsetzzeit und in der Anzahl der Beine in Oberflächenkontakt (siehe Tab. 33).

Tab. 33: Mittelwerte (MW) und Standardabweichungen (Stabw) und Stichprobendichte (N) der Laufgeschwindigkeiten, relativen Aufsetzzeiten und der Anzahl der Beine in Oberflächenkontakt auf jeweils der wachsfreien, der wachsbereiften und der Übergangszone.

Oberflächen- beschaffenheit	N(Individuen)		Geschwindig- keit MW±Stabw (mm*s ⁻¹)	rel. Aufsetzzeit MW±Stabw	Beine in Kontakt MW±Stabw
	wachsfrei	wachsbereift			
wachsfrei	24	24	6,4213±1,9831	0,7354±0,0645	4,4162±0,3882
Übergang	24	24	3,8889±1,7103	0,7604±0,0567	4,5604±0,3399
wachsbereift	24	24	4,4233±1,8569	0,7533±0,0535	4,5175±0,3208

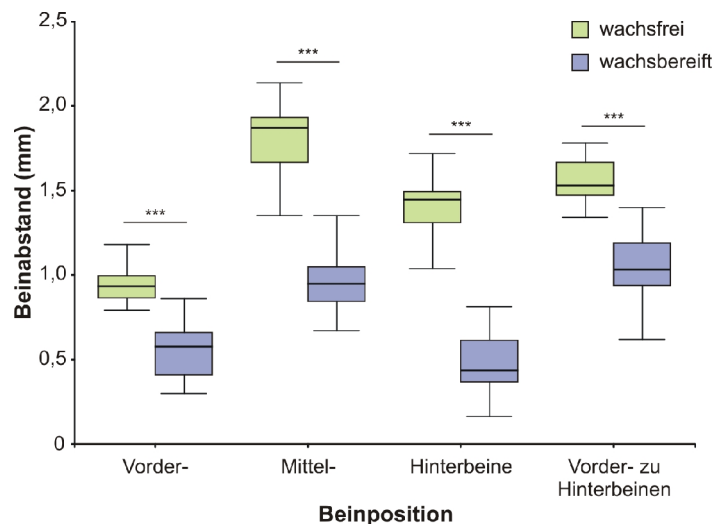


Abb. 40: Kinematik von kletternden *Crematogaster (Decacrema)* mssp. 2 beim Übergang von der wachsfreien in die wachsberfeite Zone von *Macaranga hypoleuca*-Ästen. Dargestellt ist der absolute Abstand der Tarsusaufsetzpunkte von *Crematogaster (Decacrema)* msp. 2 auf der wachsfreien und der wachsberfeiten *Macaranga hypoleuca*-Oberfläche.

Tab. 34: Statistische Vergleiche der Abstände der tarsalen Aufsetzpunkte auf der wachsfreien mit denen auf der wachsberfeiten *Macaranga hypoleuca*-Oberfläche (nur *Crematogaster (Decacrema)* msp. 2). Multiple t-Tests für ungepaarte Stichproben. Die Irrtumswahrscheinlichkeit lag nach Bonferroni-Korrektur, aufgrund des multiplen Testens, bei $\alpha=0,05/4$. Die Sternchen geben das Signifikanzniveau an (* $P<0,05/4$; ** $P<0,01/4$; *** $P<0,001/4$; n.s. nicht signifikant).

Beinposition	N(Individuen)		T	P	
	wachsfrei	wachsberfeit			
Vorderbein	24	24	8,043	$3,9130 \cdot 10^{-8}$	***
Mittelbein	24	24	17,685	$6,9370 \cdot 10^{-15}$	***
Hinterbein	24	24	19,426	$9,1096 \cdot 10^{-16}$	***
Vorder-, Hinterbein	24	24	10,466	$3,2123 \cdot 10^{-10}$	***

Alle vier Abstände der Tarsusaufsetzpunkte verringerten sich beim Übertritt in die wachsberfeite Zone des *Macaranga hypoleuca*-Astes (siehe Abb. 40). Dieses Ergebnis war für alle vier gemessenen Abstände, nach Durchführung gepaarter t-Tests mit Bonferroni-Korrektur, höchst signifikant (siehe Tab. 34). Die Tiere reagierten nach dem Oberflächenwechsel nicht sofort mit einem, biomechanisch sinnvolleren, Abspreizen der Beine. Die Ergebnisse aus Kapitel 2.6.1.1. haben hingegen auf wachsberfeiten und Glasoberflächen gezeigt, daß *Crematogaster (Decacrema)*-Wachsläufer auf wachsberfeiten Oberflächen ihre Vorderbein- und Hinterbeinabstände, sowie die Vorder-Hinterbeinabstände signifikant weiter abspreizen. Dieses auf den ersten Blick widersprüchliche Ergebnis kann dadurch hervorgerufen werden, daß die Laufkinematik in diesem Versuchsteil sofort nach dem Oberflächenwechsel aufgenommen und die jeweiligen Beinpositionen vermessen wurden. Den Tieren aus dem Versuchsaufbau Kapitel 2.6.1.1 wurde hingegen ausreichend Zeit gelassen auf den wachsberfeiten Versuchsoberflächen ein stereotypes Laufmuster zu

entwickeln, welches unbeeinflusst von einer vorherigen Störung durch das Aufsetzen auf die Oberfläche ist.

2.7 Einsatz präatarsaler und tarsaler Strukturen beim Wachslaufen

2.7.1 Krallen- und Aroliumamputationen

Um den Einfluß der präatarsalen Strukturen Arolium und Krallen auf das Wachslaufverhalten zu untersuchen, wurden Amputationen der jeweiligen Strukturen durchgeführt und das resultierende Laufverhalten mit Highspeed-Kameras aufgezeichnet und ausgewertet. Wie schon von (Federle et al., 2001) an asiatischen Weberameisen (*Oecophylla smaragdina*) gezeigt, existiert abhängig von der Lafoberflächenbeschaffenheit eine Arbeitsteilung zwischen Arolien und Krallen. Auf glatten Oberflächen rutschen die Krallen durch eine Rotationsbewegung in proximale Richtung durch, und ein hydromechanischer Vorgang führt zur Entfaltung des Aroliums auf der Lafoberfläche. Auf rauen Oberflächen, sobald die Krallen in die Oberflächentextur inserieren können, wird die Rotationsbewegung der Krallen gestoppt und das Arolium wird nicht, oder je nach Rauigkeit nur partiell entfaltet.

In dem ersten Versuchsteil wurden alle sechs Arolien von insgesamt fünf Versuchstieren mit Minutiennadeln amputiert. Hierfür wurden die Tiere zuerst durch Untertauchen in Wasser betäubt und die Arolien unter dem Binokular mit Hilfe der Nadeln zerstoehen, so daß die beinhaltete Flüssigkeit austrat. Die häutige Struktur der Arolien wurde dann anschließend abgezupft, so daß keine Reste mehr sichtbar waren. Für die folgenden Versuche wurden nur *Crematogaster (Decacrema)* msp. 2 (Wachsläufer) eingesetzt, da sie ihm Gegensatz zu msp. 4 (Nichtwachsläufer) groß genug waren die Amputationen durchzuführen und da sie auf beiden Versuchsoberflächen (senkrechte Glasstäbe und wachsbereifte *Macaranga hypoleuca*-Äste) laufen können. Die Tiere wurden nach einer ausreichenden Regenerationsphase auf horizontale, zylindrische Glasstäbe aufgesetzt. Diese wurden dann langsam und kontinuierlich in eine senkrechte Position gekippt. Ab einem Winkel von etwa 30° fanden die Tiere auf diesen Oberflächen erwartungsgemäß keinen Halt mehr und fielen herunter. Auf den *Macaranga hypoleuca*-Oberflächen hingegen konnten sich die aroliumamputierten Tiere erstaunlicherweise weiterhin problemlos fortbewegen. Sie zeigten alle ein augenscheinlich stereotypes Laufverhalten und bewegten sich ohne Abstürze fort. Das Entfernen der Arolien hatte folglich keinen starken Einfluß auf das Wachslaufverhalten zu haben (siehe Abb. 41 B.).

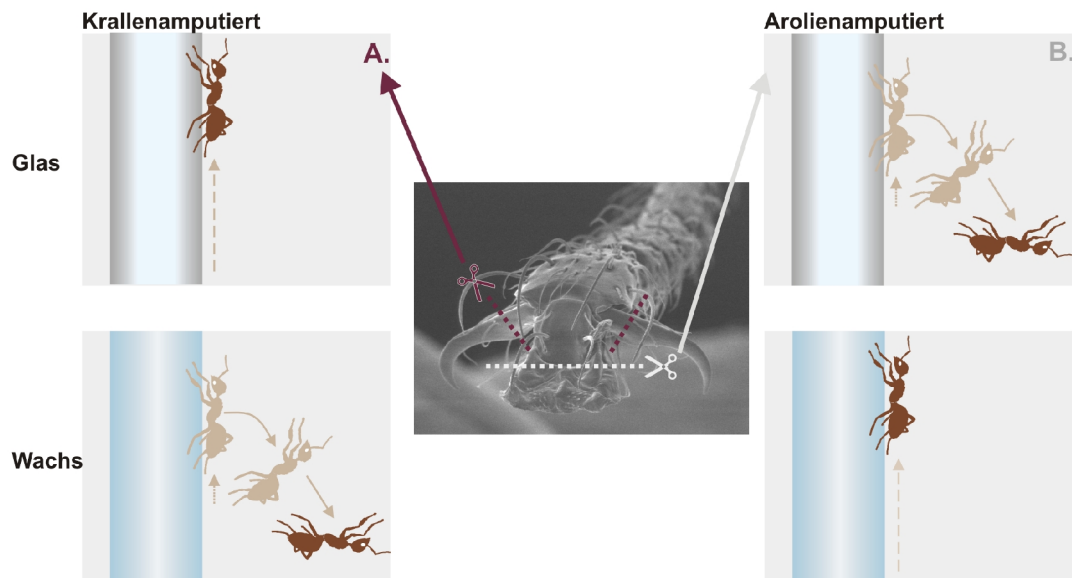


Abb. 41: Ergebnisse der Krallen- und Aroliumsamputationen. A.) Krallenamputierte *Crematogaster (Decacrema)*-Wachsläufer auf senkrechten Glasoberflächen (Oben), sowie wachsbereiften *Macaranga hypoleuca*-Oberflächen (Unten) B.) Arolienamputierte *Crematogaster (Decacrema)*-Wachsläufer auf senkrechten Glasoberflächen (Oben) sowie wachsbereiften *Macaranga hypoleuca*-Oberflächen (Unten).

Durch ein zweites Experiment wurde untersucht, ob die Arolien beim Wachslaufen keinen, oder aber nur einen untergeordneten Einfluß haben. Hierfür wurde jeweils nur ein Arolium pro Tier zerstört. Durch den direkten Vergleich mit dem noch intakten Arolium desselben Beinpaars konnten so eventuell vorhandene Unterschiede, z. B. in der Häufigkeit des Rutschens, herausgestellt werden. Hierfür wurden pro Beinposition jeweils elf Tieren ein Arolium amputiert, so daß insgesamt 33 Versuchstiere zur Verfügung standen.

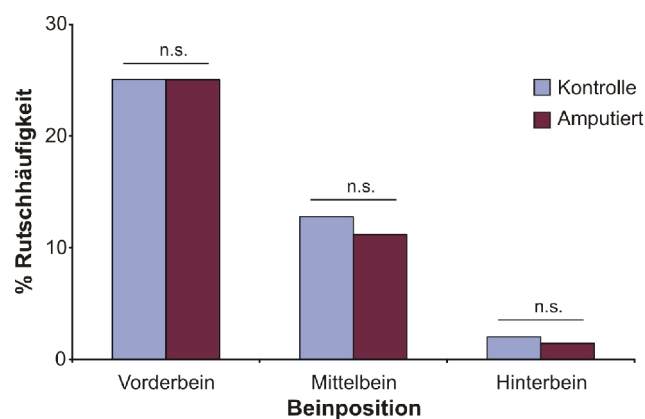


Abb. 42: Häufigkeit des Rutschens der Vorder-, Mittel- und Hinterbeine der arolienamputierten Tarsen und der Kontrolltarsen. Die Rutschhäufigkeit ist die Anzahl des gemittelten Rutschens pro Gesamtschrittzahl der jeweiligen Beinposition (Mittelwert der Schrittzahlen aller Läufe=58).

Tab. 35: Kreuztabelle mit den Rutschhäufigkeiten der Vorderbeine von *Crematogaster (Decacrema)* msp. 2 auf wachsbereiften *Macaranga hypoleuca*-Ästen. Die Rutschhäufigkeiten bzw. die rutschfreien Schritte des rechten, amputierten Beines wurden denen des linken Kontrollbeines gegenübergestellt.

Schritte	Bein		Summe	χ^2	P
	amputiert	Kontrolle			
ohne Rutschen	500	493	933	0,65	0,4212
mit Rutschen	199	178	377		
Summe	699	671	1370		

Tab. 36: Kreuztabelle mit den Rutschhäufigkeiten der Mittelbeine von *Crematogaster (Decacrema)* msp. 2 auf wachsbereiften *Macaranga hypoleuca*-Ästen. Die Rutschhäufigkeiten bzw. die rutschfreien Schritte des rechten, amputierten Beines wurden denen des linken Kontrollbeines gegenübergestellt.

Schritte	Bein		Summe	χ^2	P
	amputiert	Kontrolle			
ohne Rutschen	547	555	1102	0,11	0,7350
mit Rutschen	62	67	129		
Summe	609	622	1231		

Tab. 37: Kreuztabelle mit den Rutschhäufigkeiten der Hinterbeine von *Crematogaster (Decacrema)* msp. 2 auf wachsbereiften *Macaranga hypoleuca*-Ästen. Die Rutschhäufigkeiten bzw. die rutschfreien Schritte des rechten, amputierten Beines wurden denen des linken Kontrollbeines gegenübergestellt.

Schritte	Bein		Summe	χ^2	P
	amputiert	Kontrolle			
ohne Rutschen	616	617	1233	0,24	0,6216
mit Rutschen	7	9	16		
Summe	623	626	1249		

Tab. 38: Kreuztabelle mit dem Vergleich der Rutschhäufigkeiten der Vorderbeine mit den Mittelbeinen auf wachsbereiften *Macaranga hypoleuca*-Ästen. Hierbei wurden nur die intakten Beine verglichen.

Schritte	Vorderbeine	Mittelbeine	Summe	χ^2	P
ohne Rutschen	493	555	1048	52,18	<0,001
mit Rutschen	178	67	245		
Summe	671	622	1293		

Tab. 39: Kreuztabelle mit dem Vergleich der Rutschhäufigkeiten der Vorderbeine mit den Hinterbeinen auf wachsbereiften *Macaranga hypoleuca*-Ästen. Hierbei wurden nur die intakten Beine verglichen.

Schritte	Vorderbeine	Hinterbeine	Summe	χ^2	P
ohne Rutschen	493	617	1110	165,22	<0,001
mit Rutschen	178	9	187		
Summe	671	626	1297		

Tab. 40: Kreuztabelle mit dem Vergleich der Rutschhäufigkeiten der Mittelbeine mit den Hinterbeinen auf wachsbereiften *Macaranga hypoleuca*-Ästen. Hierbei wurden nur die intakten Beine verglichen.

Schritte	Mittelbeine	Hinterbeine	Summe	χ^2	P
ohne Rutschen	555	617	1172	47,53	<0,001
mit Rutschen	67	9	76		
Summe	622	626	1248		

Die Vergleiche der einzelnen Beinpositionen mittels χ^2 -Tests zeigten, daß die Tiere mit den Vorderbeinen höchst signifikant häufiger rutschten als mit den Mittel- bzw. den Hinterbeinen (siehe Abb. 42, Tab. 38, Tab. 39 und Tab. 40). Dieses Ergebnis bestätigt die kinematischen Untersuchungen, bei denen die Vorderbeine der Tiere eine höhere Aufsetzfrequenz zeigten (siehe Kapitel 2.6). Durch die häufigeren Oberflächenkontakte der Vordertarsen steigt die Wahrscheinlichkeit Verschmutzungen zu akkumulieren und dadurch die Haftleistung der Tarsen auf den wachsbereiften Oberfläche zu reduzieren. Zudem werden, wie das Modell kletternder Ameisen gezeigt hat, die Vorderbeine aufgrund des Drehmomentes von der *Macaranga hypoleuca*-Oberfläche weggezogen. Für die Vorderbeine ist es aus diesen Gründen sehr viel schwieriger, als für die anderen beiden Beinpaare, Halt auf den Oberflächen zu finden. Zwischen den Kontrolltarsen und den arolienamputierten Tarsen, aller Beinpositionen, konnten keine signifikanten Unterschiede in der Rutschhäufigkeit festgestellt werden (siehe Abb. 42, Tab. 35, Tab. 36, Tab. 37). Das Arolium hatte während der Lokomotion auf den wachsbereiften Oberflächen also keine entscheidende Rolle.

Nach Entfernung aller zwölf Krallen, zeigten alle fünf präparierten Tiere auf den Glasoberflächen ein stereotypes Laufverhalten, d.h. sie waren durch die Amputationen nicht in ihrem normalen Laufverhalten auf glatten Oberflächen gestört (siehe Abb. 41 A.). Auf den *Macaranga hypoleuca*-Oberflächen hingegen konnten sie sich nur kurzzeitig festhalten, fielen dann nach wenigen Sekunden, und einigen Versuchen, mit den Vorderbeinen Halt zu finden von den Oberflächen. Die vollständig arolienamputierten Tiere fielen allesamt von den Glasoberflächen, wogegen sie sich auf den wachsbereiften Oberflächen problemlos fortbewegen konnten (siehe Abb. 41 B.). Die Kombination dieser beiden Versuchsteile zeigt ganz klar die herausragende Bedeutung der Krallen auf den wachsbereiften *Macaranga hypoleuca*-Oberflächen.

Der letzte Versuchsteil diente der Untersuchung, ob und wie wichtig die prätersalen Elemente Krallen und Arolium der Hinterbeine beim Aufwärtsklettern auf wachsbereiften Oberflächen sind und ob andere tarsale Elemente wie z. B. die ventrale Behaarung der Hintertarsen beim Aufwärtslaufen zu einer erhöhten Haftung führen könnten. Es ist vorstellbar, daß eine erhöhte Haftung durch Einhaken der Behaarung in die

Wachskristalloberfläche erreicht werden kann. Für diesen Versuchsteil wurden bei zehn Tieren nur die Krallen und die Arolien der rechten Hinterbeine entfernt, während das jeweils linke Hinterbein als Kontrolle, sowie alle anderen Beine intakt blieben. Die so behandelten Tiere wurden wiederum beim Aufwärtslaufen auf *Macaranga hypoleuca*-Oberflächen gefilmt und die Anzahl der Schritte und die Häufigkeit des Rutschens gezählt.

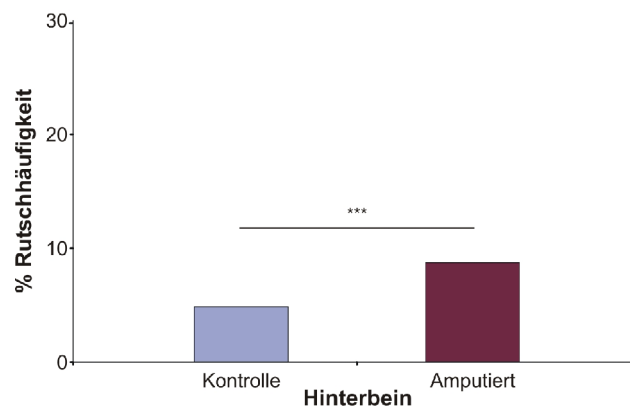


Abb. 43: Häufigkeit des Rutschens der jeweiligen Hinterbeine der arolienamputierten Tarsen und der Kontrolltarsen. Die Rutschhäufigkeit ist die Anzahl des gemittelten Rutschens pro Gesamtschrittzahl der jeweiligen Beinposition (Mittelwert der Schrittzahlen aller Läufe=46).

Tab. 41: Kreuztabelle mit dem Vergleich der Rutschhäufigkeiten des Hinterbeines links (Kontrolle) mit dem Hinterbein rechts (amputiert) auf wachsbereiften *Macaranga hypoleuca*-Ästen.

Schritte	Bein		Summe	χ^2	P
	Kontrolle	amputiert			
ohne Rutschen	443	481	924	47,53	<0,001
mit Rutschen	56	198	254		
Summe	499	679	1178		

Das Ergebnis dieses Versuchsteiles zeigt, daß auch an den Hinterbeinen die Krallen einen signifikanten Einfluß auf die Haftfähigkeit auf wachsbereiften Oberflächen besitzen (siehe Abb. 43 und Tab. 41). Die Behaarung der Hinterbeine konnte an den amputierten Beinen keinen offensichtlichen Effekt auf die Rutschhäufigkeit der Tiere ausüben.

2.7.2 Aufsetzende Tarsuselemente

Durch den vorherigen Versuchsteil konnte die enorme Bedeutung der Krallen während des Wachslaufvorganges herausgestellt werden. Vorausgehende Highspeed-Videoaufnahmen von wachslaufenden *Crematogaster (Decacrema)* msp. 2 ließen erkennen, daß neben dem Prätarsus auch proximale Tarsussegmente während der Lokomotion mit der Lafoberfläche in Kontakt kommen.

In diesem Versuchsteil wurde untersucht,

- 1.) ob es während der Lokomotion Unterschiede im Einsatz der verschiedenen Tarsalsegmente, bzw. der präatarsalen Elemente wie Krallen und Arolien, abhängig von der Lafoberfläche (Glas und *Macaranga hypoleuca*) gibt und
- 2.) ob Unterschiede abhängig von den Beinpositionen existieren.

Hierfür war es wichtig zuerst zu definieren, welche in den vergrößernden Highspeed-Videoaufnahmen ersichtlichen Lafoberflächenkontakte der Krallen bzw. der Arolien zur Kletterkinematik beitragen. Das Durchrutschen der Krallen, wie es vermehrt auf den Glasoberflächen vorkam stellte zwar Oberflächenkontakt her, führte in Folge aber nicht zur Insertion in die Lafoberfläche, die Krallen wurden hierbei nicht arretiert und dienten deswegen auch nicht dem Klettererfolg. In den Videoaufnahmen waren aufgrund des geringen Kontrastes zwischen Arolium und Wachsbereifung von *Macaranga hypoleuca* und der geringen Größe des Aroliums nur vollständig entfaltete Arolien offensichtlich zu erkennen und gingen in die Auswertung ein. Bei wenigen Tieren kam es auf den *Macaranga hypoleuca*-Oberflächen zu einer teilweisen Entfaltung der Arolien. Diese partiellen Entfaltungen des Aroliums waren schwierig zu erkennen. Federle (2001) hat an zwei verschiedenen Hymenopteren, *Apis mellifera* (Westliche Honigbiene) und *Oecophylla smaragdina* (Asiatische Weberameise), zeigen können, daß in sich erst in der Endphase der von den Krallen durchgeführten proximalen Rotationsbewegung die Arolien entfalteten. In unserer Auswertung diente das Ausmaß der Rotationsbewegung der Krallen als Indiz für eine mögliche Entfaltung der Arolien. Ob es im Rahmen der partiellen Entfaltungen aber auch zu einem Oberflächenkontakt des Aroliums kam, ließ sich durch unseren Versuchsaufbau nicht klären. Aus diesem Grund gingen die partiellen Entfaltungen nicht in die Auswertung mit ein.

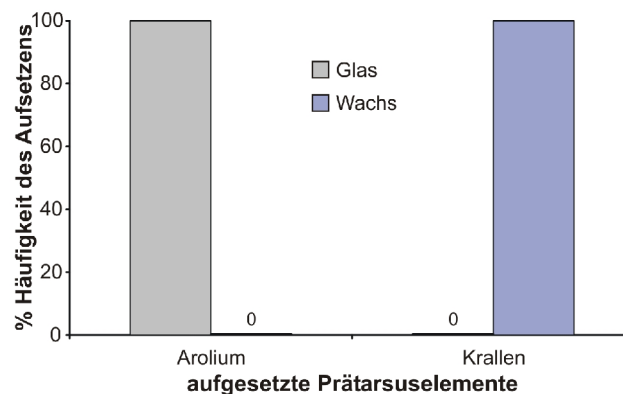


Abb. 44: Häufigkeit des Einsatzes von Krallen und Arolium in Abhängigkeit von der jeweiligen Lafoberfläche Glas bzw. *Macaranga hypoleuca*. Gewertet wurden nur die Aroliumsbewegungen auf den wachsbereiften Lafoberflächen, die wie auf den Glasoberflächen zu vollständigen Entfaltungen führten.

Wie Abb. 44 zeigt gibt es eine eindeutige oberflächenabhängige Aufgabentrennung von Krallen und Arolien. Es wurden 29 Beine aller Beinpositionen auf Glasoberflächen beobachtet und 22 Beine aller Beinpositionen auf wachsbereiften *Macaranga hypoleuca*-Oberflächen. Die Tiere bewegten sich auch in diesem Versuchsteil ausschließlich aufwärts. Auf Glas entfalteten sich die Arolien in 100% aller Fälle vollständig und traten so in Oberflächenkontakt, wobei die Krallen nicht in die glatte Oberfläche inserieren konnten und in proximaler Richtung durchrutschten. Auf wachsbereiften Oberflächen hingegen wurden die Arolien nicht, oder nur unvollständig ausgefaltet, wobei die Krallen in 100% aller Fälle in die Oberflächen inserieren konnten. Dieser oberflächenabhängige Einsatz von Krallen und Arolien zeigte sich bei allen drei Beinpositionen gleichermaßen.

Die Laufuntersuchungen auf den Glasoberflächen zeigten eindeutig, daß die Krallen aller drei Beinpaare keinen Halt fanden und, aufgrund mangelnder Reibung, in posteriore Richtung durchrutschten. Sobald die Krallen auf Oberflächen inserieren können, z. B. auf genügend rauen Oberflächen, wird die Rotationsbewegung der Krallen gestoppt und das Arolium bleibt eingefaltet oder entfaltet sich nur graduell. Diese Bewegungsabfolge von Krallen und Arolium wurde auch schon bei Federle et al. (2001) und Federle und Endlein (2004) beschrieben. Während der Lokomotion auf den wachsbereiften *Macaranga hypoleuca*-Oberflächen wurde an keinem der drei Beinpaare eine vollständige Entfaltung der Arolien festgestellt. Die Krallen konnten entweder sofort in die Oberflächenunebenheiten inserieren, wodurch die Rotationsbewegung unterbunden wurde, oder die einsetzende Rotationsbewegung wurde, nach kurzem Rutschen der Krallenspitzen über die Oberfläche, durch verspätetes Inserieren der Krallen gestoppt.

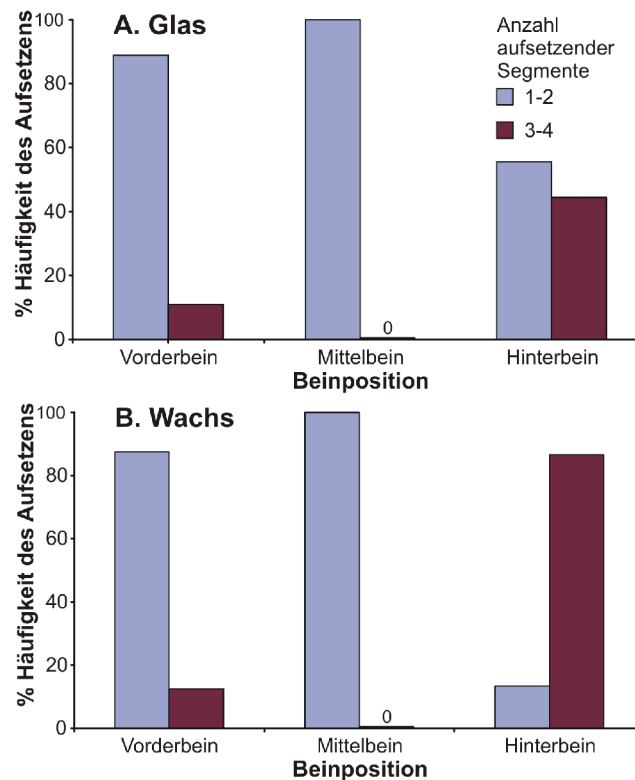


Abb. 45: Häufigkeit des Aufsetzens von 1-2 bzw. 3-4 Tarsalsegmenten abhängig von der Laufoberfläche A.) Glas B.) *Macaranga hypoleuca*. Die jeweilige Beinposition, Vorder-, Mittel- und Hinterbein, sind hier getrennt aufgeführt.

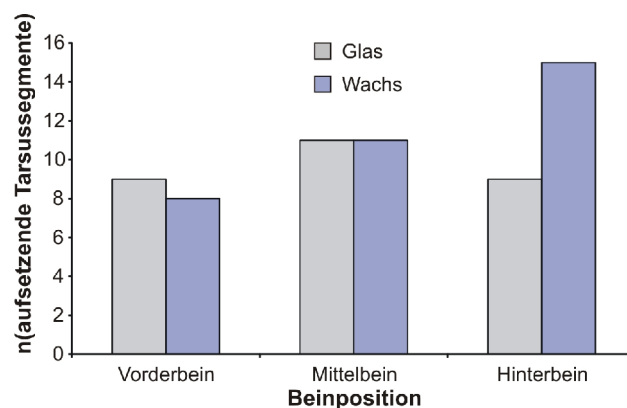


Abb. 46: Anzahl aufsetzender Tarsussegmente abhängig von der Laufoberfläche (Glas bzw. wachsbereifte *Macaranga hypoleuca*-Äste), aufgegliedert nach den drei Beinpositionen (Vorder-, Mittel- und Hinterbein). Die Stichprobengröße betrug auf Glas $N(\text{Vorderbein})=9$; $N(\text{Mittelbein})=11$; $N(\text{Hinterbein})=9$; auf Wachs $N(\text{Vorderbein})=8$; $N(\text{Mittelbein})=11$; $N(\text{Hinterbein})=14$.

In Abb. 45 A. und B. ist aufgetragen, in wieviel Prozent aller Fälle ein bis zwei, bzw. drei bis vier der fünf Tarsuselemente auf Glasoberflächen bzw. *Macaranga hypoleuca* in Oberflächenkontakt kamen. Es wurden immer zwischen einem (das distalste) und maximal vier der Tarsuselemente in Laufoberflächenkontakt gebracht. Wie Abb. 45 A. zeigt, ergab sich, in der Anzahl der aufgesetzten Segmente auf Glasoberflächen, ein grundlegender Unterschied zwischen Vorder-, Mittel- und Hinterbeinen. Die Mittelbeine wurden auf den

senkrechten Glasoberflächen in 100% aller Schritte mit ein bis zwei Segmenten des Tarsus in Oberflächenkontakt gebracht. Die Vorderbeine wurden in ca. 89% aller Fälle und die Hinterbeine in 65% aller Schritte mit ein bis zwei Segmenten in Kontakt zur Lafoberfläche gebracht. Während der Lokomotion auf senkrechten *Macaranga hypoleuca*-Ästen (siehe Abb. 45 B.) zeigte sich bei den Vorder- und Mittelbeinen ein ähnliches Muster wie auf den Glasoberflächen. Auf den wachsbereiften Oberflächen wurden die Hinterbeine signifikant häufiger, in 87% aller Schritte, mit einer vergrößerten Tarsusfläche in Kontakt mit der Oberfläche gebracht. Wie in Abb. 45 A. und B. zu sehen ist zeigte sich im Vergleich von Glas- mit wachsbereiften *Macaranga hypoleuca*-Oberflächen ein verändertes Aufsetzmuster der Hinterbeine. Auf den wachsbereiften Lafoberflächen wurden signifikant mehr Tarsuselemente der Hinterbeine in Oberflächenkontakt gebracht (Fishers Exakt-Test; $P=0,0420$).

Crematogaster (Decacrema)-Ameisen setzten auf *Macaranga hypoleuca*-Ästen zur Maximierung der Reibung Krallen ein, während die Haftung auf Glasoberflächen durch die Arolien vermittelt wurde. Dieses Ergebnis zeigte sich gleichermaßen an allen drei Beinpositionen. Auf den wachsbereiften *Macaranga*-Oberflächen vergrößerten die Hinterbeine die Kontaktfläche zum Substrat durch das Aufsetzen von zusätzlichen Tarsusegmenten als auf den Glasoberflächen. Die Vorder- und Mittelbeine zeigten auf den wachsbereiften Oberflächen, im Vergleich zu den Glasoberflächen, keine Unterschiede in ihrem Aufsetzmuster. Dieses Ergebnis deutet auf einen funktionellen Unterschied der Hinterbeine, im Vergleich zu den anderen Beinpositionen, während der Laufkinematik auf vertikalen, wachsbereiften Oberflächen hin. Die Hinterbeine könnten so eine die Haftung unterstützende Funktion innehaben.

3. Untersuchungen zur Funktion von Wachsbarrieren und Wachslauffähigkeit als ökologischer Isolationsmechanismus

Die epikutikuläre Wachsbereifung der Stämme verschiedener *Macaranga*-Spezies wurde als Ausschlußmechanismus für die Besiedelung mit bestimmten *Crematogaster (Decacrema)*-Ameisen beschrieben (Federle et al., 1997; Fiala et al., 1999; Federle et al., 2002a; Feldhaar et al., 2003a). Wachsbereifte *Macaranga*-Arten sind in der Regel ausschließlich von sechs Morphospezies wachslauffähiger *Crematogaster (Decacrema)*-Arten besiedelt, während nichtwachsbereifte Wirtspflanzen von drei anderen, nichtwachslauffähigen Arten der Gruppe besetzt werden. Zwei in Sabah (Malaysia) vorkommende, in der Regel nur mit einer wachskristallfreien *Macaranga*-Spezies assoziierte *Crematogaster (Decacrema)*-Arten (msp.

4 und msp. 10), sind hier nicht nur auf dieser nichtwachsberейten Pflanze, *Macaranga indistincta*, sondern auch auf der wachsberейten Art *Macaranga glandibracteolata* anzutreffen. Diese Beobachtung und dieses außergewöhnliche System legt die Vermutung nahe, daß es sich hierbei um einen Mechanismus der Entwicklung der Wachslauffähigkeit „in der Entstehung“ handelt. Um eine mögliche evolutionäre Entwicklung der Wachslauffähigkeit in dieser Artengruppe nachzuvollziehen, wurde dieses potentielle Ameisen-Pflanzen-System, mittels der Lauferfolgstests, im Freiland auf zwei verschiedenen wachsberейten *Macaranga*-Spezies untersucht. Kolonien von *Crematogaster (Decacrema)* mssp. 4 und 10 wurden jeweils von *Macaranga indistincta*- und *Macaranga glandibracteolata*-Wirtspflanzen gesammelt und der Lauferfolg von jeweils 20 Tieren einer Kolonie auf den wachsberейten *Macaranga*-Spezies *Macaranga hypoleuca* und weiteren 20 auf der wachsberейten *Macaranga glandibracteolata* untersucht. Zudem wurden *Crematogaster (Decacrema)* msp. 6-Ameisen aus verschiedenen Kolonien, als Kontrolle mituntersucht. Diese Morphospezies kommt nur auf wachsberейten *Macaranga hypoleuca*-Wirtspflanzen vor. Die anschließenden Lauferfolgstests wurden analog denen der vorherigen Kapitel durchgeführt: Tiere wurden als erfolgreich gewertet, die innerhalb einer Zeit von fünf Minuten eine vorgegebene Strecke von fünf Zentimetern auf den senkrecht ausgerichteten Versuchsästen zurücklegten (siehe Material und Methode, Kapitel 2.1). Hierbei zeigte sich, daß innerhalb derselben Populationen (von *Crematogaster (Decacrema)* msp. 4 und msp. 10) Unterschiede in der Wachslauffähigkeit auftraten, die klar mit der Oberflächenbeschaffenheit der Wirtspflanze korrelierten, von der die getesteten Kolonien gesammelt wurden (siehe Abb. 47).

Tab. 42: Kreuztabelle und Fishers exakt-Test des wirtspflanzenabhängigen Vergleiches der Lauferfolge von *Crematogaster (Decacrema)* msp. 4 auf *Macaranga glandibracteolata*-Pflanzen. Die Zahlen geben die erfolgreichen, bzw. erfolglosen von *Macaranga glandibracteolata* und *Macaranga indistincta* stammenden Individuen an. Die Versuchstiere stammten aus 13 verschiedenen Kolonien.

Versuchs- oberfläche	Lauftest	Wirtspflanze		Summe	P
		<i>M. glandi- bracteolata</i>	<i>M. indistincta</i>		
<i>M. glandibracteolata</i>	erfolgreich	160	92	252	<0,001
	erfolglos	0	8	8	
	Summe	160	100	260	

Tab. 43: Kreuztabelle und Fishers exakt-Test des wirtspflanzenabhängigen Vergleiches der Lauferfolge von *Crematogaster (Decacrema)* msp. 4 auf *Macaranga hypoleuca*-Pflanzen. Die Zahlen geben die Zahl der getesteten erfolgreichen, bzw. erfolglosen von *Macaranga glandibracteolata* und *Macaranga indistincta* stammenden Tiere an. Die Versuchstiere stammten aus 13 verschiedenen Kolonien.

Versuchsoberfläche	Laufstest	Wirtspflanze		Summe	P
		<i>M. glandibracteolata</i>	<i>M. indistincta</i>		
<i>M. hypoleuca</i>	erfolgreich	158	74	232	<0,001
	erfolglos	2	26	28	
	Summe	160	100	260	

Tab. 44: Kreuztabelle und Fishers exakt-Test des wirtspflanzenabhängigen Vergleiches der Lauferfolge von *Crematogaster (Decacrema)* msp. 10 auf *Macaranga glandibracteolata*-Pflanzen. Die Zahlen geben erfolgreichen bzw., erfolglosen von *Macaranga glandibracteolata* und *Macaranga indistincta* stammenden Individuen an. Die Versuchstiere stammten aus neun verschiedenen Kolonien.

Versuchsoberfläche	Laufstest	Wirtspflanze		Summe	P
		<i>M. glandibracteolata</i>	<i>M. indistincta</i>		
<i>M. glandibracteolata</i>	erfolgreich	38	104	142	0,0022
	erfolglos	2	36	38	
	Summe	40	140	180	

Tab. 45: Kreuztabelle und Fishers exakt-Test des wirtspflanzenabhängigen Vergleiches der Lauferfolge von *Crematogaster (Decacrema)* msp. 10 auf *Macaranga hypoleuca*-Pflanzen. Die Zahlen geben erfolgreichen bzw. erfolglosen von *Macaranga glandibracteolata* und *Macaranga indistincta* stammenden Individuen an. Die Versuchstiere stammten aus neun verschiedenen Kolonien.

Versuchsoberfläche	Laufstest	Wirtspflanze		Summe	P
		<i>M. glandibracteolata</i>	<i>M. indistincta</i>		
<i>M. hypoleuca</i>	erfolgreich	23	100	123	0,0714
	erfolglos	17	40	57	
	Summe	40	140	180	

Tab. 46: Kreuztabelle und Fishers exakt-Test des versuchsoberflächenabhängigen Vergleiches der Lauferfolge von *Crematogaster (Decacrema)* msp. 4 von der Wirtspflanze *Macaranga glandibracteolata*. Die Zahlen geben die auf *Macaranga glandibracteolata* und *Macaranga hypoleuca* getesteten erfolgreichen bzw. erfolglosen Individuen an. Die Versuchstiere stammten aus 13 verschiedenen Kolonien.

Wirtspflanze	Laufstest	Versuchspflanze		Summe	P
		<i>M. glandibracteolata</i>	<i>M. hypoleuca</i>		
<i>M. glandibracteolata</i>	erfolgreich	160	158	318	0,2492
	erfolglos	0	2	2	
	Summe	160	160	320	

Tab. 47: Kreuztabelle und Fishers exakt-Test des versuchsoberflächenabhängigen Vergleiches der Lauferfolge von *Crematogaster (Decacrema)* msp. 4 von der Wirtspflanze *Macaranga indistincta*. Die Zahlen geben die auf *Macaranga glandibracteolata* und *Macaranga hypoleuca* getesteten erfolgreichen bzw. erfolglosen Individuen an. Die Versuchstiere stammten aus 13 verschiedenen Kolonien.

Wirtspflanze	Laufstest	Versuchspflanze		Summe	P
		<i>M. glandibracteolata</i>	<i>M. hypoleuca</i>		
<i>M. indistincta</i>	erfolgreich	92	74	166	<0,001
	erfolglos	8	26	34	
	Summe	100	100	200	

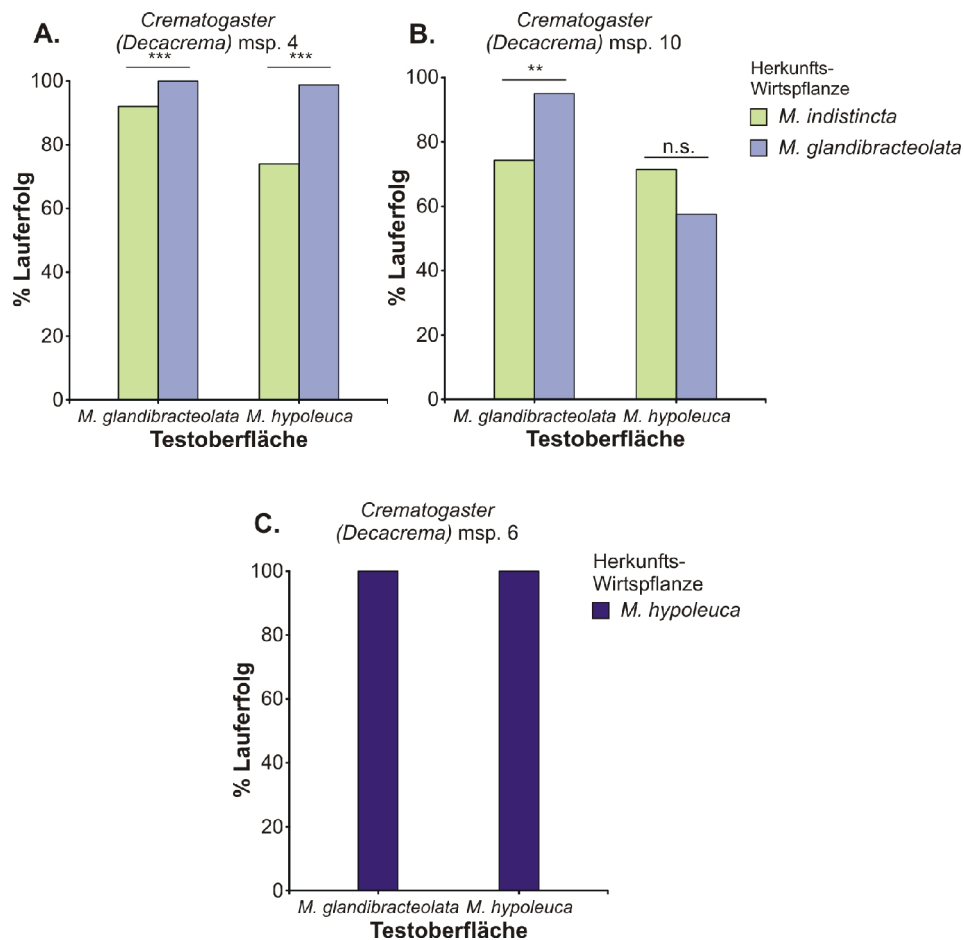


Abb. 47: Lauferfolge von *Crematogaster (Decacrema)* A.) msp. 4 B.) msp. 10 C.) msp. 6 auf 2 verschiedenen wachsbereiften Testoberflächen: *Macaranga glandibracteolata* und *Macaranga hypoleuca*. Die Kolonien von *Crematogaster (Decacrema)* msp. 4 und 10 stammten von zwei verschiedenen Wirtspflanzen (*Macaranga indistincta*, wachskristallfrei; *Macaranga glandibracteolata*, wachsbereift), während die Kolonien der Kontrollspezies nur von der wachsbereiften *Macaranga hypoleuca* stammten.

Ameisen, welche von der wachsbereiften *Macaranga glandibracteolata* gesammelt wurden, erwiesen sich in Bezug auf ihre Wachslauffähigkeit signifikant überlegen gegenüber Tieren der gleichen Art, die von *Macaranga indistincta* stammten (siehe Abb. 47, Tab. 42, Tab. 43, Tab. 44). Nur im wirtspflanzenabhängigen Vergleich des Lauferfolges von *Crematogaster (Decacrema)* msp. 10 auf *Macaranga hypoleuca*-Versuchsoberflächen ließ sich kein signifikanter Unterschied nachweisen (siehe Tab. 45).

Tab. 48: Kreuztabelle und Fishers exakt-Test des versuchsoberflächenabhängigen Vergleiches der Lauferfolge von *Crematogaster (Decacrema)* msp. 10 von der Wirtspflanze *Macaranga glandibracteolata*. Die Zahlen geben die auf *Macaranga glandibracteolata* und *Macaranga hypoleuca* getesteten erfolgreichen bzw. erfolglosen Individuen an. Die Versuchstiere stammten aus 13 verschiedenen Kolonien.

Wirtspflanze	Lauftest	Versuchspflanze		Summe	P
		<i>M. glandibracteolata</i>	<i>M. hypoleuca</i>		
<i>M. glandibracteolata</i>	erfolgreich	38	23	61	<0,001
	erfolglos	2	17	19	
	Summe	40	40	80	

Tab. 49: Kreuztabelle und Fishers exakt-Test des versuchsoberflächenabhängigen Vergleiches der Lauferfolge von *Crematogaster (Decacrema)* msp. 10 von der Wirtspflanze *Macaranga indistincta*. Die Zahlen geben die auf *Macaranga glandibracteolata* und *Macaranga hypoleuca* getesteten erfolgreichen bzw. erfolglosen Individuen an. Die Versuchstiere stammten aus 13 verschiedenen Kolonien.

Wirtspflanze	Lauftest	Versuchspflanze		Summe	P
		<i>M. glandibracteolata</i>	<i>M. hypoleuca</i>		
<i>M. indistincta</i>	erfolgreich	104	100	204	0,3435
	erfolglos	36	40	76	
	Summe	140	140	280	

Tab. 50: Kreuztabelle mit den Ergebnissen des versuchsoberflächenabhängigen Vergleiches der Lauferfolge von *Crematogaster (Decacrema)* msp. 6 von der Wirtspflanze *Macaranga hypoleuca*. Die Zahlen geben die auf *Macaranga glandibracteolata* und *Macaranga hypoleuca* getesteten erfolgreichen bzw. erfolglosen Individuen an. Die Versuchstiere stammten aus sechs verschiedenen Kolonien.

Wirtspflanze	Lauftest	Versuchspflanze		Summe
		<i>M. glandibracteolata</i>	<i>M. hypoleuca</i>	
<i>M. hypoleuca</i>	erfolgreich	120	120	240
	erfolglos	0	0	0
	Summe	120	120	240

Darüber hinaus zeigten die Daten, daß die Wachskristalloberflächen von *Macaranga hypoleuca* für beide Morphospezies rutschiger waren als die von *Macaranga glandibracteolata* (siehe Tab. 46, Tab. 47, Tab. 48 und Tab. 49).

Crematogaster (Decacrema) msp. 6 waren auf beiden Versuchsoberflächen in 100% aller Läufe erfolgreich (siehe Abb. 47 C., Tab. 50). Sie hatten auf keiner der beiden wachsbereiften *Macaranga*-Oberflächen Fortbewegungsschwierigkeiten. *Crematogaster (Decacrema)* msp. 10 zeigten im Vergleich zu msp. 4 auf beiden Oberflächen die höchste Absturzrate.

Um eventuell zugrundeliegende morphologische Differenzierungen der hier untersuchten Populationen der beiden von *Macaranga glandibracteolata* stammenden *Crematogaster (Decacrema)*-mspp. 4 und 10 zu finden, wurden an einigen der in den Laufuntersuchungen verwendeten Individuen morphometrische Untersuchungen gemacht. Im Vergleich der von

Macaranga indistincta- mit der von *Macaranga glandibracteolata*-stammenden *Crematogaster (Decacrema)* msp. 4 bzw. msp. 10 waren, bis auf in einem Fall, keine signifikanten morphologischen Unterschiede nachweisbar (siehe Tab. 51). Der einzige signifikante Beinlängenunterschied ergab sich bei den Vorderbeinen von *Crematogaster (Decacrema)* msp. 10. Der Beinlängenvergleich von *Crematogaster (Decacrema)* msp. 4 bzw. msp. 10 von beiden Wirtspflanzen hat keine eindeutigen Unterschiede, wie beim Beinlängenvergleich zwischen den Morphospezies (siehe Ergebnisse, Kapitel 2.4.2), ergeben.

Um eine mögliche kinematische Anpassung der beiden mit *Macaranga glandibracteolata* assoziierten Arten zu untersuchen, müßten in Zukunft weitere Kolonien gesammelt und untersucht werden, da die Stichprobendichte im Vergleich zu den interspezifischen Beinlängenvergleichen sehr gering war. Zudem konnten aufgrund der teilweise geringen Verfügbarkeit in Borneo keine Versuchskolonien nach Würzburg gebracht werden, mit denen vergleichende kinematische Untersuchungen hätten durchgeführt werden können. Desweiteren war es nicht möglich gewesen die technisch sehr aufwendige Versuchsausrüstung für die kinematischen Untersuchungen nach Malaysia zu transportieren.

Tab. 51: Ergebnisse der univariaten Rang-Ancovas mit der Masse als Kovariate. VB=Vorderbein, MB=Mittelbein, HB=Hinterbein, M. i.=*Macaranga indistincta*, M. g.=*Macaranga glandibracteolata*, P=Signifikanzniveau

<i>Crematogaster (Decacrema)</i>	Beinposition	Wirtspflanze	Stichprobengröße N	Mittelwerte Rohdaten (mm)	F	P
msp. 4	VB	<i>M. i.</i>	12	3,1419	0,37	0,849
		<i>M. g.</i>	32	3,1431		
	MB	<i>M. i.</i>	12	3,2002	0,446	0,508
		<i>M. g.</i>	32	3,1999		
	HB	<i>M. i.</i>	12	3,2717	0,000	0,997
		<i>M. g.</i>	32	3,2755		
msp. 10	VB	<i>M. i.</i>	12	3,1135	6,175	0,018
		<i>M. g.</i>	23	3,1212		
	MB	<i>M. i.</i>	12	3,1777	2,364	0,134
		<i>M. g.</i>	23	3,1812		
	HB	<i>M. i.</i>	12	3,2438	2,443	0,073
		<i>M. g.</i>	23	3,2483		

D. Diskussion

1. Mechanismen der Rutschigkeit wachsbereifter Pflanzenoberflächen für Insekten

Trotz genauer Kenntnisse zur Mikromorphologie und der chemischen Zusammensetzung der epikutikulären Wachskristallschichten von Pflanzenoberflächen (Markstädter et al., 2000), ist über ihre Funktionsweise als Laufbarriere nicht viel bekannt. Federle et al. (1997) haben zeigen können, daß der Ausschlußeffect der Wachskristallschicht nicht auf chemischen Repellentien beruht, sondern daß wahrscheinlich biomechanische Ursachen zugrunde liegen. Wie schon in der Einleitung näher erläutert, kann die Rutschigkeit wachsbereifter Pflanzenoberflächen für Insekten, auf vier verschiedenen Ursachen beruhen:

- Abbrechen der Wachskristalle (Knoll, 1914; Juniper und Burras, 1962; Stork, 1980; Stork, 1986; Eigenbrode et al., 1996; Gorb und Gorb, 2002; Enders et al., 2004)
- Anlösen der Wachskristalle durch das Haftsekret (Gorb und Gorb, 2002; Gaume et al., 2004)
- Mikrorauhigkeit aufgrund der Topographie epikutikulärer Wachskristalle (Gorb, 2001; Dai et al., 2002; Enders et al., 2004)
- schlechte Benetzbarkeit der Oberflächen und dadurch geringere Haftkräfte (Holloway, 1969b; Holloway, 1969a; Holloway, 1970; Barthlott und Neinhuis, 1997).

Um zu klären, welche proximativen Mechanismen die Rutschigkeit wachsbereifter Pflanzenoberflächen für Insekten hervorrufen, wurden

- Haftorgane von *Crematogaster (Decacrema)*-Ameisen und generalistischen Ameisen nach ihrer Interaktion mit *Macaranga*-Wachskristalloberflächen untersucht,
- Haftkraftmessungen auf standardisierten Oberflächen mit verschiedenen Oberflächeneigenschaften und
- Haftkraftmessungen auf glatten Oberflächen nach Wachsläufen durchgeführt

In der vorliegenden Arbeit konnten, durch diese Versuche, drei der vier Mechanismen näher untersucht werden und teilweise als Mechanismus der Rutschigkeit im Rahmen des Ameisen-Pflanzen-Mutualismus bestätigt werden, während der vierte Punkt nur angeschnitten wurde.

1.1 Abbrechen und Anlösen von Wachskristallen

Generalistische Ameisen (*Atta sexdens*), die direkt nach Belaufen wachsbereifter

Macaranga hypoleuca-Oberflächen betäubt und eingefroren wurden, zeigten bei der rasterelektronenmikroskopischen Betrachtung eine starke Verschmutzung ihrer Tarsen durch Wachskristalle. Dies bestätigt die Beobachtungen anderer Insekten-Pflanzen-Interaktionen. Wachskristalle können von Pflanzenoberflächen abbrechen und zu einer Verschmutzung von Insektentarsen führen (Knoll, 1914; Juniper und Burras, 1962; Stork, 1980; Edwards, 1982; Juniper et al., 1989; Edwards und Wanjura, 1990; Eigenbrode et al., 1996; Gaume et al., 2002; Gorb und Gorb, 2005). Untersuchungen der Wachskristalle von *Nepenthes alata*-Kannenpflanzen lassen vermuten, daß diese extrem stabil gegenüber Krafteinwirkungen in der Dimension von Insektentarsen sind (Riedel et al., 2003). Die kristallbildenden Aldehyde (n-Triacontanal) liegen in den *Nepenthes alata*-Kristallen in einer polymeren Form vor und tragen damit angeblich zu einer chemischen sowie mechanischen Verstärkung der Plättchenstrukturen bei. Diese Verstärkung durch Polymerisierung der Aldehyde wurde nur in der unteren Schicht der Wachskristalle gefunden, wogegen die äußere, zur Krafteinwirkung sich fortbewegender Beuteinsekten exponierte, Wachskristallschicht unpolymerisiert vorliegt (Gorb et al., 2005). Nanoindentationsversuche an den plättchenförmigen, 100-200 nm großen Wachskristallen haben zeigen können, daß die *Nepenthes alata*-Wachskristalle sehr stabil sind (Enders et al., 2004). Die auf die wachsbereifte Oberfläche wirkende Kraft des Nanoindenters war, in diesem Versuchsaufbau, senkrecht zur wachsbereiften Oberfläche ausgerichtet. Da die natürliche Kraftwirkungsrichtung während der Lokomotion von Insekten parallel zu den Pflanzenoberflächen in Richtung der Schwerkraft der Tiere verläuft, ist anzunehmen, daß die Kristalle abhängig von dem abweichenden Angreifwinkel der Kräfte und durch ihre räumliche Anordnung sowie Geometrie unterschiedliche Stabilitäten aufweisen. Weitere Nanoindentationsversuche haben tatsächlich zeigen können, daß die Stabilität von *Nepenthes*-Kristallen abhängig von der Richtung der wirkenden Kraft ist. Hier zeigte sich, daß die Kristalle bei senkrechter Krafteinwirkung sehr stabil waren, während die Einwirkung lateraler Kräfte verschiedene Abbrechprozesse bei den Kristallen bewirkte (Gorb et al., 2005). Bisher fehlen Daten zur Höhe der Krafteinwirkungen einzelner Insektentarsen während der Lokomotion auf eine senkrechte Lafoberfläche. Untersuchungen mit Wachskristallen aus der *Nepenthes alata*-Fangzone zeigten, daß die Kristalle durch die Lokomotion von Insekten leicht abbrechen können (Knoll, 1914; Juniper und Burras, 1962; Gaume et al., 2004). Selektive Untersuchungen von Insektenhaftorganen nach der Lokomotion haben zeigen können, daß die unterschiedlichen Schichten der epikutikulären *Nepenthes*-Wachskristalle ein abweichendes Verhalten zeigen. Die innere Schicht ist sehr stabil und führt zu keiner Kontamination an den Insektentarsen, wogegen die äußere Schicht durch die Krafteinwirkung

sich fortbewegender Insekten abbricht und somit in einer Verschmutzung der Tarsen resultiert (Gorb et al., 2005).

Auch die chemische Zusammensetzung der *Nepenthes*- sowie *Macaranga*-Oberflächenkristalle differiert. Während die epikutikulären Kristalle von *Nepenthes*-Pflanzen vorwiegend aus langkettigen Aldehyden (Riedel et al., 2003; Gorb et al., 2005) gebildet werden, bestehen die wachsbereiften *Macaranga*-Pflanzen vorwiegend aus hydrophoben Triterpenen (Markstädter et al. 2000). Rasterelektronenmikroskopische Aufnahmen fädiger *Macaranga hypoleuca*-Wachskristalle zeigen, daß die einzelnen Kristalle im Durchschnitt 10 µm lang sind und einen Durchmesser von ca. 115 nm aufweisen. Damit sind die Kristalle von *Macaranga hypoleuca* um einiges filigraner und besitzen eine andere räumliche Struktur als die Kristallstrukturen von *Nepenthes alata* (siehe Abb. 48). Auch konnte bisher keine Mehrschichtigkeit im Aufbau der epikutikulären Wachskristallschicht von *Macaranga*-Pflanzen gefunden werden. Die Wachskristalle von *Macaranga*-Pflanzen sind in kaltem Chloroform löslich (Markstädter et al., 2000), was nicht auf eine komplexere und damit eventuell stabilisierende Polymerstruktur schließen läßt. Die vorliegenden Ergebnisse haben gezeigt, daß die filigrane, fadenartige Struktur der *Macaranga hypoleuca*-Wachse bei Kontakt mit Insektentarsen brechen kann. Ob das gefundene Abbrechen der Wachskristalle aber auch bei stereotypem Laufen auf der wachsbereiften Oberfläche vorkommt oder nur durch das Rutschen der Tarsen auf den Laufoberflächen ausgelöst wird konnte nicht abschließend geklärt werden.

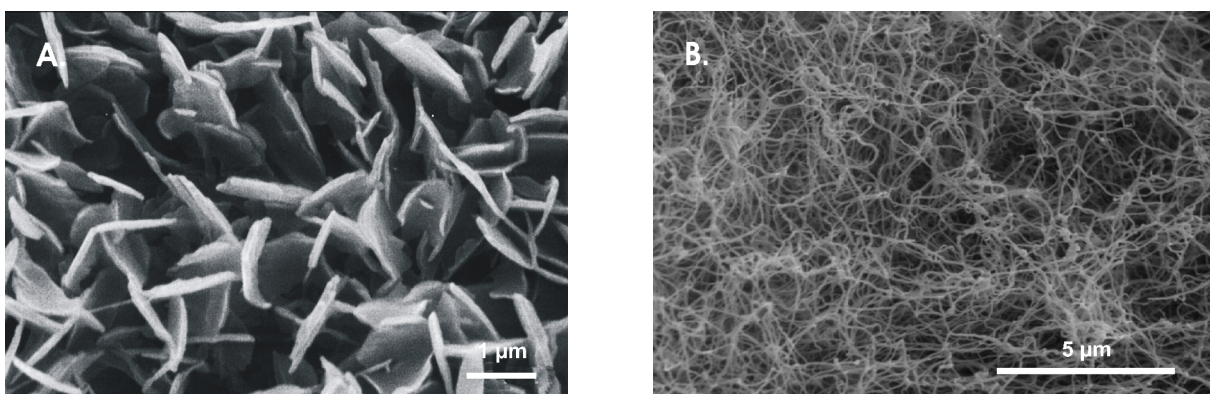


Abb. 48: Rasterelektronenmikroskopische Aufnahmen von A.) *Nepenthes alata*- B.) *Macaranga hypoleuca*-Wachskristalloberflächen

Die Ergebnisse der durchgeführten Laufversuche, inklusive der anschließenden rasterelektronenmikroskopischen Aufnahmen der Tarsen, ergaben eindeutig, daß Kristalle durch die Lokomotion von Insekten aus den epikutikulären Wachsschichten von *Macaranga hypoleuca* herausbrechen und damit zur Verschmutzung der Tarsen führen. *Crematogaster*

(*Decacrema*)-Arten wiesen dagegen einen geringeren Verschmutzungsgrad ihrer Tarsen mit Wachskristallen auf, als die Tiere der ebenfalls untersuchten generalistischen Ameisenart, obwohl letztere durch die fehlende Wachslauffähigkeit einen kürzeren Oberflächenkontakt hatten. Selbst an den Tarsen der wachslauffähigen *Crematogaster* (*Decacrema*) msp. 2-Ameisen konnten sich Wachskristallkontaminationen finden lassen. Die Versuche mit *Crematogaster* (*Decacrema*)-Wachsläufern besiedelten *Macaranga hypoleuca*-Pflanzen konnten zudem zeigen, daß es sich bei dem Abbrechen der kristallinen Wachsstrukturen nicht um ein Artefakt, sondern um einen auch in natürlicher Umgebung relevanten Effekt handelt.

Die an den Tarsen gefundenen Partikel zeigten teilweise die für *Macaranga* typische Struktur der fädigen Wachskristalle. Die meisten an den Arolien gefundenen Partikel hatten dagegen ihre Kristallstruktur verloren (siehe Ergebnisse Abb. 1, A. und B.) und wiesen eine amorphe Struktur auf (Federle und Bruening, 2005). Bei Fliegen, die haarige Haftorgane besitzen, wurde nach dem Belaufen wachsbereifter Oberflächen ebenfalls eine amorphe Struktur an den Tarsen nachgewiesen. Die Kristalle wurden durch das Haftsekret der Fliegen angelöst und führten zum Verkleben der einzelnen Setae der Haftorgane (Gaume et al., 2004). Dies deutet darauf hin, daß das Haftsekret eine partielle Lösung der Kristalle hervorruft und dadurch ein Schmierfilm zwischen dem Arolium und der Lafoberfläche ausgebildet wird. Dieser Film kann, ebenso wie die noch intakten Kristallfragmente, zu einer Unterbrechung des Kontaktes zwischen Haftorgan und Oberfläche und damit zu einer verminderten Haftung von Insekten auf wachsbereiften Oberflächen führen.

Beim Abbrechen der Wachskristalle aus den wachsbereiften *Macaranga*-Oberflächen und das hierdurch resultierende Verschmutzen der Insektenhaftstrukturen, handelt es sich um den zentralen Mechanismus der Rutschigkeit dieser Oberflächen für Insekten.

1.1.1 Einfluß der Kontaminationen auf die Haftfähigkeit

In diesem Versuchteil wurde mittels der Zentrifugentechnik untersucht, inwieweit sich an Ameisentarsen akkumulierte Wachskristallpartikel, beziehungsweise der teilweise gefundene amorphe Schmierfilm, auf Haftkräfte von Ameisen an glatten Glasoberflächen auswirken. Eine vorherige Lokomotion auf wachsbereiften *Macaranga hypoleuca*-Ästen zeigte bei den Haftkraftmessungen auf glatten Plexiglasoberflächen keinen signifikanten Unterschied der maximalen Haftkräfte. Im Gegensatz hierzu haben Messungen von Stabheuschrecken-Einzelbeinkräften (*Carausius morosus*) mittels eines Biegebalkens ergeben, daß zweimaliges Aufsetzen der Tarsen auf *Macaranga hypoleuca*-Oberflächen zur Reduktion der Haftkräfte um die Hälfte auf glatten Oberflächen führte. Schon zwei- bis dreimaliges Aufsetzen der

wachskristallverschmutzten Stabheuschreckentarsen auf saubere Glasoberflächen führte zu einem wieder ansteigendem Adhäsionsvermögen der Tarsen, bis hin zur vollständigen Regeneration der ursprünglichen Haftkräfte (W. Federle, persönliche Mitteilung). Die Messungen der Einzelbeinkräfte und die Resultate der Zentrifugen-Kraftmessungen lassen die Deutung zu, daß die Tiere trotz des sofortigen Umsetzens von der wachsbereiften Pflanzenoberfläche auf die Zentrifugenoberfläche noch die Möglichkeit hatten, vorhandene Verschmutzungen abzustreifen. Die rasterelektronischen Untersuchungen der Tarsen von *Crematogaster (Decacrema)*-Ameisen, die sofort nach dem Belaufen wachsbereifter *Macaranga*-Oberflächen getötet wurden, ließen Verschmutzungen durch Wachskristalle erkennen. Diese Beobachtung und die Ergebnisse der beiden Kraftmeßmethoden legen die Vermutung nahe, daß der Zeitrahmen zwischen dem Umsetzten der Tiere und dem vollständigen Einfrieren der Bewegungen nach der Beschleunigung des Zentrifugenrotors so groß war, daß die Tiere die Verschmutzung durch Belaufen der glatten Zentrifugenoberfläche passiv abstreifen konnten, da kein aktives Putzen zu beobachten war.

1.2 Einfluß von Mikrorauhigkeit und Oberflächenpolarität auf die Haftleistung

Vergleichende Haftkraftmessungen auf mikrorauen und unterschiedlich polaren Oberflächen haben zeigen können, daß die Rauigkeit von Oberflächen deutliche Effekte auf die Haftleistung der untersuchten *Crematogaster (Decacrema)*-Ameisen hat. Auf glatten Glasoberflächen resultierten die höchsten Haftkräfte, wogegen sie auf den mikrorauen (0,05 µm Partikelgröße) Oberflächen um 80% reduziert waren. Auf den anderen mikrorauen Oberflächen (0,3 und 1 µm Partikelgröße) stiegen sie wieder auf das doppelte an, um dann auf der grobkörnigsten Oberfläche (12 µm Partikelgröße) wieder in den Bereich der auf glatten Oberflächen gemessenen Haftkräfte zu kommen. Die im Rahmen der vorliegenden Arbeit gemessenen Krallenspitzenradien der *Crematogaster (Decacrema)*-Ameisen lagen bei 2,1 µm (siehe Ergebnisse, Kapitel 2.4.1). Sie liegen also unterhalb bzw. in der Dimension der feinsten drei Rauigkeitsstufen (0,05; 0,3 und 1 µm) und können so nach Dai et al. (2002) den *Crematogaster (Decacrema)*-Ameisen keine ausreichende Haftreibung bieten. Erst die künstliche Oberfläche mit der Partikelgröße von 12 µm bot den Krallen wieder ausreichende Reibung. (Dai et al., 2002) Auf den Einfluß der Krallen auf die Lokomotion an senkrechten, wachsbereiften Pflanzenoberflächen wird unter Mechanismen der Wachslauffähigkeit in Kapitel 2.4.1 detaillierter eingegangen.

Die Mikrorauhigkeit von Oberflächen kann auch zur Reduktion der Haftung von Insekten führen, indem die effektiven Kontaktflächen der Arolien herabgesetzt werden (Gorb, 2001).

Durch die vorliegende Arbeit konnten den Arolien zumindest im Rahmen des Wachslaufens eine wenn dann eher untergeordnete Rolle zugeordnet werden. Inwieweit sie auf den künstlichen, mikrorauen Oberflächen eine größere Rolle spielen kann hier nicht abschließend geklärt werden. Bei der Interaktion von Insektentarsen auf Pflanzenoberflächen treffen Oberflächen mit unterschiedlichen physikalischen Eigenschaften aufeinander. Die epikutikulären Wachskristalle von Pflanzen weisen nicht nur eine Mikrorauhigkeit auf, sondern sind zudem extrem hydrophob. Rasterelektronenmikroskopische Aufnahmen von Insektentarsen konnten zeigen, daß die Arolien zumindest partiell in Oberflächenkontakt treten und so die Haftflüssigkeit mit den Kristallen reagieren kann. Haftkraftmessungen an Ameisen zeigten auf, daß bei der Haftung auf glatten Oberflächen die Flüssigadhäsion („wet adhesion“), mittels des Haftsekretes, eine große Rolle spielt (Federle et al., 2002b). Auch am Beispiel des grünen Heupferdes (*Tettigonia viridissima*) konnte gezeigt werden, daß neben der Deformation des Haftpads auch die Adhäsionskraft des Haftsekretes für die Haftung auf glatten Oberflächen entscheidend ist (Jiao et al., 2000).

Das Haftsekret asiatischer Weberameisen (*Oecophylla smaragdina*) besteht aus einer hydrophoben Hauptkomponente Flüssigkeit B und einer, nur auf hydrophilen Oberflächen vorkommenden, ebenfalls hydrophilen, leicht flüchtigen Flüssigkeit A (Federle et al., 2002b). Flüssigkeit A ist abhängig von den physikalischen Eigenschaften der Kontaktoberfläche zu finden. Auf hydrophilen Oberflächen, wie z.B. auf Glas, ist sie vorhanden, während sie auf hydrophoben Oberflächen, wie z.B. Polyimid und Polymethylmetacrylat (PMMA)-Oberflächen nicht vorkommt. Neuere Untersuchungen lassen hingegen vermuten, daß es nicht wie eben beschrieben zur Verflüchtigung der hydrophilen Flüssigkeit kommt, sondern daß sich eine Emulsion bildet, die so fein ist, daß Einzeltröpfchen der hydrophoben Komponente unter dem Mikroskop nicht mehr erkennbar sind, während auf den hydrophilen Oberflächen eine starke Trennung der beiden Phasen durch Koagulation der Einzeltröpfchen erfolgt (W. Federle, persönliche Mitteilung). Es ist denkbar, daß die Haftflüssigkeit durch diesen Effekt, abhängig von der Polarität der Kontaktoberflächen, unterschiedliche Hafteigenschaften aufweisen kann. In der Literatur sind widersprüchliche Angaben zum Einfluß der Lafoberflächenpolarität auf die Haftung von Insekten finden. Eigenbrode und Jetter (2002) haben bei Haftkraftmessungen von Marienkäfern (*Hippodamia convergens*) zeigen können, daß die Polarität der Oberflächen eine signifikante Rolle spielt. Die Haftung der Tiere auf dem primären C₂₂-Alkohol war größer als auf der polareren C₂₂-n-Alkansäure. Die Autoren schließen darauf, daß durch eine detaillierte Charakterisierung der Haftflüssigkeit der Mechanismus der Haftung von Insekten auf wachsbereiften Pflanzenoberflächen besser

verstanden werden kann. Im Gegensatz zu diesem Ergebnis haben (Dixon et al., 1990) durch Haftkraftmessungen an vier verschiedenen Blattlauspezies gezeigt, daß die Polarität keinen Einfluß auf die Haftkraft der Tiere besitzt. Auch die vergleichenden Kraftmessungen an *Crematogaster (Decacrema)*-Ameisen auf polaren und apolaren Oberflächen konnten keinen Einfluß der Oberflächenpolarität auf die Haftkräfte bestätigen. Die Polarität der Oberfläche spielt bei der Haftung von *Crematogaster (Decacrema)*-Ameisen auf wachsbereiften *Macaranga*-Ästen keine signifikante Rolle. Dies kann dadurch resultieren, daß die Arolien nicht immer und wenn dann auch nur mit einem kleinen Teil in Kontakt mit der wachsbereiften Lafoberfläche kommen. Auf den Einfluß des Aroliums während des Wachslaufprozesses wird in Kapitel 2.4.2 im Rahmen der Diskussion der der Wachslauffähigkeit zugrundeliegenden Mechanismen detaillierter eingegangen.

Es wurde gezeigt, daß es bei wachsbereiften *Macaranga*-Oberflächen drei Faktoren gibt, die gleichzeitig zu einer Verminderung der Haftung von Insektentarsen auf den Wachskristallobereflächen führen:

- Die Wachskristalle brechen während der Lokomotion ab. Dieser Effekt führt bei Wachsläufem sowie Nichtwachsläufem zu einer Kontamination der aufsetzenden Tarsalelemente wie der Krallen, des Aroliums und der distalen Tarsussegmente.
- Die Wachskristalle werden durch das Haftsekret angelöst (Gorb und Gorb, 2002; Gaume et al., 2004). Wie Federle et al. (2002b) gezeigt haben resultieren die Adhäsionskräfte aus der Oberflächenspannung und der Viskosität des Haftsekretes. Die rasterelektronenmikroskopischen Aufnahmen zeigten, daß die Wachskristalle zumindest im Bereich des Aroliums ihre kristalline Struktur verloren haben. Durch das Anlösen der Wachskristalle kann es zur Änderung der oben beschriebenen mechanischen Eigenschaften des Flüssigkeitsfilmes und damit zu einer Reduktion der Haftkräfte kommen. Ein möglicher Einfluß der Wachskristallkontamination auf die Haftung auf glatten Oberflächen konnte durch die Zentrifugentechnik nicht bestätigt werden, da wahrscheinlich das zwischenzeitliche Belaufen von sauberen Oberflächen zu einer Entfernung der Partikel führte.
- Die Rutschigkeit mikrorauer Oberflächen kommt durch fehlende Insertionspunkte für die Krallen zustande, dieses Ergebnis konnte auch durch die Haftkraftmessungen an *Crematogaster (Decacrema)*-Ameisen belegt werden. Die Mikrorauhigkeit von Oberflächen kann zu einer Reduzierung der effektiven Kontaktfläche des Aroliums führen und dadurch die Haftkräfte von Insekten verringern (Gorb, 2001), ob dieser

Mechanismus auch im Rahmen der Rutschigkeit wachsbereifter Pflanzenoberfläche eine Rolle spielt kann hier nicht geklärt werden. Welcher verursachende Mechanismus letztendlich hinter dem Einfluß der Mikrorauhigkeit steht, beziehungsweise wie groß der Einfluß ist, konnte durch unsere Versuche nicht näher aufgeklärt werden.

Da es nicht möglich war Oberflächen zu generieren, die neben der exakten Rauhigkeit auch das Abbrechverhalten von *Macaranga*-Wachskristallen simulieren, war es nicht möglich die Größe des Einflusses beider Rutschigkeitsmechanismen separat voneinander zu betrachten. Hierdurch konnte bisher nicht aufgetrennt werden, wie groß der Einfluß der Mikrorauhigkeit in dem *Crematogaster (Decacrema)*-*Macaranga*-System im Vergleich zum Abbrechen der Wachskristalle und der anschließenden Verschmutzung der Tarsen ist.

2. Mechanismen der Wachslauffähigkeit

Anhand jeweils einer mit wachsbereiften und einer mit nichtwachsbereiften *Macaranga*-Spezies assoziierten *Crematogaster (Decacrema)*-Morphospezies (msp. 2 bzw. 4) konnte durch Laufversuche die signifikante Überlegenheit ersterer auf wachsbereiften, senkrechten *Macaranga hypoleuca*-Ästen nachgewiesen werden. Diese außerordentliche Wachslauffähigkeit wurde schon an sechs, mit wachsbereiften *Macaranga*-Pflanzen assoziierten *Crematogaster (Decacrema)*-Spezies (mspp. 1, 2, 5, 6, 7 und 9), sowie *Camponotus Macarangae* gezeigt (Federle et al., 1997). Die mit nichtwachsbereiften *Macaranga*-Pflanzen assoziierten Ameisen (*Crematogaster (Decacrema)* mspp. 3, 4; *Camponotus (Colobopsis)* sp. 1; *Crematogaster (non-Decacrema)* msp. 8) fielen entweder von den wachsbereiften Oberflächen herunter, oder bewegten sich nur extrem langsam fort.

(Federle et al., 1997) haben durch diese Laufversuche auf wachsbereiften *Macaranga pruinosa*-Ästen gezeigt, daß *Crematogaster (Decacrema)* msp. 2 ohne Einschränkungen (100% Erfolgsquote) auf diesen Oberflächen laufen können. Daß es bei den im Rahmen dieser Arbeit durchgeführten Versuchen auch unter den Wachsläufnern eine Mißerfolgsquote gab, kann auf unterschiedlichen Gründen basieren. Zum einen können Störungen während des Umsetzens der Tiere ursächlich sein und zum anderen kann es sich um ein Gewächshausartefakt handeln. Die Pflanzen können durch mechanischen Abrieb, z. B. durch das Bewässern der Pflanzen, Schäden an ihren Wachsoberfläche aufweisen. Auf den Oberflächen der Gewächshauspflanzen waren teilweise Spinnenweben oder Wollläuse (Coccidae) vorhanden, die die Lauffähigkeit der Versuchstiere durch Verschmutzung der tarsalen Haftorgane einschränken können. Bei der Auswahl des Pflanzenmaterials wurden

daher nur optisch völlig intakte Pflanzenteile verwendet, die unter dem Binokular keine Schäden bzw. Verschmutzungen aufwiesen. Als eine wahrscheinlichere Erklärung für das abweichende Ergebnis auf *Macaranga hypoleuca*- und *Macaranga pruinosa*-Oberflächen kann in Frage kommen, daß erstere eine sehr dichte, weißliche Wachskristallschicht besitzen, während *Macaranga pruinosa*-Sproßachsen teilweise die Pflanzenkutikula durch ihre Wachsbereifung durchscheinen lassen. Auch vergleichende Versuche an *Macaranga hypoleuca* und *Macaranga glandibracteolata* (siehe Ergebnisse Kapitel 4) haben schon zeigen können, daß Unterschiede in der Rutschigkeit verschiedener, wachsbereifter *Macaranga*-Pflanzen existieren. *Macaranga hypoleuca*-Pflanzen besitzen für *Crematogaster (Decacrema)*-Ameisen signifikant rutschigere Oberflächen als *Macaranga glandibracteolata*-Pflanzen. Daß die Haftung von Insekten auf Pflanzenoberflächen mit der Dichte der Wachskristalle korreliert, wurde schon in Versuchen mit dem konvergierenden Marienkäfer (*Hippodamia convergens*) auf acht verschiedenen Gemüsekohlvarianten (*Brassica oleracea*) gezeigt (Eigenbrode und Jetter, 2002). Bisher wurden noch keine vergleichenden Laufuntersuchungen an *Macaranga hypoleuca* und *Macaranga pruinosa* durchgeführt, so daß die im Rahmen dieser Arbeit gefundenen Resultate für diese beiden Pflanzenoberflächen nicht direkt vergleichbar sind.

Die Haftkraftmessungen mittels der Zentrifuge haben überraschenderweise ergeben, daß sich weder auf wachsbereiften noch auf mikrorauen Oberflächen die Haftkräfte von *Crematogaster (Decacrema)* msp. 2 und 4 signifikant unterscheiden und sogar ein Trend höherer Haftkräfte zugunsten der Nichtwachsläufer existiert. Um einen möglicherweise vorhandenen Gewächshausartefakt als Ursache für dieses Ergebnis auszuschließen wurden die kombinierten Laufversuche und Haftkraftmessungen auch auf standardisierten Oberflächen (0,05 µm, Ultratec) durchgeführt. Auch dieser Vergleich führte zu demselben Ergebnis. Den Ergebnissen der Haftkraftmessungen stehen die der kombinierten Laufversuche entgegen, in denen die *Crematogaster (Decacrema)*-Wachsläufer sich eindeutig besser auf den wachsbereiften *Macaranga*-Oberflächen fortbewegen konnten, als die Nichtwachsläufer. Diese vergleichenden Versuche zu Lauferfolg und Haftfähigkeit mit *Crematogaster (Decacrema)* msp. 2 (Wachsläufer) und msp. 4 (Nichtwachsläufer) haben also zeigen können, daß der interspezifische Unterschied im Wachslaufverhalten nicht auf einer größeren Haftung beruht. Die außerordentliche Wachslauffähigkeit muß also auf anderen Mechanismen basieren. Vergleichende Haftkraftmessungen auf glatten Glasoberflächen mit der generalistischen Ameisenart *Camponotus floridanus* haben gezeigt, daß beide *Crematogaster (Decacrema)*-Spezies (Wachsläufer und Nichtwachsläufer) signifikant höhere

Anhaftungskräfte besitzen (siehe Ergebnisse, Kapitel 2.1). Die Fähigkeit einen sicheren Halt auf den belauenen, glatten Pflanzenoberflächen zu finden ist gerade für arboreale Ameisen enorm wichtig. Ameisen die herunterfallen haben kaum eine Möglichkeit eine leitende Pheromonspur zu ihrer Kolonie, beziehungsweise zu ihrem Nest wiederzufinden. Dieses Ergebnis läßt vermuten, daß die *Crematogaster (Decacrema)*-Ameisen Merkmale des arborealen Lebens aufweisen die es ihnen erleichtern Haftung bzw. Lokomotion auf senkrechten Oberflächen, im Vergleich zu der untersuchten generalistischen Ameisenart aufrechtzuerhalten. Die Wachsbereifung einiger *Macaranga*-Spezies stellt eine zusätzliche biomechanische Herausforderung innerhalb des arborealen Habitats der *Crematogaster (Decacrema)*-Ameisen dar.

Die unspezifische, arboreale *Crematogaster spec.* muß im Gegensatz zu den beiden hier untersuchten, Pflanzenameisen *Crematogaster (Decacrema)*-Morphospezies die Fähigkeit besitzen sich auf wechselnden, arborealen Oberflächen fortzubewegen. Dies erklärt die Ergebnisse der Laufversuche, bei denen sie auf den wachsbereiften Oberflächen ähnlich erfolgreich wie die ebenfalls untersuchten *Crematogaster (Decacrema)*-Wachsläufer abschnitten. Die Haftkraftmessungen auf den wachsbereiften *Macaranga hypoleuca*-Oberflächen hingegen zeigten, daß hier die *Crematogaster (Decacrema)*-Wachsläufer signifikant größere Haftreibung aufwiesen als die *Crematogaster spec.*.

Die *Crematogaster (Decacrema)*-Ameisen hingegen werden ihren kompletten Lebenszyklus nur mit den Oberflächen ihrer spezifischen Wirtspflanze konfrontiert. Bei den Wirtspflanzenoberflächen der hier untersuchten *Crematogaster (Decacrema)*-Nichtwachsläufer handelt es sich um glatte, welche frei von epikutikulären Wachskristallschichten sind. Dies mag erklären warum *Crematogaster (Decacrema)*-Nichtwachsläufer auf den wachsbereiften *Macaranga hypoleuca*-Oberflächen höchst signifikant schlechter abschnitten, als die *Crematogaster (Decacrema)*-Wachsläufer.

Die hier beschriebenen Versuchsergebnisse zeigen ganz klar, daß die Wachslauffähigkeit nicht allein auf einem höheren Haftungsvermögen der *Crematogaster (Decacrema)*-Wachsläufer beruht, sondern, daß andere Faktoren wie z. B. Präadaptationen in Morphologie, Verhalten oder der Lokomotion eine Rolle gespielt haben müssen. Diese Punkte sollen im Folgenden näher diskutiert werden.

2.1 Reinigungsmechanismen bei Wachsläufern und Nichtwachsläufern

Wie durch die rasterelektronenmikroskopischen Aufnahmen der Ameisentarsen gezeigt, brechen beim Laufen auf den wachsbereiften *Macaranga*-Oberflächen Kristalle von der

Oberfläche ab und führen zur Verschmutzung der Tarsen. Es war leider nicht möglich die Verschmutzungen an der Tarsen der wachslaufenden und der nichtwachslauffähigen *Crematogaster (Decacrema)*-Ameisen, sowie der generalistischen Ameiseart, zu quantifizieren. Die beiden untersuchten *Crematogaster (Decacrema)*-Ameisenspezies wiesen aber tendenziell einen geringeren Verschmutzungsgrad ihrer Tarsen auf, als die generalistische Ameisenart *Atta sexdens* (siehe Ergebnisse, Abb. 15). Dieses Fehlen von Wachskristallkontaminationen, bzw. das verringertes Auftreten, kann durch einen passiven Reinigungsmechanismus der Krallen, oder durch ein aktives Putzverhalten erklärt werden und unter anderem eine Ursache für die Wachslauffähigkeit sein.

Beim Vergleich von Aktivitäten des Marienkäfers *Hippodamia convergens*, der räuberischen Blumenwanze (*Orius insidiosus*) und Larven der grünen Florfliege (*Chrysoperla carnea*) konnte gezeigt werden, daß sich die Tiere auf wachsbereiften Brassica-Arten im Vergleich zu den weniger wachsbereiften Pflanzen seltener fortbewegten, da sie sich die meiste Zeit mit „unproduktivem Verhalten“ wie Putzen beschäftigten (Eigenbrode, 1996). Auch an vier verschiedenen Blattkäferarten (Chrysomelidae) konnte beobachtet werden, daß die sich Tiere nach der Lokomotion auf wachsbereiften Oberflächen intensiv mit der Reinigung ihrer tarsalen Haftstrukturen beschäftigten (Edwards, 1982; Edwards und Wanjura, 1990). Das Putzen innerhalb verschiedener Insektenarten ist beschrieben worden als primär der überlebenswichtigen Funktionserhaltung ihrer sensorischen Organe (Lefebvre, 1981) sowie der allgemeinen Erhaltung der mechanischen Funktionen des Organismus, der antimikrobiellen Behandlung der Körperoberfläche sowie der Entfernung von Parasiten dienlich.

Während der Lokomotion auf sauberen Glasstäben zeigte sich weder bei *Crematogaster (Decacrema)*-Wachsläufern noch bei -Nichtwachsläufern Putzverhalten, während es auf den wachsbereiften *Macaranga*-Ästen immer zu sehen war. Dies stützt das obig beschriebene Ergebnis zum Abbrechen der Wachskristalle. Die verschmutzenden Kristallpartikel an den Tarsen können als ein Auslöser des Putzverhaltens fungieren. Dieses spezifische Putzverhalten der *Crematogaster (Decacrema)*-Wachsläufer dient wahrscheinlich ausschließlich der Funktionserhaltung des Haftapparates, da die Ausführung nur auf die Reinigung der mit den wachsbereiften Oberflächen in Kontakt tretenden Strukturen reduziert ist und ausschließlich auf wachsbereiften Pflanzenoberflächen stattfand.

Viele Insekten, die sich auf wachsbereiften Pflanzenoberflächen bewegen, zeigen, wie auch in den vorliegenden Untersuchungen zu beobachten war, intensives Putzverhalten. Das Putzverhalten wurde bei Insekten mit glatten Haftorganen, wie z. B. Ameisen (Knoll, 1914),

aber auch bei Insekten mit haarigen Haftorganen, wie z. B. Blattkäfern (Edwards, 1982), Taupfliegen (Gaume et al., 2002), Raubwanzen und Florfliegen (Eigenbrode et al., 1996) beobachtet. Eigenbrode et al. (1996) haben in ihren Versuchen mit den drei Prädatoren: Marienkäfern (*Hippodamia convergens*), Florfliegen (*Chrysoperla carnea*) und Raubwanzen (*Orius insidiosus*) zeigen können, daß die Marienkäfer, selbst nach einstündigem Wachslaufen, keinerlei Verschmutzungen ihrer Tarsen aufwiesen. Dies kann daran liegen, daß die Tiere sich kaum auf den Oberflächen bewegten oder daß die Tiere sich intensiv putzten, worauf in dieser Arbeit nicht eingegangen wurde. In der Literatur ließen sich keine vergleichenden Untersuchungen über den Grad der Verschmutzungen von Insektenarsen bzw. -haftorganen nach der Lokomotion auf wachsbereiften Oberflächen und den Zusammenhang zur Haftfähigkeit auf diesen Oberflächen finden.

Die vorliegenden Versuche haben gezeigt, daß es zwischen *Crematogaster (Decacrema)* Wachsläufern und Nichtwachsläufern, keine signifikanten Unterschiede in der Putzhäufigkeit gibt. Allerdings zeigten sich viele qualitative Unterschiede des Putzverhaltens zwischen Wachsläufern und Nichtwachsläufern. *Crematogaster (Decacrema)* msp. 4 verblieben während des Putzens auf wachsbereiften *Macaranga hypoleuca*-Ästen stets mit beiden hinteren Beinpaaren in Oberflächenkontakt. Diese Beobachtung läßt vermuten, daß während des Putzens auf den senkrechten rutschigen *Macaranga hypoleuca*-Ästen die hinteren beiden Beinpaare eine wichtige stabilisierende Funktion innehaben. Die Funktion der inaktiven, nicht am Putzvorgang beteiligten Beine als Körperstütze wurde schon von (Dawkins und Dawkins, 1976) beschrieben. Auf senkrechten Oberflächen, die, wie wachsbereifte *Macaranga*-Pflanzen eine schlechte Haftung gestatten, ist eine Maximierung der Haftkontaktfläche durch möglichst viele kontaktierende Beine entscheidend. *Crematogaster (Decacrema)*-Wachsläufer benötigen eine solche Maximierung der Haftkräfte auf den *Macaranga hypoleuca*-Oberflächen nicht in dem Maße wie die Nichtwachsläufer. Sie bewegten sich während des Putzens weiterhin fort. Alle drei Beinpaare waren gleichermaßen an der Lokomotion beteiligt, obwohl auch *Crematogaster (Decacrema)*-Wachsläufer auf den Glasoberflächen die Kontaktzeit der einzelnen Beine erhöhten und damit einen größeren Sicherheitsfaktor aufwiesen.

Desweiteren entfernten *Crematogaster (Decacrema)* Nichtwachsläufer während des Putzvorganges ihren Körperschwerpunkt weiter von der Astoberfläche als Wachsläufer. Dies führt zu einer Stabilitätsverringering (siehe Ergebnisse, Kapitel 2.5), was sich dadurch zeigte, daß sie häufig während des Putzvorganges von der *Macaranga hypoleuca*-Oberfläche herunterfielen.

Wie die Ergebnisse der Laufkinematikuntersuchungen aufzeigten, wurde das vordere Beinpaar im Gegensatz zu den hinteren beiden Beinpaaren mit in einer höheren Frequenz auf die Oberfläche wachsbereifter *Macaranga*-Pflanzen aufgesetzt. Ein ähnliches Ergebnis konnte durch Laufuntersuchungen auch an Stabheuschrecken (*Carausius morosus*) nachgewiesen werden: Die Tiere setzten ihre Vorderbeine auch bei der horizontalen Lokomotion mit einer höheren Schrittfrequenz als die anderen beiden Beinpaare auf (Epstein und Graham, 1983). Dieses Ergebnis wird mit einer inhärenten Frequenzhierarchie über den Körper der Tiere erklärt, wobei sich die größte Aktivität auf der anterioren Seite des Tieres befindet. Zudem wirken speziell beim Aufwärtslaufen erhöhte Zugkräfte auf die Vorderbeine, die dazu führen, daß diese immer wieder von der Lafoberfläche abgehelt werden und neu aufgesetzt werden müssen (siehe Ergebnisse, Kapitel 2.3.1.1). Beide Erklärungen führen zu einem häufigeren Aufsetzen der Vorderbeine auf die wachsbereifte Lafoberfläche und damit zu einer erhöhten Wahrscheinlichkeit Kristalle abzubrechen und an den Tarsen der Vorderbeine zu akkumulieren. Dies ist eine mögliche Erklärung für das beobachtete intensive Putzen ausschließlich der Vorderbeine.

Eine andere mögliche Erklärung liefert (Lefebvre, 1981). In einer neuen Umgebung geraten Insekten in einen Konflikt zwischen Fortbewegung und der Durchführung von Putzbewegungen. Grillen, deren Körper mit 10%iger Essigsäure (künstlicher Auslöser von Putzverhalten) besprüht wurden, putzten nur den anterioren Teil ihres Körpers. Ein Putzen in der posterioren Region ihres Körpers, damit auch der Mittel- und Hinterbeine, wird neuronal unterdrückt. Da im Rahmen der rasterelektronenmikroskopischen Untersuchungen der Tarsen auch an den hinteren Beinpaaren Verschmutzungen durch abgebrochene Wachskristalle gefunden wurden, und damit ein potentieller Reiz, ist es möglich, daß eine derartige Suppression auch bei *Crematogaster (Decacrema)*-Ameisen auftreten kann. Auf den biologischen Sinn dieser Hemmung wurde nicht näher eingegangen.

Das in der Literatur beschriebene Putzverhalten von Ameisen beinhaltet verschiedene Putzmechanismen der Beine. Unter anderem das Wischen von drei oder vier Beinen simultan, das Aneinanderreiben der Vorderbeine, sowie verschiedene Mechanismen zur Reinigung anderer Körperteile, wie der Antennen, der Abdominalspitze sowie des gesamten Abdomens. Wilson (1962) beschreibt das Reinigen der Vorderbeine mit den Mundwerkzeugen als das grundlegendste und wichtigste vorkommende, der von ihm beobachteten Putzverhalten.

Crematogaster (Decacrema) msp. 4 (Nichtwachsläufer) zeigten auf den wachsbereiften *Macaranga*-Oberflächen drei verschiedene, bei (Farish, 1972) beschriebene Putzmethoden:

- (1) das Putzen einzelner Antennen mit dem Putzkamm des ipsilateralen Beines,

- (2) das Putzen des Kopfes mit den Vorderbeinen und
- (3) das Putzen der vorderen Tarsen mit den Mundwerkzeugen

Crematogaster (Decacrema) msp. 2 (Wachsläufer) hingegen zeigten auf den wachsbereiften *Macaranga*-Oberflächen nur ein Putzverhalten: Das Putzen der vorderen Tarsen mit den Mundwerkzeugen. Nach (Wilson, 1962) werden die Vorderbeine geputzt, indem sie von den distalen Enden der Tibien bis zu den Prätarsen, während des Stillstandes der Tiere, durch die unteren Mundwerkzeuge gezogen werden. Farish (1972) beschreibt einen ähnlichen Ablauf: Die Tarsen und die distalen Bereiche der Vorderbeintibiae (inklusive dem Putzkamm), werden mit den Mundwerkzeugen gereinigt. Das bei *Crematogaster (Decacrema)*-Wachsläufern, durch die Lokomotion auf wachsbereiften *Macaranga*-Oberflächen ausgelöste Putzverhalten weicht von diesen Beschreibungen ab und ist bisher auf diese Weise nicht in der Literatur beschrieben worden. Die Tiere putzten sich während der Lokomotion und nicht wie von (Wilson, 1962) beschrieben im Stillstand. Hierbei werden und nur die distalen Segmente der Tarsen und nicht die Tibiae geputzt. Wie durch die rasterelektronenmikroskopischen Aufnahmen von *Crematogaster (Decacrema)*-Tarsen nach dem Wachslaufen gezeigt werden konnte, sind nur die Tarsussegmente von Verschmutzungen mit abgebrochenen Kristallen betroffen, Verschmutzungen an den Tibiae wurden bisher nicht gefunden. Dieses Ergebnis legt nahe, daß auch nur diese Segmente mit der Lafoberfläche in Kontakt geraten. Die Highspeed-Videoaufnahmen aufsetzender Tarsen konnten dieses Ergebnis bestätigen und zeigten, daß die Vorderbeine zumeist mit ein bis zwei distalen Tarsussegmenten in Oberflächenkontakt traten (siehe Ergebnisse, Kapitel 2.7.2). Das hier für *Crematogaster (Decacrema)*-Wachsläufer beschriebene Putzverhalten ist in die Fortbewegung integriert, zeitsparend und effektiv und bietet dadurch einen entscheidenden Vorteil auf den wachsbereiften Pflanzenoberflächen.

Diese Ergebnisse zeigen desweiteren, daß wachslaufende *Crematogaster (Decacrema)*-Ameisen Verschmutzungen an ihren Tarsen akkumulieren und diese, wenn auch indirekt, registrieren können. Wie die Tiere die Kontaminationen an ihren Tarsen detektieren können ist noch nicht geklärt. Initiale Untersuchungen der Laufkinematik auf senkrechten *Macaranga hypoleuca*-Ästen ergaben, daß Nichtwachsläufern der Kontakt mit der Vorderbeinspitze genügte, um eine sofortige Umkehrreaktion auszulösen. Versuche mit Weberameisen (*Oecophylla smaragdina*) ergaben, daß sich bei Tieren, die auf Kartoffelmehlkontaminierten, oder auf mikrorauen Oberflächen liefen, signifikant häufiger Putzverhalten auslösen ließ, als bei Tieren die sich auf sauberen, glatten Plexiglasoberflächen bewegten (W. Federle, persönliche Mitteilung). Die mikrorauen Polierfolien führten demnach ebenso zur Initiierung

von Putzverhalten, obwohl sich keine kontaminierenden Partikel, wie z.B. durch Kartoffelmehl oder abgebrochene Wachskristalle, an den Tarsen festsetzen konnten. Hier dienten entweder die Rauigkeit der Oberfläche oder aber das Wegrutschen der Tarsen als Trigger für das Putzen. Auf horizontal ausgerichteten Ästen hingegen zeigten verschiedene *Crematogaster (Decacrema)*-Spezies, sowie andere arboreal lebende Ameisenarten keine Reaktion auf Oberflächenwechsel von wachskristallfrei zu wachsbereift (Federle et al., 1997).

Sinneszellen auf den Oberflächen von Insekten dienen den Tieren als Schnittstelle zu ihrer Umwelt. Es können also sensorischen Organe sein, mit denen die Tiere Änderungen der Laufoberfläche registrieren. Da die Tiere auf horizontalen und vertikalen Ästen unterschiedliche Reaktionen zeigten, kann zum Beispiel auch das Wegrutschen der Tarsen als Information über die Rutschigkeit von Oberflächen dienen. Es gibt viele Typen von Sinnesorganen, die durch wiederholte Entladungen Informationen über Beinbewegungen, Beinstellungen und andere Bewegungsparameter geben können. Bei verschiedenen *Stenus*-Arten (*Staphylinidae*) wurden am laterodistalen Ende des distalsten Tarsussegmentes zwei Sensillenfelder gefunden. Sie setzen sich aus jeweils einem kampaniformen Sensillum, einem Haarsensillum und einem reduzierten Haarsensillum zusammen. Diese sind wahrscheinlich für die Messung des Druckes bzw. der Position der Krallen während ihrer Flexion zuständig (Betz, 2003). Ob diese Sensillenfelder auch für die Detektion von Kontaminationen verantwortlich sind und damit ein möglicher Trigger für die Auslösung von Putzbewegungen wurde noch nicht geklärt. Auf den horizontal ausgerichteten mit Kartoffelmehlbestäubten Plexiglasoberflächen, sowie mikrorauen Oberflächen und Glasoberflächen wurden Rotationsbewegungen der Krallen ausgeführt. Auf den wachsbereiften *Macaranga*-Oberflächen wird diese Rotationsbewegung nicht durchgeführt, beziehungsweise vorzeitig gestoppt. Putzverhalten wird allerdings, mit Ausnahme der sauberen Glasoberflächen, auf allen diesen Versuchsoberflächen beobachtet. Oberflächen, die eine Rauigkeit besitzen, in die die Krallen inserieren können und damit zu einem Stoppen der Rotationsbewegung führen, lösen kein Putzverhalten aus. Diese Mechanismen lassen vermuten, daß das reine Stoppen der Rotationsbewegung der Krallen also nicht als Auslöser der Putzverhaltens gesehen werden kann. Das Wegrutschen der Beine kann theoretisch Putzverhalten initiieren. Bei Stabheuschrecken (*Carausius morosus*) wurde nachgewiesen, daß eine solche Relativbewegung zwischen Tarsus und Substrat während des Rutschens kein adäquater Stimulus ist (Epstein und Graham, 1983).

Hymenopteren besitzen am distalsten Tarsalsegment noch zwei Rezeptoren, die Informationen über die Rutschigkeit von Laufoberflächen vermitteln können: Auf dem

Manubrium der Tarsen situierte kampaniforme Sensillen und weiter proximal gelegene Chordotonalorgane (Basibuyuk et al., 2000; Federle und Endlein, 2004). Bei den kampaniformen Sensillen handelt es sich um Mechanorezeptoren, die wahrscheinlich für die Messung von Belastungen auf das Arolium zuständig sind (Federle und Endlein, 2004). Falls das Arolium, wenn auch partiell, mit wachsbereiften Oberflächen in Kontakt kommt, kann ein Rutschen der Tarsen durch mangelnde Haftung auf der Oberfläche zu Spannungsänderungen in dem Arolium führen. Über die kampaniformen Sensillen könnte das Tier somit detektieren, ob die Haftung auf der Lafoberfläche unzureichend wird. Einige der Arolien schienen, wie die rasterelektronenmikroskopischen Aufnahmen zeigten, auf den wachsbereiften *Macaranga*-Oberflächen in Kontakt mit den Wachskristallen geraten zu sein. Sie entfalteten sich aber nur selten und dann auch nur unvollständig. Inwieweit in diesem Fall die kampaniformen Sensillen einen Einfluß auf die Detektion der Rutschigkeit dieser Oberflächen haben können, kann an dieser Stelle nicht geklärt werden.

Das tarso-prätarsale Chordotonalorgan ist ein Gelenkwinkelrezeptor, der zwischen dem Prätarsus und dem fünften Tarsalsegment situiert ist. Ein Lösen der Krallen, bzw. des Aroliums von einer Lafoberfläche führt zu einer Dehnung des tarso-prätarsalen Gelenkes, wodurch das Ende der Aufsetzphase des Tarsus signalisiert wird (Larsen et al., 1997). Gleichzeitig werden reflexartig die Flexormotoneuronen des ipsilateralen Beines angeregt und dadurch seine Schwungphase eingeleitet. Der Streckermuskel der Tibia des kontralateralen Beines wird ebenfalls angeregt und trägt damit zu einer Verstärkung der Haftung und einer vergrößerten Antriebskraft des Beines bei, während sich das ipsilaterale noch in der Schwungphase befindet (Forssberg, 1979; Gauthier und Rossignol, 1981). Durch eine solche Reflexkaskade kann eine ausreichende Haftung der Tiere während des gesamten Schrittzklus gewährleistet bleiben. Die Entladungen des Chordotonalorganes vermitteln schließlich das Loslösen der prätarsalen Haftstrukturen. Dieses Loslösen von dem Substrat wird nicht durch Muskelkraft vollzogen, da der Unguitraktor keinen Antagonisten besitzt, sondern durch elastische Prozesse, die damit nicht direkt kontrolliert werden können. Die beschriebene, vorwiegende Funktion dieser Reflexe liegt, neben der Ausführung stereotyper Bewegungen in bekanntem Terrain auch in der Anpassung der Bewegung an wechselnde, unbekannte und rutschige Oberflächenbeschaffenheiten. Es ist denkbar, daß dieses Organ auch das ständige Wegrutschen der Beine auf den rutschigen *Macaranga*-Wachskristalloberflächen vermitteln kann und in diesen Situationen über das kontralaterale Bein die Haftung verstärkt und damit insgesamt zu einer Stabilisierung der Lokomotion führen kann. Desweiteren ist auch denkbar, daß es den Reiz zur Auslösung des Putzverhaltens auf wachsbereiften Oberflächen liefert.

Welches Sinnesorgan, beziehungsweise welcher Reiz letztendlich als Auslöser für Putzverhalten als Reaktion auf die Rutschigkeit von Oberflächen dient, kann hier nur theoretisch betrachtet werden und an dieser Stelle nicht aufgeklärt werden.

Einzelbeinkräfte, die mittels eines Biegebalkens gemessen wurden, ergaben, daß schon ein zwei- bis dreimaliges Aufsetzen wachskristallverschmutzter Stabheuschreckentarsen (*Carausius morosus*) auf eine saubere Glasoberfläche zu schnell wieder ansteigendem Adhäsionsvermögen der Tarsen bis hin zur vollständigen Regeneration der ursprünglichen Haftkraft führte (W. Federle, persönliche Mitteilung). Blaue Schmeißfliegen (*Calliphora vomitoria*) konnten 20 Minuten nach dem Belaufen wachsbereifter Pflanzenoberflächen ihre ursprüngliche Bewegungsfähigkeit auf Glasoberflächen zurückgewinnen (Gaume et al., 2004). Die Autoren gehen nicht darauf ein, welcher zugrundeliegende Mechanismus zur ursprünglichen Bewegungsfähigkeit der Schmeißfliegen führt. Die Versuche an Stabheuschreckenbeinen zeigten, daß die ursprüngliche Haftkraft nicht nur durch aktives Putzen der verschmutzten Haftorgane zurückgewonnen werden kann, sondern durch wiederholte Deponierung der Wachskristallpartikel auf die anschließend kontaktierten, sauberen Glasoberflächen. Durch ständige Nachproduktion der Haftflüssigkeit werden verschmutzende Partikel wahrscheinlich zusammen mit überschüssiger Haftflüssigkeit auf Laufoberflächen deponiert und so die Aroliumoberfläche gereinigt und ihre Funktionsfähigkeit wiederhergestellt. Neben einem aktiven Reinigungsmechanismus, dem Putzen verschmutzter Tarsen, gibt es also auch einen passiven Mechanismus, der vorhandene Kontaminationen an den Tarsen entfernen kann und damit die Adhäsionskraft der Tarsen durch Belaufen sauberer Oberflächen wiederherstellen kann. Da dieser selbstreinigende Mechanismus aber nur durch das anschließende Belaufen wachskristallfreier Oberflächen effektiv funktioniert, kann es sich dabei nicht um den zentralen Mechanismus handeln, der den enormen Laufunterschied von Wachsläufern und Nichtwachsläufer auf den wachsbereiften *Macaranga*-Oberflächen ausmacht. Der Selbstreinigungsmechanismus ist wahrscheinlich entstanden, um Insekten auch nach Lokomotion auf wachsbereiften Stämmen und Ästen ausreichende Haftung auf wachskristallfreien Regionen von Pflanzen, wie z. B. den Blättern zu gewährleisten. Durch die Einzelbeinkraftmessungen der Stabheuschreckentarsen wurde nur die Adhäsionskraft der Arolien bestimmt. Die, durch die Krallen vermittelte Haftreibung, die, wie vorliegende Versuche gezeigt haben, auf den wachsbereiften Oberflächen so enorm wichtig ist, wurde bei diesem Versuchsaufbau nicht berücksichtigt. Zudem sind weiterführende Versuche von Interesse, in denen das Putzverhalten während der Lokomotion auf wachsbereiften Oberflächen unterbunden wird, um so seinen tatsächlichen

Einfluß auf die Wachslauffähigkeit zu untersuchen.

Crematogaster (Decacrema)-Wachsläufer haben also die Möglichkeit Kontaminationen, die durch die Lokomotion auf wachsbereiften Oberflächen an ihren Vordertarsen auftreten, zu registrieren und durch ein spezialisiertes Putzverhalten zu entfernen oder zu verringern. Kontaminationen können so aktiv durch ein in die Lokomotion integriertes Putzverhalten der Tarsen entfernt werden. Insekten verfügen desweiteren über einen Selbstreinigungsmechanismus, der durch wiederholten Kontakt verschmutzter Tarsen auf sauberen Oberflächen zur Herstellung ihrer ursprünglichen Haftkräfte führt.

2.2 Unterschiede in der Beinmorphologie von *Crematogaster (Decacrema)*-Wachsläufern und -Nichtwachsläufern

(Federle et al., 1997) haben durch Laufversuche auf wachsbereiften *Macaranga*-Ästen zeigen können, daß bei größer werdenden Durchmesser der Versuchsäste, gleichzeitig die Haftkräfte der Ameisen anstiegen. Diese erhöhte Haftung zeigte sich ebenfalls bei langbeinigeren Ameisenspezies. Wie schon im Ergebnisteil (Kapitel 2.5) hergeleitet, können durch die Langbeinigkeit zwei mechanische Vorteile für Tiere in arborealem Habitat entstehen:

1. Tiere die längere Vorder- und Hinterbeine besitzen, können diese längs der Körperachse weiter abspreizen und haben (bei gleichem Abstand des Schwerpunkts zur Astoberfläche) einen potentiell größeren Hebelarm als kurzbeinigere Tiere. Dadurch können sie die senkrecht auf die Vorderbeine wirkende Ablösekraft reduzieren (siehe Ergebnisse, Abb. 30 A.).
2. Tiere mit längeren Beinen können durch ein weiteres Herumgreifen um den Ast größere Normalkräfte F_{\perp} generieren (siehe Ergebnisse, Abb. 30 B.).

Die speziellen ökologischen Anforderungen von Habitaten haben bei verschiedenen Tierarten zu einer Vielzahl morphologischer und/oder kinematischer Anpassungen geführt. Dies legt die Vermutung nahe, daß auch *Crematogaster (Decacrema)*-Morphospezies abhängig den ihrem wachsbereiften bzw. nichtwachsbereiften Oberflächen ihrer Wirtspflanzen Unterschiede aufweisen. Arbeiterinnen der verschiedenen *Crematogaster (Decacrema)*-Morphospezies sind sehr eng miteinander verwandt und auch morphologisch sehr ähnlich. Die vorliegenden Untersuchungen zeigten keine qualitativen Unterschiede in den Bein- und Tarsusstrukturen zwischen Wachsläufern und Nichtwachsläufern. Morphometrische Vergleiche hingegen haben zeigen können, daß wachslaufende *Crematogaster (Decacrema)*

Morphospezies signifikant längere Beine als nichtwachslaufende besitzen. Für *Crematogaster (Decacrema)* mssp. 7 und 9 (Wachsläufer) ergab sich kein signifikanter Unterschied zu Nichtwachsläufnern. Hier kann ein β -Fehler in den statistischen Berechnungen aufgetreten sein, bei dem die Nullhypothese angenommen wurde, obwohl sie falsch ist. Hierfür spricht vor allem, daß, wie schon in dem Ergebnissteil erwähnt, die Stichprobendichte dieser beiden Morphospeziesproben sehr gering war. Es standen nur wenige Individuen aus zwei Kolonien zur Verfügung. Die Einteilung dieser beiden Morphospezies in homogene Gruppen durch Scheffé-post hoc-Tests darf nur unter Vorbehalt durchgeführt und interpretiert werden. Um die funktionelle Zuordnung dieser beiden Morphospezies vorzunehmen, müssen weitere Individuen dieser beiden Morphospezies aus verschiedenen Kolonien gesammelt und in die bisherige Auswertungen miteinfließen. Die restlichen Morphospezies konnten, durch die doppellogarithmische Auftragung der Beinlängen gegen die Massen der Tiere, graphisch und die homogenen Gruppen in die funktionellen Gruppen Wachsläufer und Nichtwachsläufer eingeteilt werden. Die entsprechenden Regressionsgeraden der Beinlängen der Nichtwachsläufer lagen hiernach eindeutig unterhalb derer der Wachsläufer. Die nichtwachslaufenden *Crematogaster (Decacrema)*-msp. 3, 4 und 10 zeigten anhand der graphischen Auftragung sowie der Rang-Ancovas für alle drei Beinpositionen kürzere Beine als die wachslaufenden. *Crematogaster (Decacrema)* msp. 1 wurde durch die Rang-Ancovas in eine Übergangsgruppe zwischen Nichtwachsläufer und Wachsläufer eingeordnet, auch in der graphischen Auftragung lagen sie genau zwischen den beiden funktionellen Gruppen Wachsläufer und Nichtwachsläufer. Die Hinterbeine aller *Crematogaster (Decacrema)* Morphospezies waren jeweils länger als die Mittelbeine und die wiederum länger als die Vorderbeine. Die Auftrennung der *Crematogaster (Decacrema)* Morphospezies aufgrund der Beinlängen zeigte sich demnach auch bei den Hinterbeinen am deutlichsten.

Wie schon in der Einleitung aufgeführt, scheint es sich bei Wachsbereifung der Pflanzen, sowie Wachslauffähigkeit der Ameisen, innerhalb des *Crematogaster (Decacrema)*-*Macaranga*-Mutualismus' um ursprüngliche Merkmale zu handeln (Blattner et al., 2001; Davies, 2001; Feldhaar et al., 2003a; Quek et al., 2004). Wachsläufer sowie Nichtwachsläufer zeigen unabhängig voneinander an verschiedenen Stellen der *Crematogaster (Decacrema)*-Phylogenie. Ein vergleichbares Muster ergibt sich auch nach Beinlängenvergleich der *Crematogaster (Decacrema)*-Morphospezies: Die langbeinigeren *Crematogaster (Decacrema)*-Morphospezies sind nicht unmittelbar miteinander verwandt und lassen sich weder in der gleichen Sektion noch der gleichen Klade innerhalb der *Crematogaster (Decacrema)*-Phylogenie (Feldhaar et al., 2003a) wiederfinden, sondern zeigen ein sehr

unregelmäßiges Auftreten. Diese morphologischen Eigenschaften und das Besiedlungsmuster der Tiere deuten zusätzlich darauf hin, daß sich keine strikte Kospeziation zwischen Ameisen und Pflanzen vollzogen hat, sondern, daß die Tiere sich durch Präadaptationen ein neues Wirtsspektrum eröffnen konnten.

Die am Anfang dieses Kapitels beschriebenen Vorteile der Langbeinigkeit können nur entstehen, wenn die hier gefundenen, größeren Beinlängen der *Crematogaster (Decacrema)*-Ameisen auch kinematisch sinnvoll eingesetzt werden. Aus diesem Grund und da sich Verwischungen zwischen den Gruppen Wachsläufer sowie Nichtwachsläufer aufgrund der Beinlängen ergaben, kann erst eine zusätzliche kinematische Analyse zu einer vollständigen funktionellen Auftrennung der beiden Gruppen führen.

2.3 Unterschiede in der Laufkinematik zwischen *Crematogaster (Decacrema)*-Wachsläufern und -Nichtwachsläufern

Die im Rahmen der vorliegenden Arbeit durchgeführten vergleichenden, kinematischen Untersuchungen konnten neben wesentlichen interspezifischen Unterschieden zwischen *Crematogaster (Decacrema)*-Wachsläufern und -Nichtwachsläufern auch lafoberflächenabhängige Unterschiede aufzeigen.

Es wurde gezeigt, daß die Lokomotion auf vertikalen, wachsbereiften Pflanzenoberflächen für wachslaufende, sowie nichtwachslaufende *Crematogaster (Decacrema)*-Ameisen im Vergleich zu vertikalen Glasoberflächen, einen großen Einfluß auf die Kinematik hatte. Die Tiere wechselten, auf den wachsbereiften Lafoberflächen, von dem insektypischen Dreifußgang zu einem „sichereren“ Gang mit höherem Sicherheitsfaktor. Die Geschwindigkeit wurde unter Erhöhung der relativen Tarsusaufsetzzeit reduziert.

Desweiteren ergaben die kinematischen Untersuchungen, daß Wachsläufer mit allen drei Beinpaaren weiter um wachsbereifte *Macaranga hypoleuca*-Ästen herumgriffen als Nichtwachsläufer. Sie besaßen also nicht nur morphologisch längere Beine, sondern spreizten diese auf den Lafoberflächen auch signifikant weiter ab. Der lafoberflächenabhängige Vergleich ergab, daß Wachsläufer auf wachsbereiften Pflanzenoberflächen den Vorderbeinabstand und den Hinterbeinabstand signifikant verbreiterten. Es zeigte sich kein Unterschied der Abstände der Mittelbeine zueinander. Die Tiere stellten den im Interspeziesvergleich gefundenen größeren Beinabstand der Mittelbeine also nicht abhängig von der Lafoberfläche ein, sondern zeigten ein oberflächenunabhängiges Abspreizen dieser Beinpaare. Ein direkter oberflächenabhängiger Vergleich der Beinabstände einzelner Versuchstiere, der hier eventuell feinere Unterschiede hätte zeigen können, war nicht

durchführbar, da bei der hierbei notwendigen Vergrößerung der zweigeteilten Laufstrecke nicht genügend Schrittzyklen zu beiden Bedingungen gesammelt werden konnten. Die Ameisen ohne Einfluß von Adhäsionskräften nur zur Verstärkung der Haftung beitragen, wenn sie mit einem Durchmesseranteil von $d > 0,71$ um den Ast herumgreifen (siehe Ergebnisse, Kapitel 2.5). Die Beine müssen hiernach also mindestens ein Viertel des Stammumfanges umspannen. Obwohl die Wachsläufer alle drei Beinpaare während des Wachslaufens weiter abgespreizten, umspannten sie weniger als 0,71 mal den Stammdurchmesser (Median-Verhältnisse relativ zum jeweiligen Stammdurchmesser des Vorder- (0,18), Mittel- (0,42) und Hinterbeinabstandes (0,42); Maxima der Vorder- (0,24), Mittel- (0,53) und Hinterbeine (0,53)). Das weitere Herumgreifen der Tarsen um den Ast kann also nicht als alleinige Ursache für die größere Haftung der Wachsläufer angesehen werden. Wie die Ergebnisse aus Kapitel 1 zeigten, nimmt das Arolium bei der Lokomotion auf wachsbereiften Pflanzenoberflächen eine untergeordnete Funktion ein. Da *Crematogaster* (*Decacrema*) Wachsläufer, wie Krallenamputationen ergaben, ihre Krallen zur Haftung einsetzen, ist die Größe der Lafoberflächenkrümmung, bzw. die Spanne des Herumgreifens der Beine, allein nicht relevant. Die inserierenden Krallen können zur Generierung neuer Kontaktflächen führen und hierdurch in günstigeren Winkeln auf die Lafoberflächen aufgesetzt werden. Diese Winkel können so fast senkrecht zu den Adduktionskräften, welche sich durch das Zusammenziehen der Beine ausbilden, stehen. Die Haftung wird somit unabhängig von der Krümmung der Lafoberfläche. Die Tiere können hierdurch theoretisch selbst auf planen, senkrechten Oberflächen eine ausreichende Haftung finden (Cartmill, 1985).

Im Rahmen dieser Arbeit konnte kein Verfahren etabliert werden mit dem *Macaranga*-Wachskristalle auf Oberflächen rekristallisiert werden konnten, die einen Einsatz der Krallen, ähnlich wie auf natürlichen Pflanzenoberflächen, ermöglicht hätten. Da *Macaranga hypoleuca*-Äste nur in geringen Radien verfügbar waren, wurde bei unendlichem Radius, alternativ zu *Macaranga hypoleuca*-Ästen, plane, mikrorauere Utratec-Oberflächen eingesetzt. Ein potentieller Einfluß der Krallen durch Insertion in die Oberfläche wurde bei diesem Versuchsaufbau nicht ermöglicht, so daß dieser Einfluß auf den planen Lafoberflächen nicht vergleichend untersucht werden konnte. Die durchgeführten kinematischen Untersuchungen auf planen, mikrorauen Oberflächen zeigten, daß Wachsläufer im Vergleich zu Nichtwachsläufnern, wie schon vorher auf den zylindrischen *Macaranga hypoleuca*-Ästen gezeigt, alle drei Beinpaare weiter abspreizten, diese Werte waren allerdings nur für die Vorderbein- und die Hinterbeinabstände signifikant. Auf den planen Versuchsoberflächen

wurde kein signifikanter, oberflächenabhängiger Unterschied (glatt - rau) der Abstände der tarsalen Aufsetzpunkte von Vorder-, Mittel- bzw. Hinterbeinen gefunden. Die *Crematogaster (Decacrema)*-Morphospezies stellten ihre Beinabstände nicht abhängig von der Beschaffenheit der jeweiligen Lafoberfläche ein.

Schaben, die auf glatten Oberflächen hochklettern spreizen ihre Beine auch weiter ab, zudem verringern sie den Abstand ihrer Schwerpunkte zu der Lafoberfläche. Durch das Abspreizen der Beine können die Tiere zusätzlich, auf der ventralen Seite des Tarsus sitzende Haftstrukturen (Euplantulae) in Oberflächenkontakt bringen und dadurch die Haftung verstärken (Roth und Willis, 1952). Auch die untersuchten *Crematogaster (Decacrema)*-Ameisen haben ihre drei Körperschwerpunkte (Kopf, Thorax, Gaster), im Vergleich zu senkrechten Glasoberfläche, signifikant näher an senkrechte, wachsbereifte Lafoberflächen angenähert. Hymenopteren besitzen keine Euplantulae, sie können aber durch eine Annäherung der Körperschwerpunkte zwei biomechanische Vorteile erzielen. Einerseits resultiert durch Schwerpunktannäherung eine Verringerung der Kraft, die die Vorderbeine von der senkrechten Lafoberfläche abhebelt (siehe Ergebnisse, Kapitel 2.5, Gleichung 3). Andererseits können sie, wenn eine Schwerpunktsannäherung durch das Einstellen eines flacheren Beinwinkels erzielt wird, ein „Abschälen“ des Aroliums verhindern. Versuche an *Oecophylla smaragdina*-Ameisen zeigten, daß lasttragende Tiere bei Beinwinkeln zwischen 35 und 40° zur Oberfläche ein Adhäsionsoptimum ausbilden. Sobald der Beinwinkel größer wird, resultiert das Abschälen des Aroliums und die Haftung wird unterbrochen (T. Endlein, persönliche Mitteilung). Ein solcher kritischer Winkel wurde auch bei den Hafthaaren von Geckofüßen nachgewiesen (Autumn et al., 2000). Durch die geringe Größe von *Crematogaster (Decacrema)*-Ameisen konnten die Beinwinkel der aufsetzenden, bzw. sich ablösenden Tarsen bisher nicht bestimmt werden und dadurch keine Aussage getroffen werden, inwieweit flachere, tarsale Aufsetzwinkel auch hier zu einer Adhäsionsmaximierung führen könnten. Es ist aber vorstellbar, daß der Beinwinkel auch bei ihnen einen Einfluß auf die Haftung besitzt.

Auch aufwärtskletternde Geckos verlagern ihren Schwerpunkt näher an die Lafoberfläche (Autumn et al., 2005). Durch diese Verlagerung kann die auf die Vorderbeine wirkende Hebelkraft reduziert werden und führt infolgedessen zu einer Stabilisierung des kletternden Tieres auf der Lafoberfläche. Im Interspeziesvergleich der untersuchten *Crematogaster (Decacrema)*-Ameisen konnte keine Annäherung ihrer Körperschwerpunkte an die Lafoberfläche gefunden werden. Bei allen drei Körpersegmenten waren Tendenzen auszumachen, die andeuteten, daß Wachsläufer ihre Schwerpunkte näher an die

Laufoberfläche heranbringen als die Nichtwachsläufer. Es scheint hier allerdings keine spezifische Präadaptation der Wachsläufer an die wachsbereiften Oberflächen ihrer Wirtspflanzen vorzuliegen.

Das gefundene Abspreizen der Beine kann auch unmittelbar der Schwerpunktverringerung dienen (siehe Ergebnisse, Kapitel 2.5, Gleichung 3). Eine verringerte Schwerpunktshöhe muß aber nicht zwangsläufig zu weiterem Abspreizen der Beine führen. Insekten ist es möglich ihren Körper, bei gleichbleibendem Beinabstand, an die Laufoberfläche anzunähern. Eine solche Schwerpunktsverlagerung kann durch die ausreichende Zahl möglicher Freiheitsgrade der Beingelenke ausgeglichen werden ohne daß ein Abspreizen der Beine damit einhergehen muß. Beide Parameter, die Schwerpunktsannäherung und das Abspreizen der Beine, können unabhängig voneinander betrachtet werden.

Bei *Crematogaster (Decacrema)*-Nichtwachsläufern wurde während des Putzens auf wachsbereiften *Macaranga*-Oberflächen zudem beobachtet, daß sich ihre Körperschwerpunkte im Vergleich zur Lokomotion noch weiter von der Astoberfläche verlagerten. Sie fielen sogar häufig während solcher Putzvorgänge von den rutschigen Oberflächen ab. Die beiden hinteren Beinpaare befanden sich während des Putzens stets in Oberflächenkontakt, was eine Lokomotion verhinderte. Diese Beobachtungen lassen vermuten, daß die hinteren beiden Beinpaare für Nichtwachsläufer während des Putzens auf den senkrechten, rutschigen *Macaranga hypoleuca*-Ästen eine wichtige stabilisierende Funktion ausüben. Die Funktion dieser inaktiven, nicht am Putzvorgang beteiligten Beine als Körperstütze, wurde schon von (Dawkins und Dawkins, 1976) beschrieben. *Crematogaster (Decacrema)*-Wachsläufer putzten ihre Vorderbeine ausschließlich während des Laufvorganges, was eine zeiteffizientere Reinigung der tarsalen Laufstrukturen ermöglichte. Sie schienen nicht auf eine stabilisierende Wirkung der beiden Hinterbeinpaare angewiesen zu sein. Dennoch zeigte sich beim Vergleich der Kinematik auf wachsbereiften Oberflächen, daß auch die Wachsläufer die Kontaktzeit der einzelnen Beinpaare erhöhten indem sie die relative Aufsetzzeiten ihrer Beine verlängerten. Dies führte ebenfalls, unter Beibehaltung der Mobilität, zu einer erhöhten Gewährleistung der Anhaftung an die Laufoberfläche.

Eine weitere Möglichkeit, die auf die Vorderbeine wirkende Hebelkraft beim Aufwärtsklettern zu reduzieren, ist eine Vergrößerung der Vorder-, Hinterbeinabstände (siehe Ergebnisse, Kapitel 2.5). Die Wachsläufer zeigten, im Vergleich zu den Nichtwachsläufern, tatsächlich eine signifikante Vergrößerung dieser Beinabstände auf gekrümmten, wachsbereiften Oberflächen. Geckos können zusätzlich, durch die Aufbringung geringer

Adhäsionskräfte der Vordertarsen, erfolgreich dem Hebel entgegenwirken und so ihre Position stabilisieren (Autumn et al., 2005). Über die Größe und die Relevanz von Adhäsionskräften auf die Haftung von *Crematogaster (Decacrema)* auf *Macaranga*-Oberflächen wird noch detailliert eingegangen. Die bisherigen Untersuchungen sprechen aber eher dafür, daß auf wachsbereiften *Macaranga*-Oberflächen die Adhäsion der Arolien im Vergleich zum Einsatz der Krallen eine, wenn überhaupt, nur untergeordnete Rolle spielt.

Die Vergrößerung des Vorder- Hinterbeinabstandes sowie die Annäherung des Körperschwerpunktes sind auch auf planen Oberflächen biomechanisch sinnvoll und von stabilisierender Wirkung (siehe Diskussion, Abschnitt 2.2) Die vorliegenden Untersuchungen auf planen, mikrorauen Ultratec-Oberflächen vergleichend mit Glasoberflächen zeigten hingegen, daß die Wachsläufer ihren Vorder-, Hinterbeinabstand nicht abhängig von der Laufoberfläche vergrößerten. Sie nutzen nicht den daraus entstehenden biomechanischen Vorteil.

Durch die vergleichenden Untersuchungen der Laufkinematik wurde gezeigt, daß *Crematogaster (Decacrema)*-Wachsläufer ihre längeren Beine tatsächlich effektiver nutzen, indem sie diese auf den vertikalen, zylindrischen *Macaranga*-Oberflächen weiter abspreizten als die Nichtwachsläufer. Aufgrund der mangelnden Verfügbarkeit von Kolonien aller Morphospezies, konnten nur *Crematogaster (Decacrema)* msp. 2 (Wachsläufer) und msp. 4 (Nichtwachsläufer) untersucht werden. Hierdurch bleibt weiterhin offen, inwieweit sich die übrigen Vertreter der beiden funktionellen Gruppen neben der morphologischen Beinlängenauftrennung zusätzlich kinematisch auftrennen lassen, beziehungsweise inwieweit es hierdurch zu einer Verschärfung der morphometrisch gefundenen Gruppengrenzen kommen könnte. Beide *Crematogaster (Decacrema)*-Morphospezies verringerten zudem durch eine Laufoberflächenannäherung ihrer Körperschwerpunkte den auf die Vorderbeine wirkenden Hebel und konnten so ihre Laufposition stabilisieren. *Crematogaster (Decacrema)*-Wachsläufer verstärkten diesen Effekt auf senkrechten, wachsbereiften Oberflächen zusätzlich durch größere Aufsetzabstände der Vorder- und Hinterbeine zueinander. Die morphometrischen Untersuchungen in Kombination mit denen der vergleichenden Kinematik konnten zeigen, daß *Crematogaster (Decacrema)*-Wachsläufer einige biomechanische Vorteile nutzten, die Vorteile in senkrechten, arborealen Habitaten und spezieller auf senkrechten, wachsbereiften Oberflächen bieten.

2.4 Einsatz tarsaler und prätersaler Strukturen während des Wachslaufens

Im Laufe der Evolution bildeten sich innerhalb der verschiedenen Insektenordnungen Haftsysteme für eine effiziente Lokomotion auf verschiedensten Substraten aus. Es entwickelten sich zwei verschiedene Haftsysteme, um die Haftung an glatten, vertikalen Pflanzenoberflächen zu ermöglichen. Viele Insekten, wie z. B. der Ordnungen Coleoptera, Dermaptera und Diptera besitzen haarige Haftorgane, während andere wie z. B. Blattodea, Isoptera und Hymenoptera über glatte Haftorgane verfügen (Beutel und Gorb, 2001). Durch beide Typen von Haftorganen kann die mögliche Kontaktfläche zum Substrat maximiert werden. Bei allen bisher hieraufhin untersuchten Insektenordnungen ist zusätzlich ein Haftsekret gefunden worden, welches die Adhäsion durch einen dünnen Flüssigkeitsfilm zur Kontaktoberfläche vermittelt (bei haarigen Haftorganen: Coleoptera (Ishii, 1987), Diptera (West, 1862); bei glatten Haftorganen: Blattodea (Roth und Willis, 1952), Hymenoptera (Federle et al., 2001)). Das Arolium der Hymenoptera ist eine flexible, membranöse und bewegliche Struktur, die abhängig von der Topographie der Laufoberflächen eingesetzt werden kann.

Für die Lokomotion auf verschieden rauen Laufoberflächen wurden zudem Krallen entwickelt (Nachtigall, 1974). Eine Aufgabenteilung dieser beiden Haftstrukturen, Krallen sowie haarigem Haftorgan, konnte an Käfern der Gattung *Stenus* gezeigt werden (Betz, 2002). Die Krallen sind hier essentiell für die Lokomotion auf senkrechten, rauen Oberflächen, während die Haftung auf glatten Oberflächen durch das haarige Haftorgan erfolgt. Auf Substraten, die beide Attribute verbinden tragen beide Haftstrukturen zur Haftung bei. Ein funktioneller Synergismus ist wahrscheinlich.

Für den selektiven Einsatz der prätersalen Elemente Krallen und Arolien, auf Oberflächen wechselnder Topographien, ist bei den Hymenopteren ein mechanisch-hydraulisches System zuständig (Federle et al., 2001; Federle und Endlein, 2004). Der selektive Bewegungsmechanismus wird durch einen dreiteiligen Unguitraktormuskel vermittelt. Der Tarsus besitzt keine intrinsische Muskulatur. Der Unguitraktormuskel ist in Femur und Tibia situiert und inseriert im Femur. Er ist über eine Sehne mit der Unguitraktorplatte verbunden, über die eine Flexion der paarigen Krallen vermittelt wird. Die Aroliumsentsfaltung tritt später (d.h. bei größeren Kontraktionen), als die Rotationsbewegung der Krallen auf. Nur auf glatten Oberflächen kann eine Krallenrotation komplett durchgeführt werden, die Krallen rutschen in proximale Richtung weg, hiernach wird das Arolium mit einer weiteren Rotationsbewegung herausgeklappt. Das Arolium gerät in Oberflächenkontakt und wird, durch den Arcus, gleichzeitig lateral expandiert. Hämolympähnliche Flüssigkeit wird

mittels einer hydraulischen Pumpe in das Arolium befördert, und so die Kontaktfläche maximiert (Federle et al., 2001). Greifen die Krallen in Oberflächenunebenheiten, wird diese Rotationsbewegung wahrscheinlich gestoppt und das Arolium wird nicht oder nur unvollständig entfaltet. In solchen Situationen bewirken die Krallen eine ausreichende Haftung. Da das Arolium durch seine häutige Struktur auf rauen Lafoberflächen Schaden nehmen kann, wie an permanent entfaltetem Arolien amerikanischer Schaben (*Periplaneta americana*) gezeigt wurde (Roth und Willis, 1952), wird es sich bei dieser oberflächenabhängigen, selektiven Entfaltung um einen Schutzmechanismus für die Arolien handeln.

Welche tarsalen Strukturen und welche Mechanismen beim Wachslaufverhalten, speziell im Ameisen-Pflanzen-System *Crematogaster-Macaranga*, eine Rolle spielen, war bisher nicht bekannt. Die Amputation aller Arolien von *Crematogaster (Decacrema)*-Wachsläufern hat zeigen können, daß die auf den glatten Oberflächen für das Klettern wichtigen Arolien auf den wachsbereiften *Macaranga*-Oberflächen keine ersichtliche Funktion hatten. Diese Ergebnisse werden durch Literaturangaben bestätigt, nach denen das Arolium auf glatten Glasoberflächen zur Lokomotion eingesetzt wird. Durch die vergrößernden Highspeed-Videoaufnahmen konnte eine graduelle Entfaltung der Arolien beobachtet werden. Die rasterelektronenmikroskopischen Aufnahmen zeigten auf einigen Arolien von Wachsläufern sowie Nichtwachsläufern Wachskristalle (teilweise auch in amorphem Zustand). Obwohl die Arolien teilweise in Kontakt mit der wachsbereiften Lafoberfläche geraten, scheinen sie keinen funktionellen Einfluß auf die Lokomotion, bzw. die Haftung auf diesen Oberflächen zu haben. Der direkte Vergleich des Verhaltens eines arolienamputierten Tarsus mit dem noch intakten Tarsus desselben Beinpaars zeigte kein signifikant häufiger auftretendes Rutschen. Auch dieses Ergebnis legt nahe, daß die Arolien wahrscheinlich, wenn nur eine untergeordnete Rolle in der Lokomotion auf den wachsbereiften Oberflächen spielen. Keines der krallenamputierten Tiere konnte sich hingegen länger auf den wachsbereiften *Macaranga*-Oberflächen halten oder sich fortbewegen. Die Highspeed-Videoaufnahmen zeigten, daß die Krallen teilweise, nach initialem Wegrutschen, in die Wachskristalloberfläche inserieren konnten und dadurch Haftreibung erzielen konnten. Ein bisher neues Ergebnis ist die enorme Wichtigkeit der Krallen auf den wachsbereiften *Macaranga hypoleuca*-Ästen.

Durch stark vergrößernde Highspeed-Videoaufnahmen konnte außerdem gezeigt werden, daß während des Aufwärtskletterns auf senkrechten, wachsbereiften Oberflächen an den Hinterbeinen signifikant mehr Tarsussegmente in Oberflächenkontakt traten (siehe

Ergebnisse, Kapitel 2.7.2). Da die Tarsen der Ameisen auf der ventralen Seite eine extreme Behaarung aufweisen, läßt sich vermuten, daß die Haare in die Unebenheiten der Wachsoberfläche inserieren können und durch die dadurch entstehende Reibungskraft die Haftung verstärken. Hierbei wäre speziell beim Aufwärtsklettern die Orientierung der Hinterbeine in Richtung der Gravitationskraft entscheidend, da die Haare in dieser Laufsituation mehr oder weniger parallel ausgerichtet sind und theoretisch in die Oberflächenstruktur der epikutikulären Wachskristallmatrix inserieren könnten. Dies kann eine mögliche Erklärung sein, warum mehr Segmente der Hinterbeine in Oberflächenkontakt treten. Zudem konnten die für wachsbereifte *Macaranga*-Pflanzen typischen, fädigen Wachskristallstrukturen nach dem Wachslaufen neben dem Arolium, den Krallen auch auf den ventralen Seiten der letzten Tarsalsegmente, vorwiegend der Hinterbeine, nachgewiesen werden. Dies spricht dafür, daß diese Elemente während des Wachslaufvorganges tatsächlich in Kontakt mit der kristallinen Pflanzenoberfläche kommen und ein Abbrechen der Kristalle nach sich ziehen. Die Amputationen von Arolium und Krallen eines Hinterbeines und die anschließenden Laufuntersuchungen auf senkrechten, wachsbereiften Oberflächen konnten allerdings keinen ersichtlichen Effekt dieser Behaarung auf die Lokomotion aufzeigen. Auch durch diesen Versuchsteil konnte erneut die enorme Wichtigkeit der Krallen für die Lokomotion auf den senkrechten *Macaranga hypoleuca*-Oberflächen deutlich gemacht werden.

2.4.1 Morphologie und Funktion der Krallen während des Wachslaufens

Die vergleichende Morphometrie von Tarsen - arboreal und bodenlebender Milben - zeigte, daß arboreale Milben in Anpassung an die biomechanischen Anforderungen ihres Mikrohabitats tridaktyle Tarsen ausgebildet haben. Hierdurch wird das Klettern auf senkrechten Pflanzenoberflächen erleichtert. Ihre bodenlebenden Verwandten besitzen hingegen nur eine Kralle an ihren Tarsen (Karasawa und Hijii, 2004). Im Vergleich der Morphologien von Wachsläufern mit Nichtwachsläufern der Gattung *Crematogaster* (*Decacrema*) konnten keine derartigen, eindeutigen qualitativen Unterschiede an den tarsalen Strukturen Krallen oder Arolium gefunden werden.

In der Anpassung an arboreale Habitate haben sich, bei verschiedenen Tierarten, quantitative Unterschiede evolvieren können, die zu einer erleichterten Lokomotion in diesen Habitaten führten. Innerhalb der Käfergattung *Stenus* z. B. zeigen sich ökologisch abweichende Tarsusmorphologien, die sich durch eine Anpassung an unterschiedliche Habitatstrukturen ergaben: Spezies mit schmalen Tarsen sind reine Bodenläufer oder lauern

ihrer Beute in feuchten Pflanzenresten auf, wogegen die Arten mit verbreiterten Tarsen vorwiegend Pflanzenkletterer sind. Die tarsale Morphologie spielt augenscheinlich eine große Rolle in der Diversifikation innerhalb dieser Käfergattung (Betz, 2003). Auch in der Krallenmorphologie verschiedener Hornmilbenarten (Acari: Oribatida) wurden solche quantitativen Unterschiede gefunden (Karasawa und Hijii, 2004). Die arborealen Spezies bildeten als Kompromiß zwischen Haftung und Mobilität tridaktyle Tarsen mit kurzen Krallen aus, wogegen ihre monodaktylen Verwandten, die vorwiegend in litoralen Habitaten vorkommen, extrem lange Krallen entwickelten. Auch Baumläufer (*Certhia familiaris*), die während des Fouragierens senkrechte Baumstämme emporlaufen, zeigen morphologische Anpassungen der Krallenmorphologie an ihr arboreales Habitat (Norberg, 1986). Sie besitzen im Vergleich zu ihren nichtkletternden Verwandten extrem gekrümmte Krallen. Diese Krallenkrümmung führt dazu, daß die Krallenspitze einen Winkel von 90° zur resultierenden Kraftausrichtung zwischen Kralle und Laufoberfläche einnehmen kann und damit zu einem stabileren Halt auf der Baumoberfläche beiträgt. Bei Tieren mit Krallen hängt eine effektive Haftung auf senkrechten Laufoberflächen neben der der Eindringtiefe auch von der Krümmung der Krallen ab (Cartmill, 1985). Die Erdleguanart *Liolaemus lutzae* z. B. nutzt ihr Mikrohabitat nur horizontal während Kielschwanzleguane (*Tropidurus torquatus*) ihr Mikrohabitat horizontal sowie vertikal nutzen. Diese Habitatnutzung spiegelt sich auch in der Morphologie der Krallen der Tiere wider. Die Krallen letzterer sind generell größer, höher sowie gekrümmter, als die ihrer Verwandten (Ribas et al., 2004). Diese Beispiele zeigen, daß das Habitat der Tiere einen sehr großen Einfluß auf die Morphologie ausübt.

Für *Crematogaster* (*Decacrema*)-Wachsläufer stellt aber nicht nur das arboreale Habitat besondere Anforderungen, sondern auch die Wachsbereifung ihrer Wirtspflanzen. Im Vergleich der Krallenmorphologien zwischen *Crematogaster* (*Decacrema*)-Wachsläufern und -Nichtwachsläufern kann nur die Wachsbereifung als abweichender, einflußnehmender Umweltfaktor zum Tragen kommen, da beide funktionelle Gruppen in arborealen und damit vorwiegend vertikalen Habitaten vorkommen.

Bei der Bewertung möglicher Einflüsse verschiedener Krallenparameter auf die Haftung an wachsbereiften Pflanzenoberflächen, ist die Kenntnis der Relation dieser Krallenparameter zur Oberflächenstruktur des Laufsubstrates wichtig. Dai et al. (2002) zeigten an Rosenkäfern (*Pachnoda marginata*), daß die Oberflächenrauigkeit einen entscheidenden Einfluß auf die Haftfähigkeiten der Krallen hat. Entscheidend für die Haftung auf rauen Oberflächen ist die Geometrie der Krallen in Relation zur Oberflächentopographie: Tiere können mit ihren Tarsen nur auf vertikalen Oberflächen haften, die eine Substratrauigkeit vergleichbar oder

größer den Krallenspitzenradien aufweist. Baumläufer (*Certhia familiaris*) z. B. besitzen an den vorderen Zehen extrem spitze Krallen, um so auch in kleinste Unebenheiten der Baumrinde eindringen und für Haftung sorgen zu können (Norberg, 1986). Vorliegende Untersuchungen zeigten, daß die Krallenspitzendurchmesser von *Crematogaster (Decacrema)*-Ameisen nicht von der Größe der Tiere abhängig waren und auch keinen signifikanten Unterschied zwischen Wachsläufern und Nichtwachsläufern ergaben. Der Krallenspitzenradius hat somit keine offensichtliche Bedeutung für die unterschiedliche Wachslauffähigkeit von *Crematogaster (Decacrema)*-Ameisen. Dennoch schließt dieses Ergebnis nicht aus, daß der Durchmesser der Krallenspitzen durch abweichendes Aufsetzen auf die Lafoberfläche einen funktionellen Einfluß auf die Haftreibung ausüben kann.

Zudem haben (Dai et al., 2002) in ihren Versuchen mit Rosenkäfern Sandpapiere eingesetzt, die gegenüber den Insektentarsen stabil sind. Durch diesen Versuchsaufbau konnte eine mögliche Insertion der Krallen in die Struktur, wie dies bei pflanzlichen Oberflächen bzw. Wachskristallschichten möglich sein könnte, nicht berücksichtigt werden. Großaufnahmen aufsetzender Tarsuselemente wachslaufender *Crematogaster (Decacrema)*-Ameisen zeigten in einigen Fällen ein vorzeitiges Stoppen der Krallenrotation auf *Macaranga hypoleuca*-Oberflächen. Dieses konnte entweder durch eine vorzeitige, nur leichte Kontraktion des Krallenziehermuskels entstehen, oder durch eine Insertion der Krallen in die Oberflächenunebenheiten. Ein Stoppen der Krallenbewegung aufgrund einer Insertion der Krallen schien hier wahrscheinlicher zu sein und deckte sich mit den Amputationsresultaten, die zeigten, daß krallenamputierte Tiere keinen Halt auf den senkrechten *Macaranga hypoleuca*-Ästen fanden, während sie sich auf Glasstäben problemlos festhalten konnten. Die Krallen waren während des Wachslaufvorganges also von enormer Bedeutung und sorgten auf diesen Oberflächen durch Insertion für eine ausreichende Haftung. Knoll (1914) interpretierte seine Versuchsergebnisse von Ameisen auf verschiedenen Pflanzenoberflächen, daß sich die Krallen weder an turgeszenten Zellen pflanzlicher Oberflächen festhalten, noch in die Epidermis eindringen können. Da auf wachsbereiften *Macaranga*-Oberflächen die Krallen für die Lokomotion nachweislich von Bedeutung sind, können die Krallen der *Crematogaster (Decacrema)*-Wachsläufer entweder durch eine Insertion in die dreidimensionale Wachskristallmatrix ausreichende Haftung erzielen oder eine besonders weiche Epidermisstruktur könnte zusätzlich die Haftung der Krallen begünstigen. Da weder über die Größe von Krafteinwirkungen von *Crematogaster (Decacrema)*-Krallen während der Lokomotion auf *Macaranga*-Oberflächen noch Informationen über die Elastizität, bzw. Stabilität der *Macaranga*-Epidermis vorhanden sind, kann hier nicht festgestellt werden, ob

die Elastizität der Pflanzenzellen eine ausreichende Haftungsgrundlage für Krallen bieten könnte.

Die gemessenen Krallenspitzenradien von *Crematogaster (Decacrema)*-Ameisen lagen im Mittel bei 2,1 μm und damit weit oberhalb der Größe der Lücken, die die fädigen Wachskristallen auf *Macaranga*-Pflanzenoberflächen bieten (im Mittel 0,5 μm breite Abstände). Die fädigen Wachskristalle waren im Mittel 115 nm dick. Es kann somit angenommen werden, daß die obere Wachskristallmatrix durch die inserierenden Krallen entweder zerstört wird oder bei genügender Elastizität, von diesen verdrängt werden kann und die Krallen auf diese Weise tiefer in die Wachsmatrix eindringen können. Hierbei ist dann neben dem Krallenspitzenradius auch der Druck, der aufsetzenden Krallen auf die Wachskristalloberfläche von Bedeutung. Es sind bisher keine Untersuchungen publiziert, die die Höhe der Kräfte von Krallen während des Kletterns auf natürlichen Laufoberflächen aufzeigen. Die im Rahmen dieser Arbeit gewonnenen Erkenntnisse zum Abbrechen der Wachskristalle nach Tarsuskontakt kombiniert mit den morphometrischen Krallendaten lassen jedoch vermuten, daß die filigrane, fadenartige Struktur der *Macaranga hypoleuca*-Wachse bei Kontakt mit Insektentarsen eine Insertion der Krallen in die Kristallmatrix erleichtern könnte und zumindest teilweise ein Abbrechen der Kristallstrukturen zufolge hat.

Im morphometrischen Krallenparametervergleich von Wachsläufern mit Nichtwachsläufern wurden neben dem Krallenspitzenradius auch der Krümmungsdurchmesser und die drei Parameter Krallenhöhe, -stärke und -länge bestimmt. Zwischen Wachsläufern und Nichtwachsläufern zeigten sich an den Mittel- und Hinterbeinen signifikante Unterschiede in der Krallenlänge. Eine Verlängerung der Krallen führt zu einer Verlängerung des Hebelarmes, an dessen Ende die Krallenspitze auf der Laufoberfläche sitzt. Je länger dieser Hebelarm, desto kleiner wird, bei gleichbleibender Krafteinwirkung, die über die Krallenspitze auf die Wachskristallmatrix einwirkende Kraft. Es ist vorstellbar, daß durch eine geringere auf die Wachskristallmatrix einwirkende Kraft weniger Kristalle aus der Oberfläche herausbrechen und dadurch eventuell eine Verschmutzung der Tarsen verringert werden kann. Der bei *Crematogaster (Decacrema)*-Wachsläufern gefundene größere Krallenlänge könnte also dazu führen, daß die Tiere während der Lokomotion auf den wachsbereiften *Macaranga*-Oberflächen weniger Kristalle aus der Oberfläche herausbrechen, ihre Tarsen weniger verschmutzen und dadurch weniger häufig rutschen.

Falls die Krallen in die Wachskristallschicht eindringen, ist es denkbar, daß die Höhe der Krallen einen relevanten Einfluß auf die Stabilität des Laufes und damit die Haftung besitzt. Je höher eine Kralle ist, desto tiefer kann sie in eine weiche Oberfläche, oder in

Oberflächenrauigkeiten eindringen und damit zu einer Verstärkung der Haftreibung führen (Cartmill, 1985). Die morphometrischen Vergleiche der Krallenhöhen ergaben höchst signifikant höhere Krallen der Wachsläufer an den Mittel- sowie Hinterbeinen. Der Krallenhöhenunterschied der Vorderbeine war nicht signifikant, aber der Trend zeigte auch hier in Richtung höherer Krallen der *Crematogaster (Decacrema)*-Wachsläufer. Untersuchungen des funktionellen Verhältnisses zwischen Krallenmorphologie und Kletterleistung 85 verschiedener Eidechsen hat ergeben, daß es Unterschiede in der Höhe der Krallen aber auch der Zehenlänge gibt. Tiere mit höheren Krallen und kürzeren Zehen haften auf rauen Oberflächen signifikant besser (Zani, 2000). Um einen möglichen funktionellen Einfluß der Krallenhöhe diskutieren zu können, ist die Abschätzung der Dicke der Wachskristallschicht relevant. Als Beispiel relativ gut untersuchter Pflanzenoberflächenwachse hat die Wachskristallschicht von *Nepenthes alata* eine Dicke von 2-3 µm und besteht wahrscheinlich aus mehreren Schichten der 100-200nm großen, einzelnen Kristallplättchen (siehe Abb. 48 A.) (Enders et al., 2004). Über die exakte Dicke der epikutikulären Wachskristallschicht von *Macaranga*-Pflanzen ist bisher nichts publiziert worden. Eine neue, bisher nur einmal durchgeführte Messung der Dicke der *Macaranga hypoleuca*-Wachskristallschicht, mittels Kryo-Rasterelektronenmikroskopie, ergab eine Schichtdicke von ca. 30 µm (W. Federle, persönliche Mitteilung). *Crematogaster (Decacrema)*-Ameisen weisen vergleichend eine mittlere Krallenhöhe von 30,57µm hierzu auf. Dies entspricht exakt der Dimension der gemessenen Wachskristallschichtdicke, allerdings zeigten die vergrößernden Highspeed-Videoaufnahmen wachslaufender *Crematogaster (Decacrema)*-Ameisen, daß die Krallen wenn überhaupt nur zu einem Bruchteil ihrer Höhe in die Wachskristallmatrix eindringen, da der Großteil der Krallenhöhe stets oberhalb der Wachskristallmatrix sichtbar blieb. Die signifikant höheren Krallen der Wachsläufer an den Mittel- und Hinterbeinen scheinen somit keinen funktionellen Einfluß auf den Unterschied im Wachsläuferfolg zu haben.

Crematogaster (Decacrema)-Wachsläufer besitzen an den Mittel- und Hinterbeinen signifikant größere Krümmungsdurchmesser. Die Krallenstärke hingegen hat keinen signifikanten Unterschied zwischen *Crematogaster (Decacrema)*-Wachsläufern und -Nichtwachsläufern ergeben.

Bei den Krallenparametern Länge, Höhe und Krümmungsradius existierten signifikante Unterschiede zwischen *Crematogaster (Decacrema)*-Wachsläufern und Nichtwachsläufern. Belege für dadurch resultierende, funktionelle Unterschiede stehen noch aus.

2.4.2 Morphologie und Funktion des Aroliums während des Wachslaufens

Krallenamputationen haben klar ergeben, daß den Krallen eine entscheidende Funktion bei der Haftung auf wachsbereiften *Macaranga*-Oberflächen zukommt. Trotz der Amputation aller Arolien bewegten sich die Tiere problemlos und stereotyp auf diesen Oberflächen fort. Verschiedene andere Untersuchungen an anderen Insekten zeigten, daß trotz der dominanten Rolle der Krallen, Arolien bzw. die haarigen Haftorgane dennoch einen Einfluß auf die Haftung auf Oberflächen besitzen. Auf wachsbereiften Phragmites-Blättern zeigen Käfer der Gattung *Stenus* einen synergistischen Effekt zwischen dem haarigen Haftorgan und den Krallen (Betz, 2002). Auf diesen Oberflächen tragen zwar hauptsächlich die Krallen zur Haftung bei, ein geringer Anteil der Haftkräfte kann aber auch den haarigen Haftorganen zugeschrieben werden. Auch während der Lokomotion von Schaben auf rauen Oberflächen, werden die Arolien in Kontakt gebracht und erhöhen dadurch die Haftung (Roth und Willis, 1952). Bei diesen Insektenordnungen ist das Arolium, bzw. das haarige Haftorgan nicht entfaltbar, während es bei den Hymenopteren selektiv, abhängig von der Oberflächentextur, eingesetzt wird (Federle et al., 2001). Die Ergebnisse in Kapitel 2.4.2 zeigen, daß Tiere, denen nur ein Arolium an einem Beinpaar entfernt wurde, mit diesem nicht signifikant häufiger rutschten als mit dem intakten Kontrolltarsus. Dieses Ergebnis spricht ebenfalls dafür, daß das Arolium keinen meßbaren Einfluß auf die Haftung hat. Dennoch zeigen die rasterelektronenmikroskopischen Aufnahmen von *Crematogaster (Decacrema)*-Tarsen nach dem Wachslaufen amorphe Verunreinigungen an den Arolien, die durch Wachskristalle hervorgerufen worden sind (Ergebnisteil, Abb.1 A., B.). Die Arolien hatten somit partiell Kontakt mit der Lafoberfläche. Dieses Ergebnis wird auch durch die Laufaufnahmen von *Crematogaster (Decacrema)*-Wachsläufern auf wachsbereiften Oberflächen bestätigt. Die Arolien wurden, wenn sie sich überhaupt entfalteten, nicht wie auf den Glasoberflächen vollständig, sondern nur teilweise entfaltet. Ob und welchen Einfluß die nur teilweise entfalteten Arolien auf die Haftung haben, kann hier nicht eindeutig geklärt werden, da die Versuche dieser Arbeit keine meßbaren Einflüsse aufzeigten. Auch wenn die Arolien teilweise in Kontakt mit der kristallinen Lafoberfläche treten, ist denkbar, daß diese Haftung durch eine verringerte effektive Haftkontaktfläche auf dieser mikrorauen Oberflächen oder durch eine mögliche Reduktion der Oberflächenenergie und damit eine Verringerung der Benetzbarkeit mit Haftflüssigkeit extrem reduziert ist.

Durch Krallenamputationen an Rotkehlanolten (*Anolis carolinensis*) konnte gezeigt werden, daß obwohl die Krallen die glatten Lafoberflächen nicht berührten, eine signifikante Verringerung der Haftung resultierte (Bloch und Irschick, 2004). Durch die Amputation

wurde in diesem Versuchsaufbau eine wichtige Sehne, die die Krallen mit dem Haftpad der Tiere verbindet, durchtrennt und dadurch wahrscheinlich auch die Funktionsfähigkeit des Haftpads einschränkt. Eine solche Einschränkung des gesamten Haftapparates der *Crematogaster (Decacrema)*-Wachsläufer kann in vorliegenden Versuchsaufbau nicht zum Tragen gekommen sein, da die Krallen im Zuge der Amputationen nie vollständig entfernt wurden. Die Basis der Krallen blieb erhalten, nur die Krallenspitze, die zu einer möglichen Insertion in die Wachskristallmatrix und damit zu einer verbesserten Haftung führen kann, wurde entfernt. Die Krallenbasis blieb so vollständig erhalten und damit auch der Ansatzpunkt und die Funktionalität der Krallenziehersehne, dadurch war das Arolium weiterhin frei entfaltbar und nutzbar. Auch die zweite Hypothese von (Bloch und Irschick, 2004), daß die Tiere die Rutschigkeit von Lafoberflächen über die Krallen detektieren könnten und dadurch die Kraft mit der das Haftpad aufgesetzt wird anpassen können, kann die Resultate der hier durchgeführten Amputationen nicht erklären. Die *Crematogaster (Decacrema)*-Wachsläufer konnten sich trotz der amputierten Krallen problemlos auf den glatten, vertikalen Glasoberflächen fortbewegen, nur die Lokomotion auf wachsbereiften *Macaranga hypoleuca*-Oberflächen wurde durch Abstürze unterbunden.

Durch die vorliegende Arbeit konnte nachgewiesen werden, daß der Unterschied in der Wachslauffähigkeit zwischen *Crematogaster (Decacrema)*-Morphospezies nicht auf einer größeren Haftung auf wachsbereiften Oberflächen beruht, sondern auf einem überlegenen Laufverhalten, welchem morphologische sowie kinematische Unterschiede zugrundeliegen. *Crematogaster (Decacrema)*-Wachsläufer besitzen längere Beine und verstärken diesen morphologischen Vorteil während des Klettervorganges zusätzlich durch ein weiteres Abspreizen ihrer Beine. Hierdurch werden die Normalkräfte, die auf die Lafoberfläche wirken erhöht und die Haftreibung verstärkt. Der Einsatz von Krallen auf wachsbereiften *Macaranga*-Oberflächen führt zudem dazu, daß *Crematogaster (Decacrema)*-Wachsläufer eine neue Kontaktfläche zur Lafoberfläche generieren können, durch die sie auch auf senkrechten Oberflächen jeden Durchmessers Halt finden können. Das Arolium hingegen scheint während des Wachslaufens, wenn überhaupt dann eine untergeordnete Rolle zu spielen. Der größere Vorder- Hinterbeinabstand von Wachsläufern auf senkrechten, wachsbereiften Oberflächen führt, durch die Verlängerung des Hebelarmes und einer damit einhergehenden Verringerung der auf die Vorderbeine wirkenden Hebelkraft, zu einer Stabilisierung der Tiere auf der Lafoberfläche. Desweiteren konnte nachgewiesen werden,

daß *Crematogaster (Decacrema)*-Wachsläufer während des Kletterns auf wachsbereiften *Macaranga*-Oberflächen signifikant mehr Tarsussegmente der Hinterbeine in Lafoberflächenkontakt bringen. Dieser oberflächenabhängige Einsatz läßt vermuten, daß ein funktioneller Vorteil durch dieses Verhalten entsteht. Amputationen der Krallen und Arolien beider Hinterbeine konnten bisher allerdings keinen meßbaren Nachteil der so präparierten Tiere aufweisen.

Wie schon in den Ergebnissen Kapitel 1 gezeigt wurde, führt auch die Lokomotion von *Crematogaster (Decacrema)*-Wachsläufern auf den Sproßachsen wachsbereifter *Macaranga*-Pflanzen zu einem Abbrechen von Wachskristallen und einer Kontamination ihrer Tarsen. Die *Crematogaster (Decacrema)*-Wachsläufer zeigten im Gegensatz zu den *Crematogaster (Decacrema)*-Nichtwachsläufern auf wachsbereiften Pflanzenoberflächen ein besonderes Putzverhalten. Dieses Putzverhalten ist in die Fortbewegung integriert, zeitsparend, effektiv und bietet dadurch einen entscheidenden Vorteil auf wachsbereiften Pflanzenoberflächen. Das Putzverhalten scheint speziell an die Lokomotion auf wachsbereiften Oberflächen angepaßt zu sein, da nur die mit der wachsbereiften Lafoberfläche in Kontakt tretenden Segmente gereinigt wurden und nicht wie in der Literatur für andere Insekten beschrieben neben allen Tarsussegmenten auch die distalen Bereiche der Tibiae. Auf senkrechten Glasoberflächen hingegen trat diese Art des Putzverhaltens nie auf. Der Selbstreinigungsmechanismus der Tarsen kann nur durch das Belaufen sauberer Oberflächen wieder zu einer vollständigen Regeneration der ursprünglichen Haftkraft führen und dient wahrscheinlich nach der Lokomotion auf wachsbereiften Pflanzenoberflächen der Wiederherstellung und damit der Gewährleistung der Haftfähigkeit auf glatten Pflanzenoberflächen.

All die geschilderten Mechanismen der Wachslauffähigkeit schließen sich nicht gegenseitig aus oder sind unabhängig voneinander wirksam, sondern können einen additiven oder synergistischen Einfluß haben und in ihrem Zusammenspiel die Ursache für das außergewöhnliche Wachslaufvermögen der *Crematogaster (Decacrema)*-Wachsläufer bilden.

3. Untersuchungen zur Funktion von Wachsbarrieren und Wachslauffähigkeit als ökologischer Isolationsmechanismus

Wachsbarrieren von *Macaranga*-Ameisenpflanzen und die Wachslauffähigkeit ihrer Partnerameisen sind nicht nur unter biomechanischen Gesichtspunkten von Interesse, sondern zeigen auch vielfältige ökologische und evolutionäre Auswirkungen. Wachsbereifte *Macaranga*-Arten werden von sechs Morphospezies wachslauffähiger *Crematogaster (Decacrema)*-Arten besiedelt, wogegen nichtwachsbereifte Wirtspflanzen von drei anderen,

nichtwachslaufenden Arten der Gruppe besetzt werden. Zwei in Sabah (Malaysia) vorkommende, in der Regel nur mit einer wachskristallfreien *Macaranga*-Spezies (*Macaranga indistincta*) assoziierte *Crematogaster* (*Decacrema*)-Arten (msp. 4 und msp. 10) sind hier auch auf der wachsbereiften Art *Macaranga glandibracteolata* anzutreffen. Durch Vergleiche der Phylogenien von *Crematogaster*-Ameisen mit *Macaranga*-Pflanzen konnte anhand der Besiedlungsmuster gezeigt werden, daß Wirtswechsel innerhalb dieses Ameisen-Pflanzen-Mutualismus eine wichtige Rolle gespielt haben (Feldhaar et al., 2003a). Es konnte gezeigt werden, daß sich Ameisen-Pflanzen-Symbiosen eher durch das Auftreten von Wirtswechseln und die ökologische Anpassung präadaptierter Pflanzen und Ameisen diversifizieren (Davidson, 1988), als durch eine lange Phase gemeinsamer Assoziationen, die letztendlich in Kospeziation übergeht (Davidson und McKey, 1993; Ayala et al., 1996; Chenuil und McKey, 1996; Brouat et al., 2001).

Die Wachsbereifung einiger *Macaranga*-Pflanzen wird als Schlüsselmechanismus in der Evolution der *Macaranga-Crematogaster* Partnerschaft angesehen (Federle et al., 1997; Federle et al., 2002a; Feldhaar et al., 2003a), der die Nichtwachsläufer, die die meisten myrmekophytischen Pflanzen der Sektion *Pachystemon* besiedeln, davon abhält auch wachsbereifte Pflanzen zu besiedeln. 50% aller *Macaranga*-Myrmekophyten besitzen diese epikutikuläre Wachsbereifung, die nicht nur als Isolationsmechanismus, der zu Wirtsspezifität führt dient, sondern auch als ökologische Barriere funktioniert, welche die spezialisierten Partnerameisen vor Konkurrenten schützt (Federle et al., 1997; Fiala et al., 1999; Federle et al., 2002a; Feldhaar et al., 2003a). Abhängig von der Anwesenheit wachsbereifter Pflanzenoberflächen variieren in der *Crematogaster* (*Decacrema*)-*Macaranga*-Symbiose auch andere Merkmale systematisch (Federle und Rheindt, 2005). Wirtspflanzen ohne Wachsbereifung präsentieren sehr selten offen auf ihren Pflanzenoberflächen Nahrung: Die Futterkörperchen sind versteckt unter heruntergefalteten, schwer zugänglichen Stipelblättern zu finden und auch die Menge extrafloralen Nektars ist signifikant geringer als bei ihren wachsbereiften Verwandten. Auch die Gefahr, daß invasive Ameisenarten auf die Pflanzenoberflächen vordringen können, ist durch die fehlende Barrierewirkung in Abwesenheit wachsbereifter Oberflächen größer (Federle et al., 2002a). Die Ameisen schützen sich hier durch eine größere Koloniedichte, eine ausgeprägtere Aggressivität und stärkeres Rankenbeißen vor Invasionen anderer Ameisen (Davidson et al., 1988; Itioka et al., 2000; Federle et al., 2002a). Für *Crematogaster* (*Decacrema*) mssp. 4 und 10, die von ihrer ursprünglichen Wirtspflanze *Macaranga indistincta* auf *Macaranga glandibracteolata* umsiedeln, entsteht durch die Wachsbarrriere der Vorteil leichter Futterzugänglichkeit und

des besseren Schutzes vor ungewollt eindringenden, feindlichen Ameisen. Allerdings dringen diese *Crematogaster (Decacrema)* mssp. 4 und 10 in die evolutiv etablierte Nische der ursprünglich wachslaufenden, *Macaranga glandibracteolata*-besiedelnden *Crematogaster (Decacrema)*-Ameisen ein, was zu einer Erhöhung der Konkurrenz führen könnte.

Wie die hier untersuchten *Macaranga glandibracteolata*-besiedelnden *Crematogaster (Decacrema)* msp. 4 und 10 mit dieser zusätzlichen Konkurrenz umgehen ist bisher nicht untersucht worden, ebensowenig wie sie mit den biomechanischen Gegebenheiten der Wachsbereifung auf ihren neuen Wirten umgehen. Beide Faktoren sind wichtig in der Betrachtung des Ursprungs von Spezifität und Wirtswechseln innerhalb dieses Ameisen-Pflanzen-Systems.

Bisher konnten keine Ausnahmen innerhalb dieses Mutualismus' gefunden werden in denen Wachsläufer auf *Macaranga*-Pflanzen ohne epikutikuläre Wachsbereifung oder Nichtwachsläufer auf wachsbereiften *Macaranga*-Pflanzen zu finden waren. In Brunei wurde eine *Macaranga aëtheadenia*-Pflanze gefunden, die nicht wie üblich mit *Crematogaster (Decacrema)*-msp. 2-Wachsläufern, sondern mit msp. 3-Nichtwachsläufern besiedelt war (Feldhaar et al., 2003a). Bei dieser Pflanze handelte es sich um eine nichtwachsbereifte Varietät, deren Veränderungen der biomechanischen Oberflächeneigenschaften, von wachsbereift zu wachskristallfrei, wahrscheinlich zu dem Wirtswechsel beigetragen hat. In dem borneensischen Ausnahmesystem haben sich die Oberflächeneigenschaften der Pflanze nicht offensichtlich geändert, es ist anzunehmen, daß ausschließlich Veränderungen auf Seiten des Ameisenpartners diesen Wirtswechsel ermöglicht haben.

Zur Untersuchung potentieller Veränderungen bezüglich der Wachslauffähigkeit auf Seiten des Ameisenpartners wurden Laufuntersuchungen mit *Crematogaster (Decacrema)* msp. 4 und 10 von beiden Wirtspflanzen, sowie *Crematogaster (Decacrema)* msp. 6 auf zwei wachsbereiften *Macaranga*-Oberflächen (*Macaranga glandibracteolata* und *Macaranga hypoleuca*) durchgeführt. Zudem wurden, da durch die vorliegende Arbeit die Relevanz der Beinlängen bestätigt werden konnte, die Beinlängen von *Crematogaster (Decacrema)* msp. 4 und 10 von beiden Wirtspflanzen morphometrisch bestimmt und verglichen.

Die Laufuntersuchungen ergaben, daß innerhalb derselben Morphospezies (*Crematogaster (Decacrema)* msp. 4 beziehungsweise msp. 10) Unterschiede in der Wachslauffähigkeit auftraten, die mit der Wirtspflanzenpezies korrelierten, von der die getesteten Kolonien gesammelt wurden. *Crematogaster (Decacrema)* msp. 4 von *Macaranga glandibracteolata* waren auf beiden wachsbereiften Versuchsoberflächen höchst signifikant erfolgreicher, als *Crematogaster (Decacrema)* msp. 4 von *Macaranga indistincta*.

Crematogaster (Decacrema) msp. 10 zeigten nur auf den Versuchsoberflächen von Vertretern ihrer eigenen Wirtspflanze (*Macaranga glandibracteolata*) einen signifikant größeren Lauferfolg. Auf den *Macaranga hypoleuca*-Testoberflächen zeigte sich hingegen im Lauferfolg von *Crematogaster (Decacrema)* msp. 10 kein signifikanter, wirtspflanzenabhängiger Unterschied. Unsere Wachslaufexperimente ergaben einen großen Unterschied in der Rutschigkeit beider Versuchspflanzen: *Crematogaster (Decacrema)* mssp. 4 und 10 fielen signifikant häufiger von *Macaranga hypoleuca*- als von *Macaranga glandibracteolata*-Oberflächen. Wie schon an ovaläugigen Blattkäfern (*Chrysolina fastuosa*) gezeigt, hängt eine Kontamination der Tarsen und damit wahrscheinlich auch die Größe der Haftkräfte von der Wachskristallstruktur der belauenen Pflanzenoberflächen ab (Gorb und Gorb, 2005). Es konnte gezeigt werden, daß quantitative Unterschiede im Wachslaufverhalten von Insekten von der Kristalldichte, -form oder der Tendenz Abzubrechen abhängen (Eigenbrode, 1996), wobei sich kompakte, kleinere Kristalle als weniger brüchig herausstellten als längere, dünne Kristalle (Gorb und Gorb, 2005). Wachsoberflächen aus kleineren, kompakten Kristalle führen, wenn sich Insekten auf diesen fortbewegen, zu einer größeren Kontamination der Tarsen. Die Kristalldichte kann ein weiterer wichtiger Parameter der Wachskristallschicht sein, der die Haftung von Insekten an Pflanzenoberflächen unterbindet, beziehungsweise regulieren kann. Die Wachskristalldichte von *Brassica*-Mutanten korreliert z. B. negativ mit der Anzahl auftretender Flohkäfer (Gorb, 2001). *Macaranga hypoleuca*-Pflanzen besitzen makroskopisch betrachtet eine intensivere weißlich-blaue Wachskristalloberfläche als andere wachsbereifte *Macaranga*-Pflanzen, dies ist ein Indiz für Unterschiede in der Schichtdicke der Kristalle.

Phylogenetisch betrachtet liegen beide Arten innerhalb der myrmekophytischen *Macaranga*-Pflanzen weit auseinander: *Macaranga hypoleuca* entstammt aus der ursprünglichsten der aus vier Kladen bestehenden Sektion Pachystemon, während *Macaranga glandibracteolata* aus der jüngsten Linie dieser Sektion stammt (Blattner et al., 2001; Davies, 2001). Dennoch konnten auch nach rasterelektronenmikroskopischer Untersuchung keine offensichtlichen morphologischen Unterschiede in Wachskristallgeometrie und -topographie gefunden werden. Die epikutikulären Oberflächenwachse beider *Macaranga*-Pflanzen besitzen eine fadenähnliche Kristallgeometrie und weisen ein vergleichbares Größenverhältnis der Einzelfäden auf (siehe Abb. 49). Auch die chemische Zusammensetzung der Wachskristalle ist vergleichbar (Markstädter et al., 2000) (siehe Tab. 52).

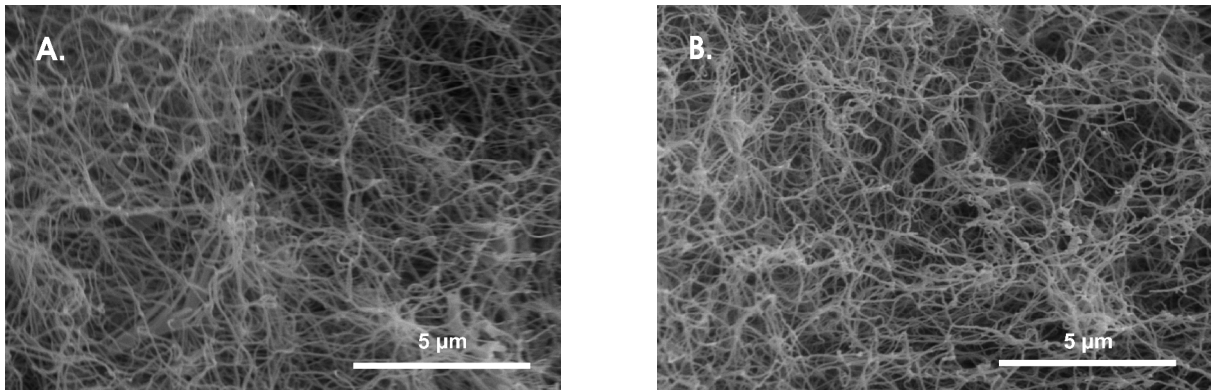


Abb. 49: Rasterelektronenmikroskopische Aufnahmen von A.) *Macaranga glandibracteolata*- B.) *Macaranga hypoleuca*-Wachskristalloberflächen, gleicher Aufnahmemaßstab.

Tab. 52: Vergleich der chemischen Zusammensetzung von *Macaranga glandibracteolata*- und *Macaranga hypoleuca*-Wachskristallen (an den Stämmen), nach (Markstädter et al., 2000)

Substanzen	<i>Macaranga glandibracteolata</i>	<i>Macaranga hypoleuca</i>
Epitaraxerol	35%	40%
Taraxeron	26%	31%
Taraxerol	2%	2%
β-Myrin	2%	4%
Friedelin	5%	6%
Triterpenoide gesamt	71%	83%
Summe identifizierter Komponenten	71%	83%

Es sind bisher weder vergleichende, quantitative Untersuchungen zur Schichtdicke der epikutikulären Wachskristallschichten wachsbereifter *Macaranga*-Pflanzen, noch zur Brüchigkeit der Kristalle gemacht worden, die Aufschlüsse über die Ursachen der gefundenen Unterschiede in der Rutschigkeit geben könnten.

Crematogaster (Decacrema) msp. 4 von der Wirtspflanze *Macaranga glandibracteolata* zeigten im Vergleich zu msp. 10 von derselben Wirtspflanzenspezies einen größeren Lauferfolg auf den rutschigeren *Macaranga hypoleuca*-Oberflächen. *Crematogaster (Decacrema)* msp. 4 scheinen also größere Veränderung ihres Laufvermögens vollzogen zu haben, so daß sie sich auch auf den rutschigen *Macaranga hypoleuca*-Oberflächen erfolgreich fortbewegen konnten. Beide auf *Macaranga glandibracteolata* gefundenen Morphospezies zeigten, im Vergleich zu den Ursprungsmorphospezies von *Macaranga indistincta*, verbesserte Lauferfolge auf den wachsbereiften Oberflächen ihrer eigenen „neuen“ Wirtspflanze. Phylogenetische Untersuchungen zeigen, daß es sich bei *Macaranga glandibracteolata* um eine Schwestergruppe von *Macaranga indistincta* handelt (Blattner et al., 2001). Dieser enge Verwandtschaftsgrad kann einen Wirtswechsel der Ameisen von ihrer

ursprünglichen Wirtspflanze *Macaranga indistincta* durch sehr ähnliche Merkmale der Pflanzen vereinfacht haben.

Aufgrund der vorherig beschriebenen Ergebnisse zu den Ursachen der Wachslauffähigkeit (Kapitel 2), können verschiedene Hypothesen aufgestellt werden die die abweichende Wachslauffähigkeit von *Crematogaster (Decacrema)* msp. 4 und 10 in Abhängigkeit von ihren Wirtspflanzen *Macaranga indistincta* beziehungsweise *Macaranga glandibracteolata* begründen können. Es konnte gezeigt werden, daß längere Beine auf wachsbereiften, senkrechten Oberflächen biomechanisch günstiger sind. Ein zusätzliches Abspreizen der Beine könnte auch hier zu einer Verstärkung des Beinlängeneffektes führen. Im Rahmen dieser Versuche konnten neben dem Lauferfolg nur die Beinlängen der *Crematogaster (Decacrema)*-Morphospezies morphometrisch verglichen werden. Alle weiteren Aspekte, wie z. B. die Laufkinematik, konnten bisher nicht untersucht werden, da es nicht möglich war für die Untersuchungen eine ausreichende Anzahl lebender Tiere aller vier Gruppen aus einer genügenden Anzahl von Kolonien zu importieren oder die technisch aufwendigen kinematischen Untersuchungen vor Ort in Borneo durchzuführen.

Die morphometrischen Ergebnisse der acht in Kapitel 2 untersuchten *Crematogaster (Decacrema)* Morphospezies boten theoretisch die Möglichkeit die neuen *Crematogaster (Decacrema)*-Spezies, anhand ihrer Beinlängen und Massen, in die beiden funktionellen Gruppen Wachsläufer und Nichtwachsläufer einzuordnen. Die morphometrischen Untersuchungen der *Crematogaster (Decacrema)* mssp. 4 und 10 aus Borneo ergaben allerdings keinen systematischen, wirtspflanzenabhängigen Beinlängenunterschied. Allerdings zeigten die Tendenzen mit einer Ausnahme (Mittelbeine von *Crematogaster (Decacrema)* msp. 4), daß die von den wachsbereiften Wirtspflanzen stammenden *Crematogaster (Decacrema)*-Spezies längere Beine besaßen als die der wachskristallfreien Wirtspflanzen. Da es sich hierbei um einen intraspezifischen Vergleich handelte, war nicht zu erwarten, daß so starke Effekte wie bei einem interspezifischen Beinlängenvergleich resultierten.

Die vergleichende Kinematik aus Kapitel 2 zeigte, daß die *Crematogaster (Decacrema)*-Wachsläufer nicht nur längere Beine besaßen, sondern diese während der Lokomotion auf wachsbereiften Pflanzenoberflächen auch tatsächlich weiter abspreizten und auch nur so einen biomechanischen Vorteil generieren konnten. Da zwischen Tieren von beiden Wirtspflanzenspezies keine signifikanten, morphologischen Unterschiede gefunden werden konnten, muß davon ausgegangen werden, daß die beobachteten Unterschiede des Lauferfolges auf kinematischen Ursachen beruhen.

Die erste Auswahl der potentiell zu besiedelnden Wirtspflanzen, wird durch die Königinnen getroffen. Dabei spielen zwei Faktoren eine Rolle: Ein olfaktorischer Faktor, der über größere räumliche Distanzen funktioniert (Jürgens et al., 2006), sowie ein taktiler bei direktem Kontakt der gelandeten Königin mit der Pflanzenoberfläche (Inui et al., 2001). *Macaranga glandibracteolata*- und *Macaranga indistincta*-Pflanzen zeigen eine unterschiedliche Zusammensetzung ihrer volatilen Blattduftstoffe, die zur olfaktorischen Anlockung der Gründungsköniginnen führt (Jürgens et al., 2006) und sie zeigen Unterschiede durch Ab- beziehungsweise Anwesenheit einer epikutikulären Wachsbereifung. Wachslaufversuche mit den Königinnen der entsprechenden untersuchten Kolonien von *Crematogaster (Decacrema)* msp. 4 und 10 konnten zeigen, daß die Tiere sehr schlechte Wachsläuferinnen sind, da sie innerhalb der ersten zwei Sekunden herunterfielen. Hingegen waren die untersuchten Königinnen von *Crematogaster (Decacrema)* msp. 6 in der Laufversuchen alle erfolgreich (bei allen Morphospezies geringe Stichprobendichte, da nur wenige Königinnen zur Verfügung standen). Wachsbereifung tritt bei *Macaranga glandibracteolata*-Keimlingen erst ab einer Höhe von 30 bis 50 Zentimeter auf. Die Wachsbereifung ist für die, nur jüngere Pflanzen (15-30 cm) besiedelnden, Gründungsköniginnen demnach kein Ausschlußkriterium. Nur die schlüpfenden Arbeiterinnen müssen die Fähigkeit, haben sich problemlos auf den wachsbereiften Oberflächen ihrer Wirtspflanze fortzubewegen.

Diese Fähigkeit der Arbeiterinnen sich effektiv auf den wachsbereiften Pflanzenoberflächen fortzubewegen kann genetisch determiniert sein oder durch einen Lerneffekt oder beides entstanden sein. Dies kann sich durch Veränderungen des Verhaltens, z. B. Änderungen der Laufkinematik, die die biomechanischen Anforderungen der neu zu besiedelnden wachsbereiften Pflanzenoberflächen besser erfüllt, erzielt werden. Um einen potentiellen Lerneffekt der Arbeiterinnen zu untersuchen, wurden kombinierte Umsetzungsversuche von Kolonien und entsprechende Lauferfolgsmessungen durchgeführt (H. Feldhaar, persönliche Mitteilung). Hierzu wurde der Lauferfolg von *Crematogaster (Decacrema)* msp. 4 und 10 von der Wirtspflanze *Macaranga indistincta* auf drei *Macaranga*-Oberflächen (*Macaranga indistincta*, *Macaranga glandibracteolata*, *Macaranga hypoleuca*) untersucht. Hiernach wurden die Kolonien auf die beiden wachsbereiften Pflanzen *Macaranga hypoleuca* oder *Macaranga glandibracteolata* umgesiedelt. Nach einer Adaptationszeit von durchschnittlich fünf Tagen wurde der Lauferfolg der Tiere wieder auf den drei verschiedenen *Macaranga*-Oberflächen getestet. Diese Untersuchungen zeigten, daß die auf *Macaranga hypoleuca* umgesiedelten Kolonien beider *Crematogaster (Decacrema)*-

Morphospezies tatsächlich einen verbesserten Lauferfolg im Vergleich zur Kontrollmessung aufwiesen. Bei den auf *Macaranga glandibracteolata* umgesiedelten Kolonien zeigten nur *Crematogaster (Decacrema)* msp. 10 eine signifikante Verbesserung des Lauferfolges, wogegen der Lauferfolg der *Crematogaster (Decacrema)* msp. 4-Kolonien konstant blieb. Ein Lerneffekt der Wachslauffähigkeit scheint hier vorzuliegen. Allerdings kann bei diesem Versuchsaufbau nicht ausgeschlossen werden, daß die nichtwachslauffähigen Tiere sofort von den neuen Oberflächen herunterfielen und so den statistischen Erhebungen entgingen.

Insgesamt läßt sich schließen, daß die epikutikulären Wachskristalle von *Macaranga hypoleuca*-Pflanzen für die untersuchten Tiere rutschiger zu sein scheinen, als die von *Macaranga glandibracteolata*. Beide auf *Macaranga glandibracteolata* gefundenen *Crematogaster (Decacrema)*-Morphospezies zeigten auf den wachsbereiften Oberflächen ihrer eigenen Wirtspflanze einen größeren Lauferfolg, als die ursprünglichen, von der nichtwachsbereiften *Macaranga indistincta* stammenden Morphospezies. Die untersuchten *Crematogaster (Decacrema)* msp. 4 von der Wirtspflanze *Macaranga glandibracteolata* waren insgesamt besser an rutschige, wachsbereifte *Macaranga*-Oberflächen angepaßt, als *Crematogaster (Decacrema)* msp. 10. Sie fanden auch auf den rutschigeren *Macaranga hypoleuca*-Oberflächen signifikant besser Halt. *Crematogaster (Decacrema)* msp. 10 zeigten sich nur auf den wachsbereiften Oberflächen ihrer eigenen Wirtspflanze signifikant erfolgreicher. Erste Umsiedelungsversuche zeigten auf, daß Lerneffekte, bei der Wachslauffähigkeit von *Crematogaster (Decacrema)* msp. 4- und msp. 10-Ameisen eine Rolle spielen können. *Crematogaster (Decacrema)* msp. 4 und 10 könnten durch kinematische Veränderungen, wie z. B. das weitere Abspreizen ihrer Beine auf den senkrechten, wachsbereiften Pflanzenoberflächen einen biomechanischen Vorteil generiert haben und dadurch den Wirtswechsel ermöglicht haben. Diese initialen Versuche geben nur einen unvollkommenen Einblick in dieses Ausnahmesystem und sollten zukünftig verifiziert werden.

E. Zusammenfassung

Durch die vorliegende Arbeit konnte die große Bedeutung biomechanischer Faktoren für die Ökologie und Evolution von Insekten-Pflanzen-Interaktionen, am Beispiel des Ameisenpflanzen-Mutualismus' *Crematogaster (Decacrema)-Macaranga* aufgezeigt werden. Viele *Macaranga*-Ameisenpflanzen besitzen Sproßachsen mit einem Überzug epikutikulärer Wachskristalle. Nur die Ameisenpartner wachsbereifter Pflanzen können sich problemlos auf den Oberflächen ihrer Wirtspflanzen fortbewegen. Durch die rutschigen, wachsbereiften Sproßachsen werden generalistische Ameisenarten ferngehalten und damit die wachslaufenden Ameisenpartner vor Fraßfeinden und Konkurrenz geschützt. Da die Partnerameisen von wachskristallfreien *Macaranga*-Wirtspflanzen nicht auf den wachsbereiften Sproßachsen laufen können, fördern die Wachsbarrrieren die Wirtsspezifität innerhalb dieser Ameisen-Pflanzen-Symbiose und funktionieren so als ökologischer Isolationsmechanismus. Die mechanische Barrierefunktion der Wachsbereifung birgt eine Vielzahl ökologischer Konsequenzen für beide Mutualismuspartner, so z. B. Unterschiede in der Intensität des Rankenbeißen und der Aggressivität der Ameisenpartner, sowie Unterschiede in Quantität, Qualität und Präsentation des Futters, welches die Pflanzen ihren Ameisenpartnern zur Verfügung stellen.

Ziel dieser Arbeit war es, die proximatn Einzelmechanismen dieser ökologisch wichtigen Barriere aufzuklären, d. h. die Ursache der Rutschigkeit wachsbereifter *Macaranga*-Oberflächen und den Mechanismus der Wachslauffähigkeit der spezialangepaßten *Crematogaster (Decacrema)*-Ameisen.

Im Rahmen dieser Arbeit konnten mehrere Mechanismen der Rutschigkeit wachsbereifter *Macaranga*-Sproßoberflächen für Insekten aufgezeigt werden. Durch die Fortbewegung von Insekten auf epikutikulären Wachskristallen werden Kristalle aus ihrem Verbund herausgebrochen und kontaminieren die Insektentarsen. Auf der Oberfläche der Haftorgane (Arolien) werden die Wachskristalle durch die Haftflüssigkeit partiell angelöst. Hierdurch entsteht ein amorpher Schmierfilm, der wahrscheinlich zu einer Verschlechterung der Haftleistung führt. In dieser Arbeit wurde gezeigt, daß unabhängig vom Abbrechen der Kristalle und der Kontamination der Tarsen auch die Mikrorauhigkeit der *Macaranga*-Oberflächen zu einer Rutschigkeit der Sproßachse führen kann. Sie besitzt einen entscheidenden Einfluß auf die Haft- und Lokomotionsfähigkeit von Insekten. Die Rauigkeit von Oberflächen führt zu einer Reduzierung der effektiven Kontaktfläche des Aroliums und

verringert dadurch die Haftkräfte von Insekten. Gleichzeitig sind die Vorsprünge mikrorauer Oberflächen zu klein, um den Krallen ein Einhaken zu ermöglichen. Inwieweit dieser Mechanismus auch im Rahmen der Rutschigkeit wachsbereifter Pflanzenoberflächen eine Rolle spielt, konnte nicht geklärt werden.

Die genannten Mechanismen der Rutschigkeit schließen sich nicht gegenseitig aus, sondern können einen synergistischen, bzw. additiven Effekt haben.

Bei der Untersuchung der Wachslauffähigkeit der spezialisierten *Macaranga*-Partnerameisen zeigte sich, daß der unterschiedliche Lauferfolg verschiedener *Crematogaster* (*Decacrema*)-Morphospezies nicht auf einer größeren Haftung beruht, sondern vor allem auf einer günstigeren Laufkinematik der Wachsläufer. Durch morphometrische Untersuchungen an acht *Crematogaster* (*Decacrema*)-Arten konnte im Rahmen dieser Arbeit gezeigt werden, daß Wachsläufer längere Beine haben als Nichtwachsläufer. Diese längeren Beine können zu einem mechanischen Vorteil beim Klettern auf senkrechten Oberflächen führen, da sie zum einen ein weiteres Herumgreifen um den Ast ermöglichen und zum anderen aufgrund des längeren Hebelarms die auf die Vorderbeine wirkenden Zugkräfte reduzieren. Bewegungsanalysen des Kletterns zeigten, daß der Effekt der Langbeinigkeit dadurch verstärkt wird, daß die Wachsläufer ihre Beine während des Klettorgangs tatsächlich weiter abspreizen. Auch der nachgewiesene größere Vorder- Hinterbeinabstand von Wachsläufern auf senkrechten, wachsbereiften Oberflächen kann zu einer Stabilisierung der Tiere auf der Lafoberfläche führen. Amputationsexperimente zeigten eindeutig, daß die prätersalen Krallen entscheidend für das Laufen auf wachsbereiften *Macaranga*-Oberflächen sind, die prätersalen Haftorgane (Arolien) hingegen nicht. Die Arolien treten selten und wenn dann nur mit kleiner Haftkontaktfläche in Lafoberflächenkontakt, ein haftungsunterstützender Effekt konnte für sie nicht nachgewiesen werden. Es ist zu vermuten, daß die Krallen durch das Eintauchen der Krallenspitzen in die Wachskristallschicht Halt finden, wodurch sie theoretisch auf senkrechten Oberflächen jeden Durchmessers Halt finden können. Obwohl quantitative Unterschiede in der Krallenmorphologie (Höhe, Länge und Krümmungsdurchmesser) zwischen *Crematogaster* (*Decacrema*)-Wachsläufern und -Nichtwachsläufern nachgewiesen werden konnten, bleibt unklar, ob diese überhaupt eine Rolle für die unterschiedliche Wachslauffähigkeit spielen oder ob eher das Bewegungsmuster während des Einsatzes der Krallen entscheidend ist. Während der Lokomotion auf senkrechten, wachsbereiften *Macaranga*-Oberflächen setzen *Crematogaster* (*Decacrema*)-Wachsläufer signifikant mehr Hinterbeinsegmente auf die Lafoberfläche. Dieses

oberflächenabhängige Verhalten legt die Vermutung nahe, daß nicht nur der Prätarsus sondern auch die ventral behaarten Tarsalsegmente für das Wachslaufen wichtig sind. Amputationen von Krallen und Arolien beider Hinterbeine zeigten allerdings, daß die Reibung des Tarsus allein nicht ausreichend ist. Auch bei *Crematogaster (Decacrema)*-Wachsläufern kommt es zu einem Abbrechen von Wachskristallen und einer Kontamination der Tarsen. *Crematogaster (Decacrema)*-Wachsläufer zeigen im Vergleich zu -Nichtwachsläufern ein bisher nicht in der Literatur beschriebenes, Putzverhalten der Vorderbeine. Dieses Putzverhalten ist zeitsparend und effektiv in die Lokomotion der Tiere eingebunden und schließt selektiv nur die Reinigung der lafoberflächenkontaktierenden Tarsussegmente ein. Es führt nicht zu einer vollständigen Reinigung der Tarsen von kontaminierenden Wachskristallen, kann aber wahrscheinlich eine Akkumulation dieser Partikel unterbinden.

Die bisherigen Befunde zur evolutionären Entstehung des Assoziationsmusters von *Macaranga* und *Crematogaster (Decacrema)*-Ameisen weisen darauf hin, daß sich keine strikte Kospeziation zwischen Ameisen und Pflanzen vollzogen hat, sondern daß sich die Ameisen durch Präadaptationen ein neues Wirtsspektrum eröffnen konnten. Im Rahmen der vorliegenden Arbeit führte ich Freilanduntersuchungen an einem ungewöhnlichen Assoziationssystem in Borneo durch, bei dem zwei Morphospezies *Crematogaster (Decacrema)*-Nichtwachsläufer statt auf ihrer ursprünglichen nichtwachsbereiften Wirtspflanzenspezies *Macaranga indistincta* auch auf der wachsbereiften Art *Macaranga glandibracteolata* zu finden sind. Dieses mögliche „Übergangs“-System bot die Gelegenheit, potentielle biomechanische Präadaptationen auf Seiten der *Crematogaster (Decacrema)*-Ameisenpartner zu untersuchen. Bei den von wachsbereiften *Macaranga*-Pflanzen stammenden *Crematogaster (Decacrema)*-Nichtwachsläufern zeigten sich zwar nicht die für *Crematogaster (Decacrema)*-Wachsläufer typischen längeren Beine, aber sie waren auf den wachsbereiften Lafoberflächen signifikant erfolgreicher als die von nichtwachsbereiften *Macaranga*-Pflanzen gesammelten Vertreter derselben Morphospezies.

Die hier beschriebenen Unterschiede in Morphologie, Kinematik und Verhalten zwischen *Crematogaster (Decacrema)*-Wachsläufern und -Nichtwachsläufern bringen funktionelle Vorteile der Wachsläufer auf den von ihnen besiedelten, wachsbereiften *Macaranga*-Pflanzenoberflächen mit sich. Die epikutikuläre Wachsbereifung kann als biomechanischer

Schlüsselmechanismus angesehen werden, der im Rahmen der Evolution zu diesen vielschichtigen Veränderungen geführt hat. Die vorliegende Arbeit konnte zugrundeliegende biomechanische Faktoren, die auf beiden Seiten des Mutualismus' eine Rolle spielen, aufklären.

F. Summary

The present study illustrates the significance of biomechanical factors in the ecology and evolution of insect-plant interactions on the example of the ant-plant mutualism between *Crematogaster (Decacrema)* ants and *Macaranga* trees. Many *Macaranga* ant-plants possess stems which are covered by epicuticular wax crystals. Only ant partners of waxy plants can move without any difficulty on the surfaces of their host plants. The slippery stems keep away generalist ant species and protect the waxrunning ants from predators and competitors. Since the ant partners of *Macaranga* host plants devoid of wax crystals fail on these waxy stems, the wax layer promotes the host specificity of this ant-plant association and therefore functions as an ecological isolation mechanism. The mechanical barrier function of the epicuticular wax crystal layer has several ecological consequences for both mutualistic partners, e.g. differences in the pruning intensity and the aggressiveness of the ant partner and differences in quality, quantity and presentation of the plants' food supply for the symbiotic ant partner.

The goal of this study was to clarify the proximate mechanisms underlying this ecologically important barrier. In particular, I investigated why waxy *Macaranga* surfaces are slippery and how specially adapted *Crematogaster (Decacrema)* ants are capable of climbing the slippery waxy stems.

In this study, several mechanisms underlying the slipperiness of waxy *Macaranga* stem surfaces were discovered. When moving on waxy stems, insects detach crystals from the compound structure and contaminate their tarsi. The adhesive secretion leads to a partial dissolution of the crystals on the surface of the adhesive pad (arolium). The resulting amorphous substance presumably results in reduced attachment. I showed that independent of detaching wax crystals and tarsal contamination, the slipperiness of the stem surface can also be caused by the microscopic surface roughness of waxy *Macaranga* surfaces. Microroughness has a major influence on adhesive and locomotive abilities of insects, because it reduces the adhesive pads' effective contact area and their attachment forces. At the same time, the protrusions of microrough surfaces are too small to allow any interlocking of the claws. Whether this mechanism plays a role for the slipperiness of waxy crystals could not be clarified in this study. These mechanisms of slipperiness listed above do not exclude each other, but may have a synergistic or additive effect.

The investigation of the waxrunning behaviour suggests that the difference in waxrunning capacity between *Crematogaster (Decacrema)* morphospecies does not rely on superior adhesion but on morphological and kinematic adaptations. Morphometric analysis of eight *Crematogaster (Decacrema)* species showed that waxrunners have longer legs than non-waxrunners. Longer legs may be a mechanically advantageous for vertical climbing, because on the one hand a branch can be encompassed further as well as the detachment forces acting on front legs can be reduced by having a larger lever arm. Kinematic analysis of climbing ants demonstrated that this effect is enhanced by the fact that waxrunners spread their legs more out during climbing. Furthermore, during vertical climbing of waxy surfaces the experimentally proved increased distance between front and hind legs of waxrunners can enhance the ant's stability on these surfaces. Amputation experiments clearly showed that the pretarsal claws are crucial for running on waxy *Macaranga* surfaces. In contrast, adhesive pads were seldom in contact with the surface, and if so, with only little contact area. In addition, no effect of attachment enhancement could be demonstrated for adhesive pads. It can be assumed that claws attach by inserting their tips into the wax crystal layer, so that the ants are theoretically capable of attaching to any vertical surface, no matter which diameter the object has. Although I found quantitative differences in claw morphology (height, length and radius of curvature) between *Crematogaster (Decacrema)* waxrunners and non-waxrunners, it is still unclear if these parameters play a role for waxrunning ability or whether the movement pattern during claw usage is the decisive factor. During locomotion on vertical waxy *Macaranga* surfaces, significantly larger portions of *Crematogaster (Decacrema)* waxrunners' hind leg segments are in contact with the surface. This surface dependent behaviour gives rise to the assumption that not only the pretarsus, but also the ventrally hairy tarsal segments play a role in waxrunning. Amputations of claws and adhesive pads in both hind legs showed that the friction produced by the tarsi is not sufficient for attachment. Even *Crematogaster (Decacrema)* waxrunners break off wax crystals and have contaminated tarsi. I found that only the *Crematogaster (Decacrema)* waxrunners show a yet undocumented front leg grooming behaviour. This grooming behaviour is time saving and integrated effectively into the running pattern. Furthermore, only those tarsal segments which have been in contact with the surface are cleaned. This procedure does not lead to a complete removal of the wax crystals from the tarsi but might suppress an accumulation of these particles.

Previous findings concerning the evolutionary origin of the association pattern of *Macaranga* plants and *Crematogaster (Decacrema)* ants indicate that no strict cospeciation

between ants and plants has taken place. More likely, preadaptations have enabled the ants to colonize new hosts. In this study, I conducted field investigations on an unusual ant-plant association in Borneo, in which two non-waxrunning morphospecies of *Crematogaster* (*Decacrema*) are not only found on their non-waxy host species *Macaranga indistincta*, but also on a waxy host *Macaranga glandibracteolata*. This possible 'transitional' state offered the opportunity to explore a potential biomechanical preadaptation of *Crematogaster* (*Decacrema*) ants. Although "non-waxrunning" *Crematogaster* (*Decacrema*) morphospecies taken from waxy *Macaranga* plants did not have the long legs typical of waxrunners, they were significantly more successful running on waxy surfaces than ants of the same morphospecies taken from non-waxy *Macaranga* plants.

The described differences in morphology, kinematics and behaviour between waxrunning and non-waxrunning *Crematogaster* (*Decacrema*) ants result in a functional advantage of waxrunners on their waxy host plants. The epicuticular wax layer represents a biomechanical key mechanism which has led to complex changes during evolution. The presented study was able to clarify underlying biomechanical factors on both sides of this ant-plant mutualism.

G. Literaturverzeichnis

- Autumn K., Hsieh T. S., Dudek D. M., Chen J., Chitaphan C., Full R. J.** (2005) Dynamics of geckos running vertically. *The Journal of Experimental Biology* **209**: 260-272
- Autumn K., Liang Y. A., Hsieh S. T., Zesch W., Chan W. P., Kenny T. W., Fearing R., Full R. J.** (2000) Adhesive force of a single gecko foot-hair. *Nature* **405**: 681-685
- Ayala F. J., Wetterer J. K., Longino J. T., Hartl D. L.** (1996) Molecular phylogeny of *azteca* ants (hymenoptera: Formicidae) and the colonization of *cecropia* trees. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **5**: 423-428.
- Baker E. A.** (1982) Chemistry and morphology of plant epicuticular waxes. In Cutler D. F., Alvin K. L., Price C. E., eds, *The plant cuticle*. Academic Press, London, pp 139-165
- Banerjee B.** (2000) Insect-plant interface : Ecological significance and defence chemistry of plants, Ed 1st. Agrotech Pub. Academy, Udaipur
- Bänfer G., Fiala B., Weising K.** (2004) Aflp analysis of phylogenetic relationships among myrmecophytic species of *macaranga* (euphorbiaceae) and their allies. *Plant Systematics and Evolution* **249**: 213-231
- Barthlott W., Neinhuis C.** (1997) Purity of the sacred lotus, or escape from contamination in biological surfaces. *Planta* **202**: 1-8
- Barthlott W., Neinhuis C., Cutler D., Ditsch F., Meusel I., Theisen I., Wilhelmi H.** (1998) Classification and terminology of plant epicuticular waxes. *Botanical Journal of the Linnean Society* **126**: 237-260
- Basibuyuk H. H., Quicke D. L. J., Rasnitsyn A. P., Fitton M. G.** (2000) Morphology and sensilla of the orbicula, a sclerite between the tarsal claws, in the hymenoptera. *Annals of the Entomological Society of America* **93**: 625-636
- Betz O.** (2002) Performance and adaptive value of tarsal morphology in rove beetles of the genus *stenus* (coleoptera, staphylinidae). *Journal of Experimental Biology* **205**: 1097-1113
- Betz O.** (2003) Structure of the tarsi in some *stenus* species (coleoptera, staphylinidae): External morphology, ultrastructure, and tarsal secretion. *Journal of Morphology* **255**: 24-43
- Beutel R. G., Gorb S. N.** (2001) Ultrastructure of attachment specializations of hexapods, (arthropoda): Evolutionary patterns inferred from a revised ordinal phylogeny. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* **39**: 177-207
- Bico J., Tordeux C., Quere D.** (2001) Rough wetting. *Europhysics Letters* **55**: 214-220

- Blattner F. R., Weising K., Bänfer G., Maschwitz U., Fiala B.** (2001) Molecular analysis of phylogenetic relationships among myrmecophytic *macaranga* species (euphorbiaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **19**: 331-344
- Bloch N., Irschick D. J.** (2004) Toe-clipping dramatically reduces clinging performance in a pad-bearing lizard (*anolis carolinensis*). *Journal of Herpetology* **37**: 293-298
- Brainerd E. L.** (1994) Adhesion force of ants on smooth surfaces. *American Zoologist* **34**: 128A
- Brouat C., Gielly L., McKey D.** (2001) Phylogenetic relationships in the genus *leonardoxa* (leguminosae : Caesalpinioideae) inferred from chloroplast trnI intron and trnI-trnf intergenic spacer sequences. *American Journal of Botany* **88**: 143-149
- Cartmill M.** (1985) Climbing. In Hildebrand M., Bramble D. M., Liem K. F., Wake D. B., eds, *Functional vertebrate morphology*. The Belknap Press, Cambridge, pp 73-88
- Chenuil A., McKey D. B.** (1996) Molecular phylogenetic study of a myrmecophyte symbiosis: Did *leonardoxa*/ant associations diversify via cospeciation. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **6**: 270-286
- Conover W. J., Iman R. L.** (1981) Rank transformations as a bridge between parametric and non-parametric statistics. *American Statistician* **35**: 124-129
- Dai Z., Gorb S. N., Schwarz U.** (2002) Roughness-dependent friction force of the tarsal claw system in the beetle *pachnoda marginata* (coleoptera, scarabaeidae). *The Journal of Experimental Biology* **205**: 2479-2488
- Davidson D. W.** (1988) Ecological studies of neotropical ant gardens. *Ecology* **69**: 1138-1152
- Davidson D. W., Longino J. T., Snelling R. R.** (1988) Pruning of host plant neighbors by ants: An experimental approach. *Ecology* **69**: 801-808
- Davidson D. W., McKey D.** (1993) The evolutionary ecology of symbiotic ant-plant relationships. *Journal of Hymenoptera Research* **2**: 13-83
- Davies S. J.** (1996) The comparative ecology of *macaranga* (euphorbiaceae). Ph.D. Harvard University
- Davies S. J.** (2001) Systematics of *macaranga* sects. *Pachystemon* and *pruinosa* (euphorbiaceae). *Harvard Papers in Botany* **6**: 371-448
- Davies S. J., Lum S. K. Y., Chan R., Wang L. K.** (2001) Evolution of myrmecophytism in western malesian *macaranga* (euphorbiaceae). *Evolution* **55**: 1542-1559
- Dawkins R., Dawkins M.** (1976) Hierarchical organisation and postural facilitation rules for grooming in flies. *Animal Behaviour* **24**: 739-755
- Dewitz H.** (1884) Über die fortbewegung der thiere an senkrechten flächen vermittels eines secretes. *Zoologischer Anzeiger* **7**: 400-405

- Dixon A. F. G., Croghan P. C., Gowing R. P.** (1990) The mechanism by which aphids adhere to smooth surfaces. *Journal of Experimental Biology* **152**: 243-253
- Drechsler P., Federle W.** (2006) Biomechanics of smooth adhesive pads in insects: Influence of tarsal secretion on attachment performance. *Journal of Comparative Physiology A* **192**: 1213-1222
- Edwards P. B.** (1982) Do waxes on juvenile *eucalyptus* leaves provide protection from grazing insects? *Australian Journal of Ecology* **7**: 347-352
- Edwards P. B., Wanjura W. J.** (1990) Physical attributes of eucalypt leaves and the host range of chrysomelid beetles. *Symp. Biol. Hung.* **39**: 227-236
- Ehrlich P. R., Raven P. H.** (1964) Butterflies and plants: A study in coevolution. *Evolution* **18**: 586-608
- Eigenbrode S. D.** (1996) Plant surface waxes and insect behaviour. *In* Kerstiens G., ed, *Plant cuticles - an integrated functional approach*. Bios Scientific Publishers, Oxford, pp 201-222
- Eigenbrode S. D.** (2004) The effects of plant epicuticular waxy blooms on attachment and effectiveness of predatory insects. *Arthropod Structure & Development* **33**: 91-102
- Eigenbrode S. D., Castagnola T., Roux M.-B., Steljes L.** (1996) Mobility of three generalist predators is greater on cabbage with glossy leaf wax than on cabbage with a wax bloom. *Entom. Exp. Appl.* **81**: 335-343
- Eigenbrode S. D., Espelie K. E.** (1995) Effects of plant epicuticular lipids on insect herbivores. *Annual Review of Entomology* **40**: 171-194
- Eigenbrode S. D., Jetter R.** (2002) Attachment to plant surface waxes by an insect predator. *Integrative and comparative biology* **42**: 1091-1099
- Eigenbrode S. D., Kabalo N. N.** (1999) Effects of *brassica oleracea* waxblooms on predation and attachment by *hippodamia convergens*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, April **91**: 125-130
- Eisner T., Aneshansley D. J.** (2000) Defense by foot adhesion in a beetle (*hemisphaerota cyanea*). *Proceedings of the National Academy of Science, USA* **97**: 6568-6573
- Enders S., Barbakadze N., Gorb S. N., Arzt E.** (2004) Exploring biological surfaces by nanoindentation. *Journal of Materials Research* **19**: 880-887
- Epstein S., Graham D.** (1983) Behaviour and motor output of stick insects walking on a slippery surface. *Journal of Experimental Biology* **105**: 215-229
- Farish D. J.** (1972) The evolutionary implications of qualitative variation in the grooming behaviour of the hymenoptera (insecta)s. *Animal Behaviour* **20**: 662-676

- Federle W., Brainerd E. L., McMahon T. A., Hölldobler B.** (2001) Biomechanics of the movable pretarsal adhesive organ in ants and bees. *Proceedings of the National Academy of Science, USA* **98**: 6215-6220
- Federle W., Bruening T.** (2005) Ecology and biomechanics of slippery wax barriers and wax running to macaranga – ant mutualisms. *In* Herrel A., Speck T., Rowe N., eds, *Ecology and biomechanics: A mechanical approach to the ecology of animals and plants*. CRC Press
- Federle W., Endlein T.** (2004) Locomotion and adhesion: Dynamic control of adhesive surface contact in ants. *Arthropod Structure and Development* **33**: 67-75
- Federle W., Maschwitz U., Fiala B., Riederer M., Hölldobler B.** (1997) Slippery ant-plants and skilful climbers: Selection and protection of specific ant partners by epicuticular wax blooms in *macaranga* (euphorbiaceae). *Oecologia* **112**: 217-224
- Federle W., Maschwitz U., Hölldobler B.** (2002a) Pruning of host plant neighbors as defence against enemy ant invasions: *Crematogaster* ant partners of *macaranga* protected by 'wax barriers' prune less than their congeners. *Oecologia* **132**: 264-270
- Federle W., Rheindt W.** (2005) Macaranga ant-plants hide food from intruders: Correlation of food presentation and presence of wax barriers analyzed using phylogenetically independent contrasts. *Biol. J. Linn. Soc.* **84**: 177-193
- Federle W., Riehle M., Curtis A. S. G., Full R. J.** (2002b) An integrative study of insect adhesion: Mechanics and wet adhesion of pretarsal pads in ants. *Integrative and Comparative Biology* **42**: 1100-1106
- Federle W., Rohrseitz K., Hölldobler B.** (2000) Attachment forces of ants measured with a centrifuge: Better "wax-runners" have a poorer attachment to a smooth surface. *Journal of Experimental Biology* **203**: 505-512
- Feldhaar H., Fiala B., bin Hashim R., Maschwitz U.** (2000) Maintaining an ant-plant symbiosis: Secondary polygyny in the macaranga triloba-crematogaster sp association. *Naturwissenschaften* **87**: 408-411
- Feldhaar H., Fiala B., Gadau J., Mohamed M., Maschwitz U.** (2003a) Molecular phylogeny of the *crematogaster* subgenus *decacrema* ants (hymenoptera: Formicidae) and the colonization of *macaranga* (euphorbiaceae) trees. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **27**: 441-442
- Feldhaar H., Fiala B., Hashim R. b., Maschwitz U.** (2003b) Patterns of the *crematogaster-macaranga* association: The ant partner makes the difference. *Ins. Soc.* **50**: 9-19
- Fiala B.** (1996) Ants benefit pioneer trees: The genus *macaranga* as an example of ant-plant associations in dipterocarp forest ecosystems. *In* Schulte A., Schöne D., eds, *Dipterocarp forest ecosystems: Towards sustainable management*. World Scientific Publishers, Singapore, New Jersey, London, Hongkong, pp 102-123

- Fiala B., Grunsky H., Maschwitz U., Linsenmair K. E.** (1994) Diversity of ant-plant interactions: Protective efficacy in *macaranga* species with different degrees of ant association. *Oecologia* **97**: 186-192
- Fiala B., Jakob A., Maschwitz U., Linsenmair K. E.** (1999) Diversity, evolutionary specialisation and geographic distribution of a mutualistic ant-plant complex: *Macaranga* and *crematogaster* in south east asia. *Biological Journal of the Linnean Society* **66**: 305-331
- Fiala B., Maschwitz U.** (1991) Extrafloral nectaries in the genus *macaranga* (euphorbiaceae) in malaysia: Comparative studies of their possible significance as predispositions for myrmecophytism. *Biol. J. Linn. Soc.* **44**: 287-305
- Fiala B., Maschwitz U.** (1992) Food bodies and their significance for obligate ant-association in the tree genus *macaranga* (euphorbiaceae). *Bot. J. Linn. Soc.* **10**: 61-75
- Fiala B., Maschwitz U., Tho Y. P.** (1991) The association between *macaranga* trees and ants in south-east asia. *In* Huxley C. R., Cutler D. F., eds, *Ant-plant interactions*. Oxford University Press, Oxford, pp 263-270
- Fiala B., Maschwitz U., Tho Y. P., Helbig A. J.** (1989) Studies of a south east asian ant-plant association: Protection of *macaranga* trees by *crematogaster borneensis*. *Oecologia* **79**: 463-470
- Forssberg** (1979) Stumbling corrective reaction: A phase dependent compensatory reaction during locomotion. *Journal of Neurophysiology* **42**: 936-953
- Futuyama D. J.** (2000) Some current approaches to the evolution of plant-herbivore interactions. *Plant Species Biology* **15**: 1-9
- Gaume L., Gorb S. N., Rowe N.** (2002) Function of epidermal surfaces in the trapping efficiency of *nepenthes alata* pitchers. *New Phytologist* **165**: 479-489
- Gaume L., McKey D., Terrin S.** (1998) Ant-plant-homopteran mutualism: How the third partner affects the interaction between a plant-specialist ant and its myrmecophyte host. *Proceedings of the Royal Society of London Series B* **265**: 569-575
- Gaume L., Perret P., Gorb E. V., Gorb S., Labbat J.-J., Rowe N.** (2004) How do plant waxes cause flies to slide? Experimental tests of wax-based trapping mechanisms in three pitfall carnivorous plants. *Arthropod Structure & Development*
- Gauthier L., Rossignol S.** (1981) Contralateral hindlimb responses to cutaneous stimulation during locomotion in high decerebrate cats. *Brain Research* **207**
- Gorb E., Gorb S.** (2005) Do plant waxes make insect attachment structures dirty? Experimental evidences of the contamination hypothesis. *In* Herrel A., Speck T., Rowe N. P., eds, *Ecology and biomechanics: A mechanical approach to the ecology of animals and plants*, Vol 7. Taylor & Francis, CRC Press, pp 147-160
- Gorb E. V., Gorb S. N.** (2002) Attachment ability of the beetle *chrysolina fastuosa* on various plant surfaces. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **105**: 13-28

- Gorb E. V., Haas K., Henrich A., Enders S., Barbakadze N., Gorb S.** (2005) Composite structure of the crystalline epicuticular wax layer of the slippery zone in the pitchers of the carnivorous plant *nepenthes alata* and its effect on insect attachment. *The Journal of Experimental Biology* **208**: 4651-4662
- Gorb S.** (2001) Attachment devices of insect cuticle. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Boston
- Gorb S. N.** (1998) The design of the fly adhesive pad: Distal tenent setae are adapted to the delivery of an adhesive secretion. *Proceedings of the Royal Society of London Series B* **265**: 747-752
- Gorb S. N., Beutel R. G.** (2001) Evolution of locomotory attachment pads of hexapods. *Naturwissenschaften* **88**: 530-534
- Hamrick M. W.** (1998) Functional and adaptive significance of primate pads and claws: Evidence from new world anthropoids. *American Journal of Physical Anthropology* **106**: 113-127
- Harley R.** (1991) The greasy pole syndrome. *In* Huxley C. R., Cutler D. F., eds, *Ant-plant interactions*. Oxford University Press, Oxford, pp 430-433
- Heil M.** (1998) Quantitative kosten-nutzen-analyse verschiedener ameisen-pflanzen-assoziationen innerhalb der gattung *macaranga*. *Wissenschaft & Technik Verlag*, Berlin
- Heil M., Fiala B., Kaiser W., Linsenmair K. E.** (1998) Chemical contents of *macaranga* food bodies: Adaptations to their role in ant attraction and nutrition. *Functional Ecology* **11**: 117-122
- Heil M., Fiala B., Linsenmair K. E., Zotz G., Menke P., Maschwitz U.** (1997) Food body production in *macaranga triloba* (euphorbiaceae): A plant investment in anti-herbivore defence via symbiotic ant partners. *Journal of Ecology* **85**: 847-861
- Heil M., Hilpert A., Fiala B., Linsenmair K. E.** (2001) Nutrient availability and indirect (biotic) defence in a malaysian ant-plant. *Oecologia* **126**: 404-408
- Heinze J.** (1993) How to immobilize an ant. *Insect Socialia* **40**: 231-232
- Herminghaus S.** (2000) Roughness-induced non-wetting. *Europhysics Letters* **52**: 165-170
- Herrel A., Meyers J. J., Vanhooydonck B.** (2002) Relations between microhabitat use and limb shape in phrynosomatid lizards. *Biological Journal of the Linnean Society* **77**: 149-163
- Himmel H.-J., Terfort A., Wöll C.** (1998) Fabrication of a carboxyl-terminated organic surface with self-assembly of functionalized terphenylthiols: The importance of hydrogen bond formation. *Journal of the American Chemical Society* **120**: 12069-12074

- Holloway P. J.** (1969a) Chemistry of leaf waxes in relation to wetting. *J. Sci. Food Agric.* **20**: 124-128
- Holloway P. J.** (1969b) The effects of superficial wax on leaf wettability. *Annals of Applied Biology* **63**: 145-153
- Holloway P. J.** (1970) Surface factors affecting the wetting of leaves. *Pesticide Science* **1**: 156-163
- Hooke R.** (1665) *Micrographia*, London
- Huxley C. R.** (1986) Evolution of benevolent ant-plant relationships. *In* Juniper B., Southwood T. R. E., eds, *Insects and the plant surface*. Edward Arnold, London, pp 257-282
- Inui Y., Itioka T., Murase K., Yamaoka R., Itino T.** (2001) Chemical recognition of partner plant species by foundress ant queens in macaranga-crematogaster myrmecophytism. *Journal of Chemical Ecology* **27**: 2029-2040
- Ishii S.** (1987) Adhesion of a leaf-feeding ladybird *epilachna vigintioctomaculata* (coleoptera, coccinellidae) on a vertically smooth surface. *Applied Entomology and Zoology* **22**: 222-228
- Itino T., Davies S. J., Tada H., Hieda Y., Inoguchi M., Itioka T., Yamane S., Inoue T.** (2001) Cospeciation of ants and plants. *Ecological Research* **16**: 787-793
- Itioka T., Nomura M., Inui Y., Itino T., Inoue T.** (2000) Difference in intensity of ant defense among three species of macaranga myrmecophytes in a southeast asian dipterocarp forest. *Biotropica* **32**: 318-326.
- Jeffree C. E.** (1986) The cuticle, epicuticular waxes and trichomes of plants, with reference to their structure, functions and evolution. *In* Juniper B. E., Southwood T. R. E., eds, *Insects and the plant surface*. Edward Arnold, London, pp 23-64
- Jiao Y., Gorb S., Scherge M.** (2000) Adhesion measured on the attachment pads of *tettigonia viridissima* (orthoptera, insecta). *Journal of Experimental Biology* **203**: 1887-1895
- Juniper B. E.** (1995) Waxes on plant surfaces and their interactions with insects. *In* Hamilton R. J., ed, *Waxes: Chemistry, molecular biology and functions*. The Oily Press, West Ferry, Dundee, Scotland, pp 157-174
- Juniper B. E., Burras J. K.** (1962) How pitcher plants trap insects. *New Scientist* **269**: ss
- Juniper B. E., Robins R. J., Joel D. M.** (1989) *The carnivorous plants*. Academic Press, London, San Diego
- Jürgens A., Feldhaar H., Feldmeyer B., Fiala B.** (2006) Chemical composition of leaf volatiles in macaranga species (euphorbiaceae) and their potential role as olfactory cues in host-localization of foundress queens of specific ant partners. *Biochemical Systematics and Ecology* **34**: 97-113

- Karasawa S., Hijii N.** (2004) Morphological modifications among oribatid mites acari: Oribatida) in relation to habitat differentiation in mangrove forest. *Pedobiologia* **48**: 383-394
- Kennedy C. E.** (1986) Attachment may be a basis for specialization in oak aphids. *Ecol.Entomol.* **11**: 291-300
- Kerner von Marilaun A.** (1878) Flowers and their unbidden guests. Kegan Paul Co., London
- Knoll F.** (1914) Über die ursache des ausgleitens der insektenbeine an wachsbedeckten pflanzenteilen. *Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik* **54**: 448-497
- Kosaki A., Yamaoka R.** (1996) Chemical composition of footprints and cuticula lipids of three species of lady beetles. *Japanese Journal of Applied Entomology and Zoology* **40**: 47-53
- Larsen G. S., Frazier S. F., Zill S. N.** (1997) The tarso-pretarsal chordotonal organ as an element in cockroach walking. *Journal of Comparative Physiology A Sensory Neural and Behavioral Physiology* **180**: 683-700
- Lees A. D., Hardie J.** (1988) The organs of adhesion in the aphid *megoura viciae*. *Journal of Experimental Biology* **136**: 209-228
- Lefebvre L.** (1981) Grooming in crickets: Timing and hierarchical organization. *Animal Behaviour* **29**: 973-984
- Markstädter C., Federle W., Jetter R., Riederer M., Hölldobler B.** (2000) Chemical composition of the slippery epicuticular wax blooms on macaranga (euphorbiaceae) ant-plants. *Chemoecology* **10**: 33-44
- Martin J. T., Juniper B. E.** (1970) The cuticles of plants. Edward Arnold, London
- Mello M. O., Silva-Filho M. C.** (2002) Plant-insect interactions: An evolutionary arms race between two distinct defense mechanisms. *Brazilian Journal of Plant Physiology* **14**: 71-81
- Nachtigall W.** (1974) Biological mechanisms of attachment. Springer, Berlin, Heidelberg, New York
- Norberg A.** (1986) Treecreeper climbing; mechanics, energetics, and structural adaptations. *Ornis Scandinavica* **17**: 191-209
- Podos J., Hendry A. P.** (2005) The biomechanics of ecological speciation. *In* Herrel A., Speck T., Rowe N., eds, *Ecology and biomechanics: A mechanical approach to the ecology of animals and plants*,
- Quek S.-P., Davies S.-J., Itino T., Pierce N.-E.** (2004) Codiversification in an ant-plant mutualism: Stem texture and the evolution of host use in crematogaster (formicidae: Myrmicinae) inhabitants of macaranga (euphorbiaceae). *The American Naturalist* **162**

- Ribas S. C., Velloso A. L. R., Teixeira-Filho P., Rocha-Barbosa O., Evangelista H., Dos Santos E. A.** (2004) Structure of claws and toes of two tropidurid lizard species of restinga from southeastern Brazil: Adaptations to the vertical use of the habitat. *Revista Chilena de Historia Natural* **77**: 599-606
- Riedel M., Eichner A., Jetter R.** (2003) Slippery surfaces of carnivorous plants: Composition of epicuticular wax crystals in bladderwax pitchers. *Planta* **218**: 87-97
- Roth L. M., Willis E. R.** (1952) Tarsal structure and climbing ability of cockroaches. *Journal of Experimental Zoology* **119**: 483-517
- Southwood T. R. E.** (1986) Plant surfaces and insects - an overview. *In* Juniper B. E., Southwood T. R. E., eds, *Insects and the plant surface*, London, pp 1-22
- Stork N. E.** (1980) Role of waxblooms in preventing attachment to brassicas by the mustard beetle, *phaedon cochleariae*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **28**: 100-107
- Stork N. E.** (1983a) The adherence of beetle tarsal setae to glass. *Journal of Natural History* **17**: 583-597
- Stork N. E.** (1983b) How does the housefly hold on to your window? *Antenna* **7**: 20-23
- Stork N. E.** (1986) The form of plant waxes: A means of preventing insect attachment? *In* Juniper B. E., Southwood T. R. E., eds, *Insects and the plant surface*. Edward Arnold, London, pp 346-347
- Vanhooydonck B., Andronescu A., Herrel A., Irschick D. J.** (2006) Effects of substrate structure on speed and acceleration capability in climbing geckos. *Biological Journal of the Linnean Society* **86**: 385-393
- Vanhooydonck B., Van Damme R.** (1999) Evolutionary relationships between body shape and habitat use in lacertid lizards. *Evolutionary Ecology Research* **1**: 785-805
- Voetsch W., Nicholson G., Mueller R., Stierhof Y.-D., Gorb S., Schwarz U.** (2002) Chemical composition of the attachment pad secretion of the locust *locusta migratoria*. *Insect Biochemistry and Molecular Biology* **32**: 1605-1613
- Walker G., Yue A. B., Ratcliffe J.** (1985) The adhesive organ of the blowfly, *calliphora vomitoria*: A functional approach (diptera: Calliphoridae). *Journal of Zoology London (A)* **205**: 297-307
- Walton T. J.** (1990) Waxes, cutin and suberin. *In* Dey P. M., Harborne J. B., eds, *Methods in plant biochemistry*. Academic Press, San Diego, pp 105-158
- Wehner R.** (1983) Taxonomie, funktionsmorphologie und zoogeographie der saharischen wüstenameise *cataglyphis fortis* (forel 1902) stat. Nov. *Senckenbergiana biol.* **64**: 89-132
- Wehner R.** (1987) Spatial organisation of foraging behavior in individually searching ants, *cataglyphis* (sahara desert) and *ocymyrmex* (namib desert). *In* Pasteels J. M.,

Deneubourg J.-L., eds, Behavior in social insects, Vol 54. Birkhäuser, Basel, Boston, pp 15-42

- West T.** (1862) The foot of the fly, its structure and action elucidated by comparison with the feet of other insects. Transactions of the Linnean Society **23**: 393-421
- Whitesides G. M., Laibinis P. E.** (1990) Wet chemical approaches to the characterization of organic surfaces: Self- assembled monolayers, wetting, and the physical-organic chemistry of the solid-liquid interface. Langmuir **6**: 87-96
- Whitmore T. C.** (1969) First thoughts on species evolution in malayan *macaranga* (studies in *macaranga* iii). Biol.J. Linn.Soc. **1**: 223-231
- Wilson E. O.** (1962) Behavior of *daceton armigerum* (latreille), with a classification of self-grooming movements in ants. Bull. Mus. Comp. Zool. **127**: 403-421
- Woell C.** (1999) Selbstorganisiert und doch durchschaut... Naturwissenschaften **2**: 41-47
- Zani P. A.** (2000) The comparative evolution of lizard claw and toe morphology and clinging performance. Journal of Evolutionary Biology **13**: 316-325
- Zar J. H.** (1999) Biostatistical analysis, Ed 4th. Prentice Hall, Upper Saddle River, N.J.
- Zimmerman D. W., Zumbo B. D.** (1993) The relative power of parametric and non-parametric statistical methods. In A handbook for data analysis in the behavioral sciences: Methodological issues. Hillsdale, NJ, pp 481-517
- Zollikofer C. P.** (1994) Stepping patterns in ants ii. Influence of body morphology. J. exp. Biol. **192**: 107-118

Curriculum Vitae

Persönliche Angaben

Name Tanja Brüning
Geburtsdatum 20. Mai 1972
Geburtsort Düsseldorf

Schulbildung

1978-1981 Anne Frank-Grundschule, Düsseldorf
1981-1982 Gerhard Tersteegen-Grundschule, Düsseldorf
1982-1991 Erzbischhöfliches Suitbertus-Gymnasium, Düsseldorf

Hochschulausbildung

1991 - 1993 Studium der Chemie an der Heinrich Heine-Universität Düsseldorf
1993 - 1994 Studium der Biologie an der Technischen Hochschule Darmstadt
1994 - 2001 Studium der Biologie an der Heinrich Heine-Universität Düsseldorf
2000 - 2001 Diplomarbeit: „Untersuchungen zur Funktion und Regulation von Serinproteaseinhibitoren (Serpinen) in humanen Keratinozyten“ bei Prof. Dr. Dr. h.c. Ruzicka, Universitätsklinikum Düsseldorf, Hautklinik,
seit 1.12.2001 Promotionsstudium an der Bayerischen Julius-Maximilians-Universität Würzburg, Prof. Dr. Walter Federle, Zoologie II

Publikationsliste

Federle W., Bruening T. (2005) Ecology and biomechanics of slippery wax barriers and wax running to macaranga - ant mutualisms. *In* Herrel A., Speck T., Rowe N., eds, Ecology and biomechanics: A mechanical approach to the ecology of animals and plants. CRC Press

Konferenzbeiträge

Tanja Brüning, Walter Federle (2005) Biomechanics of 'waxrunning' in *Crematogaster* ant-partners of *Macaranga* trees, SEB (Society for Experimental Biology), Barcelona, **Poster** (2. Posterpreis)

Walter Federle, Tanja Brüning, Holger Bohn (2005) Slippery ant-plants and skillful climbers, SEB (Society for Experimental Biology), Barcelona, **Vortrag**

Tanja Brüning, Walter Federle (2004) Biomechanics of 'wax-running' in *Crematogaster* ant-partners of *Macaranga* trees, SIP (International Symposium on Insect-Plant Relationships), Berlin, **Poster**

Tanja Günther, Carsten Carlberg, Thomas Ruzicka, Harry F. Abts (2001) The all-*trans* retinoic acid receptor binds to an element in the promotor of hurpin (proteinase inhibitor 13, PI13) a novel serine proteinase inhibitor which is over expressed in psoriatic skin lesions, ESDR (European Society for Dermatological Research) Stockholm, **Poster**

Ehrenwörtliche Erklärung

gemäß § 4 Abs. 3 Ziff. 3, 5 und 8 der Promotionsverordnung der Fakultät für Biologie der Bayerischen Julius-Maximilians-Universität Würzburg

Ich versichere hiermit, daß ich die vorliegende Arbeit selbständig angefertigt habe und keine anderen als die angegebenen Quellen und Hilfsmittel verwendet habe.

Die Dissertation wurde weder in gleicher noch in ähnlicher Form in einem anderen Prüfungsverfahren vorgelegt.

Ich habe bisher außer den mit dem Zulassungsgesuch urkundlich vorgelegten Graden keine weiteren akademischen Grade erworben, noch zu erwerben versucht.

Würzburg, den 04.12.2006

Tanja Brüning

Danksagung

Mein ganz besonderer Dank gilt Herrn Prof. Dr. Walter Federle für die Vergabe des spannenden Themas und für die Betreuung und Unterstützung während der gesamten Bearbeitung. Es hat immer viel Spaß gemacht Teil seiner Arbeitsgruppe zu sein und von seiner Flut an neuen Ideen und begeisternden Ausführungen zu profitieren.

Bei Herrn Prof. Dr. Reinhard Jetter bedanke ich mich für die Übernahme des Zweitgutachterpostens. Vor allem möchte ich mich seine herzliche Aufnahme in seiner ehemaligen Arbeitsgruppe in der Botanik II und die Einführung in die Wachskemie von *Macaranga* bedanken.

Mein Dank gilt vor allem der ehemaligen „Biomechanics workgroup“ mit den „Haftis“ Patrick Drechsler, Thomas Endlein und Holger Bohn, die zu jeder Zeit zu fachlichen Diskussionen bereit waren und die mir darüber hinaus auch eine unvergeßliche Zeit in Würzburg bereitet haben. Herzlichen Dank speziell an Patrick für seinen unermüdlichen, auch nächtlichen Einsatz mir die Basics von Matlab nahezubringen.

Vielen Dank auch den HiWis, die mich über die meiste Zeit unterstützt haben und die immer ein reges Interesse an dem Thema und den Ergebnissen gezeigt haben und sich mit so manchen Matlab-Tücken rumschlagen mußten. Hierunter besonders Annette, Karoline und Sebastian.

Vielen Dank an Herrn Prof. Dr. Michael Falk und Herrn Dr. Frank Mahron vom Institut für Mathematische Statistik, die sich bereit erklärt haben uns Biologen die statistische Mathematik näherzubringen und dies Woche für Woche in dem „Interdisziplinären Oberseminar Biostatistik“ durchgeführt haben.

Den Mitarbeiterinnen und Mitarbeitern des Zentrums für Elektronenmikroskopie der Universität Würzburg, insbesondere Herrn Prof. Dr. Georg Krone und Herrn Dr. Rainer Wolf, danke ich für die Einführung in die Rasterelektronenmikroskopie und ihre große Hilfsbereitschaft bei auftretenden Problemen und der Etablierung der 3D-Rasterelektronenmikroskopie.

Den Mitarbeiterinnen und Mitarbeitern des Botanischen Gartens der Universität Würzburg danke ich für die Kultivierung und Pflege meines *Macaranga*-„Dschungels“.

Vielen Dank Dr. Michael Riedel der auf meinem Weg zu den Gewächshäusern in der Botanik II immer für ein Gespräch offen war.

Vielen Dank an Herrn Prof. Dr. H.-H. Strehblow und Norman Krings, Institut für Physikalische Chemie und Elektrochemie an der Heinrich-Heine Universität Düsseldorf für die Herstellung der SAMs (Self-Assembly-Monolayer).

Die vorliegende Arbeit wurde im Rahmen des Teilprojektes A4 des Sonderforschungsbereiches 567 „Mechanismen der interspezifischen Interaktion von Organismen“ durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft gefördert.

Mein ganz herzlicher Dank gilt meinen Eltern, die mich stets in allen meinen Entscheidungen unterstützt haben und die sicherlich die Grundlage für mein „biologisches“ Interesse geboten haben. Zudem besonders meinem Vater für das Gegenlesen dieser Arbeit und die konstruktive Kritik.

Zuletzt möchte ich Kai ganz herzlich für seine Unterstützung, von Beginn des Projektes bis heute, danken. Vor allem auch für seine unendliche Geduld.

