

Wie Wüstenameisen lernen heimzukehren

Kompass im Kopf

PAULINE N. FLEISCHMANN | ROBIN GROB | WOLFGANG RÖSSLER

Auf dem landmarkenfreien Salzsee kann man sich leicht verlaufen. Das gilt für Ameisen und Ameisenforscher, wobei erstere ausgeklügelte Navigationsstrategien haben, um dennoch heimzufinden. Foto: P. Fleischmann.

*Erfolgreiche Orientierung im Raum ist essentiell für den Menschen sowie für fast alle Tierarten. Im Alltag verlassen wir uns z. B. auf Wegweiser, Landkarten oder GPS-Geräte. Auch Tiere müssen oft ferne Ziele erreichen, beispielsweise ihr Nest oder einen Futterplatz. Während ihrer saisonalen Migration legen Zugvögel und Meeresschildkröten, aber auch Insekten wie beispielsweise Monarchfalter oder Bogong-Motten, tausende Kilometer zurück. Dabei navigieren sie souverän und effizient, auch über extrem lange Strecken. Wüstenameisen der Gattung *Cataglyphis* sind schon seit geraumer Zeit experimentelle Modelle für Navigation bei Insekten. Wie bewerkstelligen es diese Insekten mit einem vergleichsweise kleinen Gehirn über weite Strecken zu navigieren?*

This is an open access article under the terms of the Creative Commons Attribution License, which permits use, distribution and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

Wie auch andere soziale Insektenarten betreiben *Cataglyphis*-Ameisen kooperative Brutpflege in einem gemeinsamen Nest. Die damit verknüpfte ►Eusozialität zeichnet sich durch drei charakteristische Merkmale aus [1]. Erstens gibt es eine reproduktive Arbeitsteilung und unterschiedliche Kasten. Bei *Cataglyphis*-Ameisen bedeutet dies, dass sich nur die Königin der Kolonie fortpflanzt und die Arbeiterinnen eine altersabhängige Arbeitsteilung durchlaufen. Zweitens sorgen die adulten Tiere gemeinsam für die Nachkommen. Im Fall der *Cataglyphis*-Ameisen kümmern sich die Arbeiterinnen im sogenannten Innendienst II-Stadium um die Aufzucht der Brut (Abbildung 1a). Und drittens überlappen ihre Generationen. Die *Cataglyphis*-Königin (Abbildung 2a) kann mehrere Jahre alt werden, die Arbeiterinnen hingegen haben eine deutlich kürzere Lebenserwartung [2]. Ihr Adultleben beginnt nach dem Schlupf aus der Puppe als „Callow“ (Abbildung 1b) mit noch heller Kutikula am ersten Tag, geht dann zum Innendienst I-Stadium über, in dem die Ameisen als bewegungslose Futterspeicher fungieren, um dann im Innendienst II-Stadium zu den Aufgaben Brutpflege, Nestbau und Abfallbeseitigung zu wechseln (Abbildung 3). Nach ungefähr vier Wochen verlassen die Arbeiterinnen das Nest, um schließlich als Sammlerinnen tätig zu werden. Während der ersten kurzen Ausflüge nahe am Nesteingang suchen die Ameisen

niemals Futter. Stattdessen absolvieren sie Lernläufe. Dabei bewegen sie sich in kleinen Schleifen um den Nesteingang und erkunden die Nestumgebung. Mit zunehmender Erfahrung nehmen Distanz und Dauer der Lernläufe zu, bis die Ameisen schließlich nach frühestens zwei Tagen mit der Futtersuche beginnen. Als typische „Central-Place Forager“ verlassen sie ihr Nest einzeln und müssen nach weitreichenden Futtersuchläufen wieder zum Nesteingang zurückfinden (Abbildung 1c, d). Dieser ist bloß ein unscheinbares Loch im Boden. Im Gegensatz zu vielen Ameisenarten, die Wege zu Futterstellen mit Spurpheromonen markieren, sind *Cataglyphis*-Ameisen solitäre Sammlerinnen, die vorwiegend visuell navigieren. Während sie zur heißesten Tageszeit nach toten Insekten suchen – und damit Feinde und Konkurrenz meiden – kann die Bodentemperatur leicht auf lebensbedrohliche 70 °C ansteigen. Unter diesem Selektionsdruck passten sich *Cataglyphis*-Ameisen hervorragend an ihr lebensfeindliches Habitat an und evolvierten zu Experten für Navigation. So haben beispielsweise die sogenannten Silberameisen (*Cataglyphis bombycina*) ein spezielles Haarkleid, das doppelt vor der Hitze schützt [3]. Einerseits wird das Sonnenlicht reflektiert und andererseits die Wärmeabgabe der Ameise an ihre Umgebung optimiert. Außerdem haben *Cataglyphis*-Ameisen außergewöhnlich lange Beine. Diese heben die Ameise in kühlere Luftschichten und ermöglichen hohe Laufgeschwindigkeiten, die wiederum für Abkühlung sorgen und die Zeit außerhalb des Nests minimieren. Die in Nordafrika beheimatete Wüstenameise *Cataglyphis fortis* legt auf ihren Suchläufen bis über einen Kilometer zurück und entfernt sich über mehrere hundert Meter Luftlinie vom Nest mit einer Spitzengeschwindigkeit von bis zu 1 m/s. Die zurückgelegten Entfernungen entsprechen der vieltausendfachen Körperlänge der Ameisen [4]. Verhaltensversuche über viele Jahrzehnte konnten bereits beachtliche Navigationsleistungen von *Cataglyphis* aufdecken.

Navigation bei Wüstenameisen

Cataglyphis-Ameisen nutzen als wichtigste Navigationsstrategie die sogenannte Wegintegration, um auf dem jeweils kürzesten Weg auf der Luftlinie zurück zum Nest zu finden – selbst in landmarkenarmem oder unbekanntem Terrain (Abbildung 4) [4]. Hierzu verrechnen die Ameisen Kompassinformation und Entfernungsinformation, um

Die mit einem grünen Pfeil markierten Begriffe werden im Glossar auf Seite 108 erklärt.



ABB. 1 *Cataglyphis nodus*-Ameisen zu verschiedenen Lebenszeitpunkten. a) Eine Arbeiterin versorgt die Brut (Puppen und Larven) in einer Nestkammer. b) Eine frischgeschlüpfte Ameise („Callow“) ist noch ganz blass, bis ihre Kutikula aushärtet. c) Zwei Arbeiterinnen verlassen ihren Nesteingang. d) Sammlerinnen an einem Futterstück. Fotos: P. Fleischmann.

IN KÜRZE

- *Cataglyphis*-Wüstenameisen navigieren nach der Futtersuche unter zum Teil **lebensbedrohlichen Umweltbedingungen** schnell und sicher zurück ins Nest.
- Die Ameisen verrechnen Richtungs- und Streckeninformation zu einem Heimvektor, der ihnen die **kürzeste Route zum Nest** zurück zeigt (Wegintegration).
- Um ihre internen Kompasssysteme zu kalibrieren sowie Landmarken zu erlernen, führen die Ameisen **Lernläufe** durch.
- Während der Lernläufe blicken die Ameisen zum Nest zurück und nutzen dabei das **Erdmagnetfeld als Referenzsystem**.
- Infolge der Lernläufe kommt es zu **plastischen Umstrukturierungen neuronaler Schaltkreise** im Ameisengehirn.

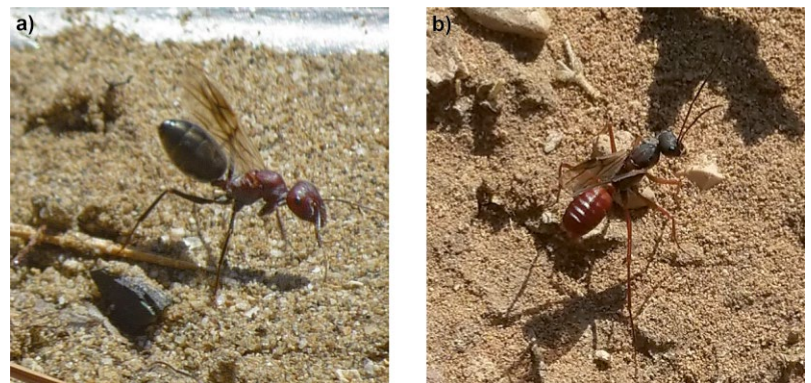
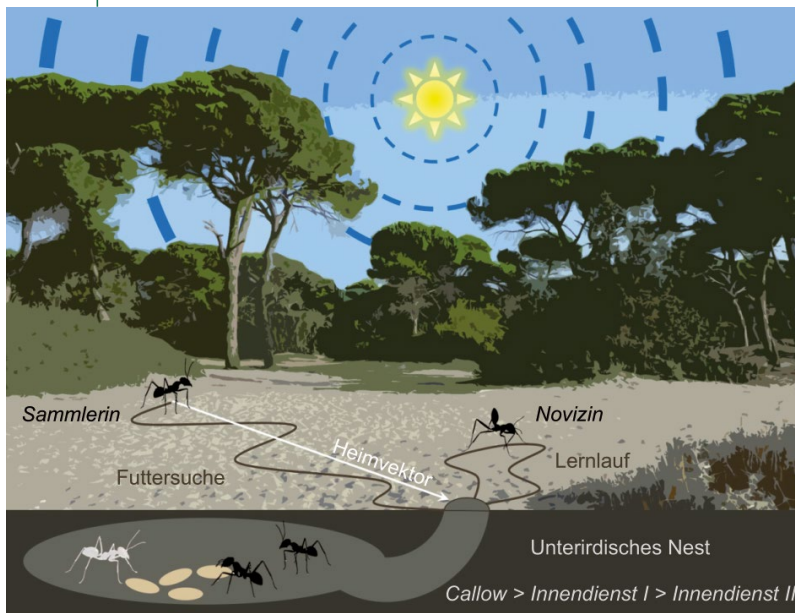


ABB. 2 *Cataglyphis nodus* → Geschlechtstiere. a) Die Jungkönigin ist vor der Verpaarung geflügelt. b) Auch das Männchen ist geflügelt, jedoch invers gefärbt. Fotos: P. Fleischmann.

ABB. 3 | ONTOGENIE VON *CATAGLYPHIS NODUS*-AMEISEN

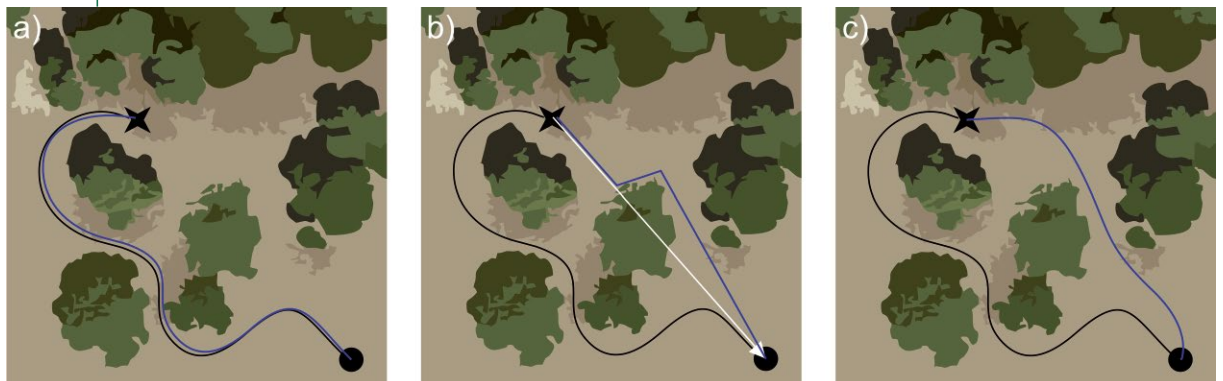


Nach dem dreistufigen Innendienst verlassen die Ameisen das unterirdische Nest nach ca. vier Wochen und vollführen Lernläufe, bevor sie später zu erfahrenen Sammlerinnen werden. Zur Navigation nutzen die Sammlerinnen sowohl ihren Himmelskompass als auch das Landmarkenpanorama. Für Details s. Text.

daraus an jedem Ort einen ► Heimvektor zu ermitteln. Dieser Vektor zeigt mit der richtigen Richtung und Entfernung zurück zum Nesteingang. Wegintegration ist besonders hilfreich in extremen Wüstenhabitaten, beispielsweise für *C. fortis* in landmarkenfreien Salzpflanzen nördlich der Sahara (Abbildung 5).

Schon zu Beginn des 20. Jahrhunderts wies der Schweizer Mediziner Felix Santschi in Tunesien nach, dass Ameisen das Sonnenlicht und Himmelsinformationen zu Orientierungszwecken nutzen [5]. Mit seinen berühmten Spiegelexperimenten, bei denen er die Sonne verdeckte und auf die gegenüberliegende Seite spiegelte, und damit eine Kehrtwendung der Ameisen bewirkte, konnte er erstmals zeigen, dass Ameisen die Position der Sonne zur Richtungsbestimmung nutzen. Später kam Santschi dank weiterführender Experimente zu dem Schluss, dass Ameisen auch andere, für den Menschen unsichtbare, Informationen zur Orientierung aus dem Himmel extrahieren mussten. Der von den Bürgern Kairouans betitelte *Tabib-en-Neml* (wörtlich übersetzt „Ameisendoktor“) war mit den von ihm durchgeführten verhaltensbiologischen Experimenten seiner Zeit voraus [5]. Erst 1949 gelang dem späteren Nobelpreisträger Karl von Frisch der Nachweis, dass Honigbienen das polarisierte Himmelslicht zur Navigation nutzen. Heute wissen wir, dass auch *Cataglyphis*-Ameisen –

ABB. 4 | STRATEGIEN FÜR DIE ERFOLGREICHE HEIMKEHR ZUM NEST



Dargestellt sind drei verschiedene Strategien und dabei jeweils der Auslauf (schwarze Linie) zum Futterstück (schwarzer Stern) und eine mögliche Rückkehr (blaue Linie) zum Nesteingang (schwarzer Kreis). a) Bei der Spurfolge wird der Heimweg markiert, so dass eine Rückkehr zum Ausgangspunkt mit Hilfe der Verfolgung dieser Kennzeichnung möglich ist. Ein bekanntes Beispiel dafür ist das Märchen von Hänsel und Gretel, die ihren Heimweg mit Steinen und Brotkrumen markiert haben. Tatsächlich zeigen auch viele Ameisenarten, zum Beispiel Wegameisen (*Lasius*) oder Blattschneideameisen (*Atta* und *Acromyrmex*) Spurfolgeverhalten während der Futtersuche. Dabei tragen die Arbeiterinnen chemische Signale (Spurpheromone) auf, die dann zurückverfolgt werden können. Eine weitere Form dieser Strategie ist das Routenfolgen anhand von visuellen Landmarken. Mittels sogenannter „Schnappschüsse“ prägen sich beispielsweise australische *Melophorus*-Ameisen individuelle Wegrouten ein, die sie dann verfolgen, um ihr Ziel zu erreichen. b) Bei der Wegintegration wird aus zurückgelegter Distanz und Richtung ein sogenannter Heimvektor (weißer Pfeil) berechnet, der zum Ausgangs- bzw. Zielpunkt weist. Die Rückkehr erfolgt dann auf direktem Weg entlang des Heimvektors. Wenn ein Hindernis den direkten Weg versperrt, wird dieses umrundet, um dann wieder dem aktualisierten Heimvektor zu folgen. Wüstenameisen (*Cataglyphis*) sind berühmt für ihre Navigationskünste mittels Wegintegration. Während der Futtersuchläufe nutzen sie ihren Himmelskompass (Himmelspolarisationsmuster und Stand der Sonne), um ihre Heimrichtung zu bestimmen. c) Bei der Navigation mit einer internen (kognitiven) Karte ist bekannt, wie die Umgebung aussieht und in welcher räumlichen Beziehung Dinge zueinander liegen (beispielsweise das Nest und Landmarken), so dass der präferierte Weg nach Hause eingeschlagen werden kann. Ob Ameisen oder andere Insekten eine interne Karte haben und verwenden, wird häufig diskutiert. Die Navigationsleistung von Wüstenameisen ist zumindest auch ohne Annahme einer solchen Karte erklärbar.

wie viele weitere Insekten – das polarisierte Himmelslicht sowie den Stand der Sonne als Kompass zur Richtungsbestimmung während ihrer Futtersuchläufe nutzen [6]. Allerdings beinhaltet der Himmelskompass Tücken. Da sich die Position der Sonne und das ►Polarisationsmuster über den Tag ändern, muss der interne Himmelskompass diese täglichen Veränderungen kompensieren, was insbesondere bei langdauernden Ausflügen oder wiederholtem Aufsuchen einer Futterstelle zu verschiedenen Tageszeiten wichtig ist. Besonders problematisch ist dies um die Mittagszeit, wenn sich die horizontale Winkelposition der Sonne am schnellsten ändert. Dieses Problem wird noch komplexer, wenn man die saisonale und geographische Abhängigkeit der Sonnenbahn berücksichtigt. Aufgrund dieser Variabilität kann der Tagesverlauf der Sonne nicht als interne Funktion genetisch fixiert sein. Für die Wüstenameisen heißt das, dass ihr interner Himmelskompass vor den Futtersuchläufen kalibriert werden muss [7]. Dafür führen sie zu Beginn ihres Außendienstes Lernläufe durch.

Um erfolgreich mittels Wegintegration nach Hause zu finden, muss jedoch nicht nur die Richtung bekannt sein, sondern die Ameisen müssen auch die Entfernung korrekt bestimmen. Zur Messung der zurückgelegten Distanz und zur Berechnung des Heimvektors nutzen die Ameisen eine Art inneren Schrittintegrator sowie den optischen Fluss [8]. Da Wegintegrationssysteme anfällig für kumulative Fehler sind, verwenden die Ameisen auch weitere ihnen zugängliche Informationen zur Orientierung, wie beispielsweise visuelle und olfaktorische Landmarken, Bodenstruktur und Windrichtung. Sofern vorhanden dienen insbesondere visuelle Landmarken bzw. umgebende Panoramen als lokale Orientierungshilfen. Da sich diese von Nest zu Nest unterscheiden und mit der Zeit ändern können, müssen die Ameisen diese lernen, bevor sie sich erstmals zur Futtersuche vom Nest entfernen können. Auch zu diesem Zweck führen die unerfahrenen Ameisen, sogenannte Novizinnen, Lernläufe durch, wenn sie erstmals das Nest verlassen.

Struktur und Funktion von Lernläufen

Die Ontogenie der Lernläufe und die damit verbundene anfängliche Kalibrierung der Navigationssysteme wurden erst in den letzten Jahren verstärkt untersucht. Im Folgenden soll anhand neuer Erkenntnisse der letzten Zeit verdeutlicht werden, wie das winzige Gehirn der *Cataglyphis*-Ameisen mit einer Masse von nur ca. 0,1 mg es schafft, seine visuellen Navigationssysteme von Tätigkeiten im dunklen Nest auf Außendienst als Sammlerin in hellem Sonnenlicht umzustellen. Dieser Verhaltensübergang ist bei *Cataglyphis* drastisch, weshalb die Ameisen ideale experimentelle Modelle zur Untersuchung der zugrundeliegenden Prozesse sind. Der spätere Erfolg von Novizinnen als Sammlerinnen hängt davon ab, wie gut ihr Himmelskompass kalibriert ist und ob sie die Nestumgebung kennen. Hierzu untersuchen wir ein einzigartiges, frühes Lernverhalten und dadurch ausgelöste neuronale Plastizität in visuellen Bahnen im Gehirn der Ameisen. Um zu



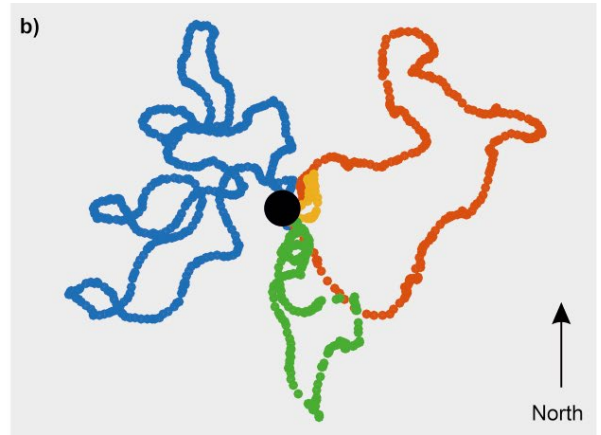
ABB. 5 Die unterschiedlichen Experimentierorte und ihre Bewohner. a) Testfeld auf dem tunesischen Salzsee. b) Testfeld im griechischen Pinienwald. c) *Cataglyphis fortis*. d) *Cataglyphis nodus*. Fotos: P. Fleischmann.

verstehen wie Novizinnen sich ihre visuellen Navigationskenntnisse beschaffen, war es wichtig, zunächst das Verhalten im natürlichen Habitat zu analysieren. Damit konnten relevante Stimuli identifiziert und zeitlich-räumliche Bedingungen für die Kalibrierung der Navigationssysteme mittels Manipulation getestet werden. Die quantitativen Verhaltensanalysen in ökologisch relevantem Kontext haben wir mit Labormessungen zur strukturellen synaptischen Plastizität in visuellen Schaltkreisen im Ameisengehirn kombiniert [9, 10].

Die Ontogenie der Lernläufe folgt einer stereotypen Sequenz [7], die wir mit individuell markierten Ameisen genau untersucht haben (Abbildung 6). Zuerst schauen die Novizinnen nur kurz aus dem Nest heraus oder verlassen es bloß für wenige Sekunden. Dann führen sie kurze Läufe um den Nesteingang herum aus. In aufeinanderfolgenden Lernläufen erkunden sie verschiedene Richtungen um das Nest, so dass sie sich die Umgebung aus unterschiedlichen Blickwinkeln einprägen können. Mit steigender Erfahrung nimmt auch die Zeit zu, die die Ameisen außerhalb des Nestes verbringen. Dabei entfernen sie sich immer weiter vom Nesteingang. Lernläufe enthalten unterschiedliche, artspezifische Drehungen, sogenannte ►Volten und ►Pirouetten, die wir mittels Highspeed-Kameras genau untersucht haben [11]. Lernläufe von Ameisen ähneln in ihrer Struktur und Funktion Lernflügen von Wespen

Mit individuell markierten Ameisen (a) wurde die typische Sequenz von Lernläufen (b) aufgedeckt. Während der aufeinanderfolgenden Lernläufe (grün, gelb, rot, blau), erkundet die Ameise unterschiedliche Richtungen um den Nesteingang herum (schwarzer Kreis). Foto: P. Fleischmann. Abbildung b) verändert aus [11].

ABB. 6 | LERNLÄUFE ZUR ERKUNDUNG DER NESTUMGEBUNG



und Bienen [12]. Bevor diese Feinstruktur nun näher betrachtet wird, ist es hilfreich, einen Blick auf die durch Lernläufe bedingten verhaltensrelevanten neuronalen Veränderungen zu werfen.

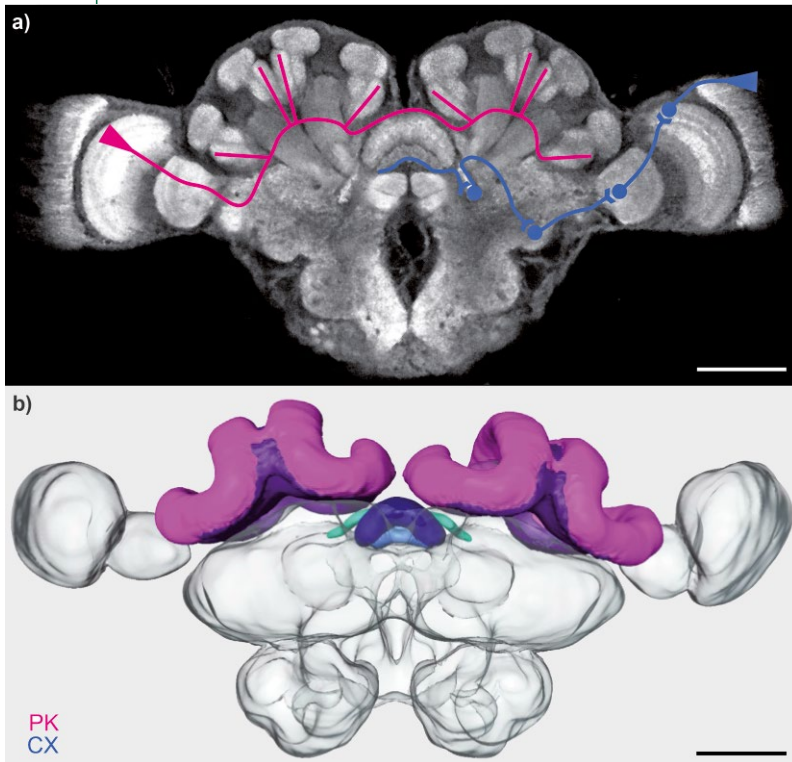
Neuronale Basis von Navigation

Der Übergang vom Innendienst zum Außendienst führt zu strukturellen Veränderungen an synaptischen Verschaltun-

gen in zwei visuellen Bahnen im Gehirn von *Cataglyphis* (Abbildung 7). Dies konnten wir anhand von ►immuno-histochemischen Markierungen und anschließenden computergestützten 3D-Rekonstruktionen ermitteln [9, 10]. Hierzu werden die Gehirne zuvor mit Hilfe eines ►Laser-rastermikroskops mit hoher Auflösung eingescannt. Im *Cataglyphis*-Gehirn finden sich zwei Integrationszentren, die an der Verarbeitung von visueller Navigationsinformation beteiligt sind – der ►Zentralkomplex (CX) und die ►Pilzkörper (PK). Während visuelle Eingänge in den CX als Himmelskompassbahn betrachtet werden, legen die Untersuchungen zu visuellen Eingängen in die PK nahe, dass vielzählige parallele Mikroschaltkreise die längerfristige Speicherung von Bildinformation übernehmen. Anhand der Markierung synaptischer Proteine mit spezifischen Antikörpern und der Verfolgung neuronaler Schaltkreise mit Fluoreszenzfarbstoffen konnten wir beide visuellen Bahnen im Gehirn von *Cataglyphis* im Detail mikroskopisch charakterisieren. Immunfärbungen und ultrastrukturelle Analyse konnten deutliche Unterschiede in der synaptischen Architektur beider Bahnen aufdecken. Die CX-Bahn beginnt in einer polarisationssensitiven Region im oberen Teil des Komplexauges (►dorsale Randregion), von wo aus neuronale Projektionen über mehrere synaptische Verschaltungen in die untere Einheit des CX münden. Die Bahn zu den PK verläuft hingegen ohne weitere synaptische Umschaltung direkt zu den PK beider Gehirnhemisphären (Abbildung 7a). In beiden Bahnen finden während der Übergangsphase von Innen- zu Außendienst neuroplastische Veränderungen statt. Dabei können zwei Kategorien struktureller Plastizität unterschieden werden – Plastizität nach passiver Lichteinwirkung sowie lernabhängige Plastizität.

Die erste Form von Plastizität infolge erstmaliger Lichteinwirkung äußert sich als Zunahme der Synapsen in der CX-Bahn sowie als Abnahme der synaptischen Komplexe (englisch: „pruning“) in den PK-Eingängen. Diese Veränderungen sind von der Dauer und der spektralen Zusammensetzung der Lichtpulse abhängig. Sowohl in der CX- als auch der PK-Bahn bleibt die Zahl und Dichte der Synap-

ABB. 7 | DAS AMEISENGEHIRN



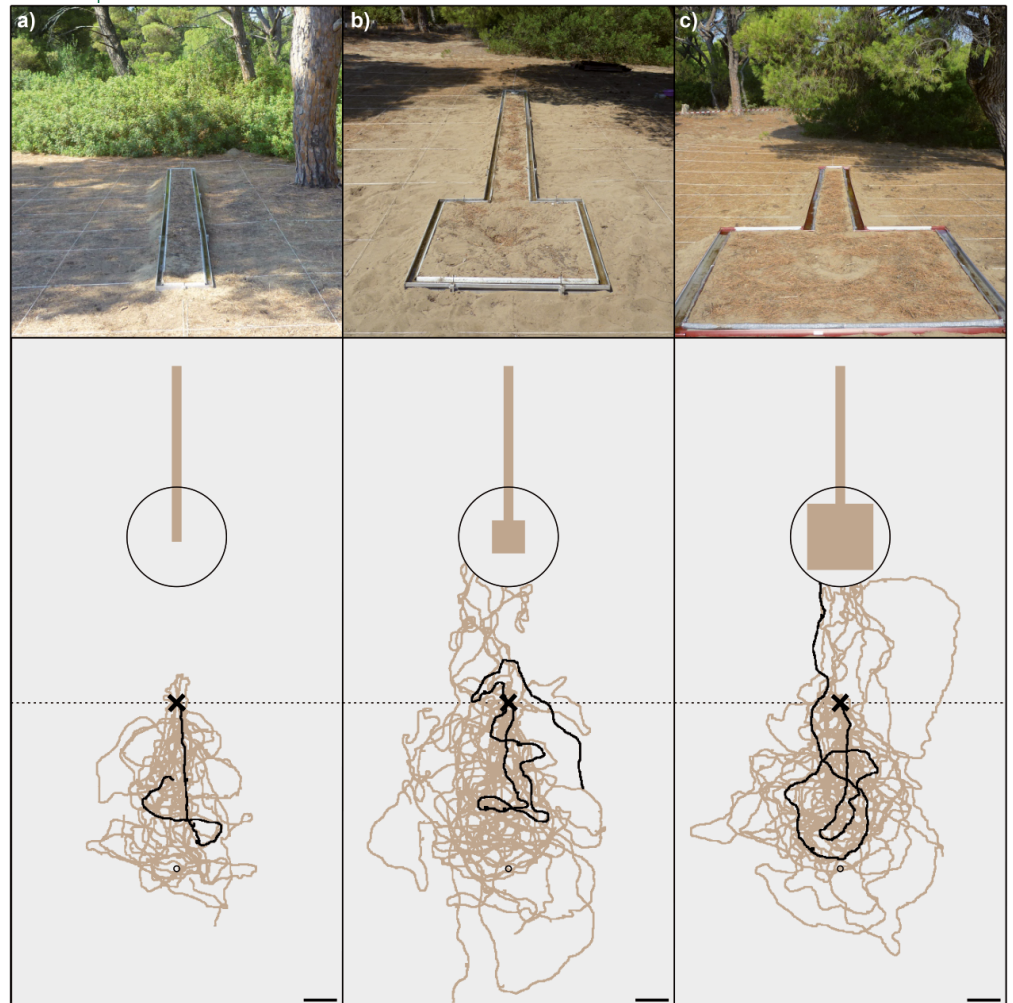
a) Mikroskopiebild, b) 3D-Rekonstruktion. Die Pilzkörper-Bahn (magenta) bringt visuelle Informationen ohne weitere Verschaltungen direkt aus den optischen Eingängen des Gehirns in die Pilzkörper (PK). Die Zentralkomplex-Bahn (blau) leitet visuelle Kompassinformationen über mehrere synaptische Schaltstationen schließlich in den Zentralkomplex (CX). Für Details s. Text. Abbildung a) aus [13] und b) von R. Grob.

senkomplexe bei altersgleichen „Dunkeltieren“ unverändert. Die Ergebnisse zeigen, dass die strukturelle Plastizität der Synapsen in beiden visuellen Bahnen altersunabhängig, d. h. jeweils durch Lichteinwirkung ausgelöst wird. Daraus schließen wir, dass es sich um Formen homöostatischer Plastizität in Anpassung an drastisch veränderte Lichtintensitäten handelt. Lernläufe induzieren eine weitere Form von Plastizität in den beiden visuellen Bahnen [13]. Einerseits führen sie zu einem Volumenzuwachs im CX – allerdings nur, wenn Novizinnen während der drei Tage ihrer Lernläufe einem natürlichen Polarisationsmuster ausgesetzt waren. Unter einem statischen Polarisationsmuster, oder bei Ausschluss von UV-Licht, bleibt der Volumenzuwachs aus. Dies deutet darauf hin, dass neuronale Plastizität in der CX-Bahn mit der Kalibrierung des internen Himmelskompasssystems im Zusammenhang steht. Andererseits nimmt in den visuellen Eingängen der PK die Dichte und Anzahl der synaptischen Komplexe nach drei Tagen Lernlaufaktivitäten zu – aber ebenfalls nur, wenn die Ameisen einem natürlichen Polarisationsmuster und UV-Licht ausgesetzt waren. Wir vermuten, dass diesem Prozess lernabhängige Strukturplastizität, insbesondere im Rahmen der Ausbildung von stabilem Langzeitgedächtnis, zugrunde liegt. Die Ausbildung eines stabilen Langzeitgedächtnisses benötigt eine Zeitspanne von mindestens zwei Tagen. Interessanterweise entspricht dies genau der Dauer, die die Ameisen benötigen, um ihre Lernläufe durchzuführen und später mithilfe von Landmarken zu navigieren [10].

Landmarken lernen

Cataglyphis-Ameisen führen Lernläufe durch, um sich mit der Nestumgebung vertraut zu machen. Dafür benötigen sie sowohl genügend Zeit als auch ausreichend Platz [7], [14]. *C. fortis* bewohnt beinahe landmarkenfreie Salzseen in Nordafrika. Dennoch nutzen auch diese Ameisen visuelle Landmarken, falls welche vorhanden sind. Wenn sich der Nesteingang beispielsweise in der Mitte einer experimentellen Anordnung von drei schwarzen Zylindern befindet (Abbildung 5a), suchen im Rahmen eines Versetzungsexperiments auf dem Testfeld mit identischen Landmarken ausschließlich erfahrene Sammlerinnen an der

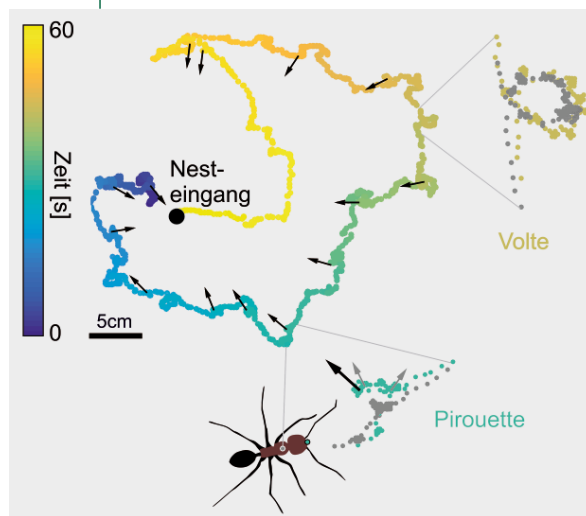
ABB. 8 | VERSETZUNGSEXPERIMENT MIT GRIECHISCHEN *C. NODUS*-AMEISEN



Drei verschieden große Gräbenaufbauten bieten den Ameisen unterschiedlich viel Platz für Lernläufe. Konnten die Ameisen vor dem Test nur sehr eingeschränkt Lernläufe durchführen (a), finden sie nicht zurück zum Nest. Je mehr Platz sie während der Lernläufe haben (b, c), desto mehr Ameisen finden zurück. Für Details s. Text. Fotos: P. Fleischmann. Daten-Abbildung verändert aus [14].

fiktiven Position des Nesteingangs [7]. Ihre Suche ist akkurat und präzise um den korrekten Zielort zentriert. Novizinnen, die vor dem Abfangen erstmals das Nest verlassen haben, und auch Ameisen, die zuvor erst wenige und kurze (< 0,3 m) Lernläufe absolviert haben, suchen hingegen an ihrem Auslasspunkt nach dem Nesteingang. Ameisen, die weitere Lernläufe oder ihren ersten Futtersuchlauf bereits durchgeführt haben, bewegen sich auf dem Testfeld in Richtung der Mitte der Landmarken. Daraus kann geschlossen werden, dass die Ameisen ihre Umgebung graduell – oder zumindest stufenweise – erlernen, und ihr Lernprozess kein einmaliges Ereignis ist, das instantan erfolgt. Um zu überprüfen, ob nur die zeitliche Komponente der Lernläufe oder auch die räumliche ausschlaggebend für den Heimkehrerfolg ist, führten wir ein weiteres Versetzungsexperiment mit den griechischen *C. nodus*-Ameisen durch [14]. Mittels Wassergräben wurden die Ameisen räumlich eingeschränkt, so dass sie zwar freien Blick auf

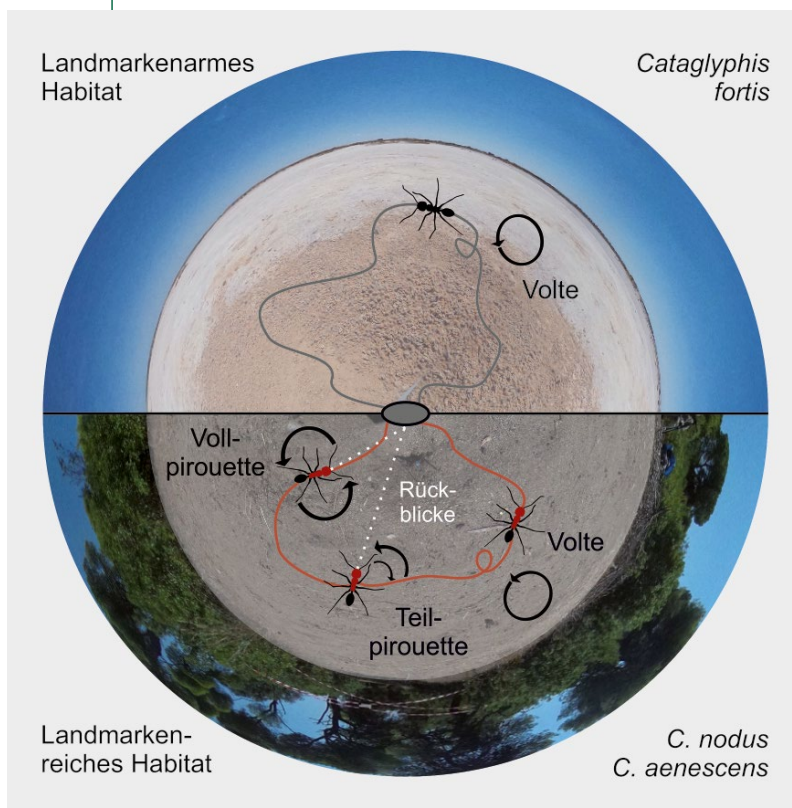
ABB. 9 | VOLTEN UND PIROUETTEN



Während eines Lernlaufs vollführt die Ameise mehrere Drehungen. Während der längsten Stoppphase der Pirouetten schaut sie zurück zum Nesteingang (schwarzer Kreis). Während der Volten gibt es hingegen keine zum Nest gerichteten Stoppphasen. Abbildung verändert aus [11].

das umliegende Panorama der Pinien hatten, aber sich nur innerhalb des Versuchsaufbaus bewegen konnten (Abbildung 8). Es gab drei verschiedene Varianten, die den Ameisen unterschiedlich viel Platz boten, nämlich Flächen von jeweils $0,3 \text{ m} \times 0,3 \text{ m}$, $0,5 \text{ m} \times 0,5 \text{ m}$ oder $1,0 \text{ m} \times 1,0 \text{ m}$ um den Nesteingang herum. Zudem gab es einen 5 m langen und 0,3 m breiten Steg, so dass die Sammlerinnen eine Futterstelle besuchen konnten. Bei Versetzung in 5 Meter Entfernung vom Nesteingang in entgegengesetzter Richtung der Futterstelle fanden Ameisen, die kaum Platz für Lernläufe zur Verfügung hatten, nicht zurück zum Nest. Sie verließen sich ausschließlich auf ihren Himmelskompass und führten nach Ablauf des Heimvektors eine systematische Suche durch. Nur wenn die Ameisen für ihre Lernläufe mindestens einen halben Meter Platz in jede Richtung um den Nesteingang hatten, konnten sie nach der experimentellen Versetzung zurück nach Hause finden. Dabei gilt, je mehr Platz für die Lernläufe vorhanden ist, desto mehr Ameisen finden den Weg zurück ins Nest. Diese Ergebnisse zeigen, dass eine ungestörte Durchführung der Lernläufe essentiell für die einzelne Sammlerin, aber damit auch für das Fortbestehen der gesamten Kolonie, ist.

ABB. 10 | ARTSPEZIFITÄT DER LERNLÄUFE

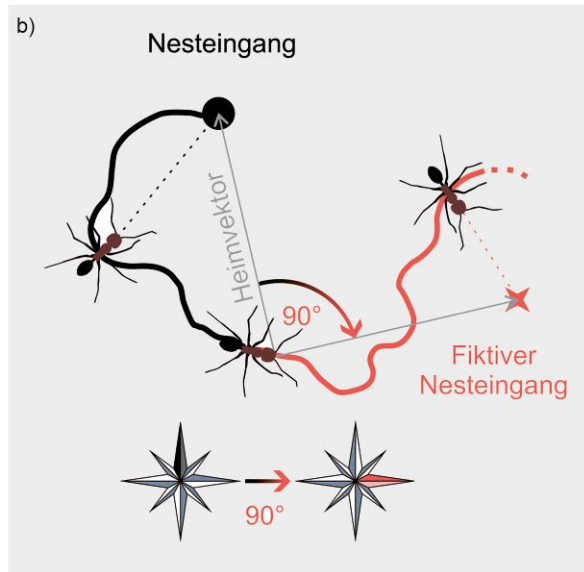


Cataglyphis-Ameisen führen artspezifische Drehungen während der Lernläufe durch. Alle drei untersuchten Arten vollführen während ihrer Läufe gelaufene Schlangen (Volten), aber nur die griechischen Ameisen mit einem ausgeprägten Landmarkenpanorama machen Drehungen um die vertikale Körperachse (Pirouetten) während derer sie stoppen und präzise zum Nesteingang zurückschauen. Abbildung verändert aus [17].

Volten und Pirouetten

Wie aber akquirieren die Ameisen Informationen über ihre visuelle Umgebung? Anhand hochauflösender Videoanalysen konnten wir wichtige Details der Lernläufe aufdecken (Abbildung 9). Die Ameisen unterbrechen ihre Vorwärtsbewegung oftmals, um Körperdrehungen auszuführen. Es gibt zwei unterschiedliche Drehungstypen, sogenannte Volten und Pirouetten [11]. Bei einer Volte verlässt die Ameise ihren Pfad, um eine kleine 360° -Schleife zu laufen, und dann in die ursprüngliche Richtung weiterzugehen. Wir vermuten, dass die Wüstenameisen während der Volten ihren internen Himmelskompass systematisch über den Tag kalibrieren. Interessanterweise rotieren auch Dungkäfer um 360° auf ihrer Dungkugel, um ihren Himmelskompass so einzurichten, dass sie sich anschließend geradlinig mit ihrer Dungkugel fortbewegen. Bevor sie mit ihrer Kugel losrollen, speichern sie den jeweils aktuellen Sonnenstand ab [15]. Bei einer Pirouette hingegen bleiben die Ameisen stehen und drehen sich um ihre vertikale Körperachse. Dabei entstehen entweder volle (360°) oder partielle Drehungen ($< 180^\circ$). Pirouetten werden in der Regel durch kurze Stoppphasen ($> 100 \text{ ms}$) unterbrochen. Besonders interessant ist, dass die Blickrichtung der Ameisen während der längsten Stoppphase immer zum Nesteingang gerichtet ist (Abbildung 9). Da die Ameisen den Nesteingang während ihrer Lernläufe nicht sehen können, müssen sie die Ausrichtung ihrer Körperachse zum Heimvektor per Wegintegration ermitteln. Der Vergleich nah verwandter *Cataglyphis*-Arten in unterschiedlichen Habitaten ergab, dass Pirouetten mit Stoppphasen nur bei Wüstenameisen in landmarkenreichen Habitaten vorkommen (Abbildung 10). Die in kontu-

ABB. 11 | ORIENTIERUNG AM ERDMAGNETFELD



Mit dem Helmholtzspulen-Aufbau (a) wurde nachgewiesen, dass *C. nodus*-Novizinnen das Erdmagnetfeld als Referenzsystem nutzen, um zum Nesteingang zurückzublicken. Wird die Horizontalkomponente des Erdmagnetfelds beispielsweise um 90° gedreht, so verändert sich auch die Blickrichtung der Ameisen in voraussagbarer Weise. Für Details s. Text. Foto: P. Fleischmann. Abbildung b) verändert aus [16].

renlosen Salzpfannen lebenden *C. fortis* praktizieren nur Volten mit sehr seltenen Stopps, die aber nicht zum Nesteingang gerichtet sind. Die Ausrichtung der Ameisen zum Heimvektor während der Pirouetten dient mit hoher Wahrscheinlichkeit dem systematischen Lernen von Nest-assoziierten Panoramen. Die Ameisen können so die Nestposition mit Hilfe der abgespeicherten Bildinformation wiedererkennen, wenn sie aus verschiedenen Richtungen zum Nest zurückkehren.

Suche nach dem Referenzsystem

Die Ameisen brauchen eine erdgebundene Kompassreferenz, um ihren Himmelskompass zu kalibrieren und Bildinformationen um den Nesteingang systematisch in Bezug zu setzen. Idealerweise muss ein solches Referenzsystem während der gesamten Lernlaufsequenz zugänglich und zeitlich stabil sein. Frühere Studien haben gezeigt, dass der Himmelskompass die wichtigste Richtungsinformation für Sammlerinnen bietet. Um zu testen, ob auch Novizinnen während der Lernläufe schon ihren Himmelskompass nutzen, haben wir optische Filter über dem Nesteingang installiert und einzelne Himmelskompassparameter systematisch manipuliert [13]. Mittels hochauflösender Videoanalysen der Stopps in den Pirouetten konnten wir testen, ob die Ameisen unter den verschiedenen Bedingungen korrekt zum Nesteingang zurückblicken. Zu unserer großen Überraschung haben naive Ameisen selbst nach der Blockierung des Polarisationsmusters und der Sonnenposition (d. h. ohne Himmelskompass) problemlos zum Nesteingang ausgerichtete Stopps ausgeführt. Wir fragten uns, ob die Ameisen vielleicht das

Erdmagnetfeld nutzen können [16]. Um diese Vermutung zu überprüfen, führten wir einen Versuch mit einer elektromagnetischen Flachspule, die wir um den Nesteingang legten, durch. Tatsächlich blickten die Ameisen nicht mehr zum Nesteingang zurück, sobald die Magnetwirkung eingeschaltet war. Mit einer Helmholtzspule konnten wir dieses Ergebnis bestätigen und weiter konkretisieren (Abbildung 11). Nach Eliminierung der horizontalen Komponente des Erdmagnetfelds schauten die Ameisen nur noch in zufällige Richtungen. Bei der systematischen Rotation der horizontalen Magnetfeldkomponente blickten die Ameisen in eine um denselben Winkelbetrag verschobene, fiktive Nestrichtung. Die Ergebnisse machen deutlich, dass naive Ameisen das Erdmagnetfeld als notwendigen und hinreichenden Kompass für die Wegintegration während der Lernläufe nutzen. Daraus schließen wir, dass Magnetinformation in das Wegintegrationssystem im Ameisengehirn integriert wird und damit einen bis dahin unbekanntem Kompass im Navigationssystem von *Cataglyphis* repräsentiert. Somit kann das Erdmagnetfeld als die gesuchte geostabile Kompassreferenz für die Kalibrierung der visuellen Kompasssysteme der Ameisen betrachtet werden.

Zusammenfassung

Erfolgreiche räumliche Orientierung ist für viele Tiere eine alltägliche Herausforderung. *Cataglyphis*-Wüstenameisen sind bekannt für ihre Navigationsfähigkeiten, mit deren Hilfe sie nach langen Futtersuchläufen problemlos zum Nest zurückfinden. Wie aber nehmen naive Ameisen ihre Navigationssysteme in Betrieb? Nach mehrwöchigem Innendienst

im dunklen Nest werden sie zu Sammlerinnen bei hellem Sonnenschein. Dieser Wechsel erfordert einen drastischen Wandel im Verhalten sowie neuronale Veränderungen im Gehirn. Erfahrene Ameisen orientieren sich vor allem visuell, sie nutzen einen Himmelskompass und Landmarkenpanoramen. Daher absolvieren naive Ameisen stereotype Lernläufe, um ihren Kompass zu kalibrieren und die Nestumgebung kennenzulernen. Während der Lernläufe blicken sie wiederholt zum Nesteingang zurück und prägen sich so ihren Heimweg ein. Zur Ausrichtung ihrer Blicke nutzen sie das Erdmagnetfeld als Kompassreferenz. *Cataglyphis*-Ameisen besitzen hierfür einen Magnetkompass, der bislang unbekannt war.

Summary

Ant compass – how desert ants learn to navigate

Successful spatial orientation is a daily challenge for many animals. Cataglyphis desert ants are famous for their navigational performances. They return to the nest after extensive foraging trips without any problems. How do ants take their navigational systems into operation? After conducting different tasks in the dark nest for several weeks, they be-

come foragers under bright sun light. This transition requires both a drastic switch in behavior and neuronal changes in the brain. Experienced foragers mainly rely on visual cues. They use a celestial compass and landmark panoramas. For that reason, naïve ants perform stereotype learning walks to calibrate their compass systems and acquire information about the nest's surroundings. During their learning walks, the ants frequently look back to the nest entrance to learn the homing direction. For aligning their gazes, they use the earth's magnetic field as a compass reference. This magnetic compass in Cataglyphis ants was previously unknown.

Schlagworte

Cataglyphis-Wüstenameisen, Himmels- und Magnetkompass, Lernen und Gedächtnis, Insektennavigation

Funding: Die hier vorgestellten Forschungsergebnisse wurden im Rahmen von der Deutschen Forschungsgemeinschaft (DFG) geförderten Projekten erzielt (SFB 1047 B6 und RO1177/7-1 an WR und FL1060/1-1 an PNF).

GLOSSAR

Dorsale Randregion: Am oberen Rand des Auges vieler Insekten liegt eine spezialisierte Region zur Rezeption der Polarisationsrichtung des Lichts. *Cataglyphis*-Ameisen detektieren das Polarisationsmuster des Himmels im UV-Spektrum.

Erdmagnetfeld: Das von der Erde generierte Magnetfeld dient vielen Tieren zur Orientierung. Es bietet sowohl Kompassinformationen (Nordrichtung) als auch Ortsinformationen (magnetische Karte).

Eusoziale Insekten: Alle Ameisen, verschiedene Bienen- und Wespenarten sowie Termiten gehören zu den eusozialen Insekten. Sie zeichnen sich dadurch aus, dass Arbeiterinnen und Geschlechtstiere (Königin und Männchen) in einem Staat zusammenleben. Sie betreiben generationsübergreifend kooperative Brutpflege und Arbeitsteilung.

Geschlechtstiere: Bei Ameisen pflanzt sich nur ein Bruchteil der Tiere fort, nämlich Königinnen und Männchen (Abbildung 2). Diese meist geflügelten Individuen werden nur zu bestimmten Jahreszeiten herangezogen. Dann starten sie zu sogenannten Hochzeitsflügen, bei denen es zur Verpaarung kommt. Anschließend gründet die Königin eine Kolonie, die Männchen sterben häufig zeitnah nach der Paarung.

Heimvektor: Um nach Hause zu finden, werden Richtungs- und Distanzinformationen miteinander verrechnet, so dass immer bekannt ist, wo das Nest liegt (Wegintegration). *Cataglyphis*-Ameisen nutzen während der Futtersuche einen Himmelskompass (z. B. Stand der Sonne und Himmelspolarisationsmuster) zur Richtungsbestimmung und einen inneren Schrittingegrator zur Distanzmessung.

Immunohistochemie: Selektive Markierung von Makromolekülen mit Hilfe spezifischer Antikörper.

Laserrastermikroskopie: Lichtmikroskopisches Verfahren, bei dem mit Hilfe eines fokussierten Laserstrahls und geeigneter Fluoreszenzmarkierungen Moleküle und Strukturen innerhalb eines Gewebeblocks dreidimensional eingescannt werden können.

Pilzkörper: Die Pilzkörper (PK) sind ein Integrationszentrum im Insektengehirn. Sie spielen eine wichtige Rolle bei der sensorischen Integration sowie bei höheren neuronalen Prozessen wie zum Beispiel bei Lernen und Gedächtnis.

Pirouette: Wüstenameisen in landmarkenreichen Habitaten vollführen während ihrer Lernläufe häufig Pirouetten, volle oder halbe Drehungen um die eigene Körperachse, um sich zu ihrem Nest zurückzudrehen und das Panorama zu erlernen.

Polarisationsmuster: Die Schwingungsrichtung des eigentlich unpolarisierten Sonnenlichts wird durch Streuung in der Erdatmosphäre verändert, so dass ein für den Menschen unsichtbares Muster aus Kreisen um die Sonne herum entsteht. Dieses kann als Kompassinformation genutzt werden.

Volte: Wüstenameisen führen während ihrer Lernläufe Volten, kleine gelaufene Kreise, durch. Die Funktion von Volten ist noch nicht sicher aufgeklärt, vermutlich kalibrieren die Ameisen ihren Himmelskompass mithilfe von Volten.

Zentralkomplex: Der Zentralkomplex (CX) liegt in der Mitte des Insektengehirns und prozessiert Informationen, die wichtig für Navigation und Orientierung sind.

Literatur

- [1] B. Hölldobler and E. Wilson, *The Ants*. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press, 1990.
- [2] P. Schmid-Hempel and R. Schmid-Hempel, "Life duration and turnover of foragers in the ant *Cataglyphis bicolor* (Hymenoptera, Formicidae)," *Insectes Soc.*, 1984, 31, 345–360.
- [3] N. N. Shi, C. Tsai, F. Camino, G.D. Bernard, N. Yu, and R. Wehner, "Keeping cool : Enhanced optical reflection and heat dissipation in silver ants," *Science.*, 2015, 349, 298–301.
- [4] B. Ronacher, "Path integration as the basic navigation mechanism of the desert ant, *Cataglyphis fortis* (Forel, 1902) (Hymenoptera: Formicidae)," *Myrmecological News*, 2008, 11, 55–62.
- [5] R. Wehner, "On the brink of introducing sensory ecology: Felix Santschi (1872–1940) – Tabib-en-Neml," *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 1990, 27, 295–306.
- [6] R. Wehner, "The architecture of the desert ant's navigational toolkit (Hymenoptera : Formicidae)," *Myrmecological News*, 2008, 12, 85–96.
- [7] P. N. Fleischmann, M. Christian, V. L. Müller, W. Rössler, and R. Wehner, "Ontogeny of learning walks and the acquisition of landmark information in desert ants, *Cataglyphis fortis*," *J. Exp. Biol.*, 2016, 219, 3137–3145.
- [8] M. Wittlinger, R. Wehner, and H. Wolf, "The ant odometer: stepping on stilts and stumps.," *Science*, 2006, 312, 1965–1967.
- [9] R. Grob, P. N. Fleischmann, and W. Rössler, "Learning to navigate – how desert ants calibrate their compass systems," *Neuroforum*, 2019, 25, 109–120.
- [10] W. Rössler, "Neuroplasticity in desert ants (Hymenoptera: Formicidae) - importance for the ontogeny of navigation," *Myrmecological News*, 2019, 29, 1–20.
- [11] P. N. Fleischmann, R. Grob, R. Wehner, and W. Rössler, "Species-specific differences in the fine structure of learning walk elements in *Cataglyphis* ants," *J. Exp. Biol.*, 2017, 220, 2426–2435.
- [12] J. Zeil and P. N. Fleischmann, "The learning walks of ants (Hymenoptera: Formicidae)," *Myrmecological News*, 2019, 29, 93–110.
- [13] R. Grob, P. N. Fleischmann, K. Grübel, R. Wehner, and W. Rössler, "The Role of Celestial Compass Information in *Cataglyphis* Ants during Learning Walks and for Neuroplasticity in the Central Complex and Mushroom Bodies," *Front. Behav. Neurosci.*, 2017, 11, 226.
- [14] P. N. Fleischmann, W. Rössler, and R. Wehner, "Early foraging life: spatial and temporal aspects of landmark learning in the ant *Cataglyphis noda*," *J. Comp. Physiol. A Neuroethol. Sensory, Neural, Behav. Physiol.*, 2018, 204, 579–592.
- [15] B. el Jundi, J. J. Foster, L. Khaldy, M. J. J. Byrne, M. Dacke, and E. Baird, "A Snapshot-Based Mechanism for Celestial Orientation," *Curr. Biol.*, 2016, 26, 1456–1462.
- [16] P. N. Fleischmann, R. Grob, V. L. Müller, R. Wehner, and W. Rössler, "The Geomagnetic Field Is a Compass Cue in *Cataglyphis* Ant Navigation," *Curr. Biol.*, 2018, 1440–1444.e2.
- [17] P. N. Fleischmann, "Starting foraging life: Early calibration and daily use of the navigational system in *Cataglyphis* ants," University of Würzburg, 2018.

Die Autoren:



Pauline N. Fleischmann ist Postdoktorandin am Lehrstuhl für Zoologie II in Würzburg. Die Sommermonate verbringt sie jedoch bei den Wüstenameisen in Griechenland. Von 2013 bis 2018 arbeitete sie an ihrem Promotionsprojekt unter der Betreuung von Wolfgang Rössler (Universität Würzburg) und Rüdiger Wehner (Universität Zürich). Zuvor studierte sie Philosophie sowie Neurobiologie und Verhalten in Berlin und Trondheim (Norwegen). Nach Elternzeit im vergangenen Jahr ist sie nun Vollzeit zurück in der Wissenschaft, und seit Juni 2019 läuft ihr DFG-Projekt „Das dynamische Zusammenspiel von Erdmagnetfeld und Himmelskompass zur Navigation bei *Cataglyphis*-Ameisen“.



Robin Grob ist seit 2017 Doktorand am Lehrstuhl Verhaltensphysiologie & Soziobiologie (Zoologie II) in der Arbeitsgruppe von Prof. Dr. Wolfgang Rössler. Er ist Mitglied der Graduate School of Life Sciences (GSLs) der Universität Würzburg. In seinem Promotionsprojekt verbindet er modernste neurobiologische Techniken mit Verhaltensexperimenten im natürlichen Habitat der Wüstenameisen, um zu verstehen, wie das winzige Gehirn der Ameisen es bewältigt, ihre navigatorischen Werkzeuge zu kalibrieren.



Wolfgang Rössler hat an der Universität Marburg Biologie studiert und dort im Fachgebiet Zoologie-Neurobiologie promoviert. Nach einer Postdoktorandenphase und der Habilitation an der Universität Marburg forschte er ab 1995 mit Hilfe eines Forschungsstipendiums der DFG an der University of Arizona (Arizona Research Laboratories Division of Neurobiology), wo er fast 5 Jahre blieb. Danach war er für zwei Jahre Hochschuldozent am Physiologischen Institut der Universität Göttingen (Abteilung Molekulare Neurophysiologie). Er erhielt 2001 den Ruf auf eine Professur Neuroethologie der Arthropoden am Biozentrum der JMU Würzburg, wo 2011 der Ruf auf den Lehrstuhl Verhaltensphysiologie & Soziobiologie (Zoologie II) folgte, dessen Leitung er seitdem innehat. Sein Forschungsgebiet ist die Neuroethologie sozialer Insekten mit besonderem Fokus auf olfaktorische Systeme, Mechanismen von Verhaltensplastizität und die neuronalen Grundlagen von Navigation.

Korrespondenz

Dr. Pauline Fleischmann, Robin Grob,
Prof. Dr. Wolfgang Rössler
Lehrstuhl für Verhaltensphysiologie und
Soziobiologie (Zoologie II)
Biozentrum, Universität Würzburg
Am Hubland, 97074 Würzburg
E-Mail: roessler@biozentrum.uni-wuerzburg.de