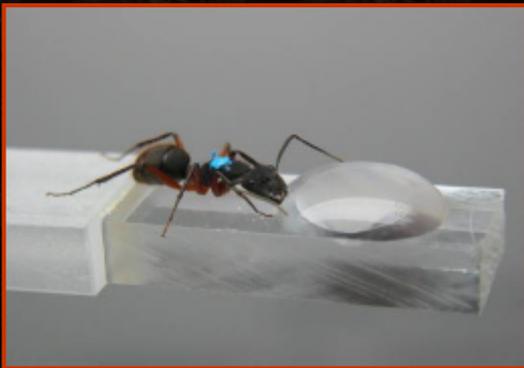


Der Informationsfluss bei der Futtersuche von Ameisen

Spezielle Kommunikationsstrategien von Blattschneiderameisen
und nektarsammelnden Ameisen



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

vorgelegt von

Oliver Geissler

aus Bad Kissingen

Würzburg, September 2008

Der Informationsfluss bei der Futtersuche von Ameisen

Spezielle Kommunikationsstrategien von Blattschneiderameisen
und nektarsammelnden Ameisen

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

vorgelegt von

Oliver Geissler

aus Bad Kissingen

Würzburg, September 2008

Eingereicht am:

Mitglieder der Promotionskommission:

Vorsitzender:

1. Gutachter: Prof. Dr. Flavio Roces

2. Gutachter: Prof. Dr. Bert Hölldobler

Tag des Promotionskolloquiums:

Doktorurkunde ausgehändigt am:

**HUMOR UND GEDULD SIND ZWEI KAMELE,
MIT DENEN DU DURCH JEDE WÜSTE KOMMST**

- ARABISCHES SPRICHWORT -

Inhaltsverzeichnis

Kapitel 1: Allgemeine Einleitung	1
1.1 Die Furagierkommunikation der sozialen Insekten	3
1.2 Fragestellungen der einzelnen Kapitel	5
Kapitel 2: Bewertung des Etablierungsgrads neu entdeckter Futterquellen	9
2.1 Einleitung	11
2.2 Material und Methoden	16
2.2.1 Versuchstiere und Tierhaltung	16
2.2.2 Allgemeiner Versuchsaufbau: Haupterntestrasse und erschlossene Futterquelle	17
2.2.3 Allgemeiner Versuchsaufbau: neue Futterquelle	18
2.2.4 Spezieller Versuchsaufbau: Unterschiedliche Präparierungen des <i>side trails</i>	20
2.2.5 Gemessene Verhaltensparameter	22
2.2.6 Statistische Auswertung	24
2.3 Ergebnisse	25
2.3.1 Ladungsaufnahme an der neuen Futterquelle	25
2.3.2 Spurlegeverhalten auf dem Rückweg	26
2.3.3 Entladungsverhalten auf der Haupterntestrasse	28
2.4 Diskussion	33
2.4.1 Ladungsaufnahme an der neuen Futterquelle	33
2.4.2 Spurlegeverhalten auf dem Rückweg	37
2.4.3 Entladungsverhalten auf der Haupterntestrasse	42
2.4.4 Rekrutierungsmodell an neu entdeckten Futterquellen	46
Kapitel 3: Die Rolle von Rückkopplungsmechanismen bei der Aufrechterhaltung der Rekrutierung	51
3.1 Einleitung	53
3.2 Material und Methoden	59
3.2.1 Versuchstiere und Tierhaltung	59
3.2.2 Anlegen der Subkolonien und Manipulation mit Cycloheximid	59
3.2.3 Allgemeiner Versuchsaufbau: Haupterntestrasse und neue Futterquelle	61
3.2.4 Präferenztests	63

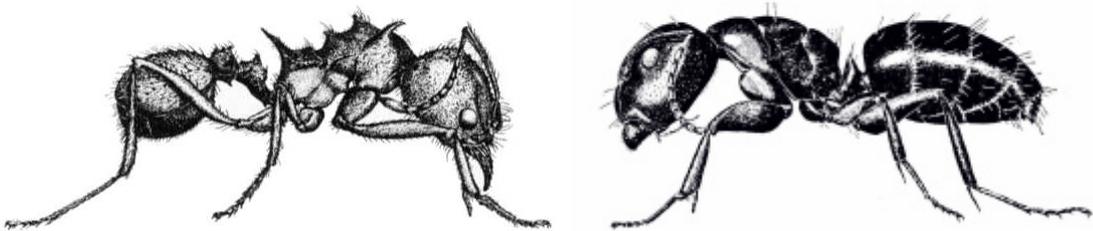
3.2.5	Einzelversuche	63
3.2.6	Gemessene Verhaltensparameter	65
3.2.7	Statistische Auswertung	67
3.3	Ergebnisse	68
3.3.1	Präferenz der beiden Subkolonien gegenüber Liguster	68
3.3.2	Beständigkeit der Scout-Aktivität an der neu entdeckten Futterquelle	68
3.3.3	Blattmitnahme	70
3.3.4	Unterschiedliche Entladungstypen auf der Erntestrasse	72
3.3.5	Rekrutierungsverhalten	74
3.3.6	Struktur der Stopps beim ersten Besuch auf der Erntestrasse	78
3.4	Diskussion	85
3.4.1	Beständigkeit der Scout-Aktivität an der neu entdeckten Futterquelle	85
3.4.2	Blattmitnahme	87
3.4.3	Antennierungs- und Spurlegeverhalten	89
3.4.4	Mögliche Parameter zur Beurteilung der Futterqualität	91
3.4.5	Erweiterung des Rekrutierungsmodells an neu entdeckten Futterquellen	93
Kapitel 4:	Die Initialphase des Furagierens bei nektarsammelnden Ameisen	97
4.1	Einleitung	99
4.2	Material und Methoden	104
4.2.1	Versuchstiere und Tierhaltung	104
4.2.2	Anlegen der Subkolonien	104
4.2.3	Allgemeiner Versuchsaufbau	107
4.2.4	Versuchsablauf und Versuchsreihen	109
4.2.5	Gemessene Verhaltensparameter	111
4.2.6	Statistische Auswertung	114
4.3	Ergebnisse	115
4.3.1	Dynamik der Kropffüllung	115
4.3.2	Entladung im Nest	118
4.3.3	Taktile Rekrutierung	122
4.3.4	Spurlegeverhalten	125

4.4 Diskussion	131
4.4.1 Die Dynamik der Kropfbeladung an der Futterquelle	131
4.4.2 Die Dynamik der Kropfentladung an der Futterquelle	135
4.4.3 Rekrutierungsverhalten	137
4.4.4 Potentielle Rückkopplungsmechanismen im Nest	142
Kapitel 5: Der Informationsaustausch zwischen Furageuren und Kolonie	145
5.1 Einleitung	147
5.2 Material und Methoden	151
5.2.1 Versuchstiere, Subkolonien und allgemeiner Versuchsaufbau	151
5.2.2 Versuchsablauf und Versuchsreihen	151
5.2.3 Gemessene Verhaltensparameter und Datenauswertung	152
5.2.4 Statistische Auswertung	153
5.3 Ergebnisse	154
5.3.1 Allgemeine Anmerkung	154
5.3.2 Dynamik der Kropffüllung	154
5.3.3 Entladung im Nest	157
5.3.4 Taktile Rekrutierung	161
5.3.5 Spurlegeverhalten	164
5.4 Diskussion	169
5.4.1 Be- und Entladung des Kropfes	169
5.4.2 Rekrutierungsverhalten	172
Kapitel 6: Allgemeine Diskussion	175
6.1 Der Informationsfluss während der Futtersuche	177
6.2 Der Einfluss der Furagierökologie auf die Kommunikationsstrategien	178
Zusammenfassung	181
Summary	184
Literaturverzeichnis	187
Danksagung	197
Curriculum Vitae	199
Erklärung	201



Kapitel **1**

Allgemeine Einleitung



1.1 Die Furagierkommunikation der sozialen Insekten

Staatenbildende Insekten sind eine besonders erfolgreiche Lebensform auf unserem Planeten. Sie bestechen vor allem durch ihre enorme Biomasse. Besonders Ameisen, mit ihren ca. 12500 bekannten Arten (Stand August 2008, <http://antbase.org>), sind neben dem Menschen die vorherrschendsten Landorganismen überhaupt (Hölldobler & Wilson, 1995). In den Wäldern Finnlands machen sie über 10 Prozent der tierischen Biomasse aus, in den Tropen und Subtropen sind es zusammen mit den Termiten sogar ein Drittel der tierischen Biomasse. Man kann sagen, dass die gesamte terrestrische Umwelt von Ameisen durchsetzt ist (Hölldobler & Wilson, 1995).

Ohne Zweifel hat die hoch entwickelte eusoziale Lebensweise diesen Tieren zu ihrer weltweiten Dominanz verholfen. Doch welche genauen Eigenschaften bilden die Grundlage für einen solchen evolutionären Erfolg? Es sind vor allem zwei Faktoren: i) eine ausgefeilte Arbeits- und Aufgabenteilung, die nicht nur die Unterteilung in reproduzierende Königinnen und sterile Arbeiterinnen umfasst, sondern sich häufig auch innerhalb der Arbeiterinnenkaste manifestiert, und ii) eine komplexe Kommunikation, die sich fast durch alle Lebensbereiche der Tiere zieht. Neben Kommunikationsformen, die der Partnerfindung, der Alarmierung vor Feinden, der Abgrenzung von Territorien und der Aufrechterhaltung einer Hierarchie (z.B. Königinnenpheromon) dienen und die man auch häufig bei anderen solitär und in Gruppen lebenden Tieren findet, sticht vor allem die Furagierkommunikation als besondere Eigenart vieler sozialer Insekten heraus. Zwar gibt es auch für einige wenige andere Tierarten Hinweise auf einen Informationsaustausch über gefundene Nahrungsressourcen, z.B. bei Klippenschwalben (*Hirundo pyrrhonota*) (Brown et al., 1991) oder Bankivahühner (*Gallus gallus*) (Evans & Marler, 1994), oder Signale, die die gemeinsame Futtersuche organisieren, z.B. bei afrikanischen Wildhunden (*Lycaon pictus*) (Kruuk, 1972; Creel & Creel, 1995), doch scheinen dies Ausnahmen zu sein und bei weitem nicht die Komplexität der Furagierkommunikation sozialer Insekten zu erreichen.

Die bekannteste und wohl am höchsten entwickelte Kommunikationsform im Rahmen der Futtersuche ist die Tanzsprache der Honigbienen mit der den Stockgenossen über mehrere Sinneskanäle Distanz, Richtung und Qualität der gefunden Nektarquelle mitgeteilt wird (von Frisch, 1946; Seeley, 1995; Dyer, 2002). Aber auch Ameisen benutzen für die Rekrutierung von Nestgenossen zu Nahrungsressourcen zum Teil komplexe multimodale Signale (Hölldobler, 1999). Eine bahnbrechende Arbeit auf dem Gebiet der Furagierkommunikation von Ameisen stellt die Untersuchung von Wilson (1962) dar, der sich mit der chemischen Kommunikation der Feuerameise *Solenopsis saevissima* beschäftigte. Er konnte nicht nur zeigen, dass diese Ameisen kurzlebige

Spurpheromone zur Rekrutierung bei der Futtersuche verwenden, sondern machte mit seiner Massenrekrutierungshypothese auch als Erster einen Vorschlag, wie die Kommunikation unter den Arbeiterinnen zur Organisation der Futtersuche beiträgt. Seitdem beschäftigten sich viele Autoren nicht nur mit den verschiedenen Kommunikationskanälen der Ameisen, sondern auch mit der Frage, wie die Tiere die komplexen Aktivitätsmuster auf Kolonieebene organisieren (Übersicht in Detrain et al., 1999). Als Erklärung bemühte man häufig den Mechanismus der Selbstorganisation (z.B. Bonabeau et al., 1997; Detrain & Deneubourg, 2002, 2006 und 2008). Demnach nutzen die Tiere lokal verfügbare Informationen für ihre Entscheidungen, denen einfache Regeln zugrunde liegen. Doch leider stützen sich viele Erkenntnisse mehr auf Computermodellen als auf empirische Daten. Ferner wird häufig ein Informationsfluss zwischen den Furageuren bzw. zwischen den Furageuren und der Kolonie in diese Modellen einfach ignoriert oder aufgrund seiner mathematischen Komplexität nicht berücksichtigt (z.B. Dornhaus et al., 2006).

Dass die Arbeiterinnen, die Grundeinheiten der Selbstorganisation in einem sozialen Insektenstaat, bei weitem keine primitiven und starren „Reiz-Reaktion“ Handlungen ausführen, sondern ihre Entscheidungskriterien laufend durch den Informationsfluss mit anderen Arbeiterinnen modifiziert werden, konnte erstmals Núñez (1970 und 1982) mit Experimente an Honigbienen zeigen. Er interpretierte seine Ergebnisse dahingehend, dass Furageure bei der Entdeckung neuer Futterquellen mehr den Austausch von Informationen mit anderen Kolonienmitgliedern als ihre eigne individuelle Eintragsrate forcieren. Unterstützung fand diese Informationsaustauschhypothese in den folgenden Jahren durch Arbeiten an Blattschneiderameisen (Roces & Núñez 1993; Roces & Hölldobler, 1994) und nektarsammelnden Ameisen (Schilman & Roces, 2003). Auch diese Tiere besitzen spezielle Verhaltensweisen, die den Informationsfluss an neu entdeckten Futterquellen beschleunigen sollen. Solche auf Geschwindigkeit ausgelegte Rekrutierungsstrategien helfen den Tieren neue Nahrungsressourcen schnell zu monopolisieren und sind ein wichtiges Werkzeug um nur temporär vorhandene Futterquellen rasch auszubeuten oder die Fundstellen schnell gegenüber konkurrierenden Kolonien oder Arten abzusichern.

Die Art und der Umfang des Informationsaustausches zwischen den Arbeiterinnen, und somit auch die angewandten Rekrutierungsstrategien, werden aber ebenfalls sehr stark durch die ökologischen Rahmenbedingungen geformt (Traniello, 1989). Beutet eine Art große *ad libitum* Futterquellen aus oder müssen die Arbeiterinnen mehrerer Lokalitäten besuchen bevor sie zurück zum Nest gehen? Ist eine einmal gefundene Futterquelle für längere Zeit ausbeutbar oder eher unbeständig bzw. nicht voraussagbar in ihrer Ergiebigkeit? Diese und ähnliche Faktoren scheinen die Entwicklung verschiedener Rekrutierungssysteme bei Ameisen im Laufe der Evolution beeinflusst zu

haben (z.B. Jaffé et al., 1985; Jaffé & Deneubourg, 1992; Aron et al., 1993). So findet man den Mechanismus der Massenrekrutierung (Wilson, 1962) häufig bei Arten aus den Unterfamilien der *Myrmicinae* und *Formicinae*, die oft individuenreiche Kolonien bilden, aber z.B. auch bei *Pachycondyla laevigata*, eine Art aus der mehr ursprünglichen Unterfamilie *Ponerinae*, die Termitennester überfällt und somit große, geklumpt vorkommenden Nahrungsressourcen nutzt (Hölldobler & Traniello, 1980). Ähnlich wie die Rekrutierungssysteme könnten auch die Strategien zum schnellen Informationsaustausch, die bei der Entdeckung neuer Futterquellen zum Einsatz kommen, stark von den ökologischen Eigenschaften der jeweilig genutzten Nahrungsressourcen modelliert werden.

In dieser Arbeit untersuchten wir zwei ganz unterschiedliche Furagiertypen von Ameisen. *Acromyrmex lundii* und *A. ambiguus* sind Blattschneiderameisen und besitzen ein Massenrekrutierungssystem (Jaffé & Howse, 1979). Sie beuten typischerweise i) *ad libitum* Futterquellen aus, die ii) meist über längere Zeit nutzbar sind und iii) einzelne Lokalitäten im Habitat darstellen. *Camponotus rufipes*, eine nektarsammelnde Ameisenart, besitzt ebenfalls ein Massenrekrutierungssystem (Jaffé & Sanchez, 1984). Sie besuchen extraflorale Nektarien und Honigtauproduzenten, die i) nur eine geringe Einzelausbeute haben, ii) aufgrund von langsamen Sekretionsraten und durch den Besuch konkurrierender Tiere in ihrer Beständigkeit nicht vorhersagbar sind und iii) im Einzugsbereich der Kolonie weit verstreut liegen. Wir stellten uns die generelle Frage, wie sich das jeweilige Rekrutierungsverhalten an neu erschlossenen Futterquellen und die damit im Zusammenhang stehenden Strategien zum schnellen Informationsaustausch zwischen den beiden Modellsystemen unterscheidet und inwieweit die Differenzen auf die verschiedenartige Furagierökologie der jeweiligen Ameisen zurückzuführen sind.

1.2 Fragestellungen der einzelnen Kapitel

Die vorliegende Arbeit beinhaltet vier experimentelle Kapitel, die wie eine wissenschaftliche Publikation mit einer Zusammenfassung, einer Einleitung, einem Methodenteil, Ergebnissen und einer eigenständigen Diskussion aufgebaut sind.

In Kapitel 2 wird die Frage untersucht, wie Blattschneiderameisen den Etablierungsgrad einer Futterquelle beurteilen. Die Tiere zeigen gewisse Rekrutierungsstrategien, wie z.B. das Schneiden kleiner Blattfragmente oder die Abgabe der Ladungen bei Eintreffen auf einer Haupterntestrasse, nur in der Initialphase der Ausbeutung einer neu entdeckten Futterquelle. Der adaptive Wert dieser

Verhaltensweisen ist sehr wahrscheinlich ein beschleunigter Aufbau einer hohen Individuendichte an der Nahrungsressource. Woher aber die Tiere „wissen“ wann sie diese speziellen Rekrutierungsstrategien anwenden sollen ist noch unbekannt. In verschiedenen Versuchsreihen setzten wir individuell furagierende *Acromyrmex lundii* Arbeiterinnen auf ihrem Hin- und Rückweg zu bzw. von einer neuen Futterquelle Situationen aus, in denen entweder eine intensive Pheromonmarkierung oder eine hohe Individuendichte oder eine Kombination aus beiden Faktoren vorhanden war, und beobachteten ihr Rekrutierungsverhalten, in diesem Fall ihre Bereitschaft zum Abtransport einer Ladung, ihr Spurlegeverhalten und im Falle einer beladenen Ameise ebenfalls ihr Entladungsverhalten bei Eintreffen auf einer stark frequentierten Erntestrasse.

Kapitel 3 beschäftigt sich mit der Frage, ob das typische Entladungsverhalten von Blattschneiderameisen bei Eintreffen auf einer Erntestrasse, welches hauptsächlich in der Initialphase der Ausbeutung neu erschlossenen Futterquellen zu finden ist, nur eine schnelle Rekrutierung von Nestgenossen unterstützt, oder ob dieses Verhalten auch als eine Art „Qualitätskontrolle“ für die Kundschafterameisen dient. Gibt es zwischen den Abnehmerinnen auf der Erntestrasse und den eintreffenden *Scouts* einen Rückkopplungsmechanismus, mit dessen Hilfe sich die Kundschafterinnen über die Eignung der gefundenen Futterpflanze informieren und je nach Reaktion der Nestgenossen ihre Rekrutierung intensivieren bzw. abbrechen? Um diese Frage zu beantworten haben wir mehrere *Acromyrmex ambiggus* Subkolonien gebildet und durch den Einsatz eines Fungizids die Akzeptanz für eine bestimmte Pflanzenart in einer der Subkolonien ausgeschaltet. Indem wir beladene *Scouts* aus einer unbehandelten Teilkolonie mit Arbeiterinnen aus der manipulierten Teilkolonie konfrontierten und die anschließende Reaktion der Kundschafterinnen auf die plötzlich veränderte Akzeptanz der Nestgenossen gegenüber der mitgebrachten Ladung beobachteten, konnten wir den Einfluss der Arbeiterinnen der Erntestrasse auf die Rekrutierungsaktivität der Kundschafterameisen abschätzen.

Kapitel 4 widmet sich der Initialphase des Furagierens bei nektarsammelnden Ameisen. Obwohl es sich um den häufigsten Ernährungstyp innerhalb der *Formicidae* handelt, ist über die speziellen Furagierstrategien dieser Tiere an neu entdeckten Futterquellen so gut wie nichts bekannt. Wir stellten die Frage, ob *Camponotus rufipes* Arbeiterinnen in der Initialphase der Furagieraktivität, d.h. während der ersten Besuche an einer neuen Futterquelle bzw. bei den ersten Besuchen im Nest, ein spezielles Sammel- und Rekrutierungsverhalten zeigen, das den Informationsfluss in dieser Phase beschleunigt. Hierzu beobachteten wir individuell furagierende Tiere bei der Futteraufnahme bzw. bei der anschließenden Entladung im Nest über 15 aufeinander folgende Furagierzyklen hinweg und dokumentierten deren Be- und Entladungsverhalten sowie das taktile und chemische

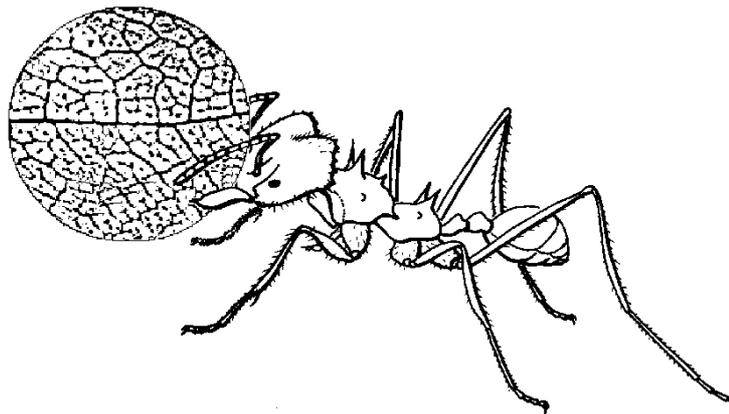
Rekrutierungsverhalten. Ferner kreierten wir Situationen, in denen ein schneller Informationsfluss bezüglich der Entdeckung der neuen Futterquelle besonders wichtig war (Hungerstress der Kolonie, hohe Futterqualität) und verglichen diese mit Situationen, in denen eine schnelle Rekrutierung nicht erwartet wurde (gesättigte Kolonie, niedrige Futterqualität).

In Kapitel 5 stellten wir die Frage, ob die Rekrutierungsintensität einer nektarsammelnden Ameise nur von der internen Motivation des Tieres bzw. den Qualitätseigenschaften der Nahrungsressource abhängt, oder ob auch die Akzeptanz der Nestgenossen, speziell der Abnehmerinnen im Nest, gegenüber dem eingetragenen Futter des Kundschafters eine Auswirkung auf dessen Rekrutierungsaktivität hat. Gibt es einen Rückkopplungsmechanismus zwischen Furageuren und Nektarabnehmerinnen im Nest, der das Sammel- und Rekrutierungsverhalten von Kundschafterameisen steuert und bei ihnen spezielle Verhaltensweisen für eine Beschleunigung des Informationsflusses auslöst? Zur Beantwortung dieser Frage bildeten wir paarweise hungrige und gesättigte *Camponotus rufipes* Teilkolonien. Nach 5 Besuchen an der Futterquelle bzw. in der eigenen Teilkolonie wurden die Kundschafterameisen in die jeweils andere Teilkolonie umgeleitet und dort für weitere 10 Besuche beobachtet. Durch die Veränderungen im Rekrutierungs- und Sammelverhalten der Furageure nach dem Umsetzen in die neue Teilkolonie konnten wir den Einfluss des Motivationszustandes der Tiere in der Kolonie, besser gesagt den Einfluss der Akzeptanz der Nestgenossen gegenüber dem eingetragenen Futter, auf die Aktivitäten der Furageure beurteilen.

Kapitel 6 vergleicht die hier erzielten Ergebnisse der beiden Modellsysteme und analysiert wie sich die Rekrutierungsstrategien und der Informationsfluss an neu entdeckten Futterquellen zwischen Blattschneiderameisen und nektarsammelnden Ameisen unterscheidet und inwieweit sich die Eigenschaften der typischen Nahrungsressourcen der jeweiligen Ameisentypen in diesen Strategien widerspiegeln.

Kapitel **2**

**Bewertung des
Etablierungsgrads neu
entdeckter Futterquellen**



Zusammenfassung

Blattschneiderameisen zeigen an neu entdeckten Futterquellen spezielle Sammelstrategien, die deren rasche Etablierung fördern. Aber wie beurteilen die Tiere den Etablierungsgrad einer neuen Futterquelle und somit die Notwendigkeit einer verstärkten Rekrutierung? Um diese Frage zu beantworten, konfrontierten wir einzelne Arbeiterinnen von *Acromyrmex lundii* mit unterschiedlichen Bedingungen auf dem Weg, der zu einer neuen Futterquelle führte. Hierbei waren die Tiere entweder hohen Individuendichten, hohen Spurpheromonkonzentrationen oder einer Kombination aus beiden Faktoren ausgesetzt. Die Ergebnisse zeigen, dass Ameisen während des Besuchs einer Nahrungsressource den Etablierungsgrad mehrmals bewerten und ortsspezifisch unterschiedliche Maßstäbe zur Beurteilung einer weiteren Rekrutierungsnotwendigkeit verwenden. Beim Eintreffen an der Futterquelle diente die Präsenz von Nestgenossen als Bemessungsgrundlage. Der Kontakt mit

anderen Ameisen führte zu einer gesteigerten Blattmitnahalebereitschaft. Auf dem Rückweg und bei Ankunft auf der Haupterntestrasse reagierten die Tiere hingegen auf das Vorhandensein von Pheromonmarkierungen. Die Furageure zeigten bei Anwesenheit intensiver Duftmarkierungen auf dem *side trail* ein reduziertes Spurlegeverhalten und eine verminderte Entladungshäufigkeit bei Eintreffen auf einer stark frequentierten Erntestrasse. Ladungsverzicht bzw. Abgabe im Kreuzungsbereich waren jeweils nicht mit dem Spurlegeverhalten obligatorisch gekoppelt, d.h. die Tiere befinden sich bei der Erschließung neuer Futterquellen nicht in einem starren Verhaltensprogramm. Die komplexen Aktivitätsmuster auf Kolonieebene sind also kein Resultat einer einfachen Selbstorganisation mit starren Regeln, sondern vielmehr werden diese Regeln permanent situationsbedingt modifiziert. Mit Hilfe der erzielten Daten wird ein Rekrutierungsmodell für neu entdeckten Futterquellen diskutiert.

2.1 Einleitung

Blattschneiderameisen sind die dominantesten Herbivoren der neuweltlichen Tropen und Subtropen (Wilson, 1986). Sie zeichnen sich durch eine obligate Symbiose mit einem Pilz und dem damit zusammenhängenden außergewöhnlichen Furagierverhalten aus. Die Arbeiterinnen schneiden Fragmente aus frischen Blättern aus und tragen sie in ihr Nest, wo das angelieferte Blattmaterial in fein abgestimmten Arbeitsschritten weiter zu einer homogenen Masse verarbeitet und als Substrat für die Pilzzucht verwendet wird. Aufgrund ihrer enormen wirtschaftlichen Bedeutung als Ernteschädlinge schenkte man dem Furagierverhalten der Blattschneiderameisen in den letzten Jahrzehnten besondere Aufmerksamkeit. So z.B. war die leichtflüchtige Rekrutierungskomponente von *Atta texana* (Methyl-4-Methylpyrrol-2-Carboxylat) das erste Spurpheromon einer Ameisenart, dessen chemische Struktur identifiziert wurde (Tumlinson et al., 1971) Neben der chemischen Kommunikation nutzen die Blattschneiderameisen aber auch eine Reihe von mechanischen Signalen

zur Informationsübermittlung. Wenn die Tiere besonders attraktive Blätter schneiden, produzieren sie während des Schneidens mit Hilfe ihrer Stridulationsorgane Vibrationssignale und locken so Nestgenossen im Nahbereich an (Roces & Hölldobler, 1996). Ferner zeigen Kundschafterameisen, wenn sie auf Nestgenossen treffen, kurze, aber heftige Antennierungssequenzen, welche wahrscheinlich als zusätzliche taktile Rekrutierungssignale verwendet werden (Jaffé & Howse, 1979; eigene Beobachtungen). Die Aufklärung der Kommunikationsmodalitäten ist aber nur der erste Schritt zum besseren Verständnis der Entstehung der komplexen Furagiermuster auf Kolonieebene. Ebenso wichtig ist die Frage, aufgrund welcher Stimuli die Tiere sich überhaupt für eine Rekrutierung entscheiden und wie aus der Summe dieser Einzelentscheidungen schließlich ein vielschichtiges Aktivitätsmuster entsteht.

Blattschneiderameisen sind wie alle eusozialen Insekten so genannte „*central place foragers*“ (Orians & Pearson, 1979), d.h. die gesammelte Nahrung wird nicht an Ort und Stelle verspeist, sondern zu einem zentral gelegenen Nest gebracht. Die Arbeiterinnen nutzen zur Futtersuche ein regelrechtes Netzwerk an gut ausgebauten Erntestrassen, die durchaus Längen von 100 Meter erreichen können (Hölldobler & Wilson, 1990; Wirth et al., 2003). Ausgehend von diesen Erntestrassen erkunden Kundschafterameisen (*Scouts*) auf der Suche nach neuen Futterquellen das Gelände. Diese „*trail*“-gebundene *Scout*-Aktivität konnte bei *Atta sexdens* (Fowler & Robinson, 1979) und *Atta colombica* (Shepard, 1982) beobachtet werden, eine Strategie, welche als „*area restricted search*“ bezeichnet wird (Fowler & Stiles, 1980; Shepard, 1982). Findet eine Kundschafterameise eine geeignete Ressource, so rennt sie zurück zu einer Haupterntestrasse bzw. ins Nest und rekrutiert dort weitere Arbeiterinnen. Diese folgen der vom *Scout* gelegten Pheromonspur und verstärken sie, so dass sich innerhalb kurzer Zeit ein reger Verkehr auf dem Weg zur gefundenen Nahrungsressource etabliert. Zusätzlich kommt bei der Ausbeutung der Futterquellen oft eine raffinierte Arbeitsteilung zum Einsatz. Während eine Gruppe von Arbeiterinnen in den Bäumen ganze Blätter am Stiel abschneidet und fallen lässt, zerkleinert eine zweite Gruppe auf dem Boden das Pflanzenmaterial in kleine Fragmente und transportiert sie direkt ins Nest oder zu den gut etablierten Erntestrassen, wo sie dann von einer weiteren Gruppe von Trägerinnen in Empfang genommen werden. Solche Transportketten wurden für *Atta sexdens* (Fowler & Robinson, 1979), *Atta cephalotes* (Hubbell et al., 1980), *Atta colombica* (Hart & Ratnieks, 2001) und *Atta vollenweideri* (Röschard & Roces, 2003) beschrieben. Ob diese Arbeitsteilung während eines Furagierzyklus nur temporär oder auch längerfristig aufrecht erhalten wird, ist bisher noch unbekannt. Zusätzlich scheint bei der Futtersuche der Geruch des vom *Scout* mitgebrachten Futters eine große Rolle zu spielen (Roces, 1990 und 1994, Howard et al., 1996). Rekrutierte Arbeiterinnen werden auf diese olfaktorischen Reize konditioniert

und nutzen sie bei der Suche nach der gerade geernteten Ressource. Die Kombination aus verschiedenen Kommunikationskanälen, ausgeklügelter Arbeitsteilung und Lernverhalten zeigt wie vielschichtig die Organisation der Futtersuche bei Ameisen ist.

Es stellt sich nun die Frage, wie die Tiere einer großen Kolonie, die jeweils nur sehr begrenzt Informationen über Qualität, räumliche Verteilung und Etablierungsgrad aller simultan ausgebeuteten Nahrungsressourcen besitzen, ihre Furagierzüge so effizient organisieren können. In den letzten Jahren wurde zunehmend versucht die komplexen Aktivitätsmuster auf Kolonieebene durch den Mechanismus der Selbstorganisation zu erklären (Bonabeau et al., 1997; Detrain & Deneubourg, 2006). Demnach nutzen die Tiere lokal verfügbare Informationen für ihre Entscheidungen, denen einfache Regeln zugrunde liegen. Aber gerade Arbeiten an Blattschneiderameisen zeigten, dass diese vermeintlich einfachen Regeln permanent durch einen Informationsfluss zwischen den Arbeiterinnen modifiziert werden (Roces, 2002). Eine Schlüsselrolle in der Organisation der Futtersuche nehmen spezielle Rekrutierungsstrategien ein, die zu einem zügigen Aufbau hoher Individuendichten an neu entdeckten Futterquellen führen. Im Falle der Blattschneiderameisen ist eine schnelle Monopolisierung von Nahrungsressourcen aus mehreren Gründen wichtig. Auf der einen Seite findet man im Freiland zum Teil sehr hohe Nesterdichten (für *Atta* zwischen 1 und 3 Nester/Hektar in natürlichen Habitaten bzw. bis zu 30 Nester/Hektar in Monokulturen; für *Acromyrmex* zwischen 1 und 16 Nester/Hektar in natürlichen Habitaten bzw. bis zu 200 Nester/Hektar in Monokulturen: Cherett, 1989). Die zahlreichen Kolonien konkurrieren um attraktive Futterquellen, welche teilweise nur temporär verfügbar sind, wie z.B. Früchte oder Blütenblätter. Auf der anderen Seite besitzen viele Pflanzen einen sogenannten induzierten Abwehrmechanismus, d.h. bei Herbivoriebefall bilden sie eine ganze Reihe Abwehr-Proteine (*systemic wound response proteins, SWRPs*) (Schaller, 2002). Interessanterweise ist die Bildung der Abwehrstoffe nicht nur auf verwundete Pflanzenteile beschränkt. Die Expression der *SWRPs* wird in gleichem Maße in verwundeten wie in unverwundeten Blättern induziert, d.h. ganze Pflanzen oder Pflanzenteile können innerhalb weniger Stunden oder Tage ungenießbar werden. Ferner wird vermutet, dass parallel zu den Abwehrproteinen auch die Pathogenresistenzmechanismen in den Blättern initiiert werden, und somit könnten nicht nur die Ameisen, sondern auch der symbiotische Pilz Schaden nehmen. Eine schnelle Ausbeutung und Verarbeitung der gefundenen Ressourcen scheint daher ein wichtiger Aspekt bei der Organisation der Furagierzüge zu sein. In den letzten Jahren wurde gezeigt, dass Blattschneiderameisen zu diesem Zweck spezielle Sammelstrategien im Laufe der Evolution entwickelt haben. So demonstrierten Roces & Núñez (1993), dass die Ladungsgröße rekrutierter Arbeiterinnen von der zuvor durch den *Scout* übermittelten Information

über die Futterqualität abhängig ist. In dieser Arbeit wurde einem Kundschafter entweder eine 10 % oder 1 % Zuckerlösung angeboten. In beiden Versuchsansätzen wurden die anschließend eintreffenden Rekruten aber mit der gleichen Nahrungsquelle (Parafilm) konfrontiert. Die ersten Arbeiterinnen an der Futterquelle schnitten bei der Rekrutierung durch einen 10%-*Scout* deutlich kleinere Fragmente. Dieses scheinbar ineffiziente Verhalten wurde mit Hilfe der sogenannten „Informationsflusshypothese“ erklärt. Durch das Schneiden kleinerer Fragmente sparen die Tiere Zeit und können so schneller zum Nest zurückkehren, um dort weitere Nestgenossen zu rekrutieren, was schließlich zu einer zügigen Erschließung einer hochqualitativen Ressource führt. Diese Hypothese wird durch die Beobachtung einer gesteigerten Rücklaufgeschwindigkeit und einem verstärkten Spurlegeverhalten der 10%-Rekruten bestätigt (Roces & Núñez, 1993). Bei Experimenten mit *Atta cephalotes* konnte eine sehr ähnliche Rekrutierungsstrategie beobachtet werden. Die ersten Arbeiterinnen an einer neu entdeckten Nahrungsquelle schnitten zuerst kleinere Blattstücke aus, aber mit zunehmender Etablierung der Ressource durch die Kolonie ernteten die Ameisen größere Fragmente (Roces & Hölldobler, 1994). Der Verzicht auf eine maximale individuelle Eintragsrate zugunsten einer schnellen Informationsübermittlung ist also auf die Initialphase des Furagierprozesses beschränkt. Eine weitere zeitlich begrenzte Rekrutierungsstrategie existiert beim Abtransport der Blattfragmente. Die ersten beladenen Ameisen, die eine neu entdeckte Futterquelle verlassen, tragen ihre Ladungen nicht direkt ins Nest, sondern übergeben ihre Blattfragmente direkt oder indirekt an andere Kolonienmitglieder sobald sie auf eine gut frequentierte Erntestrasse treffen (Fowler & Robinson, 1979; Hubbell et al., 1980). Mit zunehmender Etablierung der Futterquelle verschwindet dieses Verhalten allmählich und die Tiere tragen ihre Ladungen geradewegs ins Nest. Obwohl noch keine genauen wissenschaftlichen Untersuchungen über den adaptiven Wert dieser temporäreren Transportketten vorliegen, so besteht doch die begründete Annahme, dass es sich hierbei ebenfalls um ein spezielles Verhalten handelt, welches die Rekrutierung in den ersten Minuten nach Entdeckung einer neuen Ressource beschleunigen soll (Hubbell et al., 1980).

Beide hier erwähnten Verhaltensweisen, das Schneiden kleinerer Fragmente und der Abtransport der Ladungen nur bis zur nächsten Erntestrasse, kommen ausschließlich an neu entdeckten Futterquellen zum Einsatz. Aber woher „wissen“ die Ameisen, wann sie diese Strategien einsetzen sollen und wann eine verstärkte Rekrutierung nicht mehr notwendig ist, und somit ein Wechsel auf eine effizientere individuelle Erntemethode vollzogen werden kann? Bisher sind die Mechanismen, mit denen Blattschneiderameisen den Etablierungsgrad neu entdeckter Futterquellen beurteilen, noch nicht untersucht worden. Intuitiv kommen zwei Bewertungsparameter in Frage: die Individuendichte von Kolonienmitgliedern und die vorherrschende Pheromonkonzentration an der

Futterquelle bzw. auf dem Weg dorthin. Das Ameisen Individuendichten abschätzen können und daraufhin ihr Verhalten ändern wurde schon in mehreren Zusammenhängen gezeigt (z.B. Gordon & Mehdiabadi, 1999; Greene & Gordon, 2007; Pratt et al., 2002 und Pratt, 2005). Untersuchungen über eine Veränderung des Sammelverhaltens aufgrund der alleinigen Präsenz niedriger bzw. hoher Spurpheromonkonzentrationen existieren dagegen nicht, da die meisten Autoren mit Gruppen von Tieren arbeiteten. Wird in solchen Versuchsdesigns die Konzentration attraktiver Duftstoffe an einer bestimmten Stelle künstlich erhöht, dann vergrößert sich auch immer gleichzeitig die Individuendichte an dieser Stelle und somit überlagern sich die Einzeleffekte (z.B. Hölldobler & Wilson, 1986). Einige Arbeiten zeigen aber Änderungen im Sammel- und Rekrutierungsverhalten einzelner Ameisen aufgrund anderer Duftmarkierungen. So z.B. reagieren individuell furagierenden *Lasius niger* Arbeiterinnen auf sogenannte „home-range“-Markierungen mit verlängerten Trinkzeiten an der Futterquelle und erhöhtem Spurlegeverhalten auf dem Weg ins Nest (Devigne et al., 2004; Devigne & Detrain, 2006).

In dem vorliegenden Kapitel wurde der Einfluss der Anwesenheit von Nestgenossen und intensiv markierten Wegen auf das Sammelverhalten der Blattschneiderameise *Acromyrmex lundii* an neu entdeckten Futterquellen untersucht. Hierfür setzten wir individuell furagierende Arbeiterinnen auf ihrem Hin- und Rückweg zur bzw. von der neuen Nahrungsressource Situationen aus, in denen die beiden oben genannten Faktoren getrennt oder in Kombination vorhanden waren. Es stellte sich die Frage, inwieweit diese unterschiedlichen Bedingungen sich auf die Blattmitnahmereitschaft an der Futterquelle, das Spurlegeverhalten auf dem Heimweg und das Abgabeverhalten bei Eintreffen auf einer stark frequentierten Erntestrasse auswirken. Der Vergleich der gezeigten Verhaltensweisen bei den verschiedenen Parameterkombinationen sollte klären, wie Blattschneiderameisen den Etablierungsgrad einer Futterquelle bewerten, d.h. anhand welcher Faktoren sie die Rekrutierung zu einer neu entdeckten Nahrungsressource intensivieren bzw. reduzieren.

2.2 Material und Methoden

2.2.1 Versuchstiere und Tierhaltung

Bei den Versuchstieren handelte es sich um Blattschneiderameisen der Art *Acromyrmex lundii*, deren natürliches Verbreitungsgebiet sich von der Mitte Argentinien bis in den Süden Paraguays bzw. über Uruguay bis in den Süden Brasiliens erstreckt (Gonçalves, 1961; Zolessi & Gonzáles, 1978; Fowler, 1985; Farji-Brener, 1994). Insgesamt wurde mit drei Kolonien gearbeitet, deren Gründungsköniginnen im November 1993 (Kolonie C und D) bzw. im Oktober 1997 (Kolonie A) in Buenos Aires, Argentinien, eingesammelt und anschließend nach Deutschland überführt wurden. Die Versuche wurden in zwei Phasen durchgeführt. Im Juli und August 2004 wurde Daten mit Kolonie C und D erhoben, im Zeitraum zwischen Juli und September 2006 wurden identische Experimente mit Kolonie A durchgeführt. Jeder der drei Kolonien besaß zum Zeitpunkt der Datenerhebung schätzungsweise einige 10.000 Arbeiterinnen.

Die Laborkolonien waren in künstlichen Nestern untergebracht, welche aus insgesamt neun Plexiglas®-Behältern (Maße: 18 x 18 x 9 cm) bestanden. Die einzelnen „Nestkammern“ waren in einer 3x3 Anordnung aufgebaut und untereinander mit transparenten PVC-Schläuchen verbunden. Die mittlere 3er-Reihe war mit Pilzgarten gefüllt, so dass jede Kolonie insgesamt ca. 7 Liter Pilzgarten besaß. Um ein besonders feuchtes Mikroklima schaffen zu können, war der Boden jeder der drei „Pilzkammern“ mit Hydrokulturgranulat bedeckt. Diese Zuchtbehälter waren fest verschlossen und besaßen in der Mitte des Deckels mehrere, mit feinmaschiger Edelstahlgaze versehene Lüftungsöffnungen.

Weiterhin verfügte jede Kolonie über eine 3er Reihe „Abfallkammern“, die den Ameisen zur Entsorgung des verbrauchten Pilzsubstrats und toter Nestgenossen diente. Die Zuchtkästen der dritten 3er Reihe fungierten als Futterarenen. Hier wurde den foragierenden Arbeiterinnen außerhalb der Versuchstage frisches Pflanzenmaterial für die Pilzzucht angeboten. Als Futterpflanze diente Brombeere (*Rubus fruticosus*). Diese Pflanzenart kommt ursprünglich nicht in der Heimat der Ameisen vor, wurden aber dennoch von den Tieren problemlos angenommen. Zusätzlich wurden den Kolonien täglich in diesen Futterarenen Wasser und eine Honig-Wasser Mixtur angeboten. Sowohl Abfall- als auch Futterkästen waren ebenfalls mit einem Deckel versehen, der aber im Gegensatz zu den Pilzkammern ohne Schwierigkeiten entfernt werden konnte.

Die Kolonien befanden sich gewöhnlich in einer speziellen Klimakammer (12h Licht / 12h Dunkel; 25°C; 55% Luftfeuchtigkeit). Für die Versuchsdurchführungen wurden die Kolonien diesen

Standardbedingungen entzogen und in einem Arbeitsraum aufgebaut. Während der Experimente herrschten dort Temperaturen zwischen 22 und 26°C, die Luftfeuchtigkeit schwankte zwischen 29 und 41%. Das Raumklima ist insofern von Bedeutung, da Blattschneiderameisen ihre Futtersuche von der Umgebungstemperatur abhängig machen. Zum Beispiel beginnt *Atta texana* ihre Futtersuche bei 12°C und stellt sie bei Temperaturen über 30°C ein (Moser, 1967). Auch *Atta sexdens rubropilosa* zeigt bei Temperaturen über 35°C kein Schneideverhalten mehr. Offensichtlich ist mit diesem Wert die obere Grenze der Temperaturtoleranz beim Furagieren erreicht (Krumme, 1997). Der Standortwechsel und die damit verbundenen Temperatur- und Luftfeuchtigkeitsschwankungen während der Versuchsreihen hatten aber keinen erkennbaren Einfluss auf die Furagieraktivität von *Acromyrmex lundii*.

2.2.2 Allgemeiner Versuchsaufbau: Haupterntestrasse und erschlossene Futterquelle

Der nachstehend beschriebene allgemeine und spezielle Versuchsaufbau wurde für alle drei Kolonien verwendet. Die mittlere Futterbox der Kolonie wurde über eine Rampe an eine 8m lange Holzstrasse (4cm breit), welche auf 14cm hohen Stützen stand, angeschlossen. Am Ende dieser Holzstrasse führt eine zweite Rampe hinunter in einen großen, mit Fluon® (Klüver & Schulz, Hamburg, Deutschland) beschichteten Plastikkasten (30 x 60 x 10cm) (siehe Abb.2.1). Dort wurden noch vor dem Eintreffen der ersten furagierenden Arbeiterinnen reichlich Brombeerblätter (*Rubus fruticosus*) platziert und während der nächsten 3 Stunden auch immer wieder nachgelegt.

Schon nach 5 bis 6min trafen die ersten Ameisen in der großen Furagierarena ein und bereits nach weiteren 10min wurden die ersten Blattfragmente in Richtung Nest abtransportiert. Innerhalb von 20min etablierte sich auf der Holzstrasse ein reger Verkehr in beide Richtungen. Während der Versuchsdauer (3h) schwankte sowohl die Verkehrsdichte als auch der Anteil der beladenen Tiere nur minimal (siehe Tab.2.1) Die Holzstrasse zwischen Nest und großer Furagierarena entsprach hiermit einer etablierten Erntestrasse und wird im Folgenden auch als Haupterntestrasse oder „*main trail*“ bezeichnet. Die am Ende der Haupterntestrasse gelegene Furagierarena stellt eine den Tieren bekannte und durch die Kolonie monopolisierte Futterquelle dar und wird im weiteren Verlauf als erschlossene Futterquelle oder „*main patch*“ betitelt.

Tabelle 2.1: Verkehrsdichte zum Nest und Anteil der beladenen Tiere innerhalb des 3-stündigen Versuchszeitraums, hier beispielhaft aufgeführt für Kolonie A (n=33)

Zeitpunkt der Verkehrszählung nach Eintreffen der ersten Ameise am <i>main patch</i>	Gesamtzahl der Tiere in Richtung Nest pro min (MW±SF)	Anteil beladener Tiere in Richtung Nest (MW±SF)
60 min	130 ± 6	40,3% ± 2,7%
120 min	131 ± 7	38,8% ± 2,3%
180 min	127 ± 5	37,7% ± 3,1%

2.2.3 Allgemeiner Versuchsaufbau: neue Futterquelle

In ca. 7m Entfernung zum Nest wurde rechtwinklig zur Haupterntestrasse eine weitere Futterquelle aufgebaut. Diese bestand aus einer 9 x 9cm großen Plattform aus Pappkarton, welche über eine zweiteilige schmale Holzbrücke (1cm breit) erreichbar war. Der erste Teil der schmalen Strasse (20cm lang) war normalerweise nicht permanent mit der Haupterntestrasse verbunden und diente zur Begrenzung des Zugangs (Schleuse), während der zweite Teil (30cm lang) direkt zur Plattform führte. Die ganze Anordnung war, wie die Haupterntestrasse auch, auf 14cm hohen Stützen befestigt (siehe Abb. 2.1). Die Plattform wurde in allen Telexperimenten mit 20 Blattscheiben (\varnothing 6mm) bestückt, die zuvor mit einem handelsüblichen Fahrkartenlocher aus Blättern ausgestanzt wurden. Hier wurde Liguster (*Ligustrum vulgare*) als Futterpflanze gewählt, welche von den Ameisen üblicherweise problemlos akzeptiert wird. Die Kolonien wurden schon einige Wochen vor Beginn der Versuche nicht mit dieser Pflanze gefüttert. Ferner konnte die Kolonie während der Einzeltierversuche nur verschwindend geringe Mengen Liguster eintragen.

Im Freiland verlassen sogenannte *Scouts* die gut markierten Haupterntestrassen und erkunden das Gelände nach neuen Futterquellen (Fowler & Robinson, 1979; Shepard, 1982). Um möglichst solche Tiere für die Versuche zu verwenden, wurde am Abzweigungspunkt eine Verbreiterung des *main trails* in Form einer kleinen, parallel angeordneten Holzplattform (4x4cm) angebracht. Tiere, welche dieses Areal betraten, mussten sich zuvor vom Hauptverkehrstrom entfernen und wurden daher als Tiere im *Scout*-Kontext angesehen. Ausgehend von dieser kleinen Holzplattform wurde nun einzelnen Tieren der Zutritt zur neuen Futterquelle gestattet (siehe 2.2.4). Jede von diesen Tieren abtransportierte Blattscheibe wurde sofort ersetzt, so dass die Futterquantität über die Versuchsdauer hinweg konstant blieb. Die Blattfragmente verloren aber nach dem Ausstanzen schnell einen Großteil ihres Wassergehaltes. Um eine gleichbleibende Futterqualität und konstante

Fragmentgewicht zu gewährleisten, wurden auch die nicht abtransportierten Blattscheiben regelmäßig durch frisches Pflanzenmaterial ersetzt.

Die Plattform stellte aufgrund ihrer unbekanntem Lage und der (seit längerer Zeit) unbekanntem Futterpflanze eine neue Futterquelle für die Kolonie dar. Die schmale Holzstrasse zu dieser neuen Futterquelle wird im Weiteren auch als „*side trail*“ bezeichnet.

Alle folgenden Versuche an dieser neuen Futterquelle wurden frühestens 30min nachdem die erste Ladung vom *main patch* abtransportiert wurde durchgeführt. So wurde gewährleistet, dass alle von der Plattform rückkehrenden Ameisen mit der gleichen Verkehrsdichte auf der Haupterntestrasse konfrontiert waren. Weiterhin wurde die Datenaufnahme für jede Kolonie nach spätestens drei Stunden beendet, um so einen eventuellen „Sättigungseffekt“ der Kolonie auf die Entscheidungen der Tiere bei der Ausbeutung der neuen Futterquelle auszuschließen.

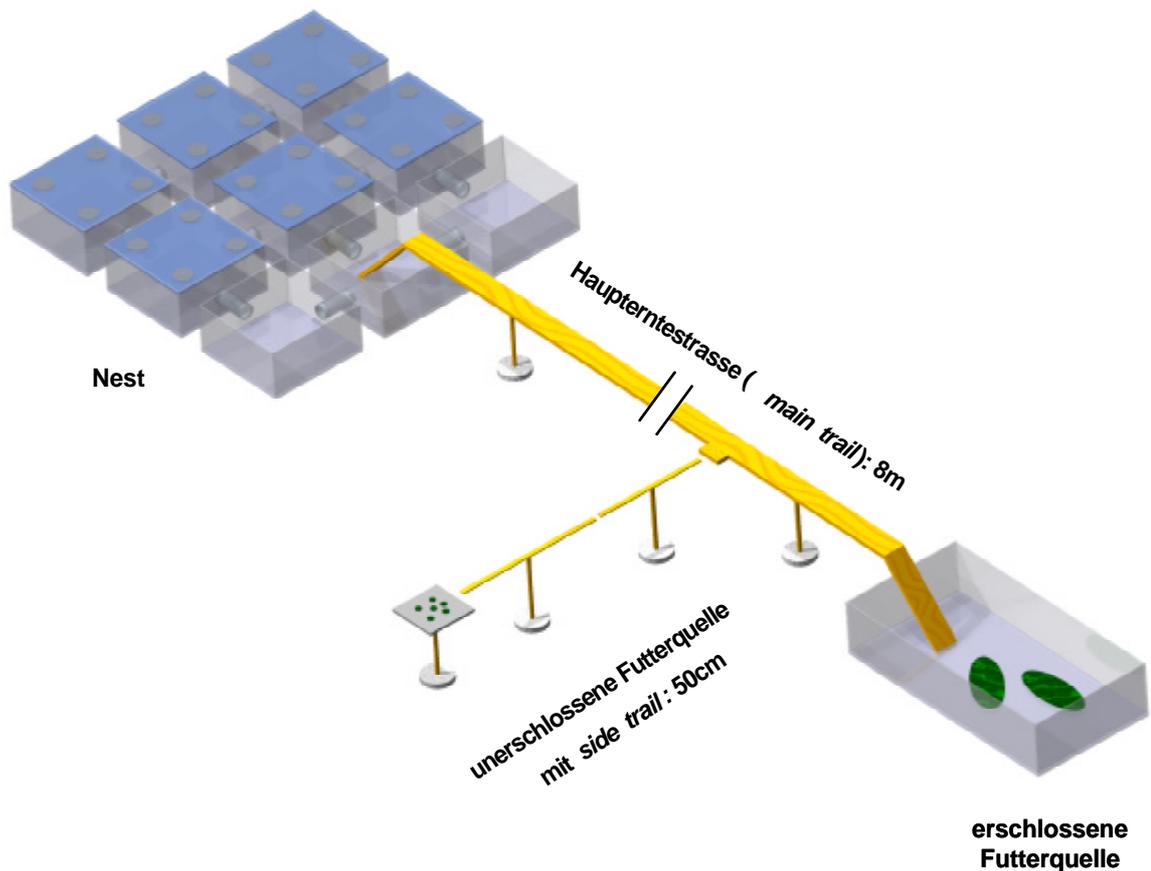


Abb. 2.1: Allgemeiner Versuchsaufbau. Das Nest war mit einer 8m langen Haupterntestrasse (*main trail*) verbunden, an deren Ende sich eine gut erschlossene Futterquelle befand. Ein Meter vor der dieser Nahrungsressource zweigte ein schmalerer Weg (*side trail*) zu einer neuen Futterquelle ab.

2.2.4 Spezieller Versuchsaufbau: Unterschiedliche Präparierungen des *side trails*

Ziel der Experimente war es verschiedene Faktoren einer etablierten Futterquelle getrennt oder in Kombination zu simulieren und so die relevanten Stimuli herauszufiltern, die die Ameisen bei der Bewertung des Etablierungsgrads nutzen. Hierzu wurden einzelne Ameisen über den *side trail* auf die Plattform bzw. über den gleichen Weg zurück auf die Haupterntestrasse geleitet. Auf dem *side trail* wurden in vier unabhängigen Teilversuchen jeweils verschiedene Bedingungen für die beobachteten Tiere geschaffen (Abb. 2.2).

Situation 1: weder Pheromonmarkierungen noch Ameisen

Die verwendeten schmalen Holzstrassen für den *side trail* wurden zuvor noch nie für Versuche benutzt und wiesen daher keinerlei Pheromonmarkierungen auf. Es wurde nur einer einzelnen Ameise der Zutritt von der Haupterntestrasse auf die Schleuse und somit auf den Weg zur neuen Futterquelle gestattet. Vor jeder neuen Messung wurden sowohl Holzstrasse als auch Plattform erneuert. Des Weiteren wurde zwischen 2 Messungen ein Abstand von mind. 10min eingehalten. So sollte die eventuelle Akkumulierung von Pheromonmarkierung durch rückkehrende Ameisen am Abzweigungspunkt zur neuen Futterquelle auf der Hauptstrasse minimiert werden. Einige Tiere trafen trotz langer Wartezeiten nicht auf der Plattform ein. Daher wurden Tiere, die länger als 5min für den Weg zur neuen Futterquelle brauchten, abgesammelt und nicht weiter in der Auswertung berücksichtigt. Insgesamt wurden 284 Tiere unter dieser *side trail* Bedingung getestet.

Situation 2: nur Pheromonmarkierungen

Die neue Futterquelle wurde *ad libitum* mit ausgestanzten Blattscheiben aus Brombeerblättern (*Rubus fruticosus*) bestückt und anschließend zuerst an einem anderen Punkt der Haupterntestrasse (4m Entfernung vom Nest) fest mit dem *main trail* verbunden. Die Kolonie konnte jetzt dort ohne Zugangsbegrenzung die Futterquelle über 30min ausbeuten. Viele furagierende Ameisen hinterließen in dieser Zeit sowohl auf dem Hinweg als auch auf dem Rückweg Pheromonmarkierungen auf der schmalen Holzbrücke. Danach wurden der *side trail* und die Plattform von der Haupterntestrasse entkoppelt und die sich darauf befindlichen Ameisen durch Abklopfen schnell entfernt. So sollte eine intensive Markierung des Aufbaus mit Alarmpheromonen verhindert werden. Die nun mit Spurpheromonen versehene Strasse wurde anschließend an der üblichen Abzweigungsstelle (7m Entfernung zum Nest) aufgebaut und die Plattform mit 20 Ligusterblattscheiben versehen. Danach wurden ein einzelnes Tier über den *side trail* auf die Plattform gelassen bzw. konnte nach dem

Besuch an der neuen Futterquelle über den *side trail* auf die Haupterntestrasse zurückkehren. Untersuchungen an *Solenopsis saevissima* (Wilson, 1962), *Atta texana* (Moser & Silverstein, 1967), *Atta cephalotes* (Jaffe & Howse, 1979), *Lasius niger* (Beckers et al., 1993) und *Monomorium pharaonis* (Jeanson et al., 2003) zeigten, dass zumindest einige Bestandteile der Spurpheromone von Ameisen eine eng begrenzte Wirkungsdauer besitzen. Daher wurde dieser Versuchsaufbau nur für max. 20min verwendet, um so für jede der in diesem Zeitraum getesteten Ameisen das Vorhandensein einer aktiven Pheromonspur zu gewährleisten. Zusammengenommen wurden 313 Tiere unter dieser *side trail* Bedingung untersucht.

Situation 3: nur Ameisen

Hier wurde wie in Situation 1 beschrieben ein unbenutzter *side trail* an der typischen Abzweigungsstelle aufgebaut und die Plattform mit Blattscheiben bestückt. An einer anderen Stelle des *main trails* wurden nun mit einer weiteren kleinen Holzstrasse 40 unbeladene Tiere abgesammelt und anschließend auf den *side trail* umgeleitet, ohne ihnen aber Zutritt zur Plattform zu gewähren. Diese Ameisen hatten folglich weder direkten Kontakt zur Futterpflanze noch befand sich die Futterpflanze in unmittelbarer Nähe zur olfaktorischen Rezeption. Keiner der Tiere zeigte auf dem schmalen Holzsteg Spurlegeverhalten. Diesen unmarkierten, aber mit Nestgenossen bevölkerten *side trail* betrat nun eine weitere Ameise von der Haupterntestrasse aus. Dieses Tier durfte dann bei Erreichen des Endes des *side trails* alleine die Plattform betreten bzw. durchquerte nach dem Besuch an der neuen Futterquelle erneut die künstlich erzeugte Ameisendichte auf ihrem Rückweg zur Haupterntestrasse. Nach der Messung wurden die auf dem *side trail* befindlichen 40 Nestgenossen für den restlichen Versuchstag weggesperrt. Für jede folgende Messung wurden Holzstrasse, Plattform und der Besatz mit 40 unbeladene Ameisen erneuert. Auch hier wurde mindestens 10min Abstand zwischen zwei Datenerhebungen eingehalten. Insgesamt wurden das Verhalten von 301 Tieren unter dieser *side trail* Bedingung beobachtet.

Situation 4: Pheromonmarkierungen und Ameisen

Diese Situation stellt eine Kombination aus Situation 2 und 3 dar. Zuerst wurde wie in Situation 2 beschrieben ein spurpheromonmarkierter *side trail* erzeugt und anschließend an der üblichen Abzweigungsstelle (7m Entfernung zum Nest) aufgebaut. Nun wurde wie in Situation 3 beschrieben zusätzlich 40 unbeladene Tiere auf den *side trail* positioniert, ohne ihnen aber Zutritt zur noch abgekoppelten Plattform zu gewähren. Auf diesem pheromonmarkierten und mit Nestgenossen versehenen *side trail* wurde nun eine weitere Ameise von der Haupterntestrasse gelassen. Dieses

Tier durfte dann bei Erreichen des Endes des *side trails* alleine die Plattform betreten bzw. lief nach dem Besuch an der neuen Futterquelle über den präparierten *side trail* zurück zur Haupterntestrasse. Auch hier wurde der Versuchsaufbau aus den unter Situation 2 genannten Gründen nur für max. 20min verwendet. Insgesamt wurden 148 Tiere unter dieser *side trail* Bedingung getestet.

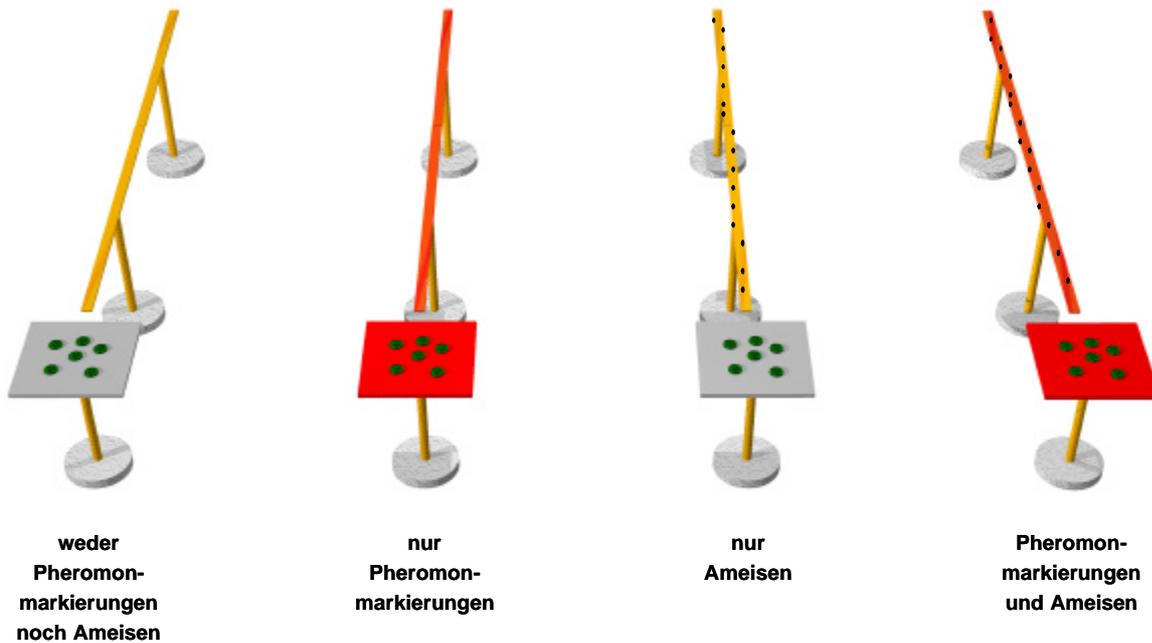


Abb. 2.2: Übersicht über die vier unterschiedlich präparierten *side trails*. Die pheromonmarkierten Flächen sind rot hervorgehoben.

2.2.5 Gemessene Verhaltensparameter

Ziel der eben beschriebenen Versuchsreihen war es eine Reihe von Rekrutierungsentscheidung einzelner Ameisen an der neuen Futterquelle, auf dem Rückweg und beim Eintreffen auf der Haupterntestrasse bei unterschiedlichen Bedingungen auf dem *side trail* (siehe 2.2.4) zu erfassen. Hierfür wurden folgende Verhaltensweisen protokolliert:

Mitnahme von Blattstücken

Nach Betreten der Plattform konnte das beobachtete Tier frei entscheiden ein ausgestanztes Blattfragment abzutransportieren oder unbeladen von der neuen Futterquelle zurückzukehren. Vereinzelt verließen Tiere die Plattform erst unbeladen, machten aber dann noch auf dem *side trail* kehrt, um doch noch eine Blattscheibe aufzunehmen. Hatten die Tiere aber einmal einen bestimmten Punkt auf dem Weg zurück zur Haupterntestrasse unbeladen überschritten (Mitte der Schleuse, 40cm Entfernung zur Plattform, 10cm Entfernung zum *main trail*), dann wurde dies als Entscheidung kein Blattstück mitzunehmen gewertet.

Spurlegeverhalten

Sowohl beladene als auch unbeladene Ameisen wurden auf dem Rückweg zur Haupterntestrasse bezüglich ihres Rekrutierungsverhaltens in die Kategorien spurlegende und nicht spurlegende Tiere eingeteilt. Die Tiere legen durch regelmäßiges Aufsetzen des Gasters auf den Untergrund eine Duftspur und rekrutieren so Nestgenossen (Moser, 1967; Hubbell et al., 1980). Nicht spurlegende Tiere zeigten auf der ganzen Strecke zurück zur Haupterntestrasse einen angehobenen Gaster, der zu keinem Moment Kontakt mit dem Boden hatte.

Ort der Entladung auf der Haupterntestrasse

Unbeladene Ameisen wurden nach dem Erreichen des Endes des *side trails* abgesammelt und aus der Kolonie entfernt, um so ein wiederholtes Messen des gleichen Tieres zu verhindern. Blatttragende Tiere hingegen wurden zurück auf die Haupterntestrasse gelassen, um dort den Ort der Entladung zentimetergenau zu bestimmen. Zu diesem Zweck wurden zuvor auf der Haupterntestrasse, ausgehend vom Abzweigungspunkt zu der neuen Futterquelle, mit Bleistift in beide Richtungen alle 5cm Entfernungsmarkierungen aufgetragen. Vorversuche zeigten, dass beladene Ameisen, welche sich bereits 1m vom Abzweigungspunkt entfernt hatten, nur in 3% der Beobachtungen ihre Ladung noch vor Erreichen des Nestes abgaben. Daher wurde ein Überschreiten der 1m Entfernungsmarke als ein direkter Abtransport der Ladung ins Nest gewertet. Sobald eine Ameise ihre Ladung im Kreuzungsbereich zwischen Haupterntestrasse und Abzweigung zur neuen Futterquelle abgab bzw. die 1m Entfernungsmarke überquerte, wurde sie ebenfalls abgesammelt und aus der Kolonie entfernt. Es ist zu betonen, dass die Distanzangabe die Entfernung der Entladung zum Abzweigungspunkt darstellt und nicht die bis dahin zurückgelegte Laufstrecke der beladenen Ameise, d.h. Tiere können zwar bei 10cm Entfernung ihre Ladung abgeben, aber zuvor durch Suchschleifen z.B. insgesamt schon 20cm zurückgelegt haben.

Art der Entladung

Die Entladung konnte prinzipiell auf zwei verschiedene Arten erfolgen. Das Fragment wurde entweder einfach auf den Boden abgelegt oder von einer anderen Arbeiterin übernommen. Häufig waren auch mehrere Tiere an dieser Transferaktion beteiligt. Letztendlich wurden aber nur die Kategorien „Ablage“ oder „direkter Transfer“ gebildet.

2.2.6 Statistische Auswertung

Vor jeder Verhaltensanalyse wurden die Datensätze der drei Kolonien zuerst auf signifikante Unterschiede hin untersucht. Hierzu wurde ein exakter Test nach Fisher mit 3x2 Tabelle benötigt. Exakte Tests nach Fisher mit Kontingenztafeln größer 2x2 sind serienmäßig nicht in moderne Statistikprogramme impliziert. Daher wurde die Datenanalysen online durchgeführt (http://www.physics.csbsju.edu/stats/exact_NROW_NCOLUMN_form.html; online Berechnung für exakte Tests nach Fisher mit Kontingenztafeln größer 2x2; Saint John's University Collegeville, Minnesota). Da selbst professionelle Datenbearbeitungsprogramme wie STATISTICA® bei exakten Tests nach Fisher (2x2 Kontingenztafel) nicht mit Gesamtstichprobengrößen >500 rechnen können, wurden sämtliche paarweise Vergleiche mit diesem statistischen Testverfahren ebenfalls online ausgeführt (<http://www.langsrud.com/fisher.htm>; Homepage des norwegischen Statistikers Øyvind Langsrud). Regressionsberechnungen wurden mit Sigmaplot10® durchgeführt. Soweit nicht anderes angegeben wurde in allen statistischen Tests das Signifikanzniveau auf 0,05 festgelegt.

2.3 Ergebnisse

2.3.1 Ladungsaufnahme an der neuen Futterquelle

Die beobachteten Ameisen liefen meist zielstrebig auf die neue Futterquelle zu. Nur wenn weder Pheromonmarkierungen noch Ameisen vorhanden waren (Situation 1), dann näherten sich die Ameisen zögerlich der Plattform bzw. führten häufig Kehrtwenden (*U-turns*) auf dem Hinweg durch. Die Ladungsaufnahme erfolgte bei Vorhandensein von Nestgenossen auf dem *side trail* (Situation 3 und 4) sehr rasch, während bei den Teilversuchen ohne Tiere auf dem Weg zur neuen Futterquelle (Situation 1 und 2) häufig erst mehrere Blattscheiben mit den Antennen untersucht wurden bzw. an ihnen Probestücke durchgeführt wurden. Diese Aussagen sind aber rein deskriptiver Natur, da zu diesen Teilaspekten keine quantitativen Daten erhoben wurden.

Zwischen den drei verwendeten Kolonien ergab sich kein statistisch signifikanter Unterschied in der Ladungsaufnahme bei den verschiedenen *side trail* Bedingungen, daher wurden die Daten für die folgenden Betrachtungen zusammengefasst (exakter Test nach Fisher mit 3x2 Tabelle: $p=0,65$ für Situation 1; $p=0,97$ für Situation 2; $p=0,89$ für Situation 3; $p=0,66$ für Situation 4).

Allgemein ist festzuhalten, dass die auf dem *side trail* herrschenden Bedingungen einen starken Einfluss auf die Bereitschaft zum Abtransport einer Ladung hatten (Abb 2.3). Die Hälfte der Tiere, die auf dem Hinweg zur neuen Futterquelle weder Pheromonmarkierungen vorfanden noch auf Nestgenossen trafen, machte sich unbeladen auf den Rückweg. Bewegte sich eine einzelne Ameise auf einem gut markierten *side trail* zur Futterquelle, so wirkte sich dies nicht signifikant auf die Mitnahmebereitschaft einer Blattscheibe aus. Auch hier verließen immer noch 44% der Tiere die Plattform ohne Ladung. Der Kontakt mit Nestgenossen auf dem Weg zur neuen Futterquelle hatte hingegen einen bedeutenden Einfluss auf die Entscheidung eine Ladung abzutransportieren. Hier trugen deutlich mehr Tiere (76%) eine Blattscheibe in Richtung *main trail*. Bei gleichzeitiger Anwesenheit von Spurpheromonen und Nestgenossen kam es zu einer noch stärkeren Reaktion der Tiere. Die Mitnahmebereitschaft stieg im Vergleich zur bloßen Anwesenheit von Ameisen signifikant an, und zwar auf 91,2%.

Die Entscheidung einer Ameise zum Abtransport einer Ladung hingte also in erster Linie von der Präsenz anderer Tiere auf dem *side trail* ab. Pheromonmarkierungen alleine hatten keine Auswirkung, steigerten aber die Mitnahmebereitschaft einer Blattscheibe in Kombination mit einer hohen Individuendichte.

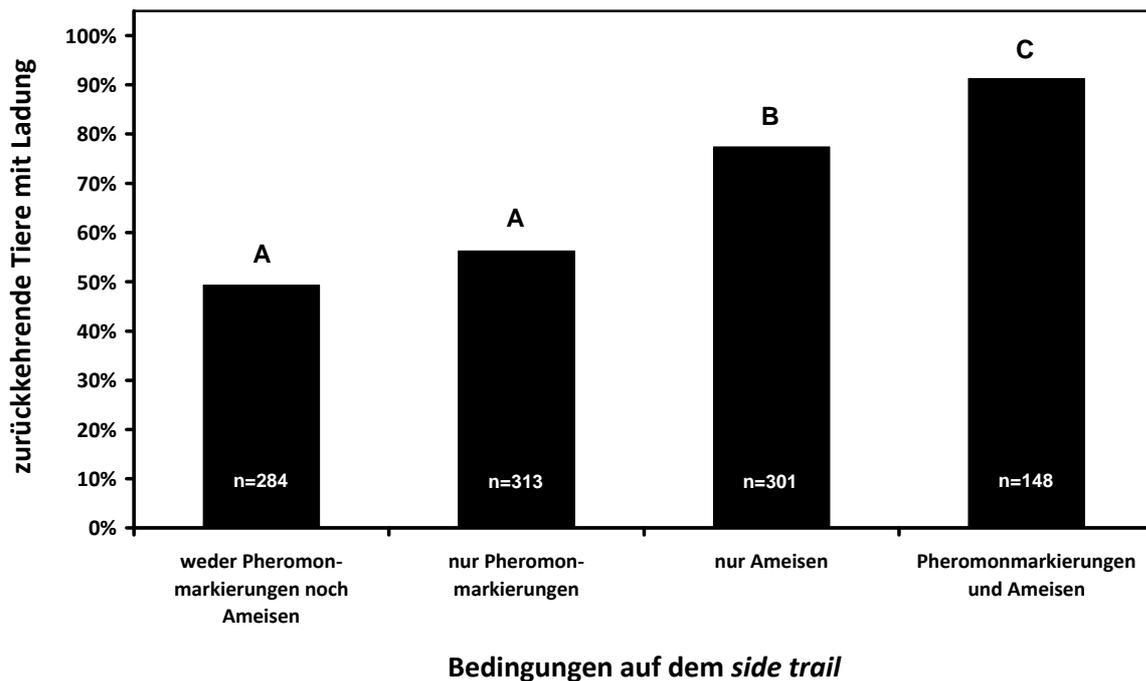


Abb. 2.3: Anteil der Tiere, die beim ersten Besuch an einer neuen Futterquelle eine ausgestanzte Blattscheibe (*Ligustrum vulgare*) mitnahmen, in Abhängigkeit der auf dem *side trail* herrschenden Bedingungen. Die Zahlen innerhalb der Balken geben die jeweilige Stichprobengröße wieder. Balken mit unterschiedlichen Buchstaben unterscheiden sich signifikant voneinander (paarweise zweiseitiger exakter Test nach Fisher mit Bonferroni Korrektur [3 Tests pro Datensatz]; $\alpha=0,0167$: $p<0,0001$ für Situation 1 vs. Situation 4; $p<0,001$ für Situation 3 vs. Situation 4; $p<0,0001$ für Situation 1 vs. Situation 3; $p<0,0001$ für Situation 2 vs. Situation 3; $p<0,0001$ für Situation 3 vs. Situation 4; $p=0,10$ für Situation 1 vs. Situation 2).

2.3.2 Spurlegeverhalten auf dem Rückweg

Viele rückkehrende Tiere setzten in regelmäßigen Abständen ihre Gasterspitze auf den Untergrund. Häufig war bei Tieren in Situation 1 und 3 (ohne Pheromonmarkierungen auf dem *side trail*) sogar ein regelrechtes Schleifen des Gasters über den Boden zu beobachten (Abb. 2.4). Es wurde aber nicht weiter zwischen diesen beiden Verhaltensweisen unterschieden, sondern beides als Spurlegeverhalten eingestuft.

Zwischen den drei verwendeten Kolonien ergab sich weder für unbeladene noch für beladene Tiere ein statistisch signifikanter Unterschied hinsichtlich des Spurlegeverhaltens bei verschiedenen *side trail* Bedingungen, daher wurden die Daten für die folgenden Betrachtungen zusammengefasst (exakter Test nach Fisher mit 3x2 Tabelle, unbeladene Tiere: $p=0,76$ für Situation 1; $p=0,78$ für Situation 2; $p=1,00$ für Situation 3; $p=0,76$ für Situation 4 / exakter Test nach Fisher mit 3x2 Tabelle, beladene Tiere: $p=0,55$ für Situation 1; $p=0,93$ für Situation 2; $p=0,39$ für Situation 3; $p=0,71$ für Situation 4).

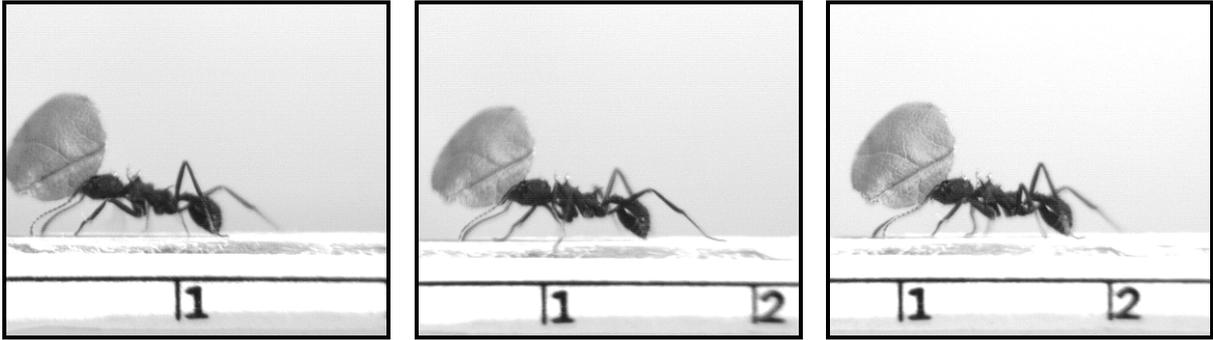


Abb. 2.4: Spurlegende beladene *Acromyrmex lundii* Ameise auf dem Rückweg von der neu entdeckten Futterquelle. Das Tier schleift fortwährend mit der Gasterspitze über den Boden. Die drei Fotos wurden kurz aufeinander folgend mit einer Hochgeschwindigkeitskamera aufgenommen, das Zeitintervall zwischen zwei Aufnahmen beträgt 1,1s. Der Abstand zwischen den beiden sichtbaren Skalamarkierungen beträgt 1cm.

In drei von vier *side trail* Situationen haben unbeladene Tiere signifikant häufiger als beladene Tiere Spurlegeverhalten gezeigt (Abb. 2.5). Nur in der Situation mit Pheromonmarkierungen und Ameisen zusammen konnte trotz eines optischen Trends kein statistischer Unterschied zwischen den beiden Gruppen gefunden werden, was aber wohl in erster Linie auf die niedrige Stichprobengröße zurückzuführen ist.

Die unterschiedlichen *side trail* Bedingungen wirkten sich bei unbeladenen und beladenen Tieren in gleicher Art und Weise auf das Spurlegeverhalten aus. Waren weder chemische Markierungen noch andere Tiere präsent, so legte eine deutliche Mehrheit der beobachteten Tiere eine Rekrutierungsspur (93,8% bzw. 77,8%). Das Vorhandensein von Pheromonmarkierungen veranlasste stets erheblich weniger Tiere Duftmarkierungen zu setzen (Situation 2), wohingegen die Präsenz von Nestgenossen auf dem *side-trail* keinen Einfluss auf das Spurlegeverhalten hatte (Situation 3). Die Kombination beider Faktoren (Situation 4) senkte wiederum die Bereitschaft zur chemischen Markierung des *side trails* (53,8% bzw. 27,4%), dies war aber nicht signifikant unterschiedlich gegenüber dem alleinigen Faktor Pheromonmarkierung.

Die Entscheidung eine Duftspur auf dem Rückweg zur Haupterntestrasse zu legen beruhte also auf mindestens zwei unabhängigen Faktoren, zum einem ob eine Ladung abtransportiert wurde und zum anderen ob der Weg zur neuen Futterquelle bereits intensiv mit Pheromonen markiert war.

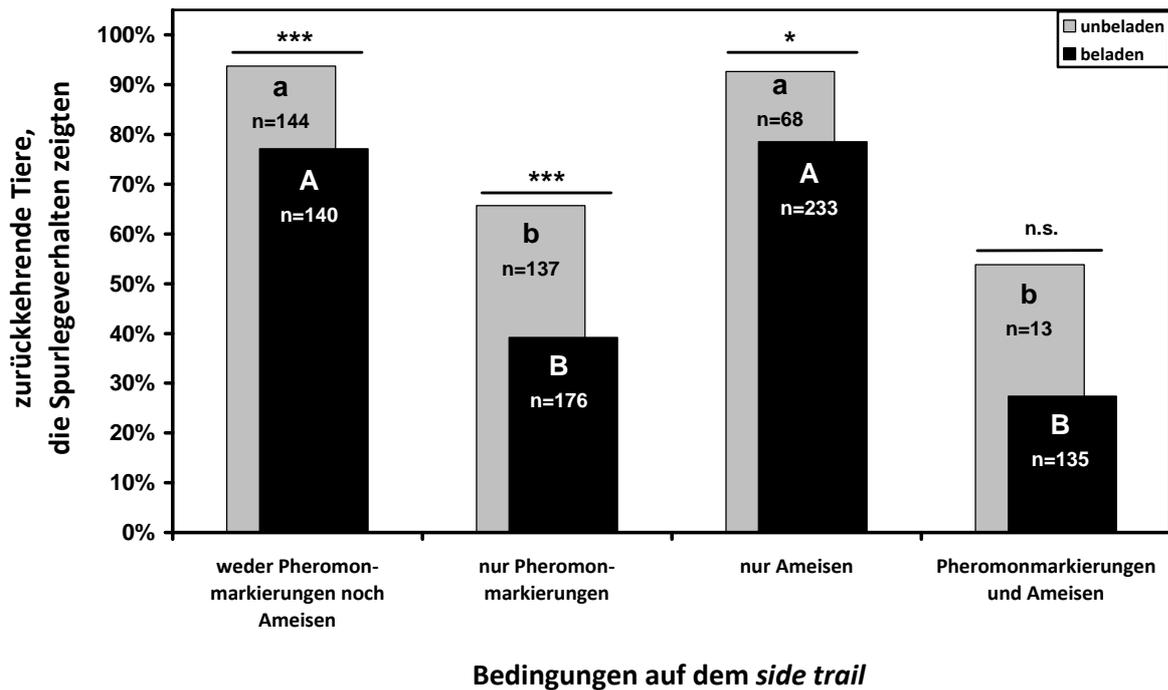


Abb. 2.5: Anteil der Tiere, die nach dem ersten Besuch an einer neuen Futterquelle auf dem Rückweg zur Haupterntestrasse Spurlegeverhalten zeigten, in Abhängigkeit der auf dem *side trail* herrschenden Bedingungen. Schwarze Balken präsentieren die Verhältnisse bei beladenen Tieren, graue Balken bei unbeladenen Tieren. Die Zahlen innerhalb der Balken geben die jeweilige Stichprobengröße wieder. Sternchen kennzeichnen signifikante Unterschiede zwischen beladenen und unbeladenen Tieren innerhalb einer *side trail* Bedingung: * $p < 0,0125$, *** $p < 0,00025$, n.s.=nicht signifikant (zweiseitiger exakter Test nach Fisher mit Bonferroni Korrektur [4 Tests pro Datensatz]; $\alpha = 0,0125$; jeweils unbeladen vs. beladen: $p < 0,0001$ für Situation 1 bzw. Situation 2; $p < 0,01$ für Situation 3; $p = 0,059$ für Situation 4). Balken mit unterschiedlichen Minuskeln (unbeladene Tiere) bzw. unterschiedlichen Majuskeln (beladene Tiere) unterscheiden sich signifikant voneinander (paarweise zweiseitiger exakter Test nach Fisher mit Bonferroni Korrektur [4 Tests pro Datensatz]; $\alpha = 0,0125$; für unbeladene Tiere: $p < 0,0001$ für Situation 1 vs. Situation 2; $p < 0,0001$ für Situation 2 vs. Situation 3; $p < 0,001$ für Situation 1 vs. Situation 4; $p < 0,01$ für Situation 3 vs. Situation 4; $p = 0,55$ für Situation 2 vs. Situation 4; $p = 0,77$ für Situation 1 vs. Situation 3 / für beladene Tiere: $p < 0,0001$ für Situation 3 vs. Situation 4; $p < 0,0001$ für Situation 1 vs. Situation 4; $p < 0,0001$ für Situation 2 vs. Situation 3; $p < 0,0001$ für Situation 1 vs. Situation 2; $p = 0,031$ für Situation 2 vs. Situation 4; $p = 0,80$ für Situation 1 vs. Situation 3).

2.3.3 Entladungsverhalten auf der Haupterntestrasse

Ein frühzeitiges Entladungsverhalten von Blattschneiderameisen, die nach dem Besuch einer neuen Futterquelle auf eine Haupterntestrasse stoßen, wurde schon von Hubbell et al. (1980) beschrieben. Die Autoren stellten auch die These auf, dass dieses Verhalten der verstärkten Rekrutierung in diesem Bereich diene. Daher wurden bei der weiteren Auswertung die auf dem *main trail* eintreffenden beladenen Ameisen hinsichtlich ihres zuvor auf dem *side trail* gezeigten Rekrutierungsverhaltens in zwei Gruppen aufgeteilt: spurlegende und nicht spurlegende Tiere. Diese Betrachtung der Daten erlaubte es einen eventuellen Zusammenhang zwischen gezeigtem

Spurlegeverhalten auf dem *side trail* und der nachfolgenden Entscheidung bei der Entladung im Kreuzungsbereich zwischen Haupterntestrasse und Abzweigung zur neuen Futterquelle aufzudecken.

Die drei verwendeten Kolonien zeigten bezüglich des Abgabeverhaltens im Kreuzungsbereich von *side trail* und *main trail* keine statistisch signifikanten Unterschiede, daher wurden die Daten für die folgenden Betrachtungen zusammengefasst (exakter Test nach Fisher mit 3x2 Tabelle, spurlegende Tiere: $p=0,90$ für Situation 1; $p=0,27$ für Situation 2; $p=0,53$ für Situation 3; $p=0,58$ für Situation 4 / Fisher-Exakt Test mit 3x2 Tabelle, nicht spurlegende Tiere: $p=1,00$ für Situation 1; $p=0,28$ für Situation 2; $p=0,44$ für Situation 3; $p=0,88$ für Situation 4).

In allen vier *side trail* Situationen gab es keinen erkennbaren Unterschied zwischen spurlegenden und nicht spurlegenden Tieren bezüglich des Entladungsverhaltens im Kreuzungsbereich (Abb. 2.6). Daher wurden die Daten der beiden Gruppen für die nachstehenden Analysen gepoolt.

Waren weder Duftspuren noch Nestgenossen auf dem Weg zur neuen Futterquelle vorhanden, dann entluden sich 92% der beobachteten Tiere innerhalb des ersten Meters nach Eintreffen auf dem *main trail*. Bei Vorhandensein einer intensiven Pheromonmarkierung auf dem *side trail* (Situation 2) liefen deutlich mehr Tiere mit ihrer Ladung ins Nest, nur 40,9% der Ameisen entluden sich nach Eintreffen auf der Haupterntestrasse. Die alleinige Präsenz von Nestgenossen auf dem *side-trail* (Situation 3) hatte hingegen keinerlei Auswirkung auf die Entscheidung das mitgenommene Fragment im Kreuzungsbereich abzugeben bzw. abzulegen. Die Kombination beider Faktoren (Situation 4) veranlasste wiederum nur wenige Tiere (29,6%) sich zu entladen, es konnte aber kein zusätzlicher Effekt gegenüber der alleinigen Wirkung von Duftspuren (Situation 2) nachgewiesen werden.

Zusammenfassend kann man sagen, dass die Wahrscheinlichkeit sich bei Eintreffen auf der Haupterntestrasse zu entladen alleinig durch intensive Pheromonmarkierung auf dem *side trail* beeinflusst wurde und dass das Spurlegeverhalten auf dem *side trail* und die Entscheidung zur Abgabe bzw. Ablage der Ladung nicht miteinander gekoppelt waren.

Weiterhin ergab sich die Frage, ob sich nur der Anteil blattabgebender Tiere in den vier *side trail* Situationen unterschied, oder ob sich die Ameisen aufgrund der zuvor durchlaufenen Bedingungen auf dem Weg zu bzw. von der neuen Futterquelle bei der anschließenden Entladung im Kreuzungsbereich unterschiedlich verhielten. Auf der Haupterntestrasse angekommen zeigten jene Ameisen, die auch später ihre Ladungen abgaben, ein eigenwilliges Verhalten. Sie verlangsamten ihre Geschwindigkeit und bewegten sich määnderförmig voran. Schon meist nach kurzer Strecke auf der Haupterntestrasse blieben die beladenen Ameisen stehen und pressten ihren Thorax auf den Boden.

So dann scharten sich Ameisen um das beladene Tier und zerrten an der Blattscheibe bis diese von der Trägerin losgelassen wurde. Wesentlich seltener blieb die Trägerin stehen und ließ die Blattscheibe ohne direkt vorausgehende Interaktionen mit anderen Ameisen einfach zu Boden fallen (nur in 8% aller Beobachtungen; n=448). Die Bedingungen auf dem *side trail* hatten keinen erkennbaren Einfluss auf die Art der Entladung (Tabelle 2.2) (Chi-Quadrat Test mit Yates-Korrektur; Chi=1,22; df=3; p=0,75). In allen vier Teilversuchen wurden die Ladungen überwiegend direkt an andere Ameisen übergeben. Jene Ameisen, die die 1m Marke passierten, liefen schon bei Eintreffen auf der Haupterntestrasse fast immer zielstrebig in Richtung Nest. Nur in Einzelfällen blieben sie im

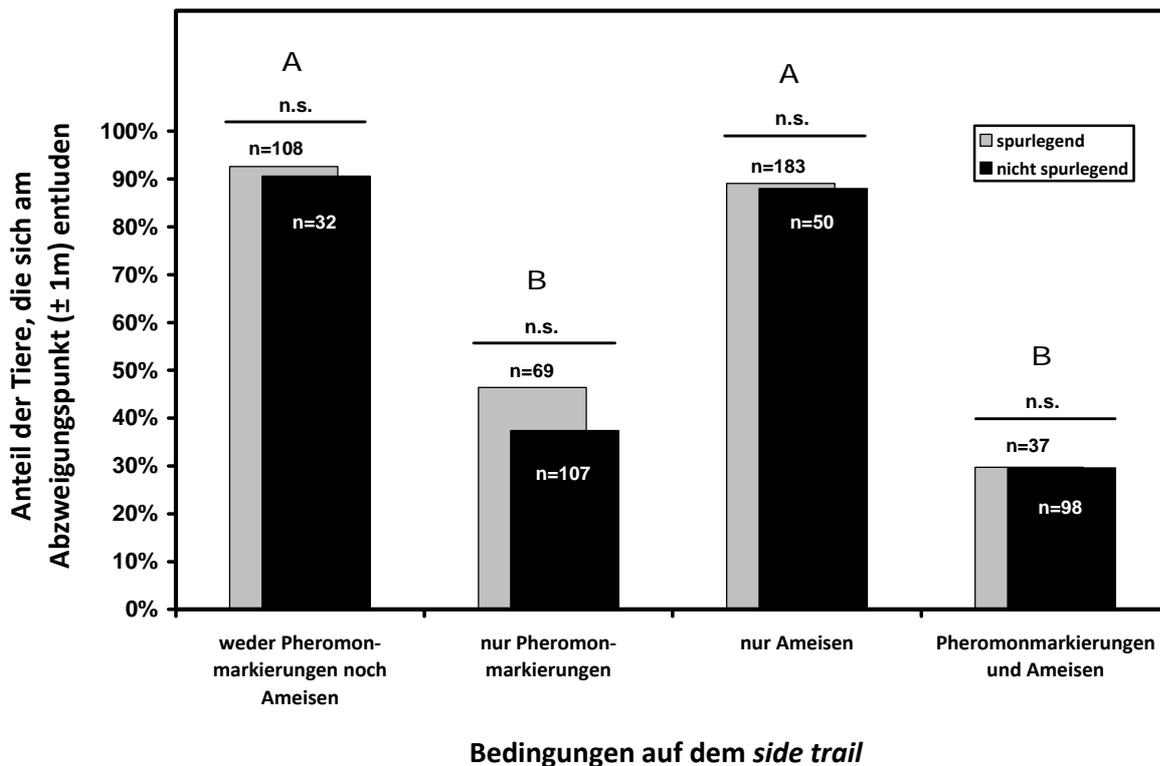


Abb. 2.6: Anteil der Tiere, die sich nach dem ersten Besuch an einer neuen Futterquelle bei Eintreffen auf der Haupterntestrasse entladen, in Abhängigkeit der auf dem *side trail* herrschenden Bedingungen. Ladungen, welche nicht innerhalb ±1m Entfernung vom Abzweigungspunkt transferiert bzw. abgelegt wurden, definierte man als ins Nest getragene Ladungen. Die schwarzen Balken präsentieren die Verhältnisse bei Tieren, die zuvor kein Spurlegeverhalten auf dem *side trail* zeigten. Graue Balken geben die Verhältnisse bei Tieren wieder, die zuvor Pheromonmarkierungen auf dem *side trail* hinterließen. Die Zahlen innerhalb bzw. oberhalb der Balken geben die jeweilige Stichprobengröße wieder; n.s.=nicht signifikanter Unterschied zwischen spurlegenden und nicht spurlegenden Tieren innerhalb einer *side trail* Bedingung (zweiseitiger exakter Test nach Fisher, jeweils spurlegend vs. nicht spurlegend: p=0,71 für Situation 1; p=0,27 für Situation 2; p=0,80 für Situation 3; p=1,00 für Situation 4). Unterschiedliche Buchstaben über den Balkenpaaren geben signifikante Unterschiede des Entladungsverhaltens zwischen den *side trail* Bedingungen an, beruhend auf den zusammengefassten Daten der spurlegenden und nicht spurlegenden Tiere (paarweise zweiseitiger exakter Test nach Fisher mit Bonferroni Korrektur [3 Tests pro Datensatz]; $\alpha=0,0167$: p<0,0001 für Situation 3 vs. Situation 4; p<0,0001 für Situation 1 vs. Situation 4; p<0,0001 für Situation 2 vs. Situation 3; p<0,0001 für Situation 1 vs. Situation 2; p=0,043 für Situation 2 vs. Situation 4; p=0,37 für Situation 1 vs. Situation 3).

Tabelle 2.2: Anteil der Tiere, die ihre Ladung nach Eintreffen auf der Haupterntestrasse ($\pm 1\text{m}$ Entfernung zum Abzweigungspunkt) direkt an Nestgenossen transferierten.

<i>side trail</i> Bedingungen	Beobachtungen		Anteil direkter Transfers an allen Entladungen
	direkter Transfer	Ablage	
weder Pheromonmarkierungen noch Ameisen	118	11	91,5%
nur Pheromonmakierungen	64	8	88,9%
nur Ameisen	194	13	93,7%
Pheromonmarkierungen und Ameisen	36	4	90,0%
sämtliche Beobachtungen	412	36	92,0%

Kreuzungsbereich stehen und zeigten dann ebenfalls das oben beschriebene Verhalten. Jedoch kam es dann zur keiner Entladung durch andere Ameisen und sie setzen ihren Weg Richtung Nest fort.

Wenn Tiere sich entluden, dann geschah dies in den meisten Fällen gleich unmittelbar nach Eintreffen auf der Haupterntestrasse. Die Verteilung der absoluten Entladungsdistanzen innerhalb des ersten Meters können am besten in einer kumulativen Darstellung deutlich gemacht werden (siehe Abb. 2.7). In allen vier Situation war es möglich den Zusammenhang zwischen Entfernung und kumulativem Anteil der Entladungsaktionen hochsignifikant ($p < 0,0001$) durch eine Kurve mit exponentiellen Anstieg bis zum einem Maximum (100%) zu beschreiben.

Zwischen den einzelnen Situationen bestanden aber durchaus Unterschiede. Waren auf dem *side trail* keine Spurpheromonmarkierungen vorhanden (Situation 1 und 3), dann hatten schon bereits nach 20cm bzw. 22cm Entfernung zum Abzweigungspunkt jeweils 75% der beobachteten Tiere ihre Ladung abgegeben. Waren die *side trails* hingegen mit intensiven Spurpheromonmarkierungen versehen (Situation 2 und 4), so erfolgten viele der Entladungsaktionen erst weiter entfernt vom Abzweigungspunkt. Hier transferierten 75% der Ameisen ihre Ladung innerhalb von 51cm (Situation 2) bzw. 40cm (Situation 4) (siehe Abbildung 2.7 unten).

Insgesamt gesehen erfolgte also bei Vorhandensein von Duftspuren auf dem *side trail* die Entladung weiter entfernt vom Abzweigungspunkt als ohne Pheromonmarkierungen. Die Präsenz von Nestgenossen auf dem Weg zur neuen Futterquelle hatte hingegen keinen Einfluss auf die Entfernung der Entladungsaktion.

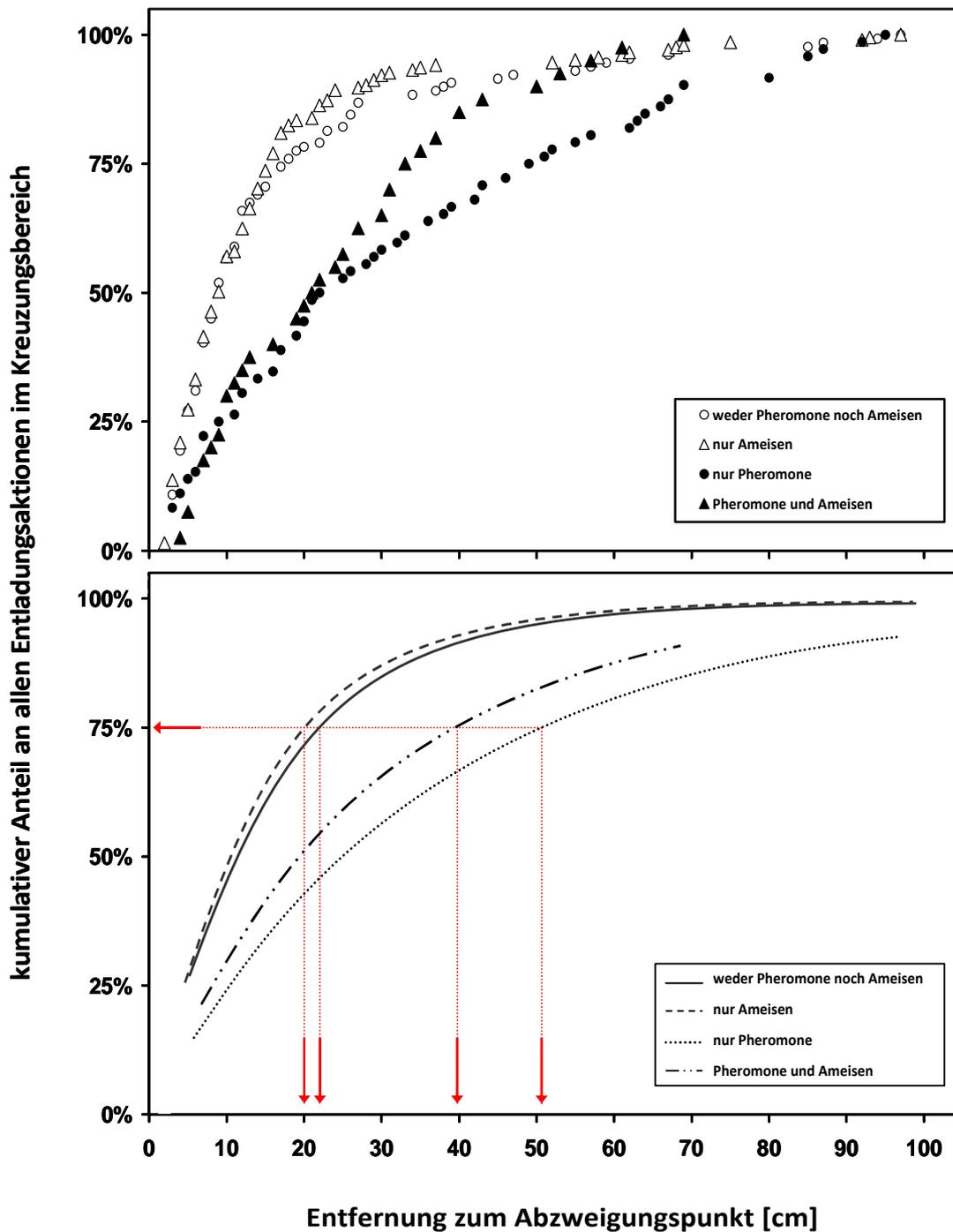


Abb. 2.7:

Oben: räumliche Verteilung der Entladungssaktionen innerhalb des ersten Meters auf der Haupterntestrasse bei den vier getesteten *side trail* Bedingungen. Dargestellt ist jeweils der kumulative Anteil an sämtlichen beobachteten Entladungssaktionen eines Teilversuchs bei steigender Entfernung zwischen Entladungsstelle und Abzweigungspunkt zur neuen Futterquelle.

Unten: errechnete Regressionsgeraden der 4 Versuchsreihen. Die roten vertikalen Pfeile markieren jeweils die Entfernung, bei der bereits 75% der beobachteten Tiere ihre Ladung im Kreuzungsbereich abgaben. ($y=1-0,938e^{-x}$, $r^2=0,96$, $n=37$ für Situation 1; $y=1-0,973e^{-x}$, $r^2=0,98$, $n=44$ für Situation 2; $y=1-0,933e^{-x}$, $r^2=0,94$, $n=42$ für Situation 3; $y=1-0,965e^{-x}$, $r^2=0,94$, $n=31$ für Situation 4)

2.4 Diskussion

2.4.1 Ladungsaufnahme an der neuen Futterquelle

Beim ersten Besuch an einer nicht etablierten Futterquelle (Situation 1) nahmen nur 49% der beobachteten Tiere letztendlich eine Ladung mit, an einer gut etablierten Futterquelle (Situation 4) hingegen 91%. Der adaptive Wert unbeladener Blattschneiderameisen, die im Feld einen Anteil zwischen 13% und 75% der heimkehrenden Tieren ausmachen können (z.B. Cherett, 1972; Lewis et al., 1974), wird in der Fachliteratur unterschiedlich erklärt. Nach Daguerre (1945) und Lugo et al. (1973) sind sie für die Instandhaltung der Erntestrassen verantwortlich, während Stradling (1978) die Aufgabe dieser Tiere im Transport von Pflanzensäften sieht. Andere Arbeiten zeigen allerdings, dass der Verzicht auf eine Ladung im Dienste einer schnellen Rekrutierungsstrategie stehen könnte. Jaffé & Howse (1979) beobachteten in ihren Versuchen zum System der Massenrekrutierung bei der Blattschneiderameise *Atta cephalotes*, dass Kundschafterinnen (*Scouts*) nach Auffinden einer Futterquelle wiederholt unbeladen zur Kolonie zurückkehrten und erst nach 30-60min begannen Blattfragmente abzutransportieren. Laut einem Computermodell von Jaffé (1980) sollten bei ausgewachsenen *Atta*-Kolonien sogar bis zu 50% der Außendiensttiere ständig als unbeladene Rekrutierer auf den Erntestrassen unterwegs sein. An der gleichen Art wurde später von Roces & Hölldobler (1994) gezeigt, dass gerade in der Initialphase des Furagierprozesses, also dann wenn Informationen bezüglich der gefundenen Ressource schnell übermittelt werden sollten, 80-90% der Tiere unbeladen in Richtung Nest liefen. Mit fortlaufender Etablierung der Futterquelle nahm der Anteil dieser Ameisen schließlich ab. Wurde die Kolonie einige Tage an der Blatternte gehindert, dann stieg der Prozentsatz unbeladener Tiere zu Beginn der folgenden Furagieraktivität sogar noch an. Unter Hungerstress scheint also die schnelle Mitteilung über gefundene Nahrungsquellen besonders wichtig zu sein (Roces & Hölldobler, 1994). Auch Bollazzi (2002) beobachtete in Feldstudien an der Grasschneiderameise *Acromyrmex heyeri* ein vermehrtes Auftreten heimkehrender unbeladener Arbeiterinnen in den ersten Stunden des täglichen Furagierprozesses und interpretierte dieses Verhalten als Rekrutierungsmaßnahme zur schnellen Initialisierung der kolonieweiten Furagieraktivität. Die Hypothese all dieser Arbeiten, heimkehrende Tiere verzichten auf eine Ladung zum Zwecke einer schnellen Informationsübermittlung, beruht auf der Überlegung, dass unbeladene Tiere keine Zeit für die Schneidetätigkeit und das Manövrieren des Blattfragments in die richtige Transporthaltung investieren müssen. Zudem können sie als beladene Tiere zurück zum Nest bzw. zu den Haupterntestrassen rennen (Anderson & Jadin, 2001; Röschard & Roces, 2002;

Rudolph & Loudon, 1986), wobei eine Erniedrigung der Laufgeschwindigkeit wohl erst bei schwereren Lasten zutrifft (Roces, 1993). Bedingt durch die Zeitersparnis können Kundschafterameisen wesentlich schneller eine chemische Rekrutierungsspur zurück zur Kolonie legen, was wiederum zu einem zügigen Aufbau hoher Individuendichten an der gefundenen Futterquelle und letztendlich zu deren rascher Monopolisierung durch die Kolonie führt. Die in dieser Arbeit beobachtete niedrige Blattmitnahmebereitschaft unter nicht etablierten Bedingungen (Situation 1) ist ebenfalls als schnelle Rekrutierungsmaßnahme zu werten, da 94% der unbeladenen Tiere unter dieser Bedingung auf dem Rückweg zur Kolonie Spurlegeverhalten zeigten. Eine veränderte Akzeptanz gegenüber den angebotenen Blattstücken oder ein Desinteresse der Tiere an neuen Futterquelle ist als Erklärung für den Verzicht einer Ladung auszuschließen, da die meisten heimkehrenden unbeladenen Tiere die gefundene Futterquelle offensichtlich als „rekrutierungswürdig“ erachteten.

Es sollte aber auch betont werden, dass die Mitnahme einer Ladung nicht mit der Beendigung der Rekrutierungsanstrengungen der Tiere und einem kompletten Umschalten des Verhaltens auf Futtereintrag gleichzusetzen ist. Der Verzicht auf eine Ladung stellt nur eine besonders schnelle Rekrutierungsmaßnahme dar. Blatttragende Tiere können ebenfalls einen wichtigen Beitrag zur Etablierung der neuen Futterquelle leisten, indem sie z.B. auf dem Rückweg zur Kolonie Spurlegeverhalten zeigen bzw. bei Ankunft auf der Haupterntestrasse ihre Ladung schnell übergeben und rasch die Futterquelle wieder aufsuchen um die gerade gelegte Duftspur zu verstärken (Hubbell et al., 1980).

Es stellt sich nun die Frage, welchen Parameter die Ameisen für die Entscheidung unbeladen, und somit schneller zu ihren Nestgenossinnen zurückzukehren verwenden, oder allgemeiner ausgedrückt: wie beurteilen die ankommenden Ameisen den Etablierungsgrad der neuen Futterquelle und somit die Notwendigkeit einer schnellen Rekrutierung? Die Versuche zeigten, dass die Anwesenheit von Nestgenossen auf dem Hinweg zur neuen Futterquelle der ausschlaggebende Faktor war, während ein mit Spurpheromon markierter Untergrund alleine keine signifikante Auswirkung auf die Blattmitnahmebereitschaft hatte. Dass Ameisen unterschiedliche Individuendichten abschätzen können und auf diese mit verschiedenen Verhaltensweisen reagieren, wurde schon in mehreren Zusammenhängen nachgewiesen. So basiert bei der Ernteameise *Pogonomyrmex barbatus* die Wahrscheinlichkeit, dass eine Arbeiterin mit der Arbeit auf dem Abfallhaufen der Kolonie beginnt, auf der kürzlich zuvor erfahrenen Kontaktrate mit Nestgenossen, die bereits diese Tätigkeit ausüben (Gordon & Mehdiabadi, 1999). Bei der gleichen Art konnte gezeigt werden, dass der Ausstrom futtersuchender Arbeiterinnen durch die Kontaktrate mit heimkehrenden

Kundschafterameisen reguliert wird (Greene & Gordon, 2007). Ebenso beurteilt die Ameise *Temnothorax (Leptothorax) albipennis* vor einem Kolonieuuszug die Anzahl der bereits vorhandenen Nestgenossen an einer potentiellen neuen Nistmöglichkeit (Pratt et al., 2002 und Pratt, 2005). Wird ein bestimmter Schwellenwert, in diesem Fall eine bestimmte Kontaktrate, überschritten, dann gilt die Stelle als geeignet und die Tiere wechseln vom langsamen Tandemlauf zum wesentlich schnelleren Tragen von Nestgenossen, um so den Großteil der Kolonie möglichst rasch überzusiedeln. Die Fähigkeit zur Bewertung von Individuendichten wird auch für die Honigtopfameise *Mymecocystus mimicus* diskutiert (Lumsden & Hölldobler, 1983). Bei territorialen Auseinandersetzungen zwischen benachbarten Kolonien kommt es zu so genannten Schaukämpfen, bei denen die beteiligten Arbeiterinnen wahrscheinlich die Anzahl von nesteigenen zu nestfremden Tieren auf dem Turnierplatz abschätzen und dementsprechend Verstärkung rekrutieren oder den Rückzug antreten (Hölldobler, 1991). Letztendlich stimmen unsere empirischen Daten mit den Vermutungen von Jaffé (1980) überein, der in einem Computermodell bei Auftreten hoher Kontaktraten zwischen Nestgenossen an der Futterquelle für Kundschafterameisen einen Wechsel von unbeladener Rekrutierungsaktivität auf das Schneiden bzw. den Abtransport von Blattstücken postulierte.

Erstaunlich ist das Ergebnis, dass eine isoliert foragierende Ameise sich nicht durch einen intensiv pheromonmarkierten Weg in ihrer Entscheidung hinsichtlich einer Ladungsaufnahme beeinflussen ließ. Die Rekrutierungshypothese besagt, dass die Tiere durch den Verzicht auf eine Ladung schneller zurückkehren können und so schneller durch ihre gelegte Duftspur Nestgenossen zur neuen Futterquelle rekrutieren. Warum benutzten die Ameisen also nicht jenen Parameter zur Beurteilung des Etablierungsgrads und somit zur Einschätzung der Rekrutierungsnotwendigkeit, mit dessen rascher Verstärkung sie beabsichtigten weitere Nestgenossen anzulocken? Diese Frage scheint ferner berechtigt, da Ameisendichte und Pheromonkonzentration zumindest in einem gewissen Umfang Hand in Hand gehen. Wilson (1962) beschrieb das Spurlegeverhalten der Feuerameise *Solenopsis saevissima* als „Alles oder Nichts Reaktion“. Die Intensität einer Duftspur würde somit direkt mit der Anzahl der spurlegenden Tiere korrelieren, d.h. je mehr Ameisen eine Futterquelle besuchen, desto intensiver sollte der Weg dorthin mit Pheromonmarkierungen versehen sein. Man sollte sich aber vor Augen halten, dass das Ziel einer Rekrutierung darin besteht, andere Nestgenossen zur neuen Nahrungsressource zu holen und nicht mit hohen Spurpheromonkonzentrationen die Wege dorthin zu markieren. Während ersteres den Zweck der Rekrutierung (Regelgröße) darstellt, ist letzteres die Maßnahme (Stellglied) um diesen Zweck zu erreichen. In einem biologischen Regelkreis ergibt die Messung des Stellglieds keinen zuverlässigen

Hinweis auf den Momentanzustand der Regelgröße. Ferner ist die Intensität einer Pheromonspur bei näherer Betrachtung doch kein so zuverlässiger Indikator für die Anzahl der furagierenden Tiere an der Futterquelle. Untersuchungen an *Solenopsis geminata* (Hangartner, 1969), *Acanthomyops interjectus* (Hangartner, 1970), *Atta cephalotes* (Jaffé & Howse, 1979), *Lasius niger* (Beckers et al., 1993) und *Monomorium pharaonis* (Jackson & Chaline, 2007) zeigten, dass Arbeiterinnen auf Faktoren wie Futterqualität oder Entfernung zwischen Ressource und Nest mit unterschiedlich intensivem Spurlegeverhalten reagieren und daher sehr wahrscheinlich die Menge an abgegebenen Spurpheromon auf Individuenebene variieren können. Folglich kann ein starkes Gesamtsignal sowohl durch wenige Tiere, die intensives Spurlegeverhalten zeigen, entstehen, als auch durch viele Tiere, die weniger stark ausgeprägte Spuren legen. Überlegungen von Jaffé (1980) zufolge sollen bei Blattschneiderameisen sogar schon ein bis zwei spurlegende Kundschafterameisen ausreichen um einen maximalen Rekrutierungseffekt hervorzurufen. Somit lässt die quantitative Rezeption der chemischen Duftmarkierungen keinen eindeutigen Schluss auf die Anzahl der furagierenden Tiere zu. Außerdem sollte man hier auch das räumliche Vorkommen intensiver Pheromonspuren berücksichtigen. Ausgehend vom Nest ist der Furagierverkehr zunächst auf die großen Erntestrasen und die Abzweigungen zu den jeweiligen gerade geernteten Pflanzen beschränkt und der Untergrund in diesen Arealen ist sicherlich gut markiert. Doch am Ende dieser Wege dünnt sich die Pheromonkonzentrationen aus, da sich die Tiere auf einen größeren Bereich im Blattwerk verteilen. Ferner sind viele der anwesenden Tiere mit dem Schneiden der Blätter beschäftigt und nehmen in diesem Moment natürlich nicht an der Verstärkung des chemischen Rekrutierungssignals teil. Es ist also durchaus vorstellbar, dass eine Futterquelle bereits durch eine ansehnliche Zahl an Arbeiterinnen okkupiert ist ohne dass zwangsläufig der unmittelbare Erntebereich, dort wo die Blattaufnahme normalerweise stattfindet, stark mit Duftstoffen markiert sein muss. Aus den oben angeführten Gründen erscheint es daher sinnvoll, dass eine Ameise an einer neuen Futterquelle die erste einer ganzen Reihe von Rekrutierungsentscheidungen aufgrund der tatsächlich Anzahl der vorhandenen Nestgenossen trifft.

Letztendlich bleibt die Frage zu klären, warum die Kombination aus Spurpheromonen und Anwesenheit von Nestgenossen (Situation 4) nochmals mehr Tiere veranlasste ein Blattfragment abzutransportieren und sich somit gegen eine schnelle Rekrutierungsstrategie zu entscheiden. Denkbar ist, dass die aktuelle Spurpheromonkonzentration erst ab einer gewissen Minimalkontaktrate als zusätzlicher Parameter für die Bewertung des Etablierungsgrads einer neuen Futterquelle von den Tieren herangezogen wird. Auch wenn hier immer wieder die Notwendigkeit eines schnellen Informationsflusses bei der Erschließung neuer Futterquellen betont wurde, so bleibt

ebenso festzuhalten, dass sich unnötig in die Länge gezogene Rekrutierungsphasen, besonders hinsichtlich eines hohen Anteils unbelasteter Tiere, negativ auf die kolonieweite Eintragsrate auswirken können. Die Tiere sollten sich daher ab einem gewissen Bekanntheitsgrad der Futterquelle hauptsächlich dem Abtransport der Blätter zuwenden. Die zusätzliche Rezeption von Pheromonmarkierungen könnte für die Tiere ein sicheres Zeichen darstellen, dass eine schnelle Rekrutierung nicht mehr notwendig ist, so zu sagen ein Backup-System um im richtigen Moment auf das jeweils effizientere Verhalten zu wechseln. Es gibt aber noch einen anderen Erklärungsansatz, der auf einem eventuell unterschiedlichen Verhalten der zusätzlich vorhandenen Nestgenossen basiert. Durch Umsetzen der Arbeiterinnen auf eine unmarkierte Holzstrasse (Situation 3) entzog man diese aus ihrem aktuellen Verhaltenskontext, der Futtersuche. Wurden sie hingegen auf eine pheromonmarkierte Strasse versetzt (Situation 4), so könnten sie sich immer noch im Furagierkontext befunden haben. Es wäre also denkbar, dass in diesen beiden Versuchsreihen das beobachtete Tier auf dem Hinweg zur Futterquelle zwar gleichen Individuendichten, aber ganz unterschiedlich motivierten Tieren ausgesetzt war. *Acromyrmex*-Ameisen zeigen während des Furagierens wiederholt ein kurzes, aber heftiges Antennierungsverhalten (eigene Beobachtungen). Solche taktilen Interaktionen spielen bei vielen Ameisenarten eine wichtige Rolle in der Rekrutierungskommunikation und modulieren häufig chemische Signale (Hölldobler, 1999). Unterschiede in der Anzahl und Intensität dieser Interaktionen, welches das beobachtete Tier auf dem Weg zur Futterquelle erfuhr, könnten daher zu einer veränderten Blattmitnahmebereitschaft geführt haben.

2.4.2 Spurlegeverhalten auf dem Rückweg

Das Kommunikationssystem der Blattschneiderameisen ist sehr komplex und zählt wohl zu den am höchst entwickelten Systemen innerhalb der Hymenopteren (Jaffé, 1982). Die Arbeiterinnen besitzen über den ganzen Körper verteilt zahlreiche exokrine Drüsen, in denen eine Vielzahl von Pheromonen gebildet wird. Die chemische Rekrutierung im Kontext des Furagierens erfolgt bei diesen Ameisen nach dem Prinzip der Massenrekrutierung (Jaffé & Howse, 1979), d.h. die Anzahl der Tiere, die einer Spur folgen, hängt von der Menge des aufgetragenen Spurpheromons ab. Ferner bedarf es bei der Massenrekrutierung keiner weiteren chemischen oder taktilen Aufforderungssignale seitens erfolgreicher Furageure, um so die Nestgenossen zum Folgen einer gelegten Spur zu veranlassen. Blattschneiderameisen, welche eine Futterquelle gefunden haben,

legen durch regelmäßiges Aufsetzen des Gasters auf den Untergrund eine Duftspur und rekrutieren so andere Kolonienmitglieder zu diesen Stellen. Das Spurpheromon der Blattschneiderameisen wird in der Giftdrüse produziert (Moser & Blum, 1963), in der Giftblase gespeichert und schließlich über den Stachel abgegeben. Es ist ein Gemisch vieler Komponenten, wobei besonders den flüchtigen Verbindungen eine ethologische Relevanz zugesprochen wird. Methyl-4-Methylpyrrol-2-Carboxylat und Ethyl-2,5-Dimethylpyrazin sind die volatilen Hauptbestandteile bei den bisher untersuchten *Atta*- und *Acromyrmex*-Arten (Tumlinson et al., 1971; Riley et al., 1974; Cross et al., 1979; Cross et al., 1982) und künstlich gelegte Spuren mit artspezifischen Mischungen dieser beiden Chemikalien lösen bei den Arbeiterinnen ein Spurfolgeverhalten aus (Evershed & Morgan, 1983). Untersuchungen an diversen Ameisenarten, wie z.B. *Solenopsis saevissima* (Wilson 1962), *Atta texana* (Moser & Silverstein, 1967), *Atta cephalotes* (Jaffé & Howse, 1979), *Lasius niger* (Beckers et al., 1993) und *Monomorium pharaonis* (Jeanson et al., 2003) zeigten, dass die leichtflüchtigen Rekrutierungskomponenten der Spurpheromone nur eine eng begrenzte Wirkungsdauer von einigen Minuten bis max. einer Stunde besitzen.

Der anhand der Feuerameise *Solenopsis saevissima* entwickelte Mechanismus der Massenrekrutierung (Wilson, 1962) besagt, dass jedes erfolgreich von einer Futterquelle zurückkehrende Tier eine Duftmarkierung hinterlässt, während Tiere, die aufgrund einer Überbevölkerung an der Futterquelle keinen Zugang zur Ressource erhalten, ins Nest zurückkehren ohne eine Spur zu legen. Durch diese einfache Regel und die schnelle Verdampfungsrate des Spurpheromons pendelt sich nach einiger Zeit automatisch eine gewisse Pheromonkonzentration auf dem Weg zur Futterquelle ein. Diese wiederum veranlasst eine der Kapazität bzw. Qualität der Ressource angepasste Anzahl an Arbeiterinnen die Futterquelle zu besuchen. Die Massenrekrutierungshypothese verlangt aber auch, dass die Ameisen die Wege zu ihren Futterressourcen permanent nachmarkieren, so dass der Zustrom an Arbeiterinnen zu diesen Stellen nicht abreißt. Neben *Solenopsis* zeigen auch andere Arten wie z.B. *Iridomyrmex humilis* (Van Vorhis Key & Baker, 1985; Aron et al., 1993) und *Monomorium pharaonis* (Jackson & Chaline, 2007) über längere Zeit ein beständiges Markierungsverhalten und folgen dem oben beschriebenen Mechanismus. Bei Blattschneiderameisen hingegen lässt das Markierungsverhalten auf etablierten Strassen nach, wie es bereits Moser (1967) bei *Atta texana* beobachtete. Anhand empirischer Daten wurde für *Atta cephalotes* Ende der 70er Jahre ein modifiziertes Modell der chemischen Massenrekrutierung entworfen (Jaffé & Howse, 1979; Jaffé, 1980). Der wichtige Unterschied besteht im Mechanismus, der zur Aufrechterhaltung einer bestimmten Spurpheromonkonzentration auf den Furagierwegen führt. Während im ursprünglichen Modell von Wilson die Ameisen fortlaufend

Pheromonspuren legen und eine konstante Konzentration über die negative Rückkopplung erfolgloser Tiere erreicht wird, reagieren die Blattschneiderameisen bei einem zunehmenden Eintreffen von Tieren, und somit einem vermehrten Auftreten von Pheromonmarkierung, aktiv mit der Reduzierung der individuellen Spurlegeintensität und halten so die Duftstoffkonzentration auf einem konstanten Niveau. Auch bei anderen Ameisenarten, wie z.B. *Lasius niger* (Beckers et al., 1992; Aron et al., 1993; Mailleux et al., 2005), verringert sich der Anteil spurlegender Tiere und die Intensität des Spurlegeverhaltens mit zunehmender Furagierdauer an einer bekannten Futterquelle. In der vorliegenden Arbeit wurde ebenfalls ein deutlicher Unterschied im Spurlegeverhalten je nach Etablierungsgrad der Futterquelle gefunden. Der Anteil beladener Tiere, welche auf dem Rückweg eine Duftspur legte, sank von 77% an einer völlig unerschlossenen Futterquelle (Situation 1) auf 27% bei Vorhandensein einer intensiven Pheromonmarkierung und Nestgenossen (Situation 4). Einen ähnlich starken Rückgang konnte man auch bei unbeladenen Tieren beobachten.

Welche Parameter veranlassen die Tiere das Spurlegeverhalten einzustellen? Unsere Versuche zeigten, dass schon das alleinige Vorhandensein einer Pheromonspur (Situation 2) den Anteil spurlegender Ameisen deutlich senkte, während der physische Kontakt mit anderen Kolonienmitgliedern (Situation 3) keinerlei Auswirkungen auf dieses Verhalten hatte. Im modifizierten Massenrekrutierungsmodell für Blattschneiderameisen (Jaffé & Howse, 1979; Jaffé, 1980; Jaffé et al., 1985) wird ein Nachlassen der Markierungshäufigkeit aufgrund der Perzeption einer bereits bestehenden intensiven Duftmarkierung sowie einer zunehmenden Kontaktrate mit entgegenkommenden Nestgenossen postuliert. Während die erste Vorhersage mit unseren Ergebnissen konform geht, steht Letztere im krassen Widerspruch zum beobachteten Verhalten. Bei anderen Arten, wie z.B. *Lasius niger*, wird der Rückgang des Spurlegeverhaltens an etablierten Futterquellen mit einer zunehmend besseren räumlichen Orientierung der Ameisen begründet (Beckers et al., 1992; Aron et al., 1993; Mailleux et al., 2005). Eine intensive Duftmarkierung ist hier auf die Initialphase während der Erschließung neuer Futterquelle beschränkt, um so neue Furageure zu rekrutieren und zur Nahrungsressource zu leiten. Nach mehreren aufeinander folgenden Besuchen an der Futterquelle erlernen die Tiere den Weg z.B. anhand visueller Landmarken und eine weitere chemische Markierung ist dann nur noch bedingt erforderlich. In unserer Arbeit besuchten sämtliche getesteten Tiere die Futterquelle zum ersten Mal, d.h. die beobachteten Veränderungen im Spurlegeverhalten beruhen nicht auf einer verbesserten räumlichen Orientierung der Furageure. Vielmehr scheint die generelle Anwesenheit einer intensiven Pheromonmarkierung die Tiere zur Aufgabe des Spurlegeverhaltens zu veranlassen. Entsprechend der Massenrekrutierungshypothese wäre es denkbar, dass den Tieren eine weitere Verstärkung der Spur unter diesen Umständen nicht

notwendig erschien, da bereits eine starke Spur lag und eine höhere Konzentration an Markierungssubstanzen zu keiner weiteren Steigerung der Rekrutierungsrate geführt hätte. In Laborexperimenten mit Blattschneiderameisen konnte gezeigt werden, dass eine anfängliche Erhöhung der Pheromonkonzentration mehr Arbeiterinnen veranlasst einer künstlich gelegten Spur zu folgen. Weitere Konzentrationssteigerungen ziehen jedoch keine vermehrte Rekrutierung nach sich und sehr hohe Mengen dieser Chemikalien entfalten sogar eine abschreckende Wirkung (Robinson et al., 1974; Cross et al., 1979; Kleineidam et al., 2007).

Obwohl in unseren Experimenten viele Tiere eine intensiv markierte Strasse nicht weiter verstärkten, so ist dies jedoch kein eindeutiger Hinweis auf die aktive Regulierung einer bestimmten Konzentration an volatilen Rekrutierungsstoffen. Es ist auch denkbar, dass die Tiere ihr Spurlegeverhalten aufgrund der Präsenz weiterer Duftmarkierungen reduzierten bzw. einstellten. Die Möglichkeit, dass die Erntestrassen der Blattschneiderameisen eine Vielzahl von chemischen Reizen enthalten können, wurde schon von Vilelea et al. (1987) vorgeschlagen. Bisher sind immer nur die flüchtigen Komponenten näher untersucht worden, welche aber nur 0,1% des Gesamtvolumens der Giftdrüse ausmachen (Evershed & Morgan, 1983). Bisher zeigt nur eine Untersuchung (Moser & Silverstein, 1967), dass auch eine Spur aus den schwerflüchtigen Substanzen der Giftdrüse ein Folgeverhalten bei Arbeiterinnen auslöst. Welches Informationspotential letztendlich in den schwerflüchtigen Bestandteilen des Spurpheromons ruht ist noch unklar. Auch könnten die Sekrete weiterer Drüsen den Informationsgehalt der Furagierwege modulieren. So zeigten z.B. Salzemann et al. (1992), dass Blattschneiderameisen ihre Erntestrassen mit territorialen Markierungen versehen. Sie benutzen hierfür Sekrete ihrer Dufour-Drüse, welche ebenfalls wie die Sekrete der Giftdrüse über die Spitze des Gasters abgegeben werden. Bei *Lasius niger* veranlasst die Wahrnehmung territorialer Markierungen aber wesentlich mehr Kundschafterameisen ein Spurpheromon zu legen (Devigne et al., 2004; Devigne & Detrain, 2006)) und widerspricht somit der gerade aufgestellten Vermutung. Man sollte aber bedenken, dass sich die Rekrutierungsstrategie einer nektarsammelnden Ameise wie *Lasius* aufgrund der ökologischen Rahmenbedingungen der Futtersuche erheblich von denen einer Blattschneiderameise unterscheiden kann. Vielleicht erklärt die Abwesenheit territorialer Sekrete bzw. anderer Markierungen auch den beobachteten Unterschied in der Art und Weise des Spurlegeverhaltens. Während Tiere auf bereits markierten Wegen meist ein häufiges, aber kurzes Absetzen des Gasters ausübten, schleiften die Kundschafterameisen auf unmarkierten Strassen ihren Gaster regelrecht über den Boden. Möglicherweise werden je nach Haltung des Hinterleibs zusätzliche oder verschiedene Sekrete auf den Untergrund aufgebracht, wie es z.B. bei der Weberameise *Oecophylla longinoda* der Fall ist (Hölldobler & Wilson, 1978). Auf welchen chemischen

Reiz die hier getesteten Tiere letztendlich mit einer Verringerung bzw. Veränderung ihres Spurlegeverhaltens reagierten bleibt vorerst offen.

Warum zogen die Kundschafter in Bezug auf das Spurlegeverhalten nicht die Präsenz von Nestgenossen als Maß für den Etablierungsgrad der Futterquelle und somit für die Notwendigkeit einer weiteren chemischen Rekrutierung heran? Hier muss man sich vor Augen halten, dass eine Duftspur neben der Aufgabe der Rekrutierung auch eine Funktion als Orientierungshilfe für frisch angeworbene Nestgenossen besitzt. Mit den Pheromonmarkierungen sollen Kolonienmitglieder motiviert werden (Rekrutierungsaspekt) einer bestehenden Spur zu folgen (Orientierungsaspekt). Würde eine erfolgreich zurückkehrende Kundschafterameise auf einem unmarkierten Weg nur aufgrund einer starken Präsenz von Nestgenossen keine Spurlegeaktivität zeigen, dann wären ortsunerfahrene Tiere nicht in der Lage die Futterquelle schnell zu finden. Die Orientierungs- und nicht die Rekrutierungsaufgabe einer chemischen Duftspur könnte bei diesen Ameisen im Laufe der Evolution die Wahl eines geeigneten Entscheidungsfaktors, der zum Einstellen des Spurlegeverhaltens führt, beeinflusst haben. In diesem Rekrutierungsschritt wird der Etablierungsgrad einer Futterquelle anhand der schon vorhandenen Pheromonmarkierungen bewertet, während hohe Individuenzahlen nicht der geeignete Maßstab zu sein scheinen. Dies erklärt vielleicht auch, weshalb sich Kundschafterameisen bei der Entscheidung über den Verzicht einer Ladung, bei der eine schnelle Rekrutierung im Vordergrund steht, durch die genau entgegengesetzten Faktoren beeinflussen ließen.

Letztendlich bleibt die Frage zu klären, warum unbeladene Tiere generell häufiger als ihre beladenen Nestgenossen eine Rekrutierungsspur legten. Einige Arbeiten belegen, dass es bei Ameisen Rekrutierungsspezialisten gibt. So z.B. führen bei *Monomorium pharaonis* (Hart & Jackson, 2006) einige Tiere immer wieder verstärkt Kehrwenden (*U-turns*) und Spurlegeverhalten aus. Bei anderen Ameisenarten, wie z.B. *Atta cephalotes* (Evison et al., 2008) oder *Pheidole embolopyx* (Wilson & Hölldobler, 1985), scheinen spezielle morphologische Kasten für die Aufrechterhaltung einer Pheromonspur eine wichtige Rolle zu spielen. Für *Lasius niger* hingegen wird innerhalb der Furageure eine Subkaste diskutiert, die sich niemals am Spurlegen beteiligt (Mailleux et al., 2005). Unsere Daten sprechen gegen die Annahme, unbeladene Tiere könnten dauerhaft spezialisierte Rekrutierameisen sein. Wie bereits gezeigt, hängt die Entscheidung ein Blatt mitzunehmen von der Anwesenheit von Nestgenossen auf dem Weg zur Futterquelle ab (siehe 2.4.1). Vielmehr verfolgen unbeladene Tiere eine besonders schnelle und effektive Rekrutierungsstrategie. Tiere ohne Ladung können eigentlich nur über eine chemische Duftspur andere Nestgenossen motivieren die neue Futterquelle aufzusuchen und sollten daher vermehrt ein Spurlegeverhalten zeigen. Beladenen

Tieren bleibt zusätzlich die Möglichkeit über olfaktorische Reize der mitgebrachten Blattstücke weitere Kolonienmitglieder zur Futtersuche aufzufordern. So zeigten Littleddyke & Cherett (1978), dass sich Blattschneider in einem Olfaktometer einer Reihe von Pflanzendüften zuwenden. Diese unterschiedlichen zur Verfügung stehenden Rekrutierungsmöglichkeiten könnten also die beobachtete Differenz im Spurlegeverhalten zwischen beladenen und unbeladenen Tieren erklären. Aber wieso zeigten dann auf intensiv markierten Wegen (Situation 2 und 4) wesentlich weniger unbeladene Tiere ein Spurlegeverhalten, wenn denn das Aufbringen einer chemischen Duftspur die einzige Rekrutierungsmöglichkeit für diese Tiere ist? Generell führten viele auf der Haupterntestrasse eintreffende Ameisen wiederholt ein kurzes aber heftiges Antennierungsverhalten aus. Ob diese taktilen Reize ebenfalls rekrutierend wirken ist noch unbekannt, doch spielen solche Verhaltensweisen bei vielen anderen Ameisenarten eine wichtige Rolle in der Rekrutierungskommunikation (Hölldobler, 1999). Daher müssen unbeladene Ameisen, obwohl sie sich in einem schnellen Rekrutierungsmodus befinden, nicht zwangsläufig immer eine Spur legen, sondern können auch über taktile Signale weitere Kolonienmitglieder rekrutieren. Diese Idee erhält Unterstützung durch die Beobachtung, dass sich spurlegende Tiere langsamer als nicht spurlegende Tiere fortbewegten. Ist der Verzicht auf eine Ladung wirklich eine schnelle Rekrutierungsstrategie, dann kann bei einem schon markierten Weg sogar noch mehr Zeit eingespart werden, indem auf das Setzen von Markierungspunkten verzichtet wird. Eine Rekrutierung kann dann aber immer noch über ein heftiges Antennierungsverhalten erreicht werden.

2.4.3 Entladungsverhalten auf der Haupterntestrasse

Waren weder Pheromonmarkierungen noch Nestgenossen auf dem *side trail* vorhanden, dann gaben 92% der beladenen Tiere das mitgebrachte Blattfragment innerhalb des ersten Meters auf der Haupterntestrasse ab. Dagegen sank dieser Anteil bei etablierten Bedingungen auf dem Weg zur neuen Futterquelle (Situation 4) auf unter 30%. Ähnliche Experimente mit *Acromyrmex ambiguus*, (siehe Kapitel 3 diese Arbeit), *Atta vollenweideri* und *Atta colombica* (eigene unveröffentlichte Daten) zeigen ebenfalls ein ausgeprägtes Abgabeverhalten von Kundschafterameisen im Kreuzungsbereich, wenn diese zuvor alleine auf unmarkierten Wegen unterwegs waren. Auch Hubbell et al. (1980) beobachteten solche Ladungsabgaben bei Freilandexperimenten mit *Atta cephalotes* und stellten zudem fest, dass dieses Verhalten mit zunehmender Etablierung einer Futterquelle zurückgeht. Während in den ersten zehn Minuten nach der Entdeckung einer neuen Futterquelle 90 % der Tiere

ihre Ladung kurz nach Eintreffen auf dem *main trail* abgaben, waren es nach 50 Minuten nur noch ein Viertel der Furageure. Fowler & Robinson (1979) berichten hingegen für *Atta sexdens* einen gleichbleibend hohen Prozentsatz blattabgebender Tiere bei zunehmender Etablierung einer Futterquelle, wobei sich in ihrem Versuch die Anzahl der Tiere innerhalb 90min von 21 auf nur 47 Tiere erhöhte (jeweils gezählte Individuen pro 15min Beobachtungszeitraum). Dies liegt vielmehr den Schluss nahe, dass die von den Autoren angebotene Futterquelle selbst nach dieser Zeit noch nicht wirklich etabliert war. Die Entladung bei Eintreffen auf einem *main trail* nach Besuch einer unerschlossenen Futterquelle ist also eine Verhaltensweise, die man zum einen bei allen Blattschneiderameisen findet, und die zum anderen mit zunehmender Etablierung des *side trails* allmählich verschwindet.

Welchem Zweck aber dient die Entladung im Kreuzungsbereich zwischen Haupterntestrasse und Abzweigung zur neu entdeckten Futterquelle? Hubbell et al. (1980) vermuten, dass dieses spezielle Verhalten im Dienste der Rekrutierung steht und zu einem schnellen Aufbau einer hohen Individuendichte an der neu gefundenen Futterquelle führt. Die Erntestrasse der Blattschneiderameisen können Längen von mehr als 100m erreichen und daher nimmt ein direkter Transport der Ladung ins Nest und die anschließende Rückkehr zur Futterquelle unter Umständen einige Stunden in Anspruch. Tragen dagegen die ersten beladenen Ameisen ihre Blattfragmente nur bis zu einer Haupterntestrasse, dann finden sie die besuchte Ressource schnell wieder, da die gerade gelegte, leichtflüchtige Pheromonspur noch aktiv ist. Zudem sind eventuell erlernte Landmarken, die die Navigation zur Futterquelle erleichtern, noch „frisch“ im Gedächtnis der Ameise (Hubbell et al., 1980). Noch wichtiger ist aber die Tatsache, dass die Tiere mit Hilfe dieser zeitsparenden Strategie die zur neuen Futterquelle führende Duftspur schnell verstärken können und somit eine rasche Rekrutierung in Gang setzen. Unterstützung findet die „Rekrutierungshypothese“ durch Beobachtungen an der Grasschneiderameise *Atta vollenweideri*. Bei dieser Art legen Arbeiterinnen ihre Grasfragmente vermehrt auf den Haupterntestrasse in der Nähe neu entdeckter Futterquellen ab (Röschard & Roces, 2003). Bei zunehmender Futterqualität stieg sogar der Anteil sich entladender Tiere und die Entladungsaktionen fanden näher an der Futterquelle statt (Röschard, 2002). Diese Ergebnisse lassen vermuten, dass der Ladungstransfer im Zusammenhang mit einer schnellen Informationsübertragung zwischen den Arbeiterinnen steht. Die im Kreuzungsbereich abgegebenen Fragmente können aber auch selbst als eine Informationsquelle betrachtet werden (Röschard & Roces, 2003). Sie teilen den Tieren auf der Haupterntestrasse mit, was gerade geerntet wird und stellen so eine olfaktorische Navigationshilfe zum Auffinden der ausgebeuteten Pflanzen dar. Auftrieb erhält diese Idee durch die Tatsache, dass sich Arbeiterinnen bei der Wahl des

Pflanzenmaterials durch den Geruch der Ladungen beeinflussen lassen, denen sie zuvor auf dem Weg zur Futterquelle begegneten (Roces, 1990 und 1994; Howard et al., 1996). Andere Autoren hingegen sehen den Vorteil solcher Arbeitskettens in einer gesteigerten Eintragsrate des Blattmaterials. So werden Blätter nach einem Transfer schneller transportiert als vor der Entladungssaktion (Anderson & Jardin, 2001). Diese Untersuchung präsentiert aber keinerlei Daten über ein eventuell auftretendes „*size-matching*“ während der Übergabe. Weiterhin vernachlässigen die Autoren völlig den Aspekt, dass die Geschwindigkeit der abgebenden Tiere nur deshalb erniedrigt ist, da sie nach potentiellen Abnehmerinnen suchen, und nicht weil ihre Ladung eine für sie „ungeeignete“ Größe hat. Außerdem belegen weitere Veröffentlichungen, dass Arbeitskettens keine Steigerung der Blatttransportrate zur Folge haben (Hart & Ratnieks, 2001, Röschard & Roces, 2003). Insgesamt kann man also sagen, dass die Entladung im Kreuzungsbereich sehr wahrscheinlich eine weitere Rekrutierungsmaßnahme zur schnellen Erschließung neuer Futterquellen darstellt, zudem da dieses Verhalten an gut etablierten Ressourcen nur noch sporadisch zu finden ist.

Aber was löst das Abgabeverhalten letztendlich aus? Hubbell et al. (1980) demonstrierten, dass *Scout*-Ameisen ihre Ladungen auf Pappkartons ablegten, die zuvor 30 Stunden in einem *main trail* positioniert wurden, und vermuteten daher, dass eine starke pheromonmarkierte Strasse der Auslöser für dieses Verhalten ist. Wir können dieses Hypothese durch unsere Beobachtungen sowohl bestätigen als auch erweitern. Der auslösende Parameter ist nicht alleine eine stark markierte Haupterntestrasse, sondern vielmehr der Kontrast der Duftspuren zwischen *main trail* und *side trail*. Nach der Passage eines unmarkierten *side trails* (Situation 1 und 3) gaben in unseren Experimenten ca. 90% der Tiere ihre Ladung im Kreuzungsbereich ab, während bei einem Übergang von einem markierten *side trail* auf die Haupterntestrasse dies nur noch 40% (Situation 2) bzw. 30% der Ameisen (Situation 4) ausführten. Für einen Kontrast chemischer Markierungen als Auslöser spricht auch die räumliche Verteilung der Entladungen im Kreuzungsbereich. Bei Übergang von einem unmarkierten *side trail* auf den gut markierten *main trail* (Situation 1 und 3) gaben die meisten Tiere ihre Blattfragment innerhalb der ersten Zentimeter nach Betreten der Haupterntestrasse ab. Dagegen entluden solche Tiere, die sich nach der Passage eines gut markierten *side trails* (Situation 2 und 4) für eine Entladung auf der Haupterntestrasse entschieden, ihr Blattfragment eindeutig weiter entfernt vom Abzweigungspunkt. Durch einen geringeren olfaktorischen Kontrast könnte ihre sensorische Verarbeitung mehr Zeit gebraucht haben um den Wechsel zwischen *side trail* und *main trail* deutlich zu perzipieren und daher wurde das Verhalten erst nach einer längeren zurückgelegten Strecke ausgelöst. Der Kontrast welcher Chemikalien letztendlich das Abgabeverhalten auslöst bleibt vorerst unbeantwortet. So ist denkbar, dass es unterschiedlich hohe Konzentrationen der volatilen

Anteile des Spurpheromons sind, aber auch z.B. das Konzentrationsverhältnis zwischen leichtflüchtigen und schwerflüchtigen Komponenten oder sogar das Fehlen bestimmter Markierungen könnte die Wege voneinander differenzieren. Der Rückgang der Entladungshäufigkeit aufgrund zunehmender individueller Erfahrung mit der Futterquelle kann hingegen ausgeschlossen werden. Zum einen geben unter etablierten Bedingungen viele heimkehrende Furageure ihre Ladung nicht ab, obwohl sie die Futterquelle zum ersten Mal besuchen. Zum anderen zeigen weitere Untersuchungen (Geissler, 2000; Kapitel 3 diese Arbeit), dass viele Tiere selbst nach 10 bis 30 aufeinander folgenden Besuchen an einer nicht etablierten Futterquelle (entspricht Situation 1) immer noch ihre Ladung kurz nach Eintreffen auf der Haupterntestrasse abgeben und nicht weiter Richtung Nest laufen. Die Entladung könnte aber auch von den Nestgenossen auf dem *main trail* ausgelöst werden. Viele Ameisen legten bei Fehlen einer chemischen Markierung Rekrutierungsspuren auf dem *side trail* (siehe Abb. 2.5) und führten diese Tätigkeit nach Erreichen der Haupterntestrasse noch bis zur Abgabe fort. Das Setzen von Duftmarkierungen auf dem *main trail* lockte natürlich schnell potentielle Abnehmerinnen an und wäre daher eine alternative Erklärung für den größeren Anteil sich entladender Tiere bzw. die kürzeren Abgabedistanzen nach dem Überqueren nicht markierter *side trails*. Die Blattabgabe könnte also nur ein Epiphänomen des Spurlegeverhaltens des eintreffenden Tieres sein. Unsere Daten sprechen jedoch gegen diese Annahme. Auf einem bevölkerten *side trail* (Situation 3) fanden keine Entladungen statt, was darauf hindeutet, dass der Transfer von der Scout-Ameise initiiert wird. Ferner unterscheidet sich der Anteil entladender Tiere, die zuvor keine Spur auf dem Rückweg von der neuen Futterquelle gelegt haben, nicht vom Anteil der Tiere, die zuvor Duftmarkierungen auf dem *side trail* platzierten. Die Entkopplung der beiden Verhaltensweisen zeigt, dass sich die spurlegenden Tiere nicht in einem starr ablaufenden Rekrutierungsprogramm befunden haben, da sie nach Markierung des *side trails* nicht obligatorisch eine Entladung im Kreuzungsbereich durchführten. Vielmehr demonstriert dieses Ergebnis, dass die Arbeiterinnen an den jeweiligen Orten situationsbedingt mit verschiedenen Rekrutierungsmaßnahmen reagieren können.

Auch hier stellt sich hier die Frage, warum die Tiere nicht die Anwesenheit von Nestgenossen als Maßstab für den Etablierungsgrad einer Futterquelle verwendeten. Da die Entladung im Kreuzungsbereich eindeutig der Rekrutierung dient wäre derselbe Auslösemechanismus wie bei der Entscheidung der Blattaufnahme an der Futterquelle zu erwarten gewesen. Auf der anderen Seite handelt es sich aber hierbei um beladene Tiere auf dem Heimweg, während die Entscheidung über eine Ladungsaufnahme von unbeladenen eintreffenden Tieren getroffen wird. Dieser

unterschiedliche Verhaltenskontext könnte die verschiedenen Bewertungssysteme für den Etablierungsgrad einer Futterquelle erklären.

Trotz der Wichtigkeit eines chemischen Kontrastes als auslösender Faktor ist die Präsenz von Nestgenossen auf dem *main trail* eine wichtige Voraussetzung für eine Entladung im Kreuzungsbereich. In 92% aller Fälle wurde die Ladung direkt an Kolonienmitglieder übergeben und nicht einfach auf der Haupterntestrasse abgelegt. Dieses Ergebnis steht im Widerspruch zu den Beobachtungen von Hubbell et al. (1980), bei denen *Atta cephalotes* Kundschafterinnen, sobald sie auf einen stark markierten Pappkarton trafen, ihre Blattfragmente ablegten. Auch Arbeiterinnen von *Atta vollenweideri* legen ihre Grasstücke meistens ab und übergeben sie nur selten an andere Nestgenossen (Röschard & Roces, 2003). Für *Atta cephalotes* wird ebenfalls berichtet, dass beladene Arbeiterinnen ihre Fragmente in der Nähe der Futterquellen auf den Haupterntestrasse ablegen und sich hieraus sogar kleine Blatthaufen (*caches*) bilden (Hart & Ratnieks, 2001). Eine Erklärung für den Unterschied zwischen diesen Arbeiten und unseren Beobachtungen wären verschiedene Verhaltensweisen bei den beiden Gattungen der Blattschneiderameisen, doch zeigen eigene unveröffentlichte Daten eine direkte Übergabe der Ladung auch bei diversen *Atta*-Arten. Vielleicht ist für den *Scout* eine direkte Interaktion nur während der ersten Besuche notwendig und mit fortschreitender Erfahrung mit der Futterquelle werden die Fragmente bei Eintreffen auf dem *main trail* einfach nur noch abgelegt. Der adaptive Wert dieser direkten Interaktionen könnte in einem Informationsgewinn für die Kundschafterameise liegen. Während der Blattabgabe übermitteln die Abnehmerinnen dem *Scout* Informationen über die absolute oder relative Qualität des Blattes, die dann das Tier bewegen weiterhin auf die gefundene Futterquelle zu rekrutieren oder nach anderen Ressourcen zu suchen (siehe Kapitel 3).

2.4.4 Rekrutierungsmodell an neu entdeckten Futterquellen

Zusammengefasst kann man sagen, dass Blattschneiderameisen an einer neu gefundenen Futterquelle mehrmals den Etablierungsgrad abschätzen und ortsspezifisch unterschiedliche Maßstäbe zur Beurteilung einer weiteren Rekrutierungsnotwendigkeit verwenden (Abb. 2.8). Während bei Eintreffen an der Futterquelle die Anwesenheit von Nestgenossen als Bemessungsgrundlage dient, wird auf dem Rückweg und bei Ankunft auf der Haupterntestrasse das Vorhandensein einer intensiven Pheromonmarkierung herangezogen. Ebenso interessant ist die Tatsache, dass es sich bei den Rekrutierungsmaßnahmen um eine Abfolge von unabhängigen Entscheidungen handelt, was die

Existenz einer abgestuften Rekrutierungsstrategie vermuten lässt. Die Kundschafterameisen rekrutieren zuerst sehr effektiv durch eine schnelle Rückkehr ohne Ladung, meistens gekoppelt mit intensivem Spurlegen. Darauf folgend wird eine „abgeschwächte“ Taktik angewandt, indem sie ein Blattfragment mitnehmen, aber die Ladung im Kreuzungsbereich abgeben. Letztendlich wird auch diese Rekrutierungsstrategie aufgegeben und die Blätter direkt ins Nest getragen. Unsere Ergebnisse zeigen, dass die Arbeiterinnen eine ganze Reihe von Faktoren bei ihren Entscheidungen berücksichtigen. Die komplexen Aktivitätsmuster auf Kolonieebene sind daher kein Resultat einer einfachen Selbstorganisation mit starren Regeln, sondern vielmehr werden diese Regeln permanent situationsbedingt modifiziert (Roces, 2002). Alleine die Tatsache, dass eine Kundschafterameise nach Eintreffen auf der Haupterntestrasse nicht der dort vorherrschenden intensiven Pheromonspur folgt, sondern sich zurück zur neuen Futterquelle begibt, zeigt, dass der für die Massenrekrutierung postulierte einfache positive Rückkopplungsmechanismus „je stärker eine Pheromonspur konzentriert ist, desto höher ist die Wahrscheinlichkeit, dass die Tiere dieser Spur folgen“ nicht immer zutrifft.

Basierend auf den hier vorliegenden Ergebnissen und weiteren Erkenntnissen, die seit dem Vorschlag von Jaffé (1980) erzielt wurden, schlagen wir folgendes Rekrutierungsmodell an neu entdeckten Futterquellen vor, wobei eine attraktive Nahrungsressource vorausgesetzt wird:

Die ersten eintreffenden Kundschafterameisen an einer neuen Futterquelle verzichten auf das Schneiden und den Abtransport von Blattfragmenten und laufen stattdessen rasch zur Haupterntestrasse zurück. Unterwegs zeigen sie aufgrund der Abwesenheit jeglicher chemischer Markierung ein intensives Spurlegeverhalten. Über die aufgetragenen leichtflüchtigen Bestandteile der Duftspuren wird eine massive und schnelle Rekrutierung von Nestgenossen in Gang gesetzt. Die zunehmende Bevölkerung der Futterquelle veranlasst die Tiere nun zum Schneiden und Abtransport von Blattfragmenten. Parallel führt die höhere Individuendichte allmählich zu einer gut markierten Strasse, wobei sich besonders der schwerflüchtige Anteil des Spurpheromons akkumuliert. Ab einem gewissen Schwellenwert dieser Stoffe, oder vielleicht eines überproportionalen Anteils dieser Stoffe gegenüber den leichtflüchtigen Komponenten, reduzieren die Ameisen ihr Spurlegeverhalten. Die leichtflüchtige Komponente verschwindet rasch und es verbleiben die schwerflüchtigen Stoffe. Die vorhandene Spur dient in dieser Phase neben der Orientierung immer noch der Rekrutierung. Letztere wird jetzt aber zunehmend durch die olfaktorischen Reize der mitgebrachten Blattfragmente unterstützt. Der Geruch des Pflanzenmaterials veranlasst potentielle Rekruten nach den schwerflüchtigen Duftmarkierungen zu suchen und ihnen zu folgen. Die olfaktorische Rekrutierung

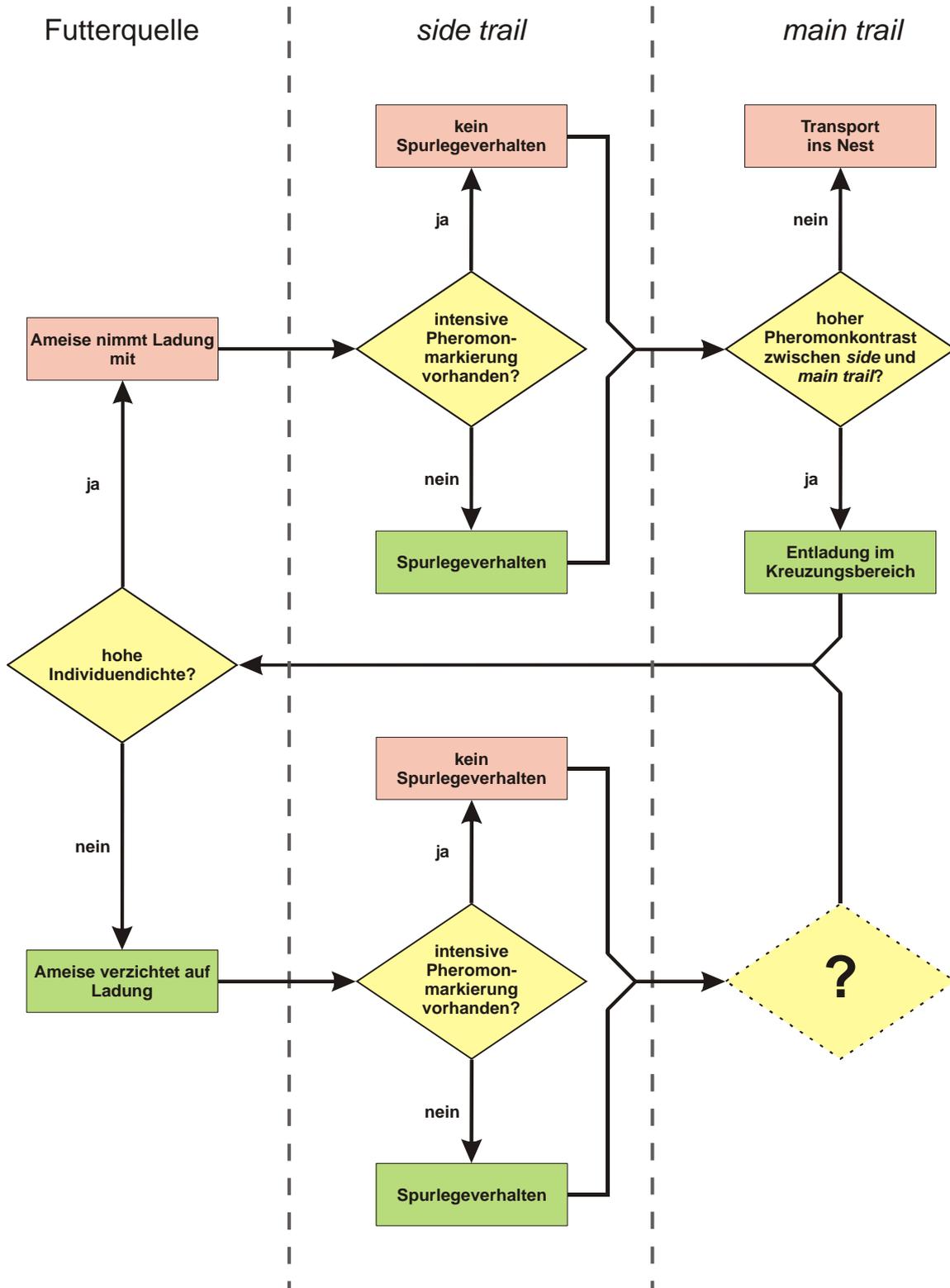


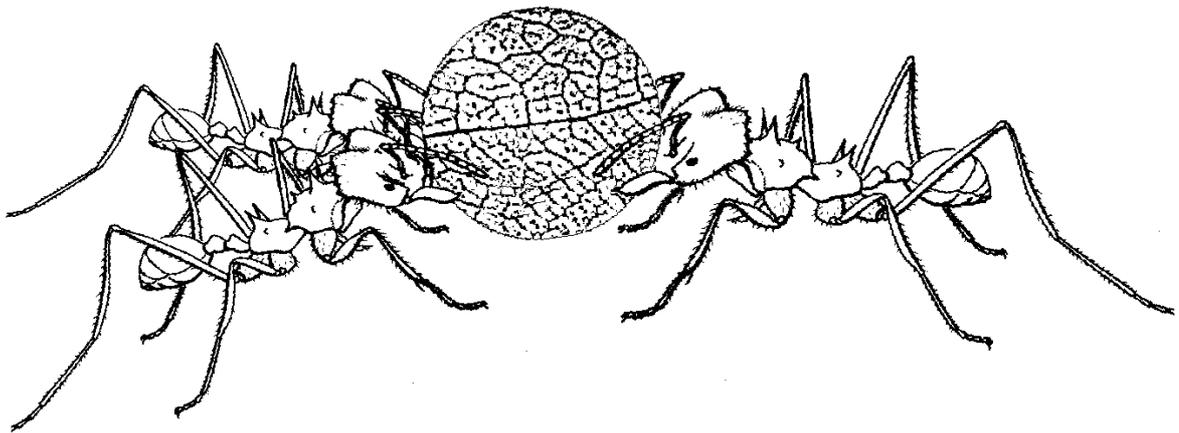
Abb. 2.8: Diagramm der einzelnen Rekrutierungsentscheidungen einer Kundschafterameise an einer neu entdeckten Futterquelle. Voraussetzung ist eine attraktive Nahrungsressource. Gelbe Rauten sind Entscheidungskriterien. Grün unterlegte Rechtecke sind Handlungen, die die Rekrutierung zur neuen Futterquelle verstärken, während rot unterlegte Rechtecke Handlungen der Kundschafterameise darstellen, die primär keine Intensivierung der Rekrutierung zur Folge haben. Ob unbeladene Tiere weitere Rekrutierungsentscheidungen auf dem *main trail* treffen ist noch unbekannt.

neuer Furageure wird in dieser Übergangsphase durch Entladungen im Kreuzungsbereich forciert. Ist die Futterquelle komplett erschlossen, erfolgt ein Großteil der Rekrutierung über den häufigen Kontakt mit den zahlreich entgegenkommenden Blattfragmenten.

Der Unterschied zu Jaffé's Modell der Massenrekrutierung besteht darin, dass die Tiere nicht permanent eine bestimmte Pheromonkonzentration zum Zwecke der Rekrutierung aktiv aufrecht erhalten müssen. In der Initialphase, wenn die ersten unbeladenen *Scouts* von einer neuen Futterquelle zurückkehren, werden Nestgenossen über die hoch attraktiven und leichtflüchtigen Rekrutierungskomponenten angelockt. Später übernehmen olfaktorische Reize der Blätter und/oder schwerflüchtige Komponenten des Spurpheromons diese Aufgabe. Weiterhin werden im Gegensatz zu Jaffé's Modell hier Spurlege- und Spurfolgeverhalten durch unterschiedliche Komponenten des Spurpheromons gesteuert. Die Anwesenheit volatiler Komponenten veranlasst die Tiere einer Spur zu folgen, wohingegen die Anwesenheit hoher Konzentrationen schwerflüchtiger Spursubstanzen eine Einstellung des Spurlegeverhaltens zur Folge hat. Die hier angesprochenen Verhaltensweisen werden sicherlich noch von vielen weiteren Faktoren modifiziert, wie z.B. Qualität und Bekanntheitsgrad des Blattmaterials, Ernährungslage der Kolonie oder der Entfernung zwischen Futterquelle und Nest bzw. Haupterntestrasse. Dieses Modell sollte durch weitere Experimente auf seine Anwendbarkeit hin überprüft und gegebenenfalls ausgebaut werden.

Kapitel **3**

**Die Rolle von
Rückkopplungsmechanismen
bei der Aufrechterhaltung
der Rekrutierung**



Zusammenfassung

Die Kundschafterinnen von Blattschneiderameisen tragen ihre Ladungen an neu entdeckten Futterquellen nur bis zur nächsten Erntestrasse und übergeben sie dort gewöhnlich an Nestgenossen. Wir konnten nachweisen, dass dieses Verhalten nicht nur der Intensivierung der Rekrutierung in diesem Bereich dient, sondern auch einen Rückkopplungsmechanismus beinhaltet, der den Kundschafterinnen erlaubt die Qualität der gefundenen Futterquelle zu beurteilen und dementsprechend mit der Aufrechterhaltung oder dem Abbruch der Rekrutierung zu reagieren. Mit Hilfe der Bildung von Subkolonien und dem Einsatz eines Fungizids ist es uns gelungen die Akzeptanz für eine bestimmte Pflanzenart in einem Teil einer Kolonie auszuschalten, während die Nestgenossen des anderen Teils diese Nahrungsressource immer noch akzeptierten. Indem wir beladene *Scouts* aus dem unbehandelten Teil der Kolonie mit Arbeiterinnen

aus der manipulierten Kolonie konfrontierten und die anschließende Reaktion der Kundschafterinnen auf die plötzlich veränderte Akzeptanz der Nestgenossen gegenüber der mitgebrachten Ladung beobachteten, konnten wir den Einfluss der Kolonie auf die Rekrutierungs- und Sammelaktivität einzelner Tiere abschätzen. Eine schlechte Akzeptanz in der Kolonie gegenüber der neuen Nahrungsressource führte zu deutlich mehr Tieren, die ihre *Scout*-Aktivität einstellten bzw. diese nur mit niedriger Intensität fortführten. Als proximaler Mechanismus kommt sehr wahrscheinlich die Anzahl an Bissen, die ein *Scout* während eines Stopps von Nestgenossen in seine Ladung erhält, in Frage. Mit dieser Art der „Qualitätskontrolle“ wird verhindert, dass die Kolonie Pflanzenarten erntet, die von den Tieren nicht *a priori* als ungeeignet erkannt werden können.

3.1 Einleitung

Die Rekrutierung zu Nahrungsressourcen, insbesondere zu neu entdeckten Futterquellen, ist ein wichtiger Bestandteil der Furagieraktivität sozialer Insekten. In den letzten Jahrzehnten konnte gezeigt werden, dass die Intensität mit der Arbeiterinnen ihre Nestgenossen zu den gefundenen Stellen rekrutieren besonders von der Futterqualität beeinflusst wird. So führen viele Ameisenarten, z.B. *Solenopsis geminata* (Hangartner, 1969), *Lasius niger* (Beckers et al., 1993) und *Monomorium pharaonis* (Jackson & Chaline, 2007), mit steigender Zuckerkonzentration in einer angebotenen Futterlösung ein intensiveres Spurlegeverhalten aus. Bei Honigbienen nimmt mit höherem Zuckergehalt im Nektar der Anteil tanzender Tiere und die Tanzintensität zu (z.B. Seeley & Towne, 1992; Waddington & Kirchner, 1992; Seeley et al., 2000; De Marco & Farina 2001). Die Blattschneiderameise *Atta cephalotes* reagiert auf eine erhöhte Blattqualität mit der Erzeugung von vibratorischen Rekrutierungssignalen (Stridulation) während des Schneidens. Wurde das angebotene Blattmaterial zuvor mit Zuckerwasser bestrichen, so stridulierten mehr Tiere. Wurde es hingegen

vorab mit Tannin, einen auf Herbivoren abschreckend wirkenden sekundären Pflanzeninhaltsstoff, behandelt, so sank der Anteil der rekrutierenden Tiere mit zunehmender Konzentration dieses Stoffes in den Blättern (Roces et al., 1993; Roces & Hölldobler, 1996). Aber nicht nur die Qualität, sondern auch die Futtermenge modifiziert das Rekrutierungsverhalten von Ameisen und Bienen. Mailleux et al. (2000) konnten nachweisen, dass bei *Lasius niger* erst dann ein Markierungsverhalten ausgelöst wird, wenn die aufgefundene Menge an Nektar die maximale Kropfladung übersteigt. Auch die Honigbiene *Apis mellifera* verstärkt ihre Tanzintensität, wenn die aufgenommene Futtermenge pro Zeiteinheit steigt, wie Experimente mit verschiedenen Nektarflussraten bei gleichzeitig konstanter Zuckerkonzentration zeigten (Núñez, 1970). Neben der Modulierung der Rekrutierung auf Individuen- (Intensität der Signale) und Gruppenebene (Anteil rekrutierender Tiere) verwenden soziale Insekten zusätzlich spezielle Strategien, um an neu entdeckten Futterquellen die Rekrutierungssignale schnell einsetzen zu können und somit den Informationstransfer zu beschleunigen. So schneiden Blattschneiderameisen in der Initialphase des Furagierprozesses an einer neuen Nahrungsressource erst kleine Fragmente aus (Roces & Núñez 1993; Roces & Hölldobler, 1994), tragen die Blattstückchen nur bis zur nächsten Erntestrasse (Hubbell et al., 1980; diese Arbeit Kapitel 2) oder verzichten sogar vollends auf eine Ladung innerhalb der ersten Minuten nach Entdeckung einer neuen Futterquelle (Jaffé & Howse, 1979; Roces & Hölldobler, 1994; diese Arbeit Kapitel 2). Die Arbeiterinnen sparen so Zeit beim Sammeln bzw. beim Abtransport der Nahrung und können folglich schneller die Wege zur Futterquelle mit Spurpheromonen versehen oder auch rascher und ortsspezifisch Futterproben zu Nestgenossen bringen, um so die Rekrutierung anzuheizen.

Trotz der zunehmenden Erkenntnisse auf dem Gebiet der Rekrutierungsmechanismen sozialer Insekten sollte man nicht vergessen, dass Ameisenkolonien und Bienenvölker zeitgleich mehrere Futterquellen ausbeuten und somit Futterqualität eine relative Größe ist. Vergleicht eine Kundschafterin die Qualität der von ihr gefundenen Futterquelle mit den Qualitäten der parallel aufgesuchten Nahrungsressourcen der Kolonie und reguliert dementsprechend ihre Rekrutierungsintensität? Oder verwenden *Scouts* nur lokale Eigenschaften der Futterquelle, wie z.B. die Konzentration von bestimmten Nährstoffen oder die Kapazität, um die Qualität abzuschätzen und mit einer entsprechend „angepassten“ Rekrutierung zu reagieren? Nachdem ein direkter Vergleich der Ressourcen durch den *Scout* als unwahrscheinlich anzusehen ist, verbleibt noch die Möglichkeit eines Informationsaustausches zwischen den Arbeiterinnen um die relative Qualität einer Futterquelle einzuschätzen. Laut Seeley (1995) ist dies für Honigbienen nicht der Fall. Er konnte zeigen, dass die Vorstellung Nektarabnehmerinnen im Stock vergleichen die verschiedenen

eingetragenen Futterqualitäten miteinander, entladen dann bevorzugt die Sammelbienen mit besonders süßem Nektar und geben somit ein positives Feedback an diese Tiere, nicht zutrifft. Vielmehr scheinen die Sammelbienen die Nektarquellen anhand der eigenen Energiebilanz zu bewerten (Seeley et al., 1991). Aber in einem anderen Zusammenhang besitzen die Arbeiterinnen im Stock einen entscheidenden Einfluss auf die Rekrutierungsintensität der Sammelbienen. Furageure reagieren auf den aktuellen Nektareintrag und somit den Ernährungszustand des Stocks mit unterschiedlich starkem Werben für die gerade besuchte Futterquelle. Ist der Futtereintrag der Kolonie hoch, müssen erfolgreiche Sammelbienen länger auf ihre Entladung durch die nun „überbeschäftigten“ Nektarabnehmerinnen warten und führen dann seltener Tänze auf. Finden die Furageure nach der Ankunft in der Kolonie dagegen schnell Nestgenossen, die den gesammelten Nektar übernehmen, dann tanzen sie anschließend mit großer Wahrscheinlichkeit (Seeley, 1986 und 1989; Seeley et al., 1991). Neuere Untersuchungen durch Farina (2000) und De Marco (2006) zeigen, dass neben der Zeit bis zur Entladung auch die Anzahl der Abnehmerinnen während der Entladungsaktionen einen entscheidenden Einfluss auf die Ausführung und Intensität von Schwänzels- bzw. Rundtänzen hat und somit einen möglichen Rückkopplungsmechanismus für die Regulierung der Rekrutierung darstellt. Für Ameisen fehlen solche Feedbackuntersuchungen fast vollständig. Nur für *Camponotus socius* wurde bisher ein Einfluss von Arbeiterinnen im Nest auf die Rekrutierungsintensität heimkehrender *Scouts* gezeigt (Hölldobler, 1971; unveröffentlichte Daten von Hölldobler - zitiert in Hölldobler, 1999). Bei dieser Art werden Rekruten im Nest über ein spezielles „Wackelverhalten“ (*waggle display*), ein schnelles seitliches Hin und Her Bewegen von Kopf und Thorax, aufgefordert einer chemischen Spur zu folgen. In einem Experiment wurde eine Gruppe von *Scout*-Ameisen über mehrere Tage von ihrer Kolonie getrennt und reichlich mit Futter versorgt, während der Rest der Kolonie unter Hungerstress gesetzt wurde. Beim ersten erneuten Kontakt mit ihren hungrigen Nestgenossen würgten die gesättigten *Scouts* zwar ihre gesammelte Nahrung hervor, aber zeigten anschließend kein oder nur ein sehr schwach ausgeprägtes taktiles Rekrutierungsverhalten. Im Gegensatz dazu führten sie beim folgenden Besuch im Nest auf einmal ein sehr lebhaftes Wackelverhalten aus. Dieses Experiment demonstriert sehr eindrucksvoll, dass die Rekrutierungsintensität eines Furageurs auch durch die Reaktion der Nestgenossen auf das dargebotene Futter modifiziert werden kann.

Sowohl bei *Camponotus socius* als auch bei der Honigbiene intensiviert also ein Feedback der Arbeiterinnen, welches erst bei einer schlechten Ernährungslage in der Kolonie entsteht, das Rekrutierungsverhalten von Furageuren. Somit bleibt aber die Frage nach einer Einschätzung der Futterqualität durch eventuelle Rückkopplungsmechanismen immer noch unbeantwortet. Viele

Arbeiten zeigen, dass Kolonien sozialer Insekten in Wahlexperimenten bevorzugt Futterquellen hoher Qualität ausbeuten (für Ameisen z.B.: Beckers et al., 1990; De Biseau et al., 1991; für Bienen z.B.: Seeley, 1986; Seeley et al., 1991). Aber wie kommt dieses Muster zustande wenn angeblich zwischen den Furageuren kein direkter Informationsaustausch über die Qualität der jeweiligen Nahrungsressourcen besteht? Seit Wilson (1962) die Massenrekrutierung bei *Solenopsis saevissima* beschrieben hat, bemühen viele Autoren den Mechanismus der Selbstorganisation um die komplexen Furagiermuster auf Kolonieebene zu erklären (z.B. Bonabeau et al., 1997; Detrain & Deneubourg, 2002, 2006 und 2008). Demnach nutzen die Tiere lokal verfügbare Informationen für ihre Entscheidungen, denen einfache Regeln zugrunde liegen. So z.B. beurteilen Ameisen die Futterqualität nach den vorhandenen Reizen an der Futterquelle (Nährstoffgehalt, Volumen usw.) und legen dementsprechend eine Duftspur. Je attraktiver eine Futterquelle, desto mehr Ameisen entscheiden sich Duftmarkierung zu setzen bzw. je intensiver wird der Weg dorthin markiert, da bei den Tieren durch den besonders starken Reiz, den die hochqualitative Nahrung darstellt, die Auslöseschwelle für ein intensives Rekrutierungsverhalten überschritten wurde. Bei schlechteren Futterqualitäten hingegen wird diese Verhaltensschwelle nur bei wenigen Tieren überschritten und folglich legen auch weniger Arbeiterinnen eine Rekrutierungsspur zu dieser Nahrungsressource. Letztendlich favorisieren die neuen Rekruten den intensiver markierten Weg und so furagiert die Kolonie „automatisch“ bevorzugt an hochqualitativen Futterquellen. Bei Bienen funktioniert die Ausbeutung besonders attraktiver Blütentrachten angeblich sehr ähnlich (Detrain & Deneubourg, 2008). Je qualitativ hochwertiger eine Nektarquelle ist, desto mehr Tiere tanzen bzw. führen besonders lange Tänze für diese Stelle aus und dementsprechend höher ist die Wahrscheinlichkeit, dass untätige Bienen im Stock auf diese Stelle rekrutiert werden. Ein Feedbackmechanismus zwischen Rekrutierer und potentiellen Rekruten bzw. Nahrungsabnehmerinnen, die Erfahrungen mit parallel ausgebeuteten Futterquellen haben, wird in diesen Modellen nicht berücksichtigt. Dagegen weisen andere Autoren darauf hin, dass die einzelnen Arbeiterinnen wesentlich mehr Informationen als bisher angenommen in ihre Verhaltensentscheidungen integrieren (Roces, 2002; Seeley, 2002). Die Bausteine der Selbstorganisation in diesen Systemen sind also bei weitem keine primitiven und starren „Reiz-Reaktion“ Handlungen, sondern vielmehr werden die zugrunde liegenden Entscheidungskriterien laufend durch den Informationsfluss zwischen den Arbeiterinnen modifiziert.

Die Definition der Futterqualität ist bei den Blattschneiderameisen besonders problematisch, da die gesammelte Nahrung nicht nur von ihnen selbst genutzt wird (Littledyke & Cherett, 1976), sondern die Tiere die Blattfragmente auch als Substrat für die Zucht ihres symbiontischen Pilzes verwenden. Blattschneiderameisen ernten ein breites Spektrum an Wirtspflanzen, besitzen aber

durchaus Präferenzen für gewisse Pflanzenarten. So konnten Wirth et al. (2003) zeigen, dass *Atta colombica* im Untersuchungsgebiet nur ca. die Hälfte der sympatrisch vorkommenden Pflanzenarten für die Pilzzucht nutzt. Von diesen 52 Arten wurden wiederum 7 Arten überproportional häufig von den Tieren geerntet. Eine große Zahl von Publikationen beschäftigte sich mit der Beschreibung der Auswahl von Wirtspflanzen sowie der Erklärung der hierfür verantwortlichen chemischen und physikalischen Ursachen. Frühere Arbeiten versuchten immer wieder Nährstoff-, Wasser- und Stickstoffgehalt der Blätter sowie diverse andere Phagostimulantien als Grund für deren Bevorzugung aufzuzeigen (Cherrett & Seaforth, 1968; Howard, 1987). In letzter Zeit hingegen hat man erkannt, dass vielmehr sekundäre Pflanzeninhaltsstoffe eine wichtige Rolle zu spielen scheinen. Die Ameisen vermeiden Blätter, die hohe Konzentrationen an abschreckenden Inhaltsstoffen wie z.B. Tannine besitzen. Des Weiteren gibt es auch eine ganze Reihe von Pflanzen, die erst eingetragen, aber dann nach einigen Stunden bzw. Tagen von den Tieren nicht mehr akzeptiert werden, einen Effekt den man in der Fachliteratur als verzögerte Ablehnung (*delayed rejection*) bezeichnet (Knapp et al., 1990). Viele Pflanzen der Tropen und Subtropen besitzen fungizid wirkende Inhaltsstoffe (Rosenthal & Berenbaum, 1991), die sehr wahrscheinlich von den Ameisen nicht direkt rezipiert werden können. Erst nachdem sie in den Pilzgarten eingebaut wurden und sich negativ auf das Pilzwachstum auswirken, lernen die Tiere diese Pflanzenarten zu vermeiden (Ridley et al., 1996; Herz et al., 2008). Im Gegensatz zu nektarsammelnden Ameisen und Bienen gibt es bei den Blattschneiderameisen also nicht nur hohe und niedrige Futterqualitäten, sondern zusätzlich auch die Kategorie „schädliche“ Futterqualität.

Roces & Núñez (1993) konnten für die Blattschneiderameise *Acromyrmex lundii* zeigen, dass sich Rekruten bei der Einschätzung der Qualität einer Futterquelle unabhängig von den Eigenschaften des Futters auch durch die zuvor überbrachten Informationen des *Scouts* maßgeblich beeinflussen lassen. Wir stellen hier die umgekehrte Frage: Lässt sich ein *Scout* durch das Feedback der Nestgenossen auf die mitgebrachte Futterprobe bei „seiner“ Beurteilung der Futterqualität beeinflussen? Die Frage erscheint besonders im Falle der Blattschneiderameisen gerechtfertigt, da der übermäßige Eintrag von „schädlichem“ Blattmaterial die Pilzzucht und somit die Fitness der Kolonie nachhaltig beeinträchtigen kann. An neu entdeckten Futterquellen transferieren Kundschafterinnen der Blattschneiderameisen gewöhnlich ihre Ladung an andere Arbeiterinnen so bald sie auf eine gut etablierte Erntestrasse stoßen (Hubbell et al., 1980, diese Arbeit Kapitel 2). Dieses Verhalten dient der schnellen Rekrutierung von Nestgenossen, da die *Scouts* so schnell ihre gerade gelegte Spur zu neuen Nahrungsressourcen verstärken können, anstatt erst mit ihrer Ladung den ganzen Weg ins Nest zu laufen. Besonders auffällig ist der hohe Prozentsatz an direkten

Transfers der Ladungen. Solch eine Übergabeaktion kann durchaus einige Zeit in Anspruch nehmen. Ein direktes Ablegen der Blattfragmente würde bestimmt rascher vonstattengehen und somit dem eben genannten adaptiven Wert der Entladung im Kreuzungsbereich stärker unterstützen. Es stellt sich also die Frage, weshalb die *Scouts* auffällig häufig diese Interaktionen durchführen. Erhält der *Scout* in der Initialphase des Rekrutierungsprozesses Informationen über die Qualität der gefundenen Futterquelle? Um diese Frage zu beantworten, fütterten wir einen Teil einer *Acromyrmex ambiguus* Kolonie mit Ligusterblättern, die zuvor mit einem Fungizid behandelt wurden, so dass diese Pflanzenart von den Arbeiterinnen dieser Subkolonie nicht mehr akzeptiert wurde. In der folgenden Versuchsreihe schickten wir dann mit Liguster beladene Kundschafterinnen aus dem unbehandelten Teil der Kolonie in die manipulierte Subkolonie und beobachteten das anschließende Rekrutierungs- und Sammelverhalten dieser Tiere, die plötzlich mit einer veränderten Akzeptanz gegenüber ihrer Ladung konfrontiert waren. In diesem Kapitel überprüfen wir die Existenz eines Rückkopplungsmechanismus, der die Kundschafterameisen dazu bewegt bei mangelnder Akzeptanz der Nestgenossen gegenüber dem von ihnen geernteten Pflanzenmaterial ihre Rekrutierungsanstrengungen für die neu gefundene Futterquelle zu reduzieren bzw. sogar einzustellen.

3.2 Material und Methoden

3.2.1 Versuchstiere und Tierhaltung

Bei den Versuchstieren handelte es sich um Blattschneiderameisen der Art *Acromyrmex ambiguus*, deren natürliches Verbreitungsgebiet sich von der Mitte Argentiniens bis in den Süden Paraguays bzw. über Uruguay bis in den Süden Brasiliens erstreckt (Gonçalves, 1961; Zolessi & Gonzáles, 1978; Fowler, 1985; Farji-Brener, 1994). Für die Versuchsreihen wurde eine Kolonie verwendet, die als Gründungskolonie im Januar 2005 in Aguas Dulces, Uruguay, eingesammelt und anschließend nach Deutschland überführt wurde. Die Experimente wurden im August und September 2007 durchgeführt. Die Kolonie besaß zum Zeitpunkt der Datenerhebung schätzungsweise einige 10.000 Arbeiterinnen.

Die Laborkolonie war in einem künstlichen Nest, bestehend aus insgesamt neun Plexiglas®-Behältern, untergebracht und besaß ca. 7 Liter Pilzgarten zur Zeit der Versuche. Der Aufbau des Nests entspricht dem schon beschriebenen Aufbau für die *Acromyrmex lundii* Nester in Kapitel 2 (siehe 2.2.1) und wird daher hier nicht weiter erörtert. Vor und während der Versuche wurde die Kolonie mit Brombeerblättern (*Rubus fruticosus*) gefüttert. Zusätzlich wurden den Kolonien täglich Wasser und eine Honig-Wasser Mixtur angeboten.

Die Kolonie befand sich gewöhnlich in einer speziellen Klimakammer (12h Licht / 12h Dunkel; 25°C; 55% Luftfeuchtigkeit). Für die Versuchsdurchführungen wurden sie diesen Standardbedingungen entzogen und in einem Arbeitsraum aufgebaut. Während der Experimente herrschten dort Temperaturen zwischen 23 und 28°C, die Luftfeuchtigkeit schwankte zwischen 30 und 49%. Der Standortwechsel und die damit verbundenen Temperatur- und Luftfeuchtigkeitsschwankungen während der Versuchsreihen hatten keinen erkennbaren Einfluss auf die Furagieraktivität von *Acromyrmex ambiguus*.

3.2.2 Anlegen der Subkolonien und Manipulation mit Cycloheximid

Drei Tage vor Beginn der Versuchsreihen wurde die Mutterkolonie in drei gleich große Subkolonien unterteilt, die jeweils aus einem Behälter mit ca. 2,5 Liter Pilzgarten, einem Futter- und einem Abfallkasten bestanden. Alle drei Subkolonien besaßen ungefähr die gleiche Individuenstärke und werden im Folgenden als *Scout*-, Kontroll- und manipulierte Subkolonie bezeichnet. *Scout*- und

Kontroll-Subkolonie wurden zwei Tage nach der Trennung mit jeweils 100 aus unbehandelten Liguster (*Ligustrum vulgare*) ausgestanzten Blattscheiben (\varnothing 6mm) gefüttert. Die manipulierte Subkolonie hingegen erhielt an diesem Tag 100 Ligusterscheiben, die zuvor mit einem Fungizid (Cycloheximid) infiltriert wurden.

Hierzu wurde eine wässrige Cycloheximidlösung (Sigma-Aldrich, Deisenhofen, Deutschland, 0,3mg/ml) mittels Druckfiltration in die Ligusterblätter eingebracht (siehe auch Herz et al., 2008). Liguster eignet sich hervorragend für diese Methode, da diese Pflanzenart besonders große, untereinander verbundene Interzellularräume besitzt. Basis und Spitze der Ligusterblätter wurden abgeschnitten um das Eindringen der Lösung zu vereinfachen. Die Blätter wurden in eine mit Cycloheximidlösung halb gefüllte 60ml Spritze gegeben und anschließend wurde die verbleibende Luft mit dem Kolben über die Düse ausgetrieben. Danach wurde die Spritze an der Düse luftdicht verschlossen, der Kolben zurückgezogen und somit ein Unterdruck erzeugt. Durch diesen Unterdruck drang die Flüssigkeit in das Blattgewebe ein und verteilt sich dort. Die Düse wurde kurz geöffnet, um so die Luft, welche aus den Interzellularräumen verdrängt wurde, aus der Spritze zu entfernen. Bei geschlossener Düse wurde anschließend der Kolben in den Zylinder der Spritze gedrückt und somit ein Überdruck erzeugt. Dies führte abermals zu einem Eindringen der Cycloheximidlösung in das Blattgewebe. Die gesamte Prozedur aus alternierendem Anlegen von Unter- und Überdruck wurde 3 bis 5mal wiederholt bis die Blätter vollständig mit Flüssigkeit durchsetzt waren. Eine erfolgreiche Infiltration war an einer Dunkelfärbung der Blätter erkennbar. Aus den durchtränkten Blättern wurden anschließend 100 Blattscheiben mit einem Fahrkartenlocher ausgestanzt.

Cycloheximid kann von den Ameisen nicht direkt detektiert werden (Ridley et al., 1996). Daher trugen die Tiere der manipulierten Subkolonie die angebotenen Blattstücke ein und verbauten sie in ihrem Pilzgarten. Obwohl aufgrund der fungiziden Wirkung des eingetragenen Materials keine sichtbaren Schäden am Pilzgarten feststellbar waren, kam es innerhalb eines Tages zu einer generellen Ablehnung von Ligusterblättern (mit oder ohne Cycloheximid) durch diese Subkolonie, einen Effekt den man in der Fachliteratur als verzögerte Ablehnung (*delayed rejection*) bezeichnet (Knapp et al., 1990). Die Ablehnung dauert gewöhnlich einige Wochen an. Durch die einmalige Fütterung mit Cycloheximid behandelten Ligusterblättern wurde also die Akzeptanz der manipulierten Subkolonie für diese Pflanzenart komplett ausgeschaltet, während die beiden anderen Subkolonien Liguster weiterhin als Nahrungsquelle akzeptierten.

3.2.3 Allgemeiner Versuchsaufbau: Haupterntestrasse und neue Futterquelle

Die Futterbox jeder Subkolonie wurde über eine Rampe an eine 5m lange Holzstrasse (4cm breit), welche auf 14cm hohen Stützen stand, angeschlossen. Am Ende jeder dieser Holzstrassen führte eine zweite Rampe hinunter in einen großen, mit Fluon® (Klüver & Schulz, Hamburg, Deutschland) beschichteten Plastikkasten (30 x 60 x 10cm) (siehe Abb.3.1). Dort wurden noch vor dem Eintreffen der ersten furagierenden Arbeiterinnen reichlich Brombeerblätter (*Rubus fruticosus*) platziert und während der nächsten 2,5 Stunden auch immer wieder nachgelegt.

Schon nach ca. 3min trafen die ersten Ameisen in der großen Furagierarena ein und bereits nach weiteren 10min wurden die ersten Blattfragmente in Richtung Nest abtransportiert. Innerhalb von 20min etablierte sich auf der Holzstrasse ein reger Verkehr in beide Richtungen. Während der Versuchsdauer (2,5h) schwankte sowohl die Anzahl heimkehrender Arbeiterinnen als auch der Anteil der beladenen Tiere nur minimal innerhalb einer Subkolonie. Des Weiteren zeigten Kontroll- und manipulierte Subkolonie das gleiche Verkehrsaufkommen (siehe Tab.3.1). Die Holzstrasse zwischen Nest und großer Furagierarena entsprach hiermit einer etablierten Erntestrasse und wird im Folgenden auch als Haupterntestrasse oder „*main trail*“ bezeichnet. Die am Ende der Haupterntestrasse gelegene Furagierarena stellt eine den Tieren bekannte und durch die Kolonie monopolisierte Futterquelle dar und wird im weiteren Verlauf als erschlossene Futterquelle oder „*main patch*“ betitelt.

Tabelle 3.1: Verkehrsdichte zum Nest und Anteil der beladenen Tiere innerhalb des 2,5stündigen Versuchszeitraums (n=16 für Kontroll-Subkolonie; n=13 für manipulierte Subkolonie)

Subkolonie	Zeitpunkt der Verkehrszählung nach Eintreffen der ersten Ameise am <i>main patch</i>	Gesamtzahl der Tiere in Richtung Nest pro min (MW±SF)	Anteil beladener Tiere in Richtung Nest (MW±SF)
Kontroll-Subkolonie	20 min	65 ± 5	28,8% ± 3,2%
	60 min	104 ± 5	44,9% ± 3,2%
	120 min	92 ± 4	43,9% ± 2,8%
manipulierte Subkolonie	20 min	68 ± 7	25,0% ± 2,2%
	60 min	120 ± 7	40,5% ± 2,2%
	120 min	101 ± 5	41,4% ± 3,2%

In ca. 4m Entfernung zum Nest wurde rechtwinklig zur Haupterntestrasse eine weitere Futterquelle aufgebaut. Diese bestand aus einer 9 x 9cm großen Plattform aus Pappkarton, welche über eine zweiteilige schmale Holzbrücke (1cm breit) erreichbar war. Der erste Teil der schmalen Strasse (20cm lang) war normalerweise nicht permanent mit der Haupterntestrasse verbunden und diente zur Begrenzung des Zugangs (Schleuse), während der zweite Teil (30cm lang) direkt zur Plattform führte. Die ganze Anordnung war, wie die Haupterntestrasse auch, auf 14cm hohen Stützen befestigt (siehe Abb. 3.1). Die Plattform war während der Einzeltierversuche ständig mit 20 Ligusterblattscheiben (*Ligustrum vulgare*) (\varnothing 6mm) bestückt, die zuvor mit einem handelsüblichen Fahrkartenlocher aus Blättern ausgestanzt wurden.

Im Freiland verlassen sogenannte *Scouts* die gut markierten Haupterntestrassen und erkunden das Gelände nach neuen Futterquellen (Fowler & Robinson, 1979; Shepard, 1982). Um möglichst solche Tiere für die Versuche zu verwenden, wurde am Abzweigungspunkt eine Verbreiterung des *main trails* in Form einer kleinen, parallel angeordneten Holzplattform (4x4cm) angebracht. Tiere, welche dieses Areal betraten, mussten sich zuvor vom Hauptverkehrsstrom entfernen und wurden daher als Tiere im *Scout*-Kontext angesehen. Ausgehend von dieser kleinen Holzplattform wurde nun einem einzelnen Tier der Zutritt zur neuen Futterquelle gestattet (siehe 3.2.5). Jede von diesem Tier abtransportierte Blattscheibe wurde sofort ersetzt, so dass die Futterquantität über die Versuchsdauer hinweg konstant blieb. Die Blattfragmente verloren aber nach dem Ausstanzen schnell einen Großteil ihres Wassergehaltes. Um eine gleichbleibende Futterqualität und konstante Fragmentgewicht zu gewährleisten, wurden auch die nicht abtransportierten Blattscheiben regelmäßig durch frisches Pflanzenmaterial ersetzt. Die Mutterkolonie wurde schon einige Wochen vor Beginn der Versuche nicht mit dieser Pflanze gefüttert. Während der Präferenztests und der Einzeltierversuche konnten die Subkolonien nur geringe Mengen Liguster eintragen.

Die Plattform stellte aufgrund ihrer unbekanntem Lage und der (seit längerer Zeit) unbekanntem Futterpflanze eine neue Futterquelle für die Kolonie dar. Die schmale Holzstrasse zu dieser neuen Futterquelle wird im Weiteren auch als „*side trail*“ bezeichnet.

Alle Einzeltierversuche an dieser neuen Futterquelle wurden frühestens 30min nachdem die erste Ladung vom *main patch* abtransportiert wurde durchgeführt. So wurde gewährleistet, dass alle von der Plattform rückkehrenden Ameisen mit der gleichen Verkehrsdichte auf der Haupterntestrasse konfrontiert waren. Weiterhin wurde die Datenaufnahme für jede Subkolonie nach spätestens zweieinhalb Stunden beendet, um so einen eventuellen „Sättigungseffekt“ der Subkolonie auf die Entscheidungen der Tiere bei der Ausbeutung der neuen Futterquelle auszuschließen.

3.2.4 Präferenztests

An jedem Versuchstag wurde vor Beginn der Einzeltierexperimente jeweils ein Präferenztest mit der Kontroll- und der manipulierten Subkolonie durchgeführt, um so die unterschiedliche Vorliebe der beiden Subkolonie gegenüber Liguster nachzuweisen. Zu diesem Zweck wurde in 30cm Entfernung zur erschlossenen Futterquelle eine Holzplattform (10x10cm) direkt seitlich neben dem *main trail* positioniert. Auf dieser Plattform befanden sich je 20 ausgestanzte, unbehandelte Brombeer- und Ligusterfragmente (\varnothing 6mm). Für einen Zeitraum von 10 Minuten hatte die Subkolonie freien Zugang und konnte dort ungehindert foragieren. Jede abtransportierte Blattscheibe wurde gezählt und sofort wieder durch ein neues Fragment der gleichen Pflanzenart ersetzt, so dass über den gesamten Zeitraum konstant 20 Brombeer- und 20 Ligusterscheiben vorhanden waren. Nach 10min wurde die Plattform vom *main trail* getrennt und die Gesamtanzahl der abtransportierten Fragmente der beiden Pflanzenarten in diesem Zeitraum miteinander verglichen. Insgesamt wurde die Kontroll-Subkolonie an 16 Versuchstagen bzw. die manipulierte Subkolonie an 13 Versuchstagen solchen Präferenztests unterzogen. Zusätzlich wurde an den zwei Tagen vor der Fütterung der mit Cycloheximid infiltrierten Ligusterscheiben die Präferenz der beiden Subkolonien getestet.

3.2.5 Einzeltierversuche

Ziel der Einzeltierversuche war es herauszufinden, welchen Einfluss die Akzeptanz der Nestgenossen gegenüber der Ladung des *Scouts* auf dessen Foragierverhalten hat. Zu diesem Zweck wurden die drei Subkolonien an jedem Tag parallel aufgebaut. Die Tiere der Subkolonie begannen zügig auf die großen Erntestrasen zu strömen und an den jeweiligen *main patches* zu foragieren. Die neue Futterquelle wurde zuerst an der *Scout*-Subkolonie aufgebaut und eine einzelne Ameise wurde nun über den *side trail* auf die Plattform geleitet. Tiere, die nicht innerhalb 5min an der neuen Futterquelle eintrafen bzw. die Plattform ohne Ladung verließen, wurden abgesammelt und nicht weiter in der Auswertung berücksichtigt. Nahm die Arbeiterin hingegen eine Ladung auf, dann wurden die Plattform und der gesamte *side trail* rasch an der gleichen Stelle neben der Kontroll- bzw. der manipulierten Subkolonie aufgebaut (siehe Abb. 3.1). Anschließend konnte die Arbeiterin, die im Folgenden auch als *Scout* bezeichnet wird, den *side trail* passieren und wurde dann auf den *main trail* der Kontroll- bzw. der manipulierten Subkolonie übergesetzt. Entfernte sich die Arbeiterin auf der Haupterntestrasse weiter als 250cm vom Abzweigungspunkt zur neuen Futterquelle, dann wurde die

Datenaufnahme für dieses Tier beendet. Erfolgte die Entladung in einer Entfernung kleiner als 250cm und kam die Ameise anschließend innerhalb 10min zurück zum Abzweigungspunkt, wurde sie wieder alleine auf den *side trail* gelassen. Das Tier durfte insgesamt 10 aufeinanderfolgende Besuche an der Futterquelle durchführen, wobei es nach dem ersten Besuch die Plattform auch unbeladen verlassen konnte. Die Datenaufnahme wurde immer dann abgebrochen, wenn sich das Tier mit der Ladung weiter als 250cm vom Abzweigungspunkt zur neuen Futterquelle entfernte oder nach der Entladung innerhalb dieser Markierung nicht binnen von 10min zum Abzweigungspunkt zurückkehrte. Letzteres Zeitkriterium galt auch für Arbeiterinnen, die den *main trail* unbeladen aufsuchten. Nach Beendigung der Datenaufnahme wurde die beobachtete Arbeiterin aus der Kolonie entfernt und der *side trail* samt Plattform erneuert. Die Einzeltierversuche wurden innerhalb eines Versuchstages alternierend an der Kontroll- bzw. der manipulierten Subkolonie durchgeführt. Insgesamt wurden im ganzen Versuchszeitraum 50 *Scout*-Ameisen in die Kontroll-Subkolonie und 50 *Scout*-Ameisen in die manipulierte Subkolonie umgeleitet.

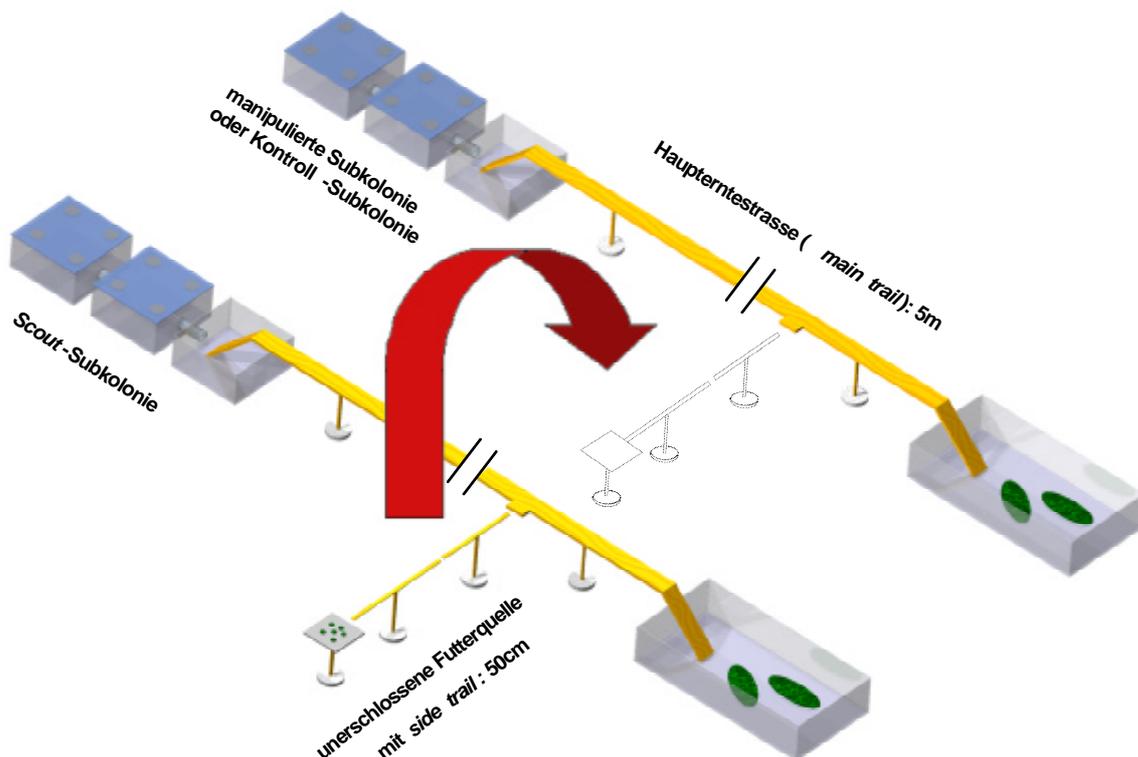


Abb. 3.1: Allgemeiner Versuchsaufbau und Ablauf der Einzeltierversuche. Die parallel angeordneten Subkolonien waren jeweils mit einer 5m langen Hauptertrasse (*main trail*) verbunden, an deren Ende sich eine gut erschlossene Futterquelle befand. Ein Meter vor dieser Nahrungsressource zweigte ein schmalere Weg (*side trail*) zu einer neuen Futterquelle ab. Verließ eine einzeln foragierende Arbeiterin beim ersten Besuch die neue Futterquelle beladen, dann wurde der gesamte *side trail* und die Plattform an der gleichen Stelle der parallel aufgebauten Subkolonie platziert. Die Arbeiterin durfte dort den *main trail* betreten und anschließend für 9 weitere Besuche an der unerschlossenen Futterquelle foragieren.

3.2.6 Gemessene Verhaltensparameter

Alle folgenden Verhaltensparameter wurden für jeden der maximal 10 durchgeführten Besuche an der neuen Futterquelle bzw. auf der Haupterntestrasse erfasst.

Mitnahme von Blattstücken

Beim ersten Besuch an der neuen Futterquelle waren die Tiere gezwungen ein Blattfragment mitzunehmen. Bei allen nachfolgenden Besuchen konnte der *Scout* frei entscheiden ein ausgestanztes Blattfragment abzutransportieren oder unbeladen von der neuen Futterquelle zurückzukehren. Vereinzelt verließen Tiere die Plattform erst unbeladen, machten aber dann noch auf dem *side trail* kehrt, um doch noch eine Blattscheibe aufzunehmen. Hatten die Tiere aber einmal einen bestimmten Punkt auf dem Weg zurück zur Haupterntestrasse unbeladen überschritten (Mitte der Schleuse, 40cm Entfernung zur Plattform, 10cm Entfernung zum *main trail*), dann wurde dies als Entscheidung kein Blattstück mitzunehmen gewertet.

Spurlegeverhalten

Für den Hin- also auch den Rückweg zur neuen Futterquelle wurde das Spurlegeverhalten der Tiere beurteilt und einer der drei folgenden Kategorien zugeordnet: Kein Spurlegeverhalten (die *Scouts* zeigten auf der ganzen Strecke einen angehobenen Gaster, der zu keinem Moment Kontakt mit dem Boden hatte); Spurlegeverhalten (kurzes wiederholtes Aufsetzen des Gasters auf den Untergrund); intensives Spurlegeverhalten (die *Scouts* schleiften fortwährend mit der Gasterspitze über den Boden, siehe auch Abb.2.4 diese Arbeit).

Antennierungsverhalten

Viele *Scouts* zeigten bei Eintreffen auf der Haupterntestrasse kurze, aber intensive taktile Interaktionen mit ihren Nestgenossen, wobei sie mit ihren Antennen in einer sehr schnellen Bewegungsabfolge (meist) auf die Köpfe anderer Arbeiterinnen eintrommelten. Wir zählten immer nur die Anzahl der Antennierungen nach der Entladung des Blattfragments bis zum Verlassen des *main trails*. Traf das Tier unbeladen auf dem *main trail* ein, dann wurden sämtliche Antennierungsereignisse während des gesamten Aufenthalts auf der Erntestrasse gezählt.

Ort der Entladung auf der Haupterntestrasse

Für blatttragende Tiere wurde der Ort der Entladung auf der Haupterntestrasse zentimetergenau bestimmt. Zu diesem Zweck wurden zuvor auf der Haupterntestrasse, ausgehend vom Abzweigungspunkt zu der neuen Futterquelle, mit Bleistift in beide Richtungen alle 5cm Entfernungsmarkierungen aufgetragen. Transportierte eine Ameise ihr Fragment weiter als 250cm wurde dies als ein direkter Abtransport der Ladung ins Nest gewertet und die Datenaufnahme für dieses Tier beendet.

Art der Entladung

Die Entladung konnte prinzipiell auf zwei verschiedene Arten erfolgen. Das Fragment wurde entweder einfach auf den Boden abgelegt oder von einer anderen Arbeiterin übernommen. Häufig waren auch mehrere Tiere an dieser Transferaktion beteiligt. Letztendlich wurden aber nur die Kategorien „Ablage“ oder „direkter Transfer“ gebildet.

Stops und Bisse während des ersten Besuch auf der Entestrasse

Zusätzlich zu den oben aufgeführten Parametern wurde der zeitliche Ablauf des ersten Besuches auf dem *main trail*, der bedingt durch die Versuchsmethodik immer beladen war, genauer gemessen. Zu diesem Zweck verwendeten wir das Computerprogramm „The Observer 2.0“ (Noldus Information Technology, Wageningen, Niederlande). Vor dem Starten des Programms wurde den jeweiligen Ereignissen während des Besuchs auf der Erntestrasse eine bestimmte Taste auf der Computertastatur zugeordnet. Das Programm selbst funktioniert wie eine „intelligente“ Stoppuhr, die nach dem Starten auf die Zehntel Sekunde genau jedes Drücken einer zuvor definierten Taste und somit den Zeitpunkt des jeweiligen Ereignisses erfasst und in eine Log-Datei einträgt. Die von „Observer“ erstellten Zeittabellen wurden in das Tabellenkalkulationsprogramm EXCEL®(Microsoft) importiert und dort weiter ausgewertet. Folgende Ereignisse während des ersten Besuchs wurden erfasst:

- Betreten des *main trails*
- Verlassen des *main trails*
- *Scout* bleibt stehen (länger als 0,5s)
- Arbeiterin beißt in die Ladung des *Scouts* während dieser stehen bleibt
- *Scout* geht weiter
- *Scout* lässt Ladung los

Aus der zeitlichen Abfolge dieser Ereignisse konnten folgende Verhaltensparameter gewonnen werden:

- Zeitpunkt vom Betreten des *main trails* bis zum ersten Stopp
- Anzahl und Dauer der einzelnen Stopps
- Anzahl und genauer Zeitpunkt der Bisse innerhalb eines Stopps
- Dauer bis zum ersten Biss in einem Stopp
- Dauer nach dem letzten Biss bis zur Entladung bzw. Beendigung des Stopps

3.2.7 Statistische Auswertung

Sämtliche exakte Tests nach Fisher (2x2 Kontingenztafel) wurden online berechnet (<http://www.langsrud.com/fisher.htm>; Homepage des norwegischen Statistikers Øyvind Langsrud). Nichtparametrische Tests (Mann-Whitney-U-Test, Kruskal-Wallis-Test) wurden mit Statistica7.1® (StatSoft, Tulsa, Oklahoma) und Regressionsberechnungen mit Sigmaplot10® (Systat Software Inc., San Jose, California) durchgeführt. Soweit nicht anderes angegeben wurde in allen statistischen Tests das Signifikanzniveau auf 0,05 festgelegt.

3.3 Ergebnisse

3.3.1 Präferenz der beiden Subkolonien gegenüber Liguster

Die durchgeführten Präferenztests zeigten, dass die manipulierte Subkolonie bereits 24 Stunden nach der Fütterung mit Cycloheximid behandelten Ligusterblättern dieses Pflanzenmaterial vollständig ablehnte, obwohl diese Pflanzenart an den beiden Tagen vor der Manipulation noch akzeptiert wurde (Abb. 3.2). Innerhalb des Versuchszeitraums wurde von dieser Subkolonie praktisch keine Ligusterscheibe während der Präferenztests eingetragen. Die Kontrollkolonie hingegen akzeptierte Liguster weiterhin problemlos und wies sogar an 5 von 16 Tagen eine Bevorzugung dieser Pflanzenart gegenüber dem Standardfutter Brombeere auf ($p < 0,05$, zweiseitiger exakter Test nach Fisher gegenüber einer 1:1 Verteilung aller eingetragenen Blattscheiben). Die Manipulation erzeugte also zwei Subkolonien, welche eine ganz unterschiedliche Präferenz gegenüber der von der Kundschafterameise mitgebrachten Ladung aufwiesen. Des Weiteren erlaubte die Beständigkeit der Ablehnung von Liguster bei der manipulierten Subkolonie einerseits bzw. die konstant gute Akzeptanz von Liguster in der Kontroll-Subkolonie andererseits die Poolung der Einzeltierversuche, die verteilt über einen längeren Zeitraum (13 bzw. 16 Tage) durchgeführt wurden.

3.3.2 Beständigkeit der Scout-Aktivität an der neu entdeckten Futterquelle

Von den 50 Kundschafterameisen, die beladen in die Kontroll-Subkolonie geleitet wurden, entluden sich 96% der Tiere bei ihrem 1. Besuch auf der Erntestrasse innerhalb der ersten 250cm und kehrten anschließend zur neuen Futterquelle zurück. Nur 2 der 50 Tiere liefen direkt ins Nest. Weitere 12 Tiere gaben ihre *Scout*-Aktivität, also die Entladung im Kreuzungsbereich, zwischen dem 2. und 5. Besuch auf der Erntestrasse auf und liefen bis auf eine Ausnahme, die nach dem Transfer der Ladung nicht innerhalb von 10min zum *side trail* zurückkehrte, direkt ins Nest. Nach dem 5. Besuch auf der Erntestrasse brach keine der verbleibenden *Scout*-Ameisen ihre Rekrutierungsanstrengungen für die neue Futterquelle mehr ab. Insgesamt zeigten 72% der beobachteten Tiere ein über 10 Läufe konstantes Entladungsverhalten im Kreuzungsbereich (siehe Abb. 3.3).

Scouts, die die manipulierte Subkolonie besuchten, entwickelten keine so ausgeprägte Treue gegenüber der neu entdeckten Futterquelle. Hier entluden sich signifikant weniger Kundschafterinnen (52%) beim 1. Besuch auf der Erntestrasse innerhalb der ersten 250cm und

kehrten zur Plattform zurück ($p < 0,01$, zweiseitiger exakter Test nach Fisher). In den folgenden Furagierunden gaben weitere 12 Ameisen ihre *Scout*-Verhalten auf und trugen ihre Ladungen ins Nest. Letztendlich zeigten nur 28% der in die manipulierte Subkolonie umgeleiteten *Scouts* ein über 10 Besuche beständiges Entladungsverhalten im Kreuzungsbereich (siehe Abb. 3.3).

Versuchstag	-2	-1	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Kontroll-Subkolonie	63	65		36	68	57	46	40	57	72	60	68	106	89	84	111	105	58	63
manipulierte Subkolonie	54	57		30	41	52	70	54	49	31	71	37	30	54	51	37			

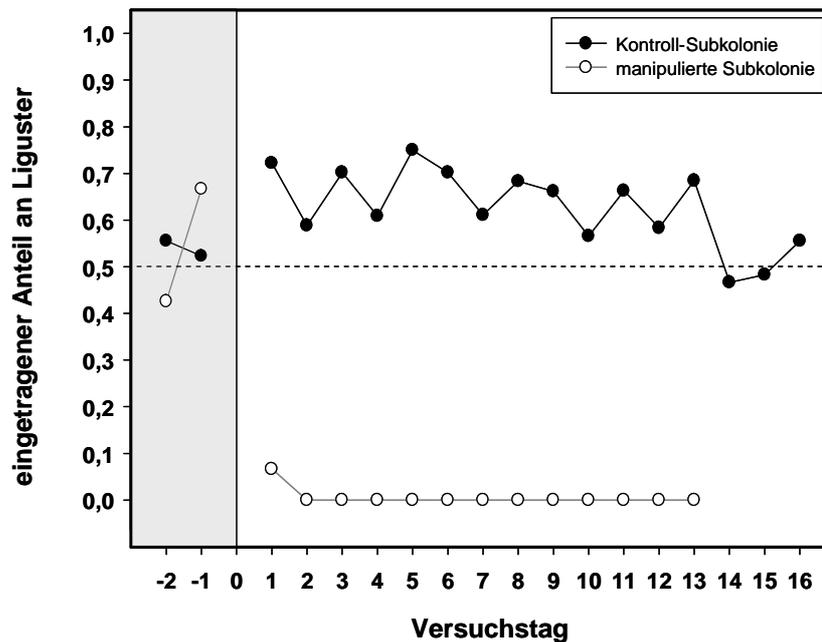


Abb. 3.2: Präferenz der Kontroll- bzw. der manipultierten Subkolonie gegenüber Ligusterscheiben in täglichen Wahltests während des Versuchszeitraums. An Tag 0 wurden der manipultierten Subkolonie 100 mit Cycloheximid behandelte Ligusterscheiben bzw. der Kontroll-Subkolonie 100 unbehandelte Ligusterscheiben verabreicht. Die Präferenz der Subkolonien an den beiden Tagen vor dieser Zufütterung ist grau unterlegt. Die gestrichelte Linie steht für eine ausgeglichene Präferenz zwischen den beiden angebotenen Pflanzensorten (Liguster und Brombeere).

Tabelle oben: Gesamtanzahl der Blattscheiben (Liguster und Brombeere), die die jeweilige Subkolonie während des 10minütigen Wahltests eingetragen hat.

Der Anteil der Tiere, der erst nach mehreren Besuchen auf der Erntestrasse das Blattfragment ins Nest trug, erschien bei der manipultierten Subkolonie leicht höher (46% von 26 Tieren gegenüber 25% von 48 Tieren bei der Kontroll-Subkolonie), war aber nicht signifikant unterschiedlich gegenüber der Kontroll-Subkolonie ($p = 0,07$, zweiseitiger exakter Test nach Fisher), wobei dies sicherlich auf die niedrige Stichprobengröße zurückzuführen war. Der Zeitraum, indem diese Tiere ihre Entladungstätigkeit im Kreuzungsbereich abbrachen war sehr ähnlich (zwischen dem 2. und 5.

Besuch in der Kontroll-Subkolonie und zwischen dem 3. und 7. Besuch in der manipulierten Subkolonie). Der Unterschied zwischen den beiden Versuchsgruppen bestand also vor allem in der deutlich höheren Anzahl an Tieren, die schon beim ersten Besuch in der manipulierten Subkolonie keine Entladungsaktionen im Kreuzungsbereich zeigten.

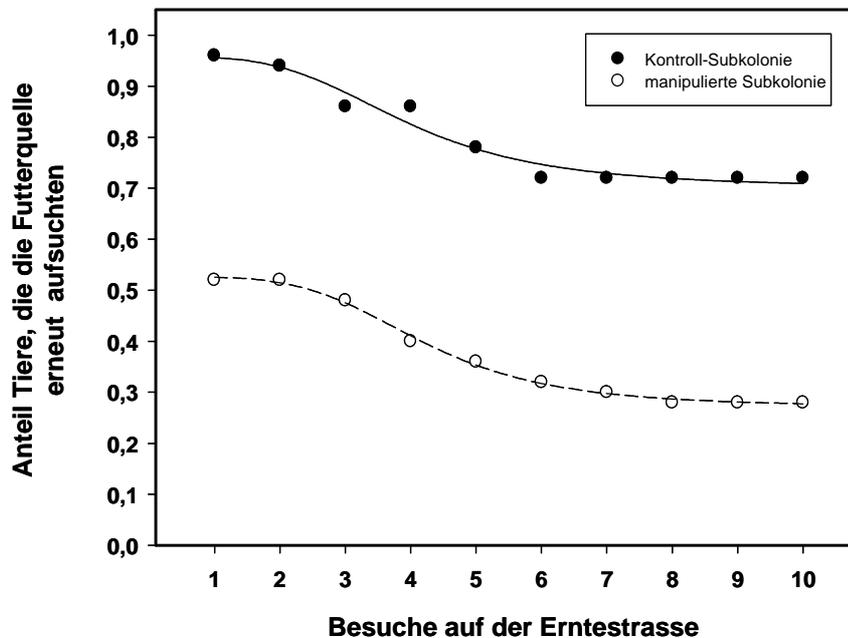


Abb. 3.3: Anteil der Tiere, die die neu entdeckte Futterquelle wieder aufsuchten in Abhängigkeit der absolvierten Besuche auf der Erntestrasse. Bezugsgröße (100%) für jeden Besuch sind die ursprünglich 50 Arbeiterinnen, die beim 1. Besuch auf der Erntestrasse eintrafen. Beide Datenreihen können signifikant ($p < 0,001$) durch eine logistische Kurve mit 4 Faktoren beschrieben werden (Kontroll-Subkolonie: $y = 0,701 + 0,257 / (1 + (x/3,934)^{3,614})$, $r^2 = 0,96$; manipulierte Subkolonie: $y = 0,271 + 0,255 / (1 + (x/4,188)^{4,177})$, $r^2 = 0,99$).

3.3.3 Blattmitnahme

Ab dem 2. Besuch an der Futterquelle konnten die Tiere frei entscheiden eine Blattscheibe mitzunehmen oder die Plattform unbeladen zu verlassen. Es zeigte sich, dass die *Scouts* der Kontroll-Subkolonie in den ersten Besuchen an der neu entdeckte Futterquelle vermehrt von dort ohne Ladung zurückkehrten (Abb. 3.4 A). So waren es knapp ein Viertel der beobachteten Tiere beim 2. Besuch und immer noch 15% der *Scouts* beim 3. Besuch. Erst ab dem 5. Besuch verließen die Kundschafterinnen die Futterquelle fast immer mit einem Blattfragment. Um auszuschließen, dass dieser Effekt alleine auf den Tieren beruhte, die zwischen dem 2. und 5. Besuch ihr *Scout*-Verhalten aufgaben, wurden in einer zweiten Analyse nur solche Tiere zur Auswertung herangezogen, die alle 10 Besuche an der Futterquelle absolvierten (siehe Abb. 3.4 B). Auch hier zeigte sich das gleiche

Muster: ein Teil der Tiere machte sich während der ersten Besuche auf der Plattform unbeladen auf den Heimweg. Eine ähnliche Tendenz konnte man auch bei den Kundschafterinnen der manipulierten Subkolonien sehen, obwohl dort die Streuung der Daten aufgrund der wesentlich geringeren Stichprobengröße (nur 26 der 50 Tiere kamen nach dem 1. Besuch auf der Erntestrasse zur Futterquelle zurück) größer ist und daher kein identischer Zusammenhang wie bei der Kontroll-Subkolonie zu finden war ($p=0,25$; $r^2=0,18$, für Regressionskurve mit exponentiellen Anstieg bis zu einem Maximum (100%)).

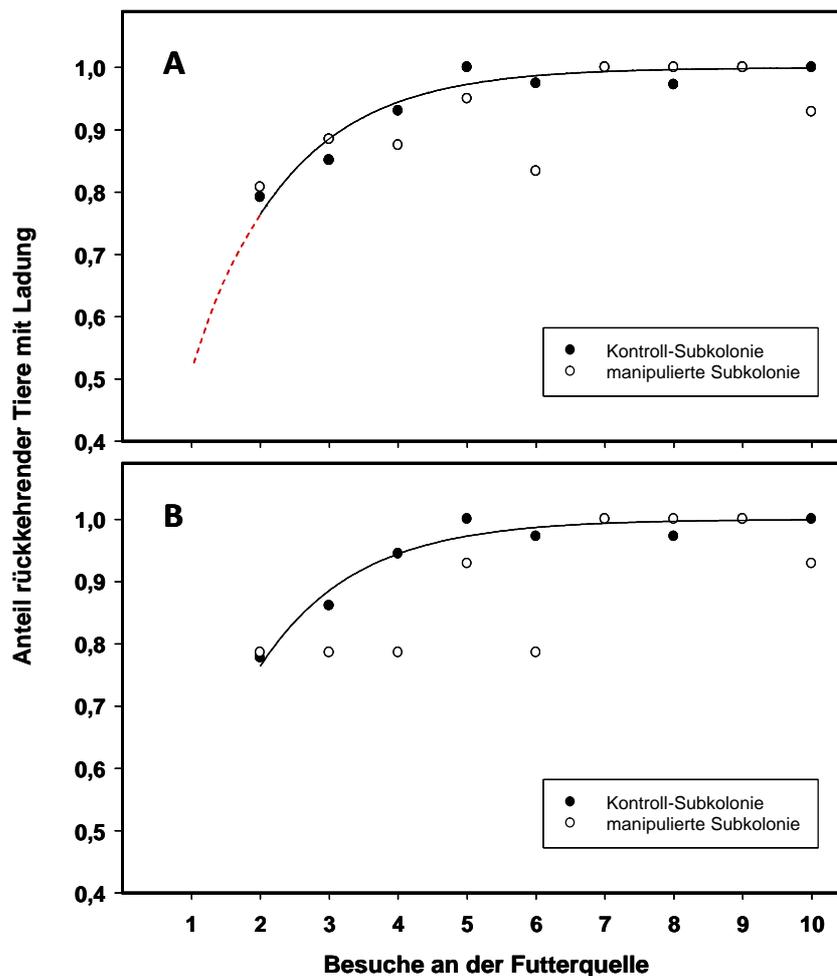


Abb. 3.4: Anteil der Tiere, die die neu entdeckte Futterquelle beladen verließen in Abhängigkeit der absolvierten Besuche. Da die Tiere beim ersten Besuch gezwungen waren ein Blattfragment mitzunehmen, ist dieser Datenpunkt hier nicht aufgeführt. Bezugsgröße (100%) ist jeweils die Anzahl der Tiere, die diesen Besuch noch durchführten. Die Datenreihe der Kontroll-Subkolonie kann jeweils durch eine Kurve mit exponentiellen Anstieg bis zu einem Maximum (100%) beschrieben werden. Die rot gestrichelte Linie entspricht dem extrapolierten Kurvenverlauf bis zum ersten Besuch.

A: Daten sämtlicher Tiere, unabhängig wie viele Besuche sie an der Futterquelle ausgeführt haben.

Kontroll-Subkolonie: $y = 1 - 0,485^x$; $r^2 = 0,92$; $p < 0,0001$; $n = 36$ bis 48 / manipulierte Subkolonie: $n = 14$ bis 26

B: Daten der Tiere, die wirklich 10 Besuche an der neuen Futterquelle ausgeführt haben.

Kontroll-Subkolonie: $y = 1 - 0,485^x$; $r^2 = 0,95$; $p < 0,0001$; $n = 36$ / manipulierte Subkolonie: $n = 14$

Da die Ameisen beim 1. Besuch an der neuen Futterquelle gezwungen waren ein Blattfragment mitzunehmen, kann über die allgemeine Blattmitnahmebereitschaft zu diesem Zeitpunkt keine direkte Aussage getroffen werden. Die Extrapolierung der hoch signifikanten Regressionskurve ($y = 1 - 0,485^x$) ergab einen Wert von 51,5% unbeladenen Tieren für den 1. Besuch an der neuen Futterquelle. Dieser Wert kann aber nur dann als zutreffende Vorhersage für alle *Scout*-Ameisen angesehen werden, wenn Tiere, die die Futterquelle beim 1. Besuch unbeladen verlassen, eine ähnliche Dynamik der Blattmitnahmebereitschaft in späteren Besuchen zeigen, wie Tiere, die die Futterquelle beim 1. Besuch beladen verlassen.

3.3.4 Unterschiedliche Entladungstypen auf der Erntestrasse

Nach Eintreffen auf der Haupterntestrasse zeigten viele Kundschafterameisen ein auffälliges Verhalten. Sie bewegten sich mit ihrer Ladung mäanderförmig auf dem *main trail* fort und hielten dann fast immer nach kurzer Strecke abrupt an. So gleich scharten sich Nestgenossen um sie und tasteten die mitgebrachte Ladung mit ihren Antennen ab (Abb. 3.5). Im Folgenden konnte es dann zu zwei unterschiedlichen Entladungsszenarien kommen. Entweder bissen einige der Nestgenossen in das Blattfragment und zerrten daran, woraufhin der *Scout* von seiner Ladung abließ und die Blattscheibe so direkt von einer anderen Ameise übernommen wurde (direkter Transfer oder Übergabe), oder die Kundschafterameise legte das Blattfragment ohne zuvor erfolgte Bisse auf den Boden (Ablage).

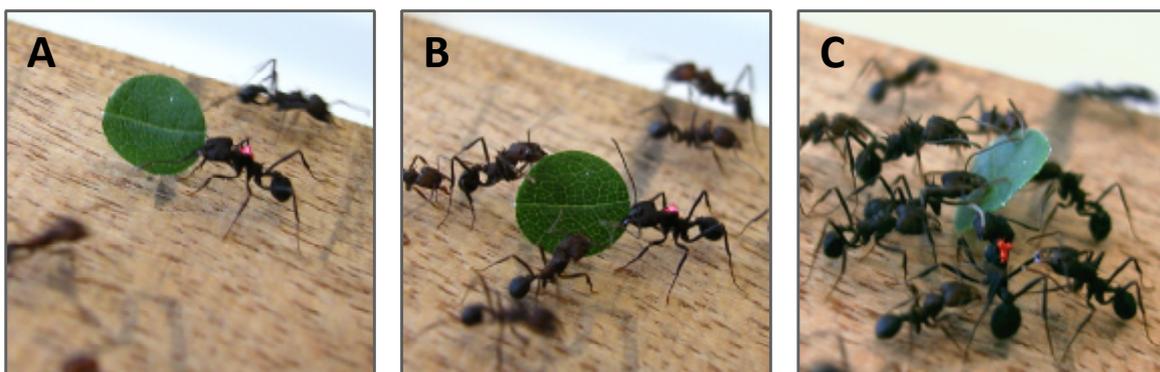


Abb. 3.5: Typischer Ablauf einer Entladungsaktion eines *Scouts* kurz nach dem Eintreffen auf der Haupterntestrasse (hier in 5cm Entfernung zur Abzweigung zur neuen Futterquelle). (A) Das Tier bewegt sich mit seiner Ladung mäanderförmig auf dem *main trail* fort. (B) Die Kundschafterameise bleibt stehen und erste Arbeiterinnen nähern sich der präsentierten Ladung. (C) In der Folge scharen sich rasch immer mehr Nestgenossen um den *Scout* und beißen und zerran an der Ladung, bis die Kundschafterameise diese loslässt.

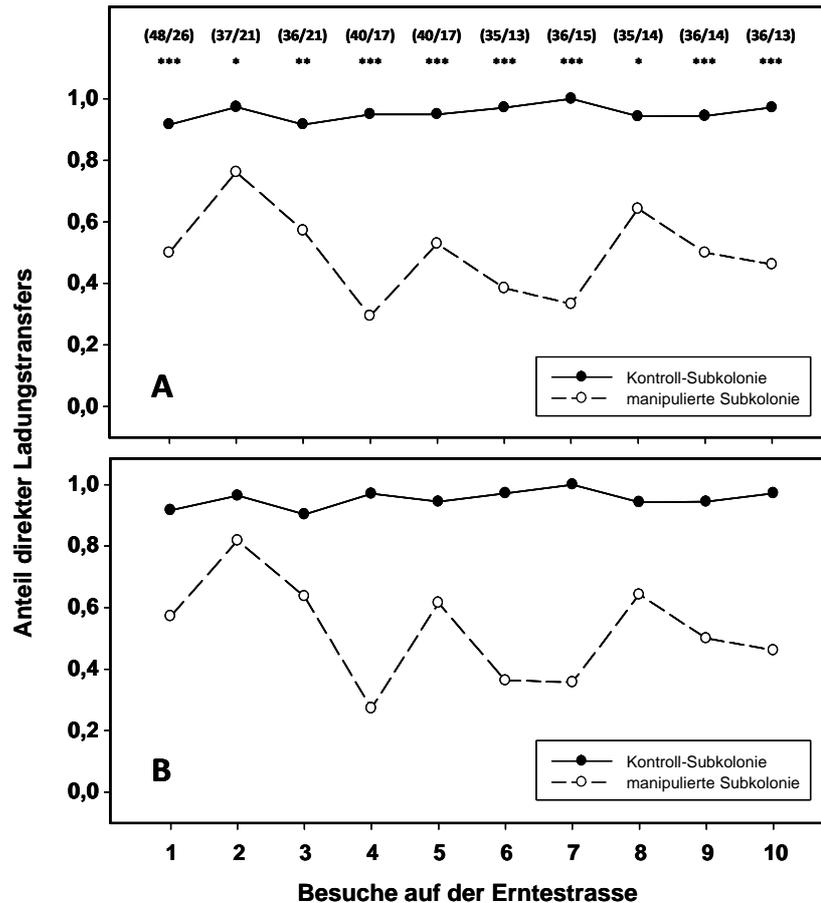


Abb. 3.6: Anteil der Tiere, die ihre Ladung bei der Ankunft auf der Haupterntestrasse direkt an Nestgenossen übergaben. Bezugsgröße (100%) ist jeweils die Anzahl der beladenen Tiere, die diesen Besuch noch durchführten.

A: Daten sämtlicher Tiere, unabhängig wie viele Besuche sie an der Futterquelle ausgeführt haben.

* $p < 0,05$, ** $p < 0,01$, *** $p < 0,001$ (paarweise zweiseitiger exakter Test nach Fisher für jeden Besuch). Die Zahlen in Klammern geben die jeweilig zugrundeliegende Stichprobengröße wieder (Kontroll-Subkolonie/manipulierte Subkolonie).

B: Daten der Tiere, die wirklich 10 Besuche an der neuen Futterquelle ausgeführt haben.

Kontroll-Subkolonie: $n = 28$ bis 36 ; manipulierte Subkolonie: $n = 11$ bis 14

In der Kontroll-Subkolonie wurden die Ladungen fast immer direkt übergeben (92-100%), unabhängig um welchen Besuch es sich dabei handelte. In der manipulierten Kolonie hingegen transferierten die *Scout*-Ameisen ihr Blattfragment in jedem Besuch signifikant weniger oft an andere Arbeiterinnen (Abb. 3.6 A). Stattdessen wurden die Ligusterscheiben vermehrt abgelegt. Dieser Unterschied beruhte aber nicht auf den Tieren, die ihre *Scout*-Aktivität abbrachen, sondern war in gleicher Ausprägung auch bei den Tieren zu finden, die alle 10 Besuche auf der Erntestrasse ausführten (Abb. 3.6 B). Ein Zusammenhang zwischen der Häufigkeit der direkten Transfers im Kreuzungsbereich und der Anzahl der bereits durchgeführten Besuche konnte bei beiden Versuchsgruppen nicht festgestellt werden.

3.3.5 Rekrutierungsverhalten

Häufig zeigten die zurückkehrenden *Scouts* auf der Haupterntestrasse kurze, aber intensive taktile Interaktionen mit ihren Nestgenossen, wobei sie mit ihren Antennen in einer sehr schnellen Bewegungsabfolge (meist) auf die Köpfe anderer Arbeiterinnen eintrommelten. Solche Antennierungen sind sehr wahrscheinlich Rekrutierungssignale (Hölldobler, 1999). Während der ersten 5 Besuche antennierten 60 bis 68% der Kundschafterameisen, die in die Kontroll-Subkolonie zurückkehrten, danach sank dieser Anteil kontinuierlich auf ca. 31% ab (Abb. 3.7 A). In der manipulierten Subkolonie zeigten die *Scout*-Ameisen mit zunehmender Besuchsanzahl die gleiche

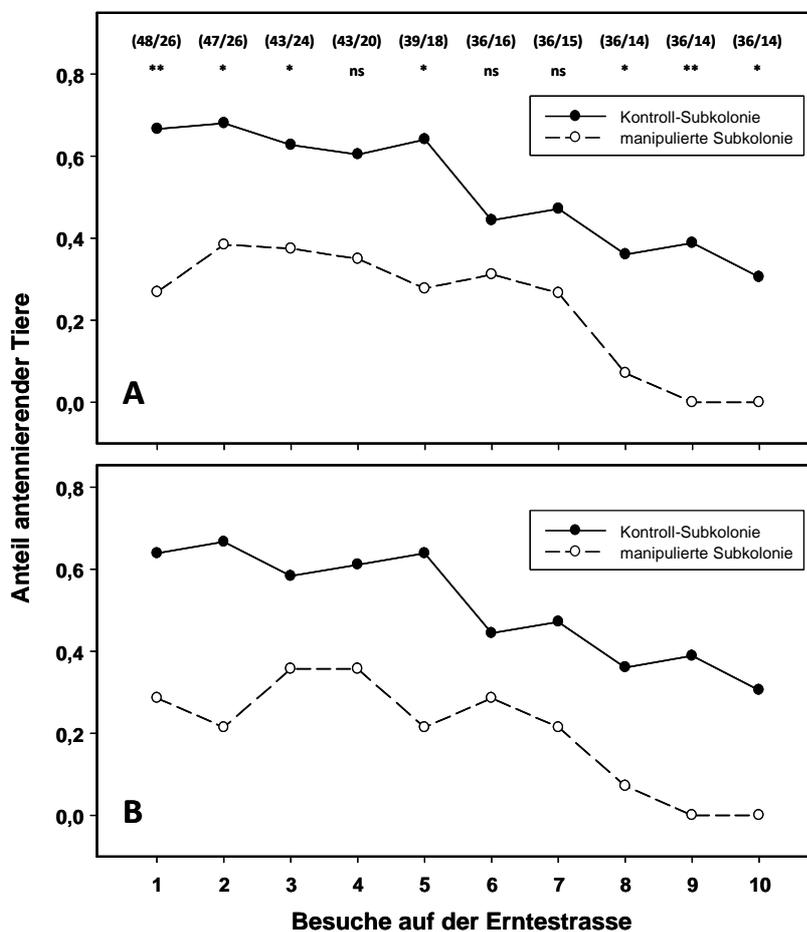


Abb. 3.7: Anteil der Tiere, die auf der Erntestrasse Antennierungsverhalten zeigten in Abhängigkeit der absolvierten Besuche. Bezugsgröße (100%) ist jeweils die Anzahl der Tiere, die diesen Besuch noch durchführten.

A: Daten sämtlicher Tiere, unabhängig wie viele Besuche sie an der Futterquelle ausgeführt haben.
 ns=nicht signifikant, * $p < 0,05$, ** $p < 0,01$ (paarweise einseitiger exakter Test nach Fisher für jeden Besuch). Die Zahlen in Klammern geben die jeweilig zugrundeliegende Stichprobengröße wieder (Kontroll-Subkolonie/manipulierte Subkolonie).

B: Daten der Tiere, die wirklich 10 Besuche an der neuen Futterquelle ausgeführt haben.
 Kontroll-Subkolonie: $n=36$; manipulierte Subkolonie: $n=14$

Dynamik, aber allgemein führten sie diese Rekrutierungssignale wesentlich seltener aus. In den ersten 7 Besuchen antennierten nur 26 bis 38% der Tiere, danach sank dieser Anteil rapide auf 0% ab. Da aufgrund der schlechteren Akzeptanz der mitgebrachten Ligusterblätter in der manipulierten Subkolonie dort keine erhöhte Rekrutierung zu erwarten war, wurde der Unterschied zwischen den beiden Gruppen mit einem einseitigen Test statistisch überprüft. Dieser zeigte, dass in der manipulierten Subkolonie in 7 von 10 Besuchen tatsächlich signifikant weniger Tiere diese Rekrutierungssignale ausführten (Abb. 3.7). Einen tendenziellen Unterschied zwischen den beiden Gruppen (nicht signifikant aufgrund der sehr kleinen Stichprobengröße für die manipulierte Subkolonie) sowie ein Zusammenhang mit der Anzahl der durchgeführten Besuche waren auch bei den Tieren zu finden, die 10mal hintereinander an der neu entdeckten Futterquelle furagierten. Somit kann ausgeschlossen werden, dass die entdeckte zeitliche Dynamik alleine auf jene Tiere zurückzuführen ist, die ihr Entladungsverhalten zwischen dem 2. und 7. Lauf aufgaben. Im Durchschnitt führten die meisten Tiere bei ihren Besuchen auf der Erntestrasse zwischen 1 und 3 solcher Antennierungsaktionen aus, seltener 4 bis 5 taktile Rekrutierungssignale. Auf eine weiterführende analytische Auswertung der Anzahl der Antennierungen wurde hier aber verzichtet, da die Stichprobengröße der Tiere der manipulierten Subkolonie stets sehr klein und somit nicht aussagekräftig genug war.

Fast alle beobachteten Tiere zeigten sowohl auf dem Hin- als auch auf dem Rückweg zur bzw. von der neu entdeckten Futterquelle Spurlegeverhalten. In der Kontroll-Subkolonie markierten bei jedem Besuch zwischen 97 und 100% der Tiere den *side trail* auf dem Weg zur Plattform und 75-100% der Kundschafterinnen auf dem Weg zurück zur Haupterntestrasse. In der manipulierten Subkolonie waren es zwischen 86 und 100% der *Scout*-Ameisen auf dem Hinweg und zwischen 64 und 100% der beobachteten Tiere auf dem Rückweg von der Nahrungsressource. Weder ein Unterschied zwischen den beiden Versuchsgruppen noch eine Dynamik über die Anzahl der absolvierten Besuche konnte gefunden werden. Die Tiere legten also nahezu immer eine Spur, aber es fanden sich deutliche Unterschiede in der Intensität, mit der sie dieses Verhalten ausführten. Tiere in der Kontroll-Subkolonie schleiften auf dem Weg zur Futterquelle fast bei jedem Lauf ihren Gaster über den Boden, was von uns als intensives Markierungsverhalten definiert wurde. Bei Kundschafterinnen in der manipulierten Subkolonie war diese Art des Spurlegeverhalten signifikant seltener zu sehen (siehe Abb. 3.8 A). Hier zeigten nur ca. 75% der Tiere während der ersten drei Besuche ein Gasterschleifen und danach sank dieser Anteil sogar stetig auf letztendlich 42% im 10. Besuch. Ein Vergleich mit jenen Tieren, die alle 10 Besuche an der neu entdeckten Futterquelle absolvierten, zeigte erneut, dass es sich nicht um einen Effekt handelte, der auf die abbrechenden

Tiere zwischen dem 2. und 7. Besuch zurückzuführen war (siehe Abb. 3.8 B). Der Anteil intensiv spurlegender Tiere auf dem Weg zur Erntestrasse war statistisch für beide Gruppen bei jedem Besuch gleich (Abb. 3.9 A), obwohl mehr *Scouts* der Kontroll-Subkolonie dazu tendierten, ein intensives Spurlegeverhalten zu zeigen. Interessanterweise stieg der Anteil dieser Tiere in beiden Gruppen vom 1. auf den 2. Besuch erst sprunghaft an (ca. 45% → ca. 75%) und nahm danach kontinuierlich bis zum 10. Besuch ab (ca. 30%). Ein fast identisches Bild ergab die Analyse der Tiere, die alle 10 Besuche an der Futterquelle absolvierten (Abb. 3.9 B)

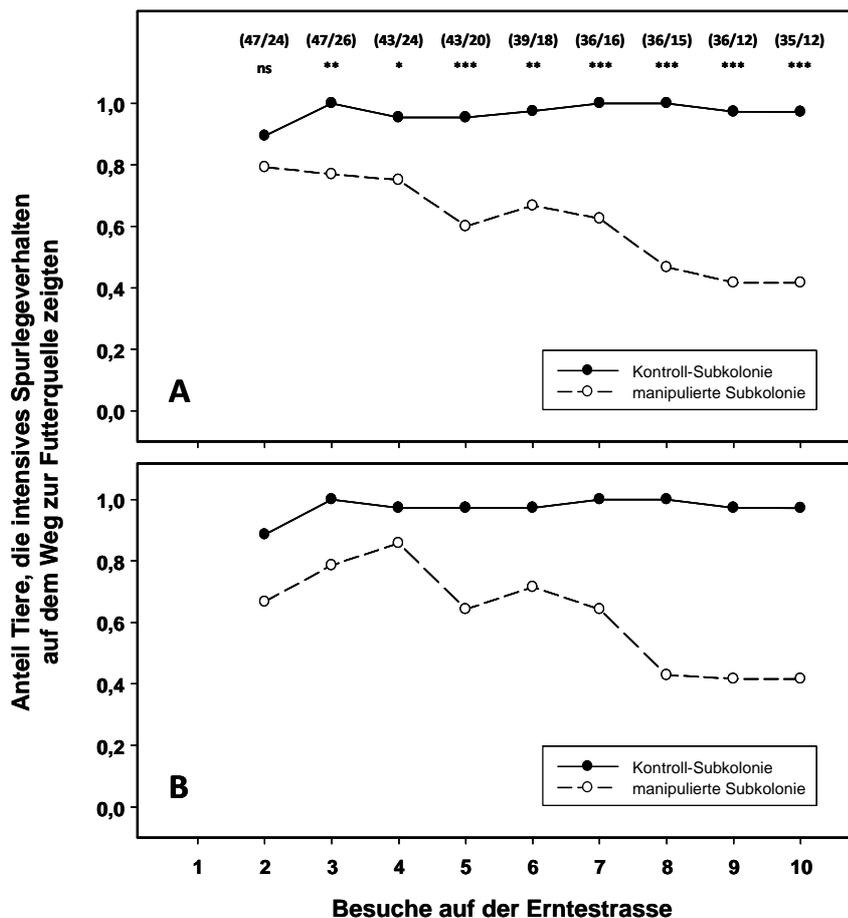


Abb. 3.8: Anteil der Tiere, die nach Verlassen der Erntestrasse auf dem Weg zur neuen Futterquelle intensives Spurlegeverhalten (Gasterschleifen) zeigten in Abhängigkeit der absolvierten Besuche. Bezugsgröße (100%) ist jeweils die Anzahl der spurlegenden Tiere, die diesen Besuch noch durchführten. Auf dem Hinweg zum ersten Besuch an der neuen Futterquelle zeigte kein Tier ein Spurlegeverhalten.

A: Daten sämtlicher Tiere, unabhängig wie viele Besuche sie an der Futterquelle ausgeführt haben.

ns=nicht signifikant, * $p < 0,05$, ** $p < 0,01$, *** $p < 0,001$ (paarweise einseitiger exakter Test nach Fisher für jeden Besuch).

Die Zahlen in Klammern geben die jeweilig zugrundeliegende Stichprobengröße wieder (Kontroll-Subkolonie/manipulierte Subkolonie).

B: Daten der Tiere, die wirklich 10 Besuche an der neuen Futterquelle ausgeführt haben.

Kontroll-Subkolonie: $n = 35$ bis 36 ; manipulierte Subkolonie: $n = 12$ bis 14

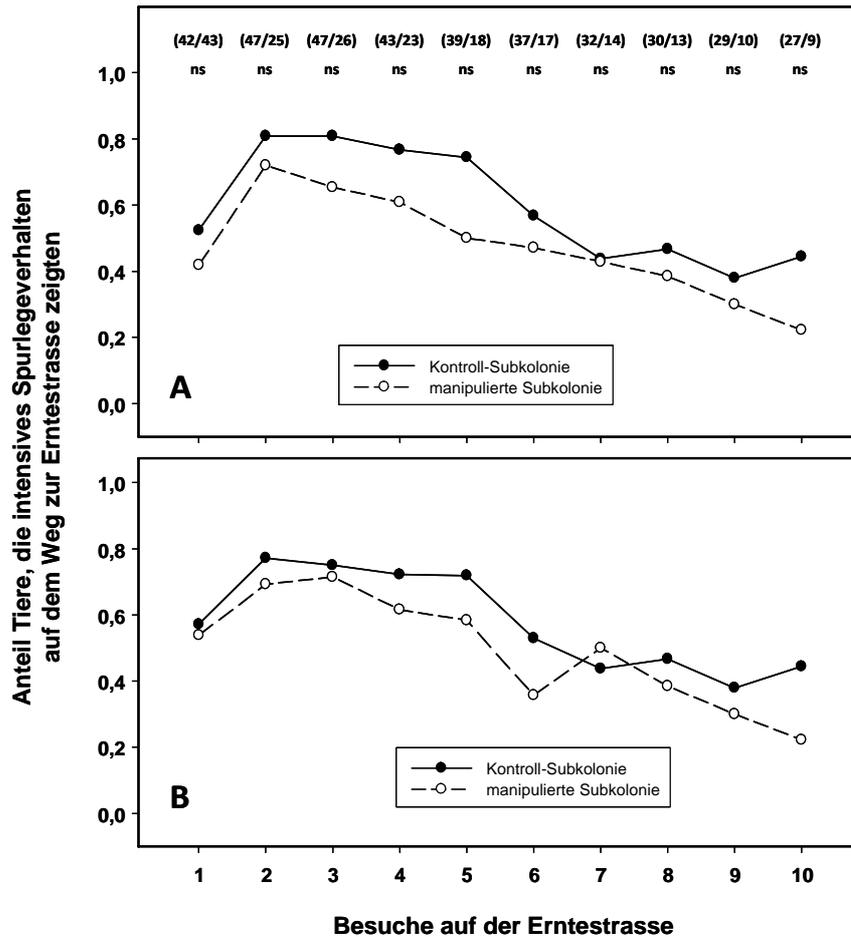


Abb. 3.9: Anteil der Tiere, die nach Verlassen der Futterquelle auf dem Weg zur Erntestrasse intensives Spurlegeverhalten (Gasterschleifen) zeigten in Abhängigkeit der absolvierten Besuche. Bezugsgröße (100%) ist jeweils die Anzahl der spurlegenden Tiere, die diesen Besuch noch durchführten.

- A:** Daten sämtlicher Tiere, unabhängig wie viele Besuche sie an der Futterquelle ausgeführt haben.
 ns=nicht signifikant (paarweise einseitiger exakter Test nach Fisher für jeden Besuch).
 Die Zahlen in Klammern geben die jeweilig zugrundeliegende Stichprobengröße wieder (Kontroll-Subkolonie/manipulierte Subkolonie).
- B:** Daten der Tiere, die wirklich 10 Besuche an der neuen Futterquelle ausgeführt haben.
 Kontroll-Subkolonie: n=27 bis 36; manipulierte Subkolonie: n=9 bis 14

Zusammengefasst kann man sagen, dass das Rekrutierungsverhalten der Kundschafterinnen, die in die Kontroll-Subkolonie umgeleitet wurden, stärker ausgeprägt war als das der *Scouts*, welche die manipulierte Kolonie besuchten. Ferner nahm in beiden Gruppen die Intensität des Rekrutierungsverhaltens mit zunehmender Anzahl der absolvierten Besuche auf der Erntestrasse allmählich ab. Einzige Ausnahme bildete das Spurlegeverhalten auf dem Weg zur Futterquelle, welches von den Kundschafter-Ameisen der Kontroll-Subkolonie über die 10 Besuche hinweg fast immer intensiv ausgeführt wurde.

3.3.6 Struktur der Stopps beim ersten Besuch auf der Erntestrasse

Einer der auffälligsten Verhaltensweisen, die die beladenen *Scouts* nach der Ankunft auf der Erntestrasse ausführten, waren die abrupten Stopps. Jeder Entladungsaktion ging ein solches Anhalten der Kundschafterameise voraus und sogar Tiere, die letztendlich ins Nest liefen, zeigten kurzzeitige Stopps. Der beträchtliche Anteil an Tieren in der manipulierten Subkolonie, welcher schon beim ersten Besuch auf der Erntestrasse kein Entladungsverhalten zeigte, veranlasste uns die Anzahl und Struktur der Stopps in diesem Besuch näher zu analysieren und nach einer Erklärung für den großen Unterschied in der *Scout*-Aktivität zwischen den beiden Versuchsgruppen zu suchen.

<i>Furageur</i> Gruppe	Entladung in Kontroll-Subkolonie	keine Entladung in Kontroll-Subkolonie	Entladung in manipulierter Subkolonie	keine Entladung in manipulierter Subkolonie
Stichprobengröße	48	2	26	24
Anteil Tiere, die Stopps ausführten	100%	0%	100%	92% *

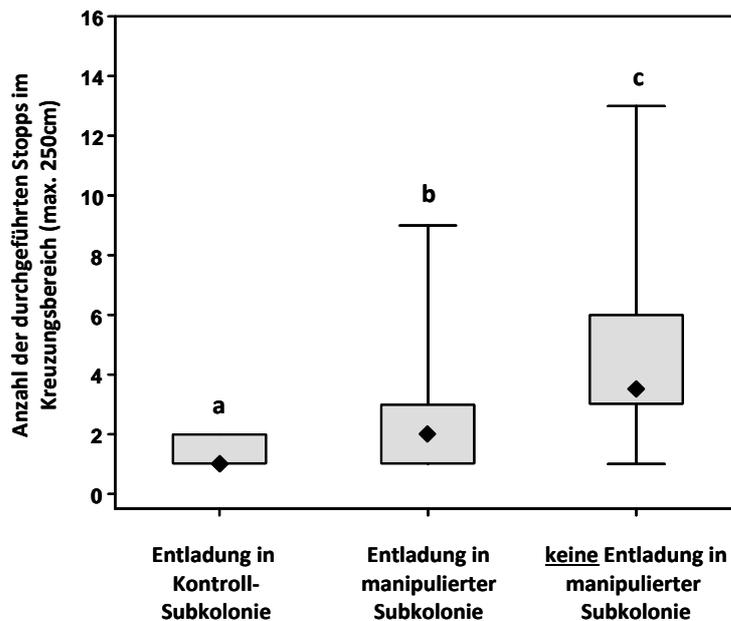


Abb. 3.10: Durchschnittliche Anzahl der durchgeführten Stopps während des ersten Besuchs auf der Erntestrasse für Tiere, die sich in der manipulierten bzw. der Kontroll-Kolonie im Kreuzungsbereich entluden. Des Weiteren ist die mittlere Anzahl der durchgeführten Stopps im Kreuzungsbereich (max. 250cm Entfernung zum Abzweigungspunkt zur neuen Futterquelle) für Tiere, die ihre Ladung beim ersten Besuch ins Nest trugen, aufgeführt. Datenreihen mit unterschiedlichen Buchstaben unterscheiden sich signifikant voneinander (Kruskal-Wallis-Test: $H_{(2,96)}=47,47$; $p < 0,001$; Post hoc: multiple Vergleiche für mittlerer Ränge). Rauten sind Mediane, Boxen sind Interquartilsabstände, Whisker sind Min-Max Bereiche. $n_{Ent.Kont.}=48$, $n_{Ent.Man.}=26$, $n_{k.Ent.Man.}=22$

Tabelle: Anteil der Tiere, die überhaupt Stopps im Kreuzungsbereich durchgeführt haben. Tiere, die sich bei Eintreffen auf der Erntestrasse entluden, haben zwangsläufig einen Stopp durchgeführt. Es gab einen signifikanten Unterschied zwischen den Gruppen, die ihre Ladung in der manipulierten bzw. in der Kontroll-Subkolonie ins Nest trugen (* $p < 0,05$, zweiseitiger exakter Test nach Fisher).

Furageur Gruppe	Entladung in Kontroll-Subkolonie	Entladung in manipulierter Subkolonie	keine Entladung in manipulierter Subkolonie
Stichprobengröße	48	26	22
Anteil Tiere, die vor dem Entladungsstopp bzw. dem Verlassen des Kreuzungsbereichs Stopps ohne Bisse hatten	17% ***	69% **	100%

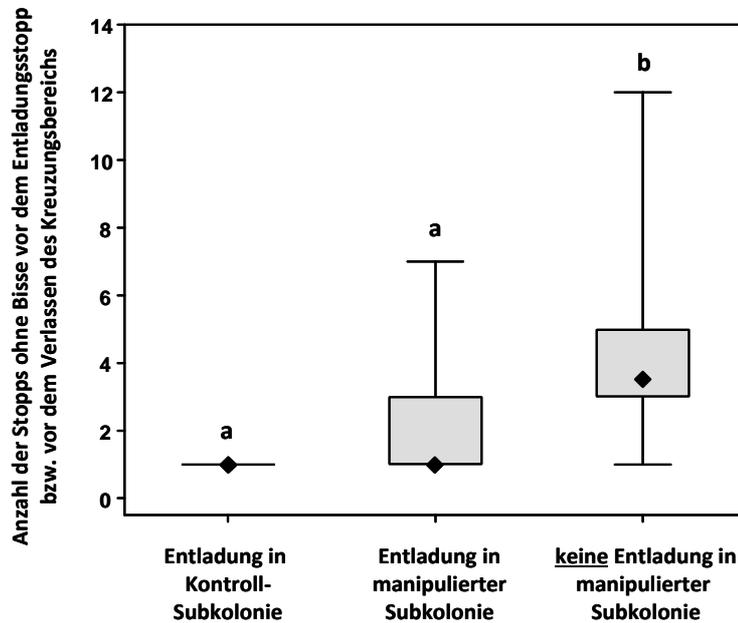


Abb. 3.11: Durchschnittliche Anzahl der durchgeführten Stopps ohne Bisse vor dem Entladungsstopp bzw. vor dem Verlassen des Kreuzungsbereichs während des ersten Besuchs auf der Erntestrasse. Datenreihen mit unterschiedlichen Buchstaben unterscheiden sich signifikant voneinander (Kruskal-Wallis-Test: $H_{(2,48)}=25,02$; $p < 0,001$; Post hoc: multiple Vergleiche für mittlerer Ränge). Rauten sind Mediane, Boxen sind Interquartilsabstände, Whisker sind Min-Max Bereiche. $n_{Ent.Kont.}=8$, $n_{Ent.Man.}=18$, $n_{k.Ent.Man.}=22$

Tabelle: Anteil der Tiere, die überhaupt vor dem Entladungsstopp bzw. dem Verlassen des Kreuzungsbereichs Stopps ohne Bisse hatten. Es gibt signifikante Unterschiede zwischen allen Gruppen (** $p < 0,01$, *** $p < 0,001$, paarweise zweiseitiger exakter Test nach Fisher mit klassischer Bonferroni-Korrektur: $\alpha=0,0167$).

Jedes Tier der beiden Subkolonien, das sich auf den ersten 250cm der Erntestrasse entlud, führte einen Stopp aus, wobei die Kundschafterinnen der manipulierten Subkolonie durchschnittlich 1 bis 2 Stopps mehr zeigten (signifikanter Unterschied, siehe Abb. 3.10). Aber auch fast alle Tiere, die in der manipulierten Kolonie letztendlich mit ihrer Ladung ins Nest liefen, vollführten Stopps bevor sie die 250cm Marke überquerten. Zudem führten sie signifikant mehr Stopps als ihre Nestgenossen aus, die sich im Kreuzungsbereich entluden. Dieser Unterschied überrascht im ersten Moment nicht zu sehr, da sie auch stets über eine Strecke von 250cm beobachtet wurden, während sich die Tiere der beiden anderen Kategorien meistens innerhalb der ersten 60cm entluden. Im Gegensatz hierzu hielten die beiden Tiere, die in der Kontrollkolonie ins Nest liefen, kein einziges Mal innerhalb der Beobachtungsstrecke an.

Grundsätzlich konnte man zwischen Stopps, in denen andere Nestgenossen in die Ladung des *Scouts* bisßen, und Stopps, in denen keine solchen Aktionen erfolgten, unterscheiden. Es stellte sich die Frage, wie oft zusätzliche Stopps ohne Bisse vor dem Entladungsstopp bei den beiden Versuchsgruppen zu finden waren. Bei Tieren, welche die Kontroll-Subkolonie besuchten, konnten nur selten solche Stopps (bei 17% der *Scouts*) beobachtet werden, und in diesen wenigen Fällen gab es generell auch nur einen Stopp, in dem die Kundschafterinnen keine Bisse in ihre Ladungen erhielten. In der manipulierten Subkolonie ging im Mittel ebenfalls nur ein Stopp ohne Biss dem eigentlichen Entladungsstopp voraus, aber hier war dies bei signifikant mehr Tieren zu beobachten (69%). Bei den Ameisen, die ihre Ladung in der manipulierten Kolonie ins Nest trugen und zuvor Stopps in der 250cm Beobachtungszone zeigten, war immer mindestens 1 Stopp ohne Bisse vorhanden, im Durchschnitt hielten sie sogar 3 bis 5 mal an ohne dabei einen Biss in ihre Ladung zu bekommen (siehe Abb. 3.11). Allgemein kann man sagen, dass Tiere, die in der manipulierten Kolonie beim ersten Besuch die 250cm Marke überquerten, zuvor mehrmals anhielten, ohne dass dabei aber ein Nestgenosse an der Ladung zerrte.

Der erste Stopp fand bei allen Tieren ca. 14 bis 22 Sekunden nach Betreten der Erntestrasse statt. Es wurden keine Unterschiede zwischen den *Scouts* der beiden Subkolonien, die sich im Kreuzungsbereich entluden, und den Tieren in der manipulierten Subkolonie, die ihre Ladung ins Nest trugen, bezüglich dieses Aspektes gefunden (siehe Abb.3.12).

Anhand der bisher gewonnenen Daten stellten wir die Hypothese auf, dass Stopps von allen Tieren ausgeführt werden, aber eine Entladung nur dann erfolgt, wenn anderen Arbeiterinnen in die Ladung des wartenden *Scouts* beißen. Erfolgen keine Bisse, dann setzt der Scout seinen Weg entweder direkt ins Nest fort oder hält erneut an um Abnehmerinnen zu finden. Trifft diese Hypothese zu, dann sollte man bei Tieren, die vor ihrer Entladung bereits mehrere Stopps durchgeführt hatten, eine größere Entfernung zwischen dem Ort der Entladung und dem Abzweigungspunkt zur neuen Futterquelle erwarten. Und in der Tat hatte die Gesamtzahl der Stopps eines Tieres in beiden Subkolonien einen signifikanten Einfluss auf die zurückgelegte Distanz bis zur Entladung. Je mehr Stopps eine Kundschafterin vor der Entladung ausführte, desto weiter entfernt vom *side trail* fand letztendlich der Transfer bzw. die Ablage des Blattfragments statt (Abb. 3.13).

Wie bereits erwähnt zeigten signifikant mehr Tiere der Kontroll-Subkolonie eine direkte Ladungsübergabe während des Entladungsstopps im ersten Besuch als Kundschafterinnen der manipulierten Subkolonie (92% versus 50%, siehe Abb. 3.6 A). Zusätzlich erhielten die *Scouts* der

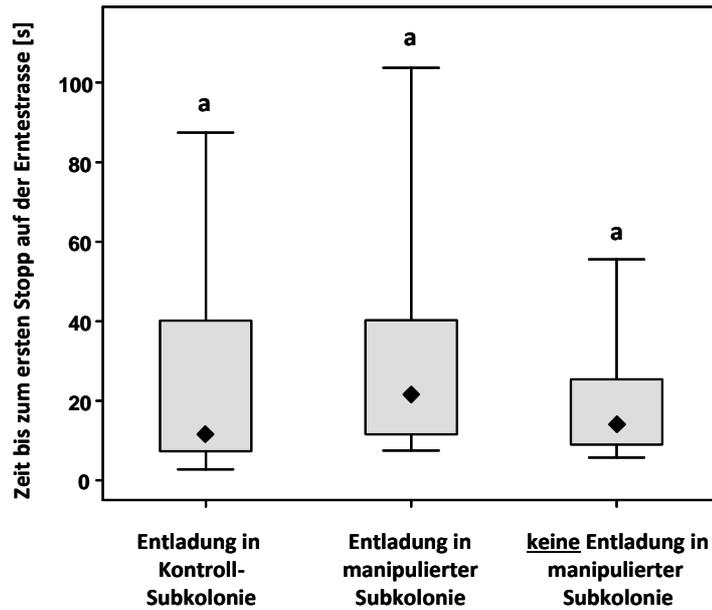


Abb. 3.12: Durchschnittliche Zeit bis zum ersten Stopp auf der Erntestrasse. Die Messung begann bei Eintreffen auf der Erntestrasse ($t=0s$). Datenreihen mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht signifikant voneinander (Kruskal-Wallis-Test: $H_{(2,96)}=2,36$; $p=0,31$). Rauten sind Mediane, Boxen sind Interquartilsabstände, Whisker sind Min-Max Bereiche.

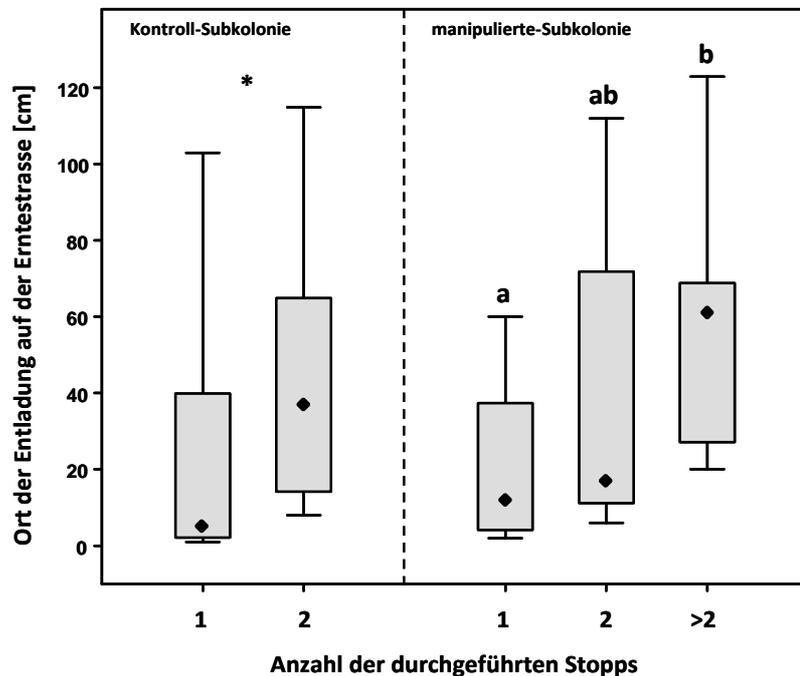


Abb. 3.13: Durchschnittliche Entfernung zwischen dem Ort des Entladungsstopps auf der Erntestrasse und dem Abzweigungspunkt zur neuen Futterquelle in Abhängigkeit der durchgeführten Stopps (>2 entspricht zwischen 3 und 9 Stopps). Rauten sind Mediane, Boxen sind Interquartilsabstände, Whisker sind Min-Max Bereiche. Kontroll-Subkolonie: * $p<0,05$ (Mann-Whitney U-Test: $U=120,5$, $n_1=35$, $n_2=13$). Manipulierte Subkolonie: Datenreihen mit unterschiedlichen Buchstaben unterscheiden sich signifikant voneinander (Kruskal-Wallis-Test: $H_{(2,26)}=6,26$; $p<0,05$; Post hoc: multiple Vergleiche für mittlerer Ränge, $n_1=8$, $n_2=11$, $n_{>2}=7$).

Kontroll-Subkolonie, die ihre Ladung im Kreuzungsbereich an Nestgenossen übergaben, durchschnittlich 3mal so viele Bisse im Entladungsstopp wie Tiere, die eine Blattscheibe in der manipulierten Kolonie transferierten (Abb. 3.14).

Eine genauere Analyse der verschiedenen Entladungsstopparten zeigte, dass Tiere, die ihre Ladung im ersten Stopp einfach ablegten, nur ca. 1,8 bis 2,5 Sekunden anhielten (siehe Abb. 3.15). Im Gegensatz hierzu warteten Tiere, die zuvor schon mindestens einen Stopp ohne erfolgreiche Entladung hatten, fast 6 Sekunden bis sie das Blatt ablegten. Dies geschah aber nur in der manipulierten Kolonie. *Scouts* der Kontroll-Subkolonie, die ihre Ladung transferierten, erhielten die ersten Bisse in ihre Ladung bereits durchschnittlich 1 bis 2 Sekunden nachdem sie anhielten. In der manipulierten Subkolonie mussten die Kundschafterinnen im Mittel 7 Sekunden auf einen ersten Biss in die präsentierte Blattscheibe warten. Alle Kundschafterinnen ließen ihre Blattfragmente im Entladungsstopp 2 bis 3,5 Sekunden nach dem letzten Biss los und beendeten somit den Stopp.

Wie sahen im Gegensatz hierzu solche Stopps aus, die nicht zur Entladung geführt hatten? In der Kontroll-Subkolonie waren diese Stopps nur selten zu finden. Entweder sie beinhalteten keinen Biss und dauerten dann ca. 2,6 Sekunden, oder nur eine Arbeiterin biss nach ca. 2 Sekunden ins Blattfragment und der *Scout* setzte seinen Weg nach weiteren 2,8 Sekunden wieder fort (Abb. 3.16). In der manipulierten Subkolonie war fast jeder Stopp, der nicht zur Entladung führte, ein Stopp ohne Bisse. Sie dauerten in der Regel ca. 2,8 Sekunden an, egal ob sie von Tieren durchgeführt wurden, die

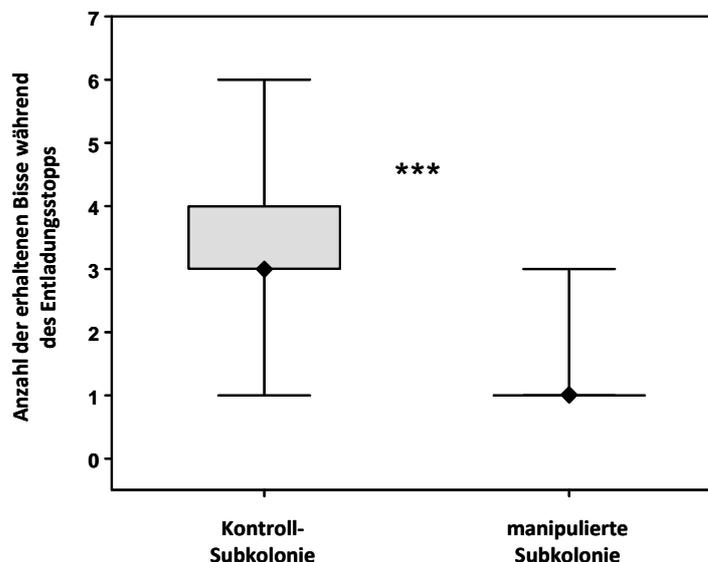


Abb. 3.14: Durchschnittliche Anzahl der erhaltenen Bisse in das Blattfragment während des Entladungsstopps. Es besteht ein signifikanter Unterschied zwischen den beiden Gruppen (***) $p < 0,001$, Mann-Whitney U-Test, $U=29$, $n_{\text{kont.}}=44$, $n_{\text{man.}}=13$). Rauten sind Mediane, Boxen sind Interquartilsabstände, Whisker sind Min-Max Bereiche.

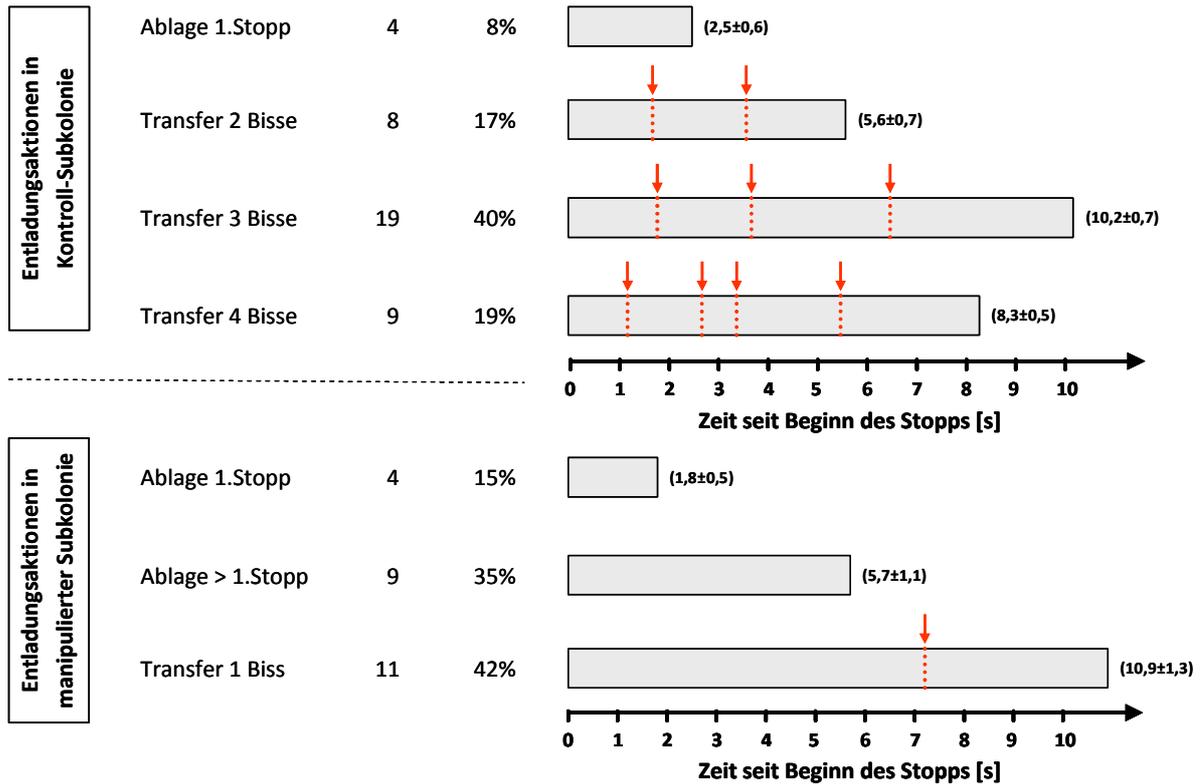


Abb. 3.15: Zeitlicher Ablauf der verschiedenen Entladungsstopparten während des ersten Besuchs in der Kontroll- bzw. manipulierten Subkolonie. In der Kontroll-Subkolonie wurde das Blattfragment entweder im ersten Stopp ohne Interaktionen mit Nestgenossen einfach abgelegt (Ablage 1.Stopp) oder direkt an andere Arbeiterinnen übergeben, wobei meistens 2, 3 oder 4 Bisse der Nestgenossen in die Ladung auftraten. 8 der 48 Tiere (16%), die sich im Kreuzungsbereich entluden, erhielten entweder weniger als 2 oder mehr als 4 Bisse, die jeweilige Stichprobengröße war aber zu gering um eine sinnvolle Darstellung zu gewährleisten. In der manipulierten Subkolonie wurde das Blattfragment entweder direkt im ersten Stopp oder nachdem 1 bis 3 Stopp ohne Entladung vorausgegangen waren abgelegt (Ablage 1.Stopp, Ablage > 1.Stopp). Fast alle direkten Transfers beinhalteten nur einen Biss. Die beiden Ausnahmen mit 2 bzw. 3 Bissen sind hier nicht aufgeführt (8% der Entladungsaktionen). Die Zahlen auf der linken Seite geben die Stichprobengröße bzw. den Anteil dieser Entladungsart an allen Entladungen im Kreuzungsbereich an (n=48 für Kontroll-Subkolonie und n=26 für manipulierte Subkolonie). Die Zahlen in Klammern auf der rechten Seite geben die mittlere Zeitdauer der jeweiligen Entladungsaktion an (MW±SF). Die roten Pfeile kennzeichnen die Zeitpunkte von Bissereignissen (MW).

später doch noch ihre Ladung im Kreuzungsbereich abgaben bzw. ablegten, oder von Tieren, die letztendlich ins Nest liefen.

Welches Szenario ergibt sich zusammenfassend für den ersten Besuch auf der Erntestrasse? Alle von der Futterquelle zurückkehrenden Tiere führten kurz nach Erreichen des *main trails* ihren ersten Stopp aus. Die meisten Scouts in der Kontroll-Subkolonie erhielten dann zahlreiche Bisse in ihre Ladung und transferierten diese nach einigen Sekunden direkt an ihre Nestgenossen. Nur ca. ein Drittel der Tiere erhielt in ihrem ersten Stopp keine oder wenige Bisse und lief daraufhin weiter bis sie ihr Blattfragment in einem zweiten Stopp übergaben. Tiere, die in die manipulierte Subkolonie umgeleitet wurden, erhielten sehr oft keine Bisse während sie zum ersten Mal warteten. Daraufhin

setzen sie ihren Weg in Richtung Nest ein Stück fort und blieben erneut stehen. Mit jedem weiteren Stopp entfernten sie sich zunehmend von der Abzweigung zur neu entdeckten Futterquelle. Ein Viertel der Tiere legte das Fragment nach einigen dieser erfolglosen Stopps einfach ab, wobei sie vor der Entladung sehr lange stehen blieben. Weitere 25% der Tiere konnten doch noch ihre Ladung transferieren. Sie erhielten aber fast immer nur einen Biss und mussten auf diesen vergleichsweise lange Zeit warten. Ungefähr die Hälfte der Tiere lief nach mehreren Stopps ohne Bisse direkt ins Nest.

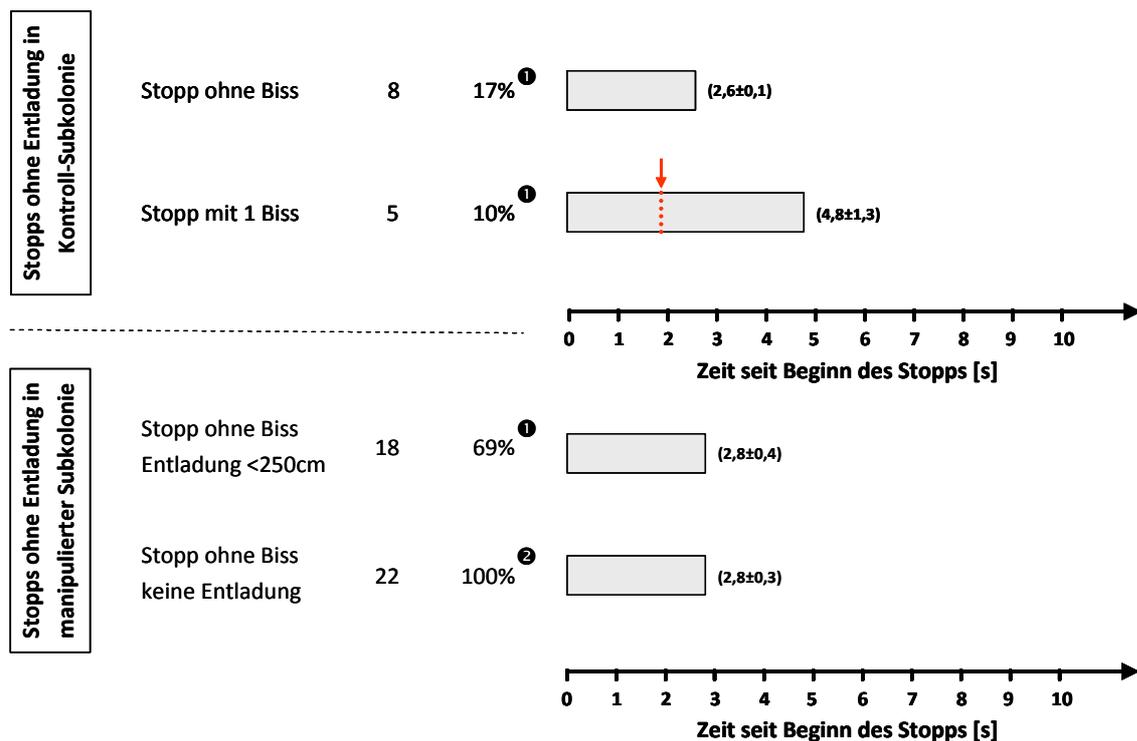


Abb. 3.16: Zeitlicher Ablauf der verschiedenen Stopparten ohne Entladung während des ersten Besuchs in der Kontroll- bzw. manipulierten Subkolonie. Stopps mit Bissen kamen in der manipulierten Kolonie so selten vor, dass sie hier nicht weiter berücksichtigt wurden. Die Zahlen ganz links geben die Stichprobengröße an. Die Prozentzahlen beziehen sich auf den Anteil sich entladener Tiere, die diese Art von Stopp vor dem Entladungsstopp (①) bzw. vor dem Verlassen des Kreuzungsbereichs (②) durchgeführt hat (für 100%: n=48 für Kontroll-Subkolonie, n=26 für manipulierte Subkolonie Entladung <250cm, n=22 für manipulierte Subkolonie keine Entladung). Die Zahlen in Klammern auf der rechten Seite geben die mittlere Zeitdauer des jeweiligen Stopps an (MW±SF). Führte ein Tier mehr als einen Stopp ohne Entladung aus, dann wurden zuerst die Zeitdauern der Stopps gleicher Art (mit/ohne Bisse) gemittelt und flossen dann anschließend als ein Datenpunkt in die Analyse ein (Vermeidung von Pseudoreplikation). Die roten Pfeile kennzeichnen die Zeitpunkte von Bissereignissen (MW).

3.4 Diskussion

3.4.1 Beständigkeit der Scout-Aktivität an der neu entdeckten Futterquelle

Eines der auffälligsten Ergebnisse dieser Arbeit ist die große Zahl an *Scout*-Ameisen in der manipulierten Subkolonie, die bereits beim ersten Besuch auf der Erntestrasse kein Entladungsverhalten im Kreuzungsbereich zeigten. Die meisten rückkehrenden *Scouts* in der Kontroll-Subkolonie hingegen transferierten ihre Ladung kurz nach dem Eintreffen auf dem *main trail*. Der beobachtete Unterschied kann also nur auf der veränderten Präferenz der manipulierten Subkolonie und somit auf einem Informationsfluss zwischen dem *Scout* und den Arbeiterinnen auf dem *main trail* beruhen. Eine Entladung von Blattschneiderameisen nach Eintreffen auf einer Erntestrasse findet man normalerweise nur in der Initialphase der Ausbeutung neu entdeckter Futterquellen (Hubbell et al., 1980). Sie dient einer verstärkten Rekrutierung in diesem Bereich. Somit kann man sagen, dass in der manipulierten Subkolonie auf die neu entdeckte Futterquelle deutlich schwächer rekrutiert wurde. Die Vermutung, dass ein Rückkopplungsmechanismus den Rekrutierungsprozess beeinflusst, wird durch das auffällige Verhalten der in der manipulierten Subkolonie eintreffenden *Scouts* unterstützt. Sie liefen nicht zielstrebig ins Nest, sondern führten sofort nach Ankunft auf der Erntestrasse einen bis mehrere Stopps aus, so wie man es auch bei den Kundschafterinnen der Kontroll-Subkolonie beobachten konnte. Dieses Verhalten zeigt, dass die *Scouts* der manipulierten Subkolonie durchaus ihre Ladung abgeben wollten, eine Entscheidung zum Abtransport des Blattfragments ins Nest wurde nicht schon auf dem *side trail* getroffen. Die niedrige Rückkehrtrate schon nach dem ersten Besuch in der manipulierten Kolonie lässt vermuten, dass dieser Zeitpunkt eine besonders sensible Phase im Rekrutierungsprozess darstellt. Roces & Núñez (1993) konnten zeigen, dass sich bei der Blattschneiderameise *Acromyrmex lundii* die Rekruten durch die übermittelten Informationen des *Scouts* in ihrem Furagierverhalten stark beeinflussen lassen. Das heißt aber nicht, dass sie völlig „blind“ auf die Einschätzung der Kundschafterameisen vertrauen, sondern auch eine eigene Qualitätskontrolle durchführen. Roces (1993) demonstrierte, dass Rekruten deutlich schneller mit ihrer Ladung zurück zum Nest rannten, wenn sie gezuckerte anstatt ungezuckerten Papierscheiben an der Futterquelle vorfanden. Ferner legten die Rekruten mit ungezuckerten Papierscheiben nie eine Pheromonspur auf dem Rückweg, während bis zu 78% der Tiere mit gezuckerten Papierscheiben ein Spurlegeverhalten zeigten. Diese Experimente machen deutlich, dass sowohl die unmittelbaren Eigenschaften der Nahrung als auch der eigene

Erregungszustand, stimuliert durch die Rekrutierung des *Scouts*, sich auf das Furagierverhalten der Rekruten auswirkt. Gerade der große Einfluss der *Scouts* auf das Ernteverhalten der von ihnen angeworbenen Tiere könnte einen Rückkopplungsmechanismus notwendig machen, der den Kundschafterinnen hilft vor der Ausbeutung einer neuen Futterquelle die vorgefundene Nahrungsqualität besser beurteilen zu können. Eine Blattschneiderkolonie erntet während eines Jahres viele verschiedene Pflanzenarten, die über verschiedene Erntestrassen eingetragen und in verschiedenen Pilzkammern im Nest verarbeitet werden. Einige dieser Pflanzenarten erweisen sich erst im Nachhinein als schädlich für die Pilzzucht, sehr wahrscheinlich aufgrund ihrer fungiziden Inhaltsstoffe, und werden dann von den Tieren abgelehnt (Knapp et al., 1990; Herz et al., 2008). Austauschexperimente, in denen unerfahrene Tiere in einen mit Cycloheximid behandelten Pilzgarten umgesetzt wurden, zeigten, dass die Tiere nur in den ersten Tagen nach dem Einbau des schädlichen Materials in der Lage waren eine direkte Verknüpfung zwischen der Pflanzenart und ihrer nachteiligen Wirkung auf die Pilzzucht herzustellen (Herz et al., 2008; Saverschek, 2009). Durch die große räumliche und zeitliche Verteilung der verschiedenen eingetragenen Blattfragmente sowie der nur zeitlich begrenzt vorhandenen Möglichkeit eines direkten Lernprozesses an den geschädigten Stellen im Pilzgarten könnten Arbeiterinnen daher nicht immer über jede ungeeignete Nahrungsressource informiert sein. Aufgrund des starken Einflusses der Kundschafterinnen auf das Ernteverhalten der Rekruten wäre es weiterhin denkbar, dass naive *Scouts* ebenfalls unerfahrene Nestgenossen dazu motivieren Pflanzenarten zu ernten, die eigentlich schädlich für die Pilzzucht sind, was letztendlich zu einem Fitnessverlust der Kolonie führen kann. Im Laufe der Evolution sollte sich also ein Rückkopplungsmechanismus entwickelt haben, der einen Informationsfluss zwischen den Furageuren bezüglich der Eignung verschiedener Pflanzenarten für die Pilzzucht gewährleistet. Einige Experimente zeigen, dass unerfahrene Arbeiterinnen, die keinen Zugang zu den geschädigten Stellen im Pilzgarten, aber Kontakt zu erfahrenen Tieren hatten, den Eintrag des gefährlichen Pflanzenmaterials nach einiger Zeit verweigerten, was auf einen Informationsaustausch zwischen erfahrenen und unerfahrenen Arbeiterinnen hinweist (North et al., 1999; Saverschek, 2009). Auch ein *Scout* sollte vor einer intensiven Rekrutierung zu einer unbekanntem Futterquelle das Feedback weiterer Furageure suchen. Diese Hypothese einer besonders sensiblen Feedbackphase steht im Einklang mit unserem Ergebnis, dass gerade beim ersten Besuch auf der Erntestrasse, also bevor eine Kundschafterin die Rekrutierung wirklich in Gang setzt, viele *Scouts* in der manipulierten Subkolonie ihre Werbung für die gefundene Futterquelle abbrechen.

Für einen Feedbackmechanismus spricht auch die hohe Abbruchrate (46%) zwischen dem 3. und 7. Besuch jener *Scouts*, die in die manipulierte Subkolonie umgeleitet wurden. Die Beobachtung,

dass einige Tiere in der manipulierten Subkolonie erst nach mehreren Besuchen auf der Erntestrasse ihre Rekrutierung einstellten bzw. andere Tiere diese nie aufgaben (immerhin 28% der beobachteten Tiere), könnte mit einer Variabilität der individuellen Antwortschwellen erklärt werden. Das Konzept der variablen Antwortschwellen als treibende Kraft für die Organisation der Arbeitsteilung in Kolonien sozialer Insekten wurde von vielen Autoren theoretisch diskutiert (Übersicht bei: Beshers & Fewell, 2001), aber bisher nur durch wenige experimentelle Arbeiten bestätigt (Weidenmüller, 2004). Theraulaz et al. (1998) erweiterten das klassische Antwortschwellenmodell um eine Lernkomponente in Form einer Selbstverstärkung: die erfolgreiche Durchführung einer Tätigkeit verringert die dazugehörige Antwortschwelle, das Ausbleiben bzw. die erfolglose Durchführung der Tätigkeit hingegen erhöht die Antwortschwelle. Weidenmüller (2004) zeigte, dass dieser Mechanismus bei fächelnden Hummeln zutrifft. Die Erhöhung einer Antwortschwelle aufgrund eines mehrmals hintereinander auftretenden schlechten Feedbacks könnte ebenfalls den hohen Prozentsatz abbrechender Tiere in der manipulierten Kolonie erklären. Erhielt ein *Scout* eine bestimmte Anzahl von Bissen (Antwortschwelle überschritten) dann löste dies normalerweise eine weitere Rekrutierungsrunde zur neuen Futterquelle aus. Die Tiere mit hohen Antwortschwellen (brauchen viele Bisse) bekamen in der manipulierten Subkolonie kein ausreichend starken Reiz (Bisse), der diese Schwelle überschritt, und liefen daher ins Nest. Tiere mit niedrigen Antwortschwellen (brauchen wenige oder sogar keine Bisse) rekrutierten weiter auf die neue Futterquelle. Auch bei den späteren Besuchen erhielten die verbliebenen Kundschafterinnen in der manipulierten Subkolonie häufig keine Bisse bei der Entladung, was klar an dem niedrigen Anteil an direkten Ladungstransfers über alle 10 Besuche hinweg zu erkennen ist. Dies führte wiederum bei einigen der noch rekrutierenden *Scouts* zur Erhöhung des Schwellenwerts, welcher aber durch die gleichbleibend schlechte Reaktion der Arbeiterinnen der manipulierten Subkolonie auf die präsentierte Ligusterladung jetzt nicht mehr überschritten wurde, was letztendlich zum Abbruch der *Scout*-Aktivität führte. In gleicher Weise könnten man mit dieser Argumentationsreihe auch die ca. 28% der Kundschafterinnen in der Kontroll-Subkolonie erklären, die ihre Rekrutierung erst bei späteren Besuchen auf der Erntestrasse aufgaben.

3.4.2 Blattmitnahme

Fast ein Viertel der *Scouts* in der Kontroll-Subkolonie kehrte beim 2. Besuch an der neu entdeckten Futterquelle ohne Blattfragment zur Erntestrasse zurück. Der Verzicht auf eine Ladung

kann als Maßnahme zur Beschleunigung des Informationstransfers gedeutet werden (Roces & Hölldobler, 1994; diese Arbeit Kapitel 2) und sollte daher besonders in der Initialphase des Rekrutierungsprozesses ausgeführt werden. Im 2. Kapitel dieser Arbeit konnten wir nachweisen, dass die Bereitschaft ein Fragment mitzunehmen erst durch die Anwesenheit von Nestgenossen an der neuen Futterquelle deutlich gesteigert wird, d.h. zu Beginn der Ausbeutung einer Nahrungsressource, dann wenn wenige Ameisen vorhanden sind, wird die Rekrutierung durch unbeladenen Kundschafterinnen beschleunigt. Bei unseren Experimenten besuchten die beobachteten Tiere die neue Futterquelle stets alleine und trotzdem veränderte sich deren Beladungsverhalten. Je öfter eine Kundschafterin die neue Nahrungsressource besuchte, desto wahrscheinlicher entschied sie sich dafür ein Blattfragment mitzunehmen. Als weiterer Faktor scheint also die individuelle Erfahrung mit der Futterquelle das Beladungsverhalten zu modifizieren. Der adaptive Wert dieses zweiten Steuermechanismus ist mit unseren Daten nicht eindeutig definierbar. Zum einen könnte er neben der Kontaktrate mit anderen Arbeiterinnen als zusätzliches Backupsystem eine schnelle Rekrutierung zu neu entdeckten Futterquellen fördern. Zum anderen könnte er gewährleisten, dass auch an einer immer noch schwach erschlossenen Futterquelle, also mit wenigen vorhandenen Individuen, von den Kundschafterinnen Blattmaterial abtransportiert und im Kreuzungsbereich präsentiert wird, so dass einerseits Rekruten den Duft der neuen Nahrungsressource lernen können (Roces, 1990 und 1994; Howard et al., 1996; Lopes et al., 2004) und andererseits die *Scouts* über einen Feedbackmechanismus Informationen über die Eignung des gefundenen Pflanzenmaterials erhalten.

Die Extrapolierung der Kurve in Abbildung 3.4 ergab, dass beim ersten Besuch an der neuen Futterquelle ca. 52% der Tiere die Plattform unbeladen verlassen sollten. Diese Vorhersage deckt sich mit den Experimenten aus Kapitel 2 dieser Arbeit. Dort kehrten 49% der beobachteten Kundschafterinnen nach dem ersten Besuch an der neuen Nahrungsressource ohne Ladung zurück. Diese Übereinstimmung ist umso erstaunlicher, da wir diese Prognose nur anhand jener Tiere aufstellten, die beim ersten Besuch ein Blattfragment mitnahmen. Ob Tiere, die während des ersten Besuchs an der neuen Futterquelle keine Ladung abtransportieren, ebenfalls mit zunehmender Anzahl absolvierter Besuche eine höhere Blattmitnahmewahrscheinlichkeit zeigen, kann hier nicht beantwortet werden. Wie kann man aber erklären, dass Tiere, die sich anscheinend schon für den Abtransport von Blattmaterial entschieden hatten, doch noch die Plattform im 2. und 3. Besuch vermehrt unbeladen verließen? Vielleicht standen jene Kundschafter, die wir für unsere Experimente verwendeten, noch unter dem Einfluss der sehr hohen Individuendichten auf dem *main trail* und nahmen daher eine Ladung mit. Erst beim zweiten Besuch an der neuen Futterquelle realisierten die Tiere den eigentlich unbevölkerten Zustand des *side trails* und schalteten dann auf eine schnelle

Rekrutierungsstrategie um. Aber sollte man dann nicht folglich beim 2. Besuch eine deutlich niedrigere Blattmitnahmewahrscheinlichkeit erwarten, ähnlich wie in den Experimenten in Kapitel 2? Dies träfe nur dann zu, wenn die Tiere den ersten Besuch nicht als Besuch an einer unerschlossenen Futterquelle „werten“ würden. Dass dem nicht so ist zeigt alleine die Tatsache, dass die Tiere ihre Fragmente kurz nach Ankunft auf der Erntestrasse abgaben, sich also im *Scout*-Kontext befanden. Vielmehr scheint hier ein intrinsisch gesteuertes Verhaltensprogramm abzulaufen, welches eine unbeladene Rückkehr zur Erntestrasse mit jedem absolvierten Besuch an der neuen Futterquelle unwahrscheinlicher macht, unabhängig davon ob in einigen der ersten Besuche schon eine Ladung mitgenommen wurde oder nicht.

3.4.3 Antennierungs- und Spurlegeverhalten

Fast alle beobachteten Kundschafterinnen zeigten ein Spurlegeverhalten, unabhängig von der besuchten Subkolonie, von der Anzahl der absolvierten Besuche oder ob sie sich auf dem Hin- oder Rückweg zur neu entdeckten Futterquelle befanden. In Kapitel 2 konnten wir zeigen, dass die *Scouts* bei Vorhandensein einer intensiven Duftspur ihr Spurlegeverhalten reduzieren. Das permanente Spurlegeverhalten der meisten *Scouts* auf dem *side trail* über alle Besuche an der neuen Futterquelle hinweg lässt darauf schließen, dass die *Scouts* alleine keine intensive Pheromonkonzentration aufbauen können. Wichtige Unterschiede ergaben sich bezüglich der Intensität, mit der der *side trail* markiert wurde. Hier war ein deutlicher Unterschied zwischen den beiden Versuchsgruppen zu sehen. Mit Ausnahme des 1. Besuchs legten stets mehr *Scouts* der Kontroll-Subkolonie als *Scouts* der manipulierten Subkolonie eine intensive Duftspur nach Verlassen der Erntestrasse. Das Gleiche galt für die Antennierungsaktionen. Auch hier führten fast immer mehr Tiere der Kontroll-Subkolonie dieser taktilen Rekrutierungssignale durch. Die unterschiedliche Akzeptanz der Kolonie auf das gefundene Futter wirkt sich also auf die Rekrutierungsintensität aus, ein weiterer Hinweis auf einen Rückkopplungsmechanismus, der die Rekrutierungsaktivität der *Scouts* reguliert. Bestärkt wird diese Vermutung, wenn man bedenkt, dass die beiden Rekrutierungssignale direkt nach der Entladung auf der Erntestrasse, also nach dem eventuellen Einwirken eines positiven oder negativen Feedbacks, ausgeführt wurden. Die Ergebnisse zeigen auch, dass Spurlegeverhalten und das Ausführen von Antennierungen nicht mit der Entscheidung zur neuen Futterquelle zurückzukehren verknüpft sind. Die Rekrutierung zur neuen Futterquelle erfolgt also nicht nach einem „Alles oder Nichts“ Prinzip,

sondern vielmehr können die Tiere auf das jeweilige Feedback der Kolonie mit einer graduierten Rekrutierung antworten.

Die unterschiedliche Präferenz der Subkolonien wirkte sich aber nicht auf die Intensität des Spurlegeverhaltens auf dem Weg von der Futterquelle zur Erntestrasse aus. Das Markierungsverhalten wird in dieser Phase eventuell mehr durch die unmittelbaren Eigenschaften der Nahrungsressource beeinflusst. Zusammengenommen könnte man sagen, dass das Spurlegeverhalten der *Scouts* auf dem Hinweg zur Futterquelle von dem zuvor erfahrene Feedback auf der Erntestrasse abhängig ist, während auf dem Rückweg von der Futterquelle die Eigenschaften des vorgefundenen Blattmaterials das Spurlegeverhalten modifizieren. Bei einem guten Feedback auf der Erntestrasse stimulieren die Kundschafterinnen andere Arbeiterinnen mit Hilfe der Antennierungen der gelegten Spur zur neuen Futterquelle zu folgen. Zwar liegen keine Ergebnisse über die Auswirkung von Antennierungen auf *Acromyrmex*-Ameisen vor, doch zeigen Untersuchungen an anderen Ameisenarten wie z.B. *Pachycondyla marginata*, dass durch taktilen Signale bei den Empfängern eine erhöhte Motivation hervorgerufen wird auf ein chemisches Signal zu reagieren (Hölldobler et al., 1996; unveröffentlichte Daten von Hölldobler - zitiert in Hölldobler, 1999)

Sowohl bei der Intensität des Spurlegeverhaltens wie auch beim Anteil antennierender Tiere war in beiden Subkolonien ein Rückgang dieser Aktionen mit zunehmender Anzahl der absolvierten Besuche auf der Erntestrasse zu erkennen. Dies zeigt, dass eine intensive Rekrutierung besonders während der ersten Besuche ausgeführt wird, um so die Monopolisierung der Futterquelle schnell voranzutreiben. In dieses Bild fügt sich der häufige Verzicht auf eine Ladung während der ersten Läufe nahtlos ein (siehe 3.4.2). Über den proximatlen Grund für die fortschreitende Verringerung des Spur- und Antennierungsverhaltens kann hier nur spekuliert werden. Denkbar wäre ein intrinsischer Motivationsrückgang. Sicher kann dagegen die Idee von Jaffé und Howse (1979) bzw. Jaffé (1980), die Rekrutierungsintensität der Kundschafter lässt alleine aufgrund einer zunehmenden Bevölkerung an der neu erschlossenen Futterquelle nach, durch unsere Ergebnisse widerlegt werden. Bleibt noch die Frage zu klären, warum auf der einen Seite Antennierungs- und Spurlegeverhalten auf dem Weg zur Erntestrasse mit zunehmender Erfahrung mit der Futterquelle abnahmen, aber andererseits die Intensität des Markierungsverhaltens zur Futterquelle sich nicht mit der Zeit änderte, zumindest bei den Kundschafterinnen der Kontroll-Subkolonie. Geht man davon aus, dass das der oben erwähnte intrinsische Motivationsrückgang wiederum durch ein hohes Feedback auf die präsentierte Ladung verhindert wird, dann könnten man sowohl den stetig hohen Anteil an intensiv markierenden Tieren in der Kontroll-Subkolonie wie auch den zunehmend rückläufigen Anteil an intensiv markierenden

Tieren in der manipulierten Subkolonie erklären. Diese postulierte Hemmung des intrinsischen Motivationsrückgangs würde sich dann aber nur auf das Spurlegeverhalten in Richtung Futterquelle und nicht auf das Antennierungsverhalten, noch auf das Spurlegeverhalten in Richtung Erntestrasse auswirken.

Letztendlich stellt sich die Frage, wieso viele *Scouts* während sie das erste Mal von der Futterquelle zurückkehrten keine intensive Duftspur legten, aber im darauffolgenden Besuch ein intensives Markierungsverhalten auf dem Weg zur Erntestrasse zeigten. Die Kundschafter könnten nur ein schwach ausgeprägtes Rekrutierungsverhalten an den Tag gelegt haben, da sie noch kein Feedback von den Tieren des *main trails* erhalten hatten. Erst nach einer erfolgreichen Entladung im Kreuzungsbereich wurde auch in diese Richtung das Spurlegeverhalten intensiviert. Es könnte sich aber auch um einen methodischen Artefakt handeln. Die Tiere wurden während sie das erste Mal den Heimweg antraten samt der Plattform und dem *side trail* kurz durch den Raum getragen und dann neben der jeweiligen Subkolonie positioniert. Da Blattschneider auch eine ganze Reihe von optischen Reizen zur Orientierung benutzen (Vilela et al., 1987), könnte das Umsetzen zu einer räumlichen Desorientierung der Ameisen und somit zu einer Verringerung des Spurlegeverhaltens auf dem ersten Heimweg geführt haben.

3.4.4 Mögliche Parameter zur Beurteilung der Futterqualität

Alle hier erzielten Ergebnisse deuten auf einen Informationsfluss zwischen *Scout* und Arbeiterinnen des *main trails* hin. Aber wie sieht dieser Rückkopplungsmechanismus genau aus? Was beeinflusst die Rekrutierungsintensität einer Kundschafterameise? Sämtliche *Scouts* führten kurz nach Betreten der Erntestrasse Stopps aus, unabhängig ob sie mit Arbeiterinnen der manipulierten oder der Kontroll-Subkolonie konfrontiert wurden. Dies weist auf drei Zusammenhänge hin: 1) Stopps werden vom *Scout* und nicht von den Arbeiterinnen initiiert, da sich die unterschiedliche Akzeptanz der Subkolonien auf das mitgebrachte Blattmaterial nicht auf den Zeitpunkt des ersten Stopps auswirkte 2) folglich werden Stopps durch den Kontrast der Duftmarkierungen zwischen *side trail* und *main trail* ausgelöst (siehe auch Kapitel 2 diese Arbeit) 3) ein Feedback findet nicht vor einem Stopp, z.B. über die Absonderung eines chemischen Signals seitens der Nestgenossen auf dem *main trail* statt, ansonsten würde die Kundschafterinnen der manipulierten Subkolonie ohne Stopps ins Nest laufen. Die meisten *Scouts* in der Kontroll-Subkolonie erhielten in ihrem ersten Stopp zahlreiche Bisse in die Ladung und transferierten diese nach einigen Sekunden direkt an ihre

Nestgenossen. Nur 27% der Tiere in dieser Subkolonie führten einen weiteren Stopp vor der Entladung durch. Tiere, die in die manipulierte Subkolonie umgeleitet wurden, erhielten sehr oft keine Bisse während sie zum ersten Mal warteten. Daraufhin setzen sie ihren Weg in Richtung Nest fort und fast immer blieben sie nach einer Weile erneut stehen. Das zeigt, dass anscheinend erst die Bisse der Nestgenossen in das präsentierte Blattfragment eine Entladung auslösten. Diese Hypothese kann sogar noch um ein Zeitfenster, in dem ein Biss erfolgen muss, erweitert werden. Die Dauer eines Stopps ohne Entladung in der manipulierten Subkolonie betrug ungefähr 2,8 Sekunden. Hielt ein *Scout* in der Kontroll-Subkolonie an, so erfolgte der erste Biss nach ca. 1-2 Sekunden Wartezeit, also immer vor der typischen Abbruchszeit bei Stopps ohne Entladungen. Es wäre also denkbar, dass es eine gewisse Zeitspanne nach dem Anhalten gibt, in der eine Interaktion mit einem Nestgenossen, in diesem Fall ein Biss, erfolgen muss. Passiert dies nicht, setzt die Kundschafterameise ihren Weg fort und hält nach einer Weile erneut an um auf eine Abnehmerin zu warten. Wiederholtes Warten ohne Kontakt mit einer gewillten Abnehmerin führt dann zum kompletten Abbruch der *Scout*-Aktivität (Abtransport der Ladung ins Nest). Lange Wartezeiten auf den ersten Biss bzw. wenige Bisse während eines Stopps führen zwar zur Fortsetzung der *Scout*-Aktivität, aber mit niedriger Rekrutierungsintensität (Spurlegen und Antennieren). Auch bei Honigbienen gibt es ähnlich gesteuerte Feedbackmechanismen, die erfolgreiche Sammelbienen zur Einschätzung des Ernährungszustands der Kolonie nutzen und in der Folge deren Rekrutierungsverhalten beeinflussen. Sammelbienen „messen“ die Zeit vom Betreten des Stocks bis sie die erste Nektarabnehmerin finden (Seeley, 1986 und 1989; Seeley et al., 1991; Seeley & Tovey, 1994) oder reagieren auf die Anzahl der Nektarabnehmerinnen, denen sie während ihrer Trophallaxen begegnen (Farina, 2000; De Marco, 2006). Je kürzer die Zeit bis zur ersten Trophallaxis bzw. je mehr Stockgenossen sich für den gesammelten Nektar interessieren, desto höher ist die Wahrscheinlichkeit, dass die Sammelbienen vor Verlassen des Stocks überhaupt einen Werbetanz bzw. diesen mit hoher Intensität ausführen. Sollte der oben postulierte Rückkopplungsmechanismus zutreffen, warum gibt es dann in der manipulierten Subkolonie Tiere, die deutlich länger als 2,8 Sekunden warten bis sie ihr Blatt ablegen bzw. bis sie den ersten Biss in ihre Ladung bekommen? Dieses Phänomen könnte man mit dem Antwortschwellenmodell erklären. Diese Tiere haben sehr niedrige Schwellenwerte, d.h. sie warten sehr lange auf einen Biss, während *Scouts* mit hohen Antwortschwellen schon nach 1-2 Sekunden ohne Biss weiter laufen. Das Antwortschwellenmodell besagt, dass die Verteilung der individuellen Antwortschwellen bezüglich ihrer Stärke einer Gaußkurve gleicht. Dementsprechend sollte man nur wenige Tiere mit sehr niedrigen Antwortschwellen finden. Hier sind es aber 41% der Kundschafterinnen, die eine so lange Wartezeit in Kauf nehmen, was wiederum gegen

unterschiedliche Antwortschwellen spricht. Ein völlig anderer Ansatz wäre eine so genannte *trade-off* Erklärung, d.h. das Verhalten resultiert aus zwei gegensätzlichen Motivationen. Zum einen wollen die Tiere auf eine Reaktion der Nestgenossen, sprich Bisse, warten, zum anderen wollen sie schnell zur neuen Futterquelle zurückkehren, um so die Rekrutierung anzuheizen. Dieser innere Konflikt spiegelt sich besonders in jenen Tieren wider, die ihre Ladung im ersten Stopp schon nach sehr kurzer Zeit einfach ablegen. Dieser Kompromiss zwischen den beiden konträren Tätigkeiten verlagert sich immer mehr in Richtung einer langen Wartezeit im Stopp, je schlechter die vorausgegangene Erfahrung der Tiere war, d.h. die innere Motivation die Futterquelle so schnell wie möglich erneut aufzusuchen lässt bei einem schlechten Feedback nach. Diese Hypothese würde die langen Wartezeiten der meisten Tiere in der manipulierten Subkolonie erklären, da sie häufig mehrere Stopps durchführten bevor sie sich entluden.

Letztendlich sollte man auch in Betracht ziehen, dass ein Rückkopplungsmechanismus über eine hier nicht erfasste Größe gesteuert werden könnte, z.B. über chemische oder vibratorische Signale während der Stopps.

3.4.5 Erweiterung des Rekrutierungsmodells an neu entdeckten Futterquellen

Mit den hier erzielten Ergebnissen kann das bestehende Rekrutierungsmodell an neu entdeckten Futterquellen (siehe diese Arbeit 2.4.4) um einige Komponenten erweitert werden (siehe Abb. 3.17). Die Entscheidung ein Blattfragment abzutransportieren hängt in erster Linie von der Erfahrung der Kundschafterameise mit der neuen Futterquelle ab. Nur während der ersten Besuche beeinflusst zusätzlich die Präsenz von weiteren Nestgenossen diese Entscheidung.

Perzipiert eine beladene Kundschafterin bei Ankunft auf der Erntestrasse einen hohen Pheromonkontrast, dann veranlasst dieser den *Scout* anzuhalten und auf Abnehmerinnen zu warten. Was dann folgt konnte in dieser Arbeit nicht eindeutig beantwortet werden. Klar ist, dass Bisse der Nestgenossen in das präsentierte Blattfragment zu einer Entladung führen und der *Scout* daraufhin erneut die Futterquelle aufsucht. Ebenfalls klar ist, dass das Ausbleiben von Bissen, zumindest in den ersten Stopps, zu keiner Entladung führt. Die Kundschafter-Ameise läuft daraufhin ein Stück weiter um einen erneuten Stopp durchzuführen. Nach mehrmaligen erfolglosen Übergabeversuchen kann man eine von zwei Verhaltensweisen beobachten: 1) der *Scout* gibt seine Übergabeversuche auf und läuft ins Nest oder 2) der *Scout* verlängert signifikant seine Wartezeit bis doch noch eine Arbeiterin

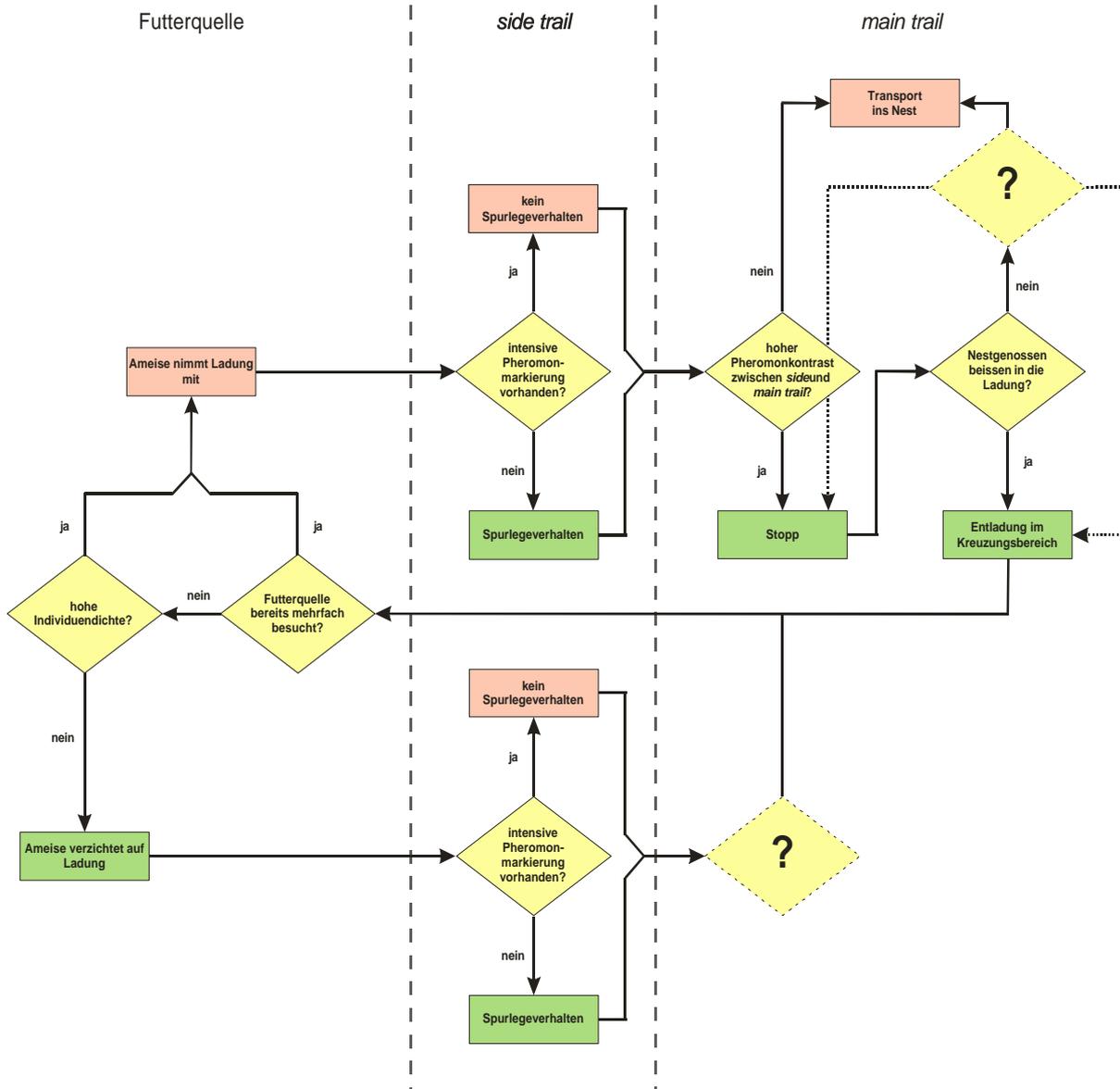


Abb. 3.17: Diagramm der einzelnen Rekrutierungsentscheidungen einer Kundschafterameise an einer neu entdeckten Futterquelle. Voraussetzung ist eine attraktive Nahrungsressource. Gelbe Rauten sind Entscheidungskriterien. Grün unterlegte Rechtecke sind Handlungen, die die Rekrutierung zur neuen Futterquelle verstärken, während rot unterlegte Rechtecke Handlungen der Kundschafterameise darstellen, die primär keine Intensivierung der Rekrutierung zur Folge haben. Ob unbeladene Tiere weitere Rekrutierungsentscheidungen auf dem *main trail* treffen ist noch unbekannt. Ein Stopp ohne Bisse hat kann entweder den Abtransport der Ladung ins Nest, einen weiteren Stopp, oder das Ablegen des Blattfragments zur Folge haben. Ob diesen Entscheidungen ein weiteres Kriterium zugrunde liegt oder ob sie durch eine Variabilität des Schwellenwertes des vorausgegangenen Entscheidungskriteriums entstehen ist noch unklar.

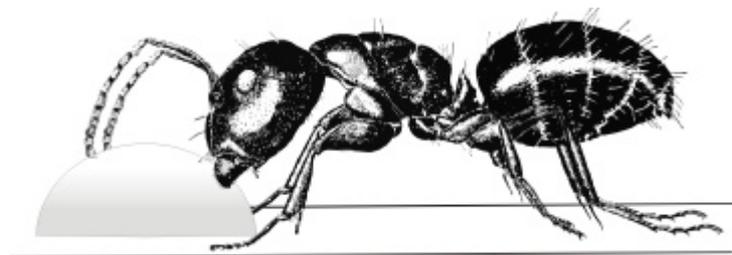
zubeißt oder falls dies nicht geschieht legt er seine Ladung ab, kehrt aber in beiden Fällen zur Futterquelle zurück. Ob die Entscheidung die Ladung abzulegen auf der Variabilität der Schwellenwerte für den Reiz „Bisse von Nestgenossen“ zurückzuführen ist, oder ob hier ein erneutes

Entscheidungskriterium zum Tragen kommt, wie z.B. der Grad einer inneren Unruhe zur Futterquelle zurückzukehren anstatt mehr Wartezeit zu investieren (*trade-off* Hypothese), ist noch unklar.

Zusammengefasst kann man sagen, dass die Kundschafter von Blattschneiderameisen die Reaktion der Nestgenossen auf die mitgebrachte Ladung nutzen um Informationen über die Eignung der gefundenen Futterpflanze für die Pilzzucht zu erhalten. Im Falle eines positiven Feedbacks wird die Rekrutierung zur neu entdeckten Futterquelle aufrecht erhalten, im Falle eines negativen Feedbacks bricht die Kundschafterameise die Werbung ab und wird so für neue Aufgaben frei. Durch das Entladungsverhalten im Kreuzungsbereich wird nicht wie bisher angenommen nur eine schnelle Rekrutierung erreicht (Hubbell et al., 1980), sondern auch zusätzlich gewährleistet, dass von der Kolonie nur geeignete Futterquellen ausgebeutet werden. Diese Art der „Qualitätskontrolle“ ist wahrscheinlich ein Resultat der einmaligen Furagierbiologie der Blattschneiderameisen, da sich deren potentielle Nahrungsressourcen auch als „trojanische Pferde“ erweisen können.

Kapitel **4**

**Die Initialphase des Furagierens
bei nektarsammelnden
Ameisen**



Zusammenfassung

Nektarsammelnde Ameisen furagieren an extrafloralen Nektarien und Honigtauproduzenten. Obwohl es sich um den häufigsten Ernährungstyp innerhalb der *Formicidae* handelt, ist über die speziellen Furagierstrategien dieser Tiere an neu entdeckten Futterquellen so gut wie nichts bekannt. Wir stellten die Frage, ob *Camponotus rufipes* Arbeiterinnen in der Initialphase der Furagieraktivität, d.h. während der ersten Besuche an einer neuen Futterquelle bzw. bei den ersten Besuchen im Nest, ein spezielles Sammel- und Rekrutierungsverhalten zeigen, dass den Informationsfluss in dieser Phase beschleunigt. Hierzu kreierten wir Situationen, in denen ein schneller Informationsfluss bezüglich der Entdeckung der neuen Futterquelle besonders wichtig war (Hungerstress der Kolonie, hohe Futterqualität) und verglichen diese mit Situationen, in denen eine schnelle Rekrutierung nicht erwartet wurde (gesättigte Kolonie, niedrige Futterqualität). Einzelne Tiere wurden über 15 aufeinander folgende Besuche an einer *ad libitum* Futterquelle und den jeweils nachfolgenden Aufhalten im Nest beobachtet. Die Furageure passierten vor und nach der Futteraufnahme eine Mikrowaage, was uns erlaubte die Dynamik der Be- und Entladung des Kropfes zu dokumentieren.

Tiere, die an einer 5%-Saccharoselösung furagierten, und Arbeiterinnen einer gesättigten Kolonie füllten ihren Kropf nicht vollständig, während Furageure einer hungrigen Kolonie und Tiere, die eine 40%-Saccharoselösung aufsuchten, dieses Verhalten nur in den ersten Besuchen zeigten. Alle Tiere verließen während der ersten Besuche das Nest mit teilweise gefüllten Kröpfen, d.h. sie gaben die gesammelte Nahrung nicht vollständig ab. Bei Tieren aus hungrigen Kolonien bzw. Tieren, die an der 40%-Saccharoselösung furagierten, war dieses Restvolumen besonders stark ausgeprägt. Mit Hilfe einer Hochgeschwindigkeitskamera konnte weiterhin die Intensität des Spurlegeverhaltens zu unterschiedlichen Zeitpunkten und unter den verschiedenen Versuchsbedingungen untersucht werden. Es zeigte sich, dass das Spurlegeverhalten auf dem Weg ins Nest auf einem gleich bleibenden Niveau blieb, während das Markierungsverhalten auf dem Hinweg zur Futterquelle mit jedem Besuch im Nest intensiver wurde. Eine ähnliche Dynamik zeigte auch die taktile Rekrutierung im Nest. Die beobachteten Verhaltensweisen werden als Anpassungen für einen schnellen Informationsaustausch zwischen den Furageuren und der Kolonie diskutiert.

4.1 Einleitung

Ameisen sind wie alle eusozialen Insekten so genannte „*central place foragers*“ (Orians & Pearson, 1979), d.h. die gesammelte Nahrung wird nicht an Ort und Stelle verspeist, sondern zu einem zentral gelegenen Nest gebracht. Zwar gehen in einigen Arten, wie z.B. *Cataglyphis spp.* und *Ocymyrmex spp.* (Wehner, 1987; Wehner et al., 1983), die Arbeiterinnen individuell auf Futtersuche und kehren mit ihrer Ausbeute zur Kolonie zurück, doch die meisten Ameisen benutzen eine ausgeklügelte Rekrutierungskommunikation mit der weitere Arbeiterinnen zu aufgefundenen

Futterquellen geleitet werden. Der Informationsaustausch zwischen Nestgenossen ermöglicht es diesen Tieren sehr komplexe Furagiermuster zu entwickeln. Es gibt inzwischen eine Vielzahl an Veröffentlichungen über die Organisation der Futtersuche bei Ameisen (Übersicht in Hölldobler & Wilson, 1990; Traniello, 1989), aber vieler dieser Studien wurden auf Kolonieebene gemacht, d.h. sie beschreiben zumeist die kollektive Antwort der Tiere auf veränderte Stimuli wie Futterqualität, Ernährungszustand der Kolonie, Verteilung und Entfernung der Futterquellen sowie die Präsenz von konkurrierenden Arten. Über die individuellen Entscheidungen, die letztendlich die Grundbausteine der komplexen Furagiermuster darstellen, ist hingegen immer noch sehr wenig bekannt. In den letzten Jahren hat sich gezeigt, dass besonders in der Initialphase der Furagieraktivität, also bei der Erschließung neuer Futterquellen bzw. auch bei der täglichen Wiederaufnahme der Sammelaktivität, das Verhalten der Tiere auf einen intensiven Informationsaustausch hin ausgelegt ist. So konnte bei der Blattschneiderameise *Atta cephalotes* gezeigt werden, dass die ersten Arbeiterinnen an einer neu entdeckten Futterquelle kleinere Fragmente ausschneiden als ihre Nestgenossen, die an einer gut etablierten Futterquelle eintreffen (Roces & Hölldobler, 1994). Durch das Schneiden kleinerer Fragmente sparen die Tiere Zeit und können so schneller zum Nest zurückkehren, um dort weitere Nestgenossen zu rekrutieren, was schließlich zu einer zügigen Erschließung der Nahrungsressource führt. Schon zuvor wurde ein ähnlicher Zusammenhang bei *Acromyrmex lundii* gefunden (Roces & Núñez, 1993). Dort ist die Ladungsgröße rekrutierter Arbeiterinnen von der zuvor durch die Kundschafterin übermittelten Information über die Futterqualität abhängig. Eine durch den *Scout* propagierte hochqualitative Futterquelle führte dazu, dass die ersten eintreffenden Rekruten kleinere Fragmente ernteten als ihre Nestgenossen, die zu weniger attraktiven Futterquellen gelockt wurden. Das Verhalten der Rekruten unterstützt einen schnellen Informationsfluss an der hochqualitativen Ressource, was letztendlich zu deren rascher Monopolisierung durch die Kolonie führt. Eine weitere zeitlich begrenzte Rekrutierungsstrategie existiert beim Abtransport der Blattfragmente. Die ersten beladenen Ameisen, die eine neu entdeckte Futterquelle verlassen, tragen ihre Ladungen nicht direkt ins Nest, sondern übergeben ihre Blattfragmente direkt oder indirekt an andere Kolonienmitglieder sobald sie auf eine gut frequentierte Erntestrasse treffen (Fowler & Robinson, 1979; Hubbell et al., 1980; diese Arbeit Kapitel 2 und 3). Mit zunehmender Etablierung der Futterquelle verschwindet dieses Verhalten allmählich und die Tiere tragen ihre Ladungen geradewegs ins Nest. Der adaptive Wert dieser temporäreren Transportketten besteht zum einen in der Beschleunigung der Rekrutierung in den ersten Minuten nach Entdeckung einer neuen Ressource, zum anderen erhalten die *Scout*-Ameisen von ihren Nestgenossen Informationen über die Qualität der gefundenen Futterquelle (siehe Kapitel 3 diese Arbeit).

Aber nicht nur bei der Erschließung von neuen Futterquellen, sondern auch bei der täglichen Initialisierung des allgemeinen Furagierprozesses gibt es ausgeklügelte Rekrutierungsstrategien um den Ausstrom an Furageuren aus der Kolonie zu beschleunigen. So beobachtete Bollazzi (2002) in Feldstudien an der Grasschneiderameise *Acromyrmex heyeri* ein vermehrtes Auftreten heimkehrender unbeladener Arbeiterinnen bzw. Arbeiterinnen mit kurzen Grasfragmenten in den ersten Stunden des täglichen Furagierprozesses und interpretierte dieses Verhalten als Rekrutierungsmaßnahme zur schnelleren Initialisierung der kolonieweiten Furagieraktivität. Bei der Ernteameise *Pogonomyrmex barbatus* verlassen am Morgen erst spezielle Kundschafterameisen (Patrouillierer) das Nest um in der Umgebung nach geeigneten Futterquellen zu suchen (Gordon, 2002). Der Hauptteil der Furageure verlässt die Kolonie erst nach der sicheren Rückkehr der Patrouillierer. Es konnte gezeigt werden, dass die Höhe der aus dem Nest ausströmenden Arbeiterinnen durch die zuvor erfahrene Kontaktrate mit heimkehrenden Kundschafterameisen reguliert wird (Green & Gordon, 2007).

Ernte- und Blattschneiderameisen sind aber Spezialfälle unter den verschiedenen Ernährungstypen der Ameisen. Die überwältigende Mehrheit der Ameisenarten sind Nektarsammler und besuchen extraflorale Nektarien und Honigtauproduzenten (Hölldobler & Wilson, 1990). Besonders die Art, Vielfalt, Verteilung, Beständigkeit und der kalorische Wert der Nahrungsressourcen haben einen fundamentalen Einfluss auf die Evolution der verschiedenen Rekrutierungs- und Sammelstrategien der sozialen Insekten (Traniello, 1989). Daher sind die gewonnenen Erkenntnisse bei Ernte- und Blattschneiderameisen nicht vorbehaltlos auf nektarsammelnde Ameisen übertragbar. Auf Individuenebene sammeln Blattschneiderameisen ihre „Nahrung“ (Blattfragmente) in einem einzigen Arbeitsschritt, d.h. sie müssen nicht mehrere Lokalitäten hintereinander besuchen um ihre (gewünschte) maximale Ladungsgröße zu erreichen. Ferner erntet die Kolonie häufig an großen Pflanzenbeständen (Bäumen, Büschen, Grasflächen), d.h. sie beutet *ad libitum* Quellen aus. Diese Ameisen haben dementsprechend ein Massenrekrutierungssystem entwickelt um schnell eine große Anzahl an Arbeiterinnen zu den Nahrungsressourcen zu bringen (Jaffé & Howse, 1979).

Nektarsammelnde Ameisen sind hingegen selten mit *ad libitum* Nahrungsquellen konfrontiert. Aufgrund der niedrigen Nektarsekretionsraten von extrafloralen Nektarien (O'Dowd, 1979; Dreisig, 2000) und Honigtauproduzenten müssen sie mehrere Lokalitäten (Nektarien oder Honigtauproduzenten) auf einer oder mehreren Pflanzen besuchen um so ihre gewünschte Kropffüllung zu erreichen. Aufgrund der niedrigen Nektarflussrate können einzelne Pflanzen sogar von einer oder wenigen Ameisen ausgebeutet werden, wie es für *Camponotus floridanus* gezeigt

wurde (Dreisig, 2000). Der Ertrag pro Nektarquelle ist weiterhin schlecht voraussagbar, da zum einen, aufgrund der niedrigen Nektarflussrate, sich nur kleine Volumina bis zum nächsten Besuch akkumuliert haben könnten und zum anderen es einen großen Wettbewerb mit anderen nektarsammelnden Ameisenarten und weiteren Insekten um diese Nahrungsressourcen gibt. Die Rekrutierungssysteme bei *Camponotus*, der artenreichsten Gattung innerhalb der *Formicidae* mit vielen typischen nektarsammelnden Arten, reichen von Tandemrekrutierung, wie z.B. bei *Camponotus sericeus* (Hölldobler et al, 1974), über Gruppenrekrutierung, wie z.B. bei *Camponotus socius* (Hölldobler, 1971), bis hin zu einer Vorstufe der Massenrekrutierung, wie z.B. bei *Camponotus pennsylvanicus* (Traniello, 1977) oder *C. rufipes* (Jaffé & Sánchez, 1984).

Auch Erkenntnisse an Honigbienen lassen sich nicht ohne weiteres auf nektarsammelnde Ameisen übertragen. Das Kommunikationssystem der Honigbiene wurde im Lauf der Evolution für ein Habitat mit weit auseinander liegenden und sehr geklumpt auftretenden Futterquellen optimiert (Dornhaus & Chittka, 2004), während nektarsammelnde Ameisen an häufig und gleichmäßig verteilten Futterquellen furagieren. Auch der Stoffwechsel während der Futtersuche, der einen starken Einfluss auf die jeweilige Furagierstrategie hat (Traniello, 1989), ist bei diesen beiden nektarsammelnden Tiergruppen sehr unterschiedlich (Moffatt, 2000; Varjú & Núñez, 1991; Schilman & Roces, 2005 und 2006). Ferner ist es bei Honigbienen sehr schwierig die Erschließung einer neuen Futterquelle experimentell zu simulieren. Die Sammelbienen müssen auf die neue Futterquelle erst über lange Zeit antrainiert werden, d.h. sie haben bei den folgenden Versuchsreihen schon eine Erfahrung mit der Lokalität der Nahrungsressource. So bleiben aufgrund der methodischen Vorgehensweise eventuelle Verhaltensänderungen im Rekrutierungs- und Sammelverhalten der Bienen während der Initialphase des Furagierens unentdeckt.

Bei nektarsammelnden Ameisen hingegen lässt sich im Labor problemlos eine neue Futterquelle simulieren. Trotzdem findet man für diese Tiergruppe nur wenige Untersuchungen über den Informationsfluss zwischen den Arbeiterinnen während der Initialphase des Furagierens. So wurde gezeigt, dass das aufgenommene Futternvolumen bei *Camponotus mus* von der Zuckerkonzentration (Josens et al., 1998) und dem Ernährungszustand der Kolonie (Josens & Roces, 2000) abhängt. Da die Autoren die Tiere aber nur während des ersten Besuchs an der Futterquelle beobachteten ist es nicht klar, ob die dokumentierten Verhaltensänderungen nur in der Initialphase des Furagierens auftreten oder über längere Zeit eine Anpassung an die veränderten Stimuli (Futterqualität, Hungerstress) sind. Beobachtungen individueller Tiere über mehrere aufeinander folgende Furagierzüge hinweg wurden nur selten durchgeführt. Mailleux et al. (2005) zeigten, dass *Lasius niger* Arbeiterinnen nach mehreren Besuchen an einer Futterquelle ihr Laufgeschwindigkeit

erhöhen und ihr Spurlegeverhalten reduzieren. Schon einige Jahre zuvor wiesen Beckers et al. (1992) bei der gleichen Ameisenart auf einen sinkenden Anteil spurlegender Tiere bei zunehmender individueller Erfahrung mit der Futterquelle hin. Untersuchungen zu Interaktionen im Nest während der Initialphase des Furagierens sind noch seltener in der Fachliteratur zu finden. Traniello (1977) beobachtete das Furagierverhalten von *Camponotus pennsylvanicus* und stellte fest, dass Kundschafterinnen bei jedem erneuten Besuch im Nest ihr taktiles Rekrutierungsverhalten reduzieren und die Anzahl der Nektarabnehmerinnen stetig abnimmt.

Ziel dieses Kapitels ist es, Veränderungen im Sammel- und Rekrutierungsverhalten der nektarsammelnden Ameise *Camponotus rufipes* während der Erschließung einer neuen Futterquelle aufzuzeigen, die im Zusammenhang mit einem beschleunigten Informationsaustausch stehen könnten. Ein besonderer Schwerpunkt liegt dabei auch bei der Beschreibung der Interaktionen im Nest, die zwischen den einzelnen Besuchen an der Futterquelle stattfinden. Das Nest stellt eine Informationszentrale für die Furageure dar. Hier wird die Nahrung abgeliefert, werden Nestgenossen rekrutiert und eventuell auch Informationen über die Qualität des gefundenen Futters und den generellen Bedarf der Kolonie an Nahrung an die Furageure übermittelt, welche wiederum das Sammel- und Rekrutierungsverhalten dieser Tiere beeinflusst. Wir beobachteten individuell furagierende Tiere über 15 aufeinander folgende Besuche an einer *ad libitum* Futterquelle und den dazugehörigen Entladungsaufenthalten im Nest. Indem wir zusätzlich verschieden attraktive Futterquellen bereitstellten bzw. unterschiedliche Ernährungszustände in der Kolonie erzeugten, konnten wir untersuchen, ob der Informationsaustausch in Situationen, in denen die Übermittlung über den Fund neuer Nahrungsressourcen besonders wichtig ist (hoher Bedarf an Futter, hochattraktive Futterquelle) schneller und intensiver erfolgt. Außerdem stellt sich die Frage, ob mit den gezeigten Verhaltensänderungen der Furageure außerhalb des Nests Veränderungen der Interaktionen im Nest einhergehen, die in Form eines Rückkopplungsmechanismus die Rekrutierungs- und Sammelstrategie der Furageure steuern.

4.2 Material und Methoden

4.2.1 Versuchstiere und Tierhaltung

Als Versuchstiere wurden Ameisen der Art *Camponotus rufipes* verwendet. Diese Spezies ist einer der dominantesten nektarsammelnden Ameisen der Neotropen und in großen Teilen Brasiliens und der benachbarten Länder (Argentinien, Paraguay, Uruguay, Bolivien, Venezuela) beheimatet (Lüderwaldt, 1909; Hashmi, 1973). Die Kolonie, deren Gründungskönigin im November 1994 in Misiones, Argentinien eingesammelt und anschließend nach Deutschland überführt wurde, besaß zum Zeitpunkt der Datenerhebungen schätzungsweise 10.000 Arbeiterinnen. Die Versuche wurden in mehreren Phasen im Zeitraum zwischen April 2005 und Juni 2007 durchgeführt.

Die Kolonie wurde in einer offenen Kunststoffkiste (60 x 40 x 27 cm) gehalten, deren Boden etwa 2 cm hoch mit Gips ausgegossen war. Im Gipsboden befand sich eine große zentrale Vertiefung (40 x 30cm, 1cm hoch), die mit einer Glasplatte verschlossen war. Dieser Hohlraum war über mehrere Eingänge erreichbar und diente den Ameisen als Brutkammer. Um ein Entfliehen der Ameisen aus der Kunststoffkiste zu verhindern waren die Wände mit Fluon® (Klüver & Schulz, Hamburg) beschichtet.

Die Kolonie befand sich gewöhnlich in einer speziellen Klimakammer (12h Licht / 12h Dunkel; 25°C; 55% Luftfeuchtigkeit). Für das Anlegen der Subkolonien (siehe 4.2.2) wurde sie diesen Standardbedingungen für kurze Zeit entzogen. Die Kolonie wurde dreimal pro Woche ausreichend mit Honigwasser, Bhatkar (Bhatkar & Whitcomb, 1970), Thunfisch und Schaben gefüttert und hatte zudem einen *ad libitum* Vorrat an frischem Leitungswasser.

4.2.2 Anlegen der Subkolonien

Um einzelne Tiere besser beobachten und definierte Ernährungszustände der Kolonie erzeugen zu können wurden aus der Mutterkolonie überschaubare Subkolonien mit 800 Individuen angelegt. Die Königin blieb dabei jedoch stets in der Mutterkolonie. Da *Camponotus rufipes* einen ausgeprägten Größenpolymorphismus aufweist wurde beim Erstellen der Subkolonien auf eine definierte Größenzusammensetzung geachtet, die ungefähr die Verhältnisse in der Mutterkolonie widerspiegeln (siehe Tabelle 4.1). Anschließend suchten wir aus den 800 Tieren etwa 40 Ameisen heraus, die in einem Gewichtsbereich zwischen 12-15mg lagen (media-Arbeiterinnen). Diese Tiere

wurden verschiedenfarbig durch einen kleinen Farbfleck auf dem Thorax markiert (Edding® 751 paint marker) und zurück zur Subkolonie gesetzt. Die so markierten Ameisen zeigten nach dem Bemalen weder auffällige Verhaltensweisen, noch wurden sie von ihren Nestgenossinnen attackiert. Die Biomasse der 800 Tiere wurde anschließend mit Hilfe einer Feinwaage (Mettler Toledo AX 304, max. 310g, d=0,1mg) ermittelt. Danach setzten wir die Tiere in ihr neues Nest. Um die Foragiermotivation zu erhöhen erhielt die Subkolonie zusätzlich noch etwas Brut (in verschiedenen Entwicklungsstadien) aus der Mutterkolonie. Nach zwei Tagen Eingewöhnungszeit im neuen Nest führten wir dann die ersten Einzeltierversuche durch. Im Durchschnitt wurden 4 bis 5 Einzeltierversuche mit jeder Subkolonie durchgeführt. Nach maximal zwei Wochen wurden die Subkolonien aufgelöst. Bevor wir die Tiere in die Mutterkolonie zurücksetzten, wurde deren Gesamtbiomasse (ohne Brut) ermittelt. Nach diesem Schema erstellten wir immer wieder neue Subkolonien, nutzen sie für maximal zwei Wochen und lösten sie anschließend auf. Wir achteten darauf neue Subkolonien vor dem Zurücksetzen der alten Subkolonien anzulegen, um so Tiere, die gerade nach zweiwöchiger Trennung in die Mutterkolonie zurückkamen nicht sofort wieder für eine neue Subkolonie zu verwenden. Die während der zweiwöchigen Versuchsperiode verstorbenen Ameisen (1 bis 3 Tiere pro Tag und Subkolonie) wurden täglich durch neue Tiere gleicher Größe aus der Mutterkolonie ersetzt.

Tabelle 4.1: Anteil der verschiedenen Größenklassen in einer Subkolonie. Die angegebenen Körpergewichte sind Erfahrungswerte. Tiere der Mutterkolonie wurden durch Augenmaß einer der aufgeführten Kategorien zugeteilt und anschließend in der angegebenen Anzahl zu einer Subkolonie zusammengefügt.

Bezeichnung	Gewicht MW±SF	Anzahl pro Subkolonie	Anteil
Soldaten	30,6 ± 4,7 mg	70	8,8%
major Arbeiterin	22,1 ± 2,2 mg	80	10,0%
media Arbeiterin	14,7 ± 1,8 mg	110	13,8%
minor Arbeiterin	10,5 ± 1,7 mg	420	52,5%
minima Arbeiterin	6,8 ± 0,5 mg	120	15,0%
Gesamt		800	100,0%

Um einen gleichmäßigen Ernährungszustand zu gewährleisten, wurden alle Subkolonien täglich mit 500µl Saccharoselösung (30%) gefüttert. Nur die Subkolonien der gesättigten Versuchsreihe erhielten am Tag des Erstellens der Subkolonie einmalig 4ml Saccharoselösung (30%)

und anschließend an jedem weiteren Tag 600µl Saccharoselösung (30%). Die eingetragene Futtermenge der beobachteten Einzeltiere wurde an den Versuchtagen mit der täglichen Futterration verrechnet, d.h. von den 500 bzw. 600µl abgezogen. Tabelle 4.2. zählt die verschiedenen Subkolonietypen auf. Die Zuckerlösung wurde, um eine gleich bleibende Qualität zu garantieren, alle 5 Tage frisch aus D(+)-Saccharose (Carl Roth GmbH + Co., Karlsruhe) und demineralisiertem Wasser hergestellt. Die Konzentration wurde anschließend mit einem Handrefraktometer (Atago, 9417, (0-90%), Japan) kontrolliert. Die Überprüfung eines gleichmäßigen Ernährungszustandes erfolgte durch die bereits erwähnte Wägung der Subkolonie vor und nach dem zweiwöchigen Versuchszeitraum. Die Messungen ergaben, dass die Subkolonien nur geringfügig ihre Biomasse in dieser Zeit änderten und dementsprechend der Ernährungszustand stabil war (siehe Tabelle 4.2). Zusätzlich zur Futterration hatte jede Subkolonie einen *ad libitum* Vorrat an frischem Leitungswasser.

Tabelle 4.2: Fütterungsmodus und Entwicklung der Biomasse der Subkolonien in den verschiedenen Versuchsreihen. Die Subkolonien wurden maximal 14 Tage für Versuche benutzt und danach aufgelöst.

Versuchsreihe	tägliche Fütterungsmenge 30%-Saccharoselösung	Gesamtbiomasse (MW±SF)		Anzahl Subkolonien
		vor Versuchsbeginn	nach Versuchsende	
40%	500µl	14,4g ± 0,2g	14,8g ± 0,1g	17
5%				
hungrig	500µl	15,1g ± 0,4g	14,9g ± 0,3g	6
gesättigt	600µl + 4ml (einmalig)	15,2g ± 0,3g	18,9g ± 0,7g	8

Die Subkolonien waren ebenfalls in Kunststoffkisten (43 x 36 x 24 cm), untergebracht, die in ihrem grundsätzlichen Aufbau dem Labornest der Mutterkolonie entsprachen (Abb. 4.1). Das Nest jeder Subkolonie besaß einen 20 x 18 cm großen und 1cm hohen Brutraum, der mit einer Glasplatte abgedeckt war. Die Glasplatte wiederum war mit roter, transparenter Folie beklebt. Die rote Folie diente einerseits der Abdunklung des Brutraums, andererseits sollte sie auch die Beobachtung der Einzeltiere in diesem Bereich ermöglichen. Des Weiteren war ein 25cm langes Holzbrett (4cm breit) senkrecht im Nest positioniert, an dessen Ende sich eine waagrechte Plattform befand (10 x 12cm). Die Tiere der Subkolonie hatten freien Zugang zur Plattform. Ausgehend von dieser Plattform wurden in den Einzeltierversuchen die jeweiligen beobachteten Ameisen aus dem bzw. in das Nest gelassen (siehe 4.2.4). Die Subkolonien befanden sich normalerweise in einer speziellen Klimakammer

(12h Licht / 12h Dunkel; 25°C; 55% Luftfeuchtigkeit) und wurden diesen konstanten Umweltbedingungen nur für die Durchführung der Einzeltierexperimente (max. 3-4 Stunden pro Tag) entzogen.

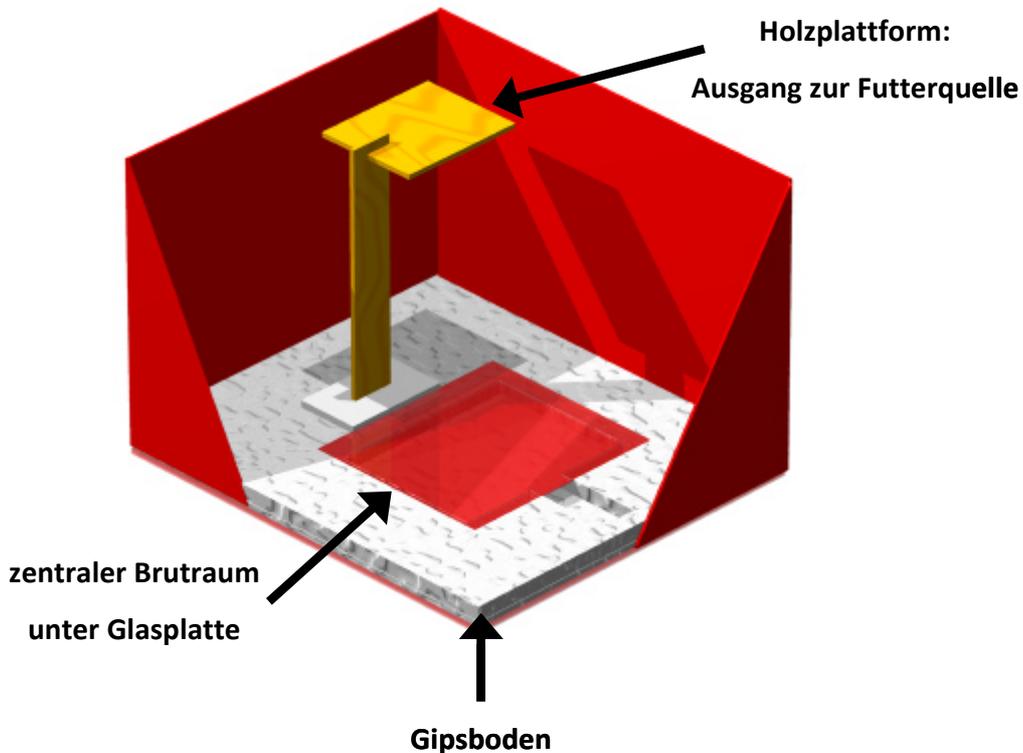


Abbildung 4.1: Schematischer Aufbau eines Subkolonienestes. Die Plastikbox besaß einen Gipsboden mit einer zentralen Vertiefung, die als Brutraum diente. Die Tiere hatten freien Zugang zu einer Holzplattform. Von dort aus wurden einzelne Tiere zur Futterquelle gelassen. Zur besseren Ansicht wurden hier Teile der Wände der Plastikbox ausgeblendet.

4.2.3 Allgemeiner Versuchsaufbau

Der Versuchsaufbau (Abbildung 4.2) bestand im Wesentlichen aus einer etwa 280cm langen schmalen Strasse aus Plexiglas (1cm breit), welche auf 16cm hohen Stützen stand und die Nestbox der Subkolonie mit einer künstlichen Futterquelle verband. Diese Strasse war dreigeteilt (40cm, 40cm, 200cm) und wurde mit 1cm breiten und 0,4cm starken unbehandelten Fichtenholzbrettchen, die als Laufflächen dienten, belegt. Die beiden 40cm Brücken waren beweglich und fungierten als Schleusen. Mit der ersten Schleuse konnte gezielt eine einzelne Ameise aus dem Nest entnommen und dort wieder abgesetzt werden ohne dass weitere Tiere das Brückensystem betraten. Zwischen den beiden Schleusen befand sich eine Ultramikrowaage (Mettler UMT5, max. 5g, $d=0,1\mu\text{g}$) auf deren Wägeplatte eine kleine Plastikplattform (2 x 1cm) positioniert war. Die Messkammer der

Ultramikrowaage konnte ferngesteuert geöffnet und geschlossen werden. Am Ende des Brückensystems war ein kleiner Block aus Plexiglas (2 x 1 x 0,5cm) aufgeklebt, der eine Vertiefung besaß und als Futterstelle diente. In diese Einbuchtung wurde eine *ad libitum* Menge (ca. 50µl) einer definierten Saccharoselösung mit einer Einmalspritze geträufelt. Weiterhin waren an der Futterstelle zwei um 90° versetzte Schwarz-Weiß-CCD-Makrokameras (300.000 Pixel) aufgestellt, deren Live-Bilder auf zwei Monitore übertragen wurden und so die zeitgleiche Beobachtung des Trinkvorgangs aus verschiedenen Blickwinkeln erlaubte.

Der gesamte Versuchsaufbau (Brückensystem, Ultramikrowaage, Videokameras) befand sich auf drei speziellen schwingungsabsorbierenden Tischen, die einen ungestörten Versuchsaufbau garantieren sollten, da *Camponotus rufipes* sehr sensibel auf Erschütterungen jeglicher Art reagiert. Ein schwingungsabsorbierender Tisch bestand aus einer ca. 80kg schweren Metallplatte (110 x 50 x 2cm), die auf vier luftgefüllten Gummireifen ruhte. Dieser Aufsatz war wiederum auf einem handelsüblichen Labortisch positioniert.

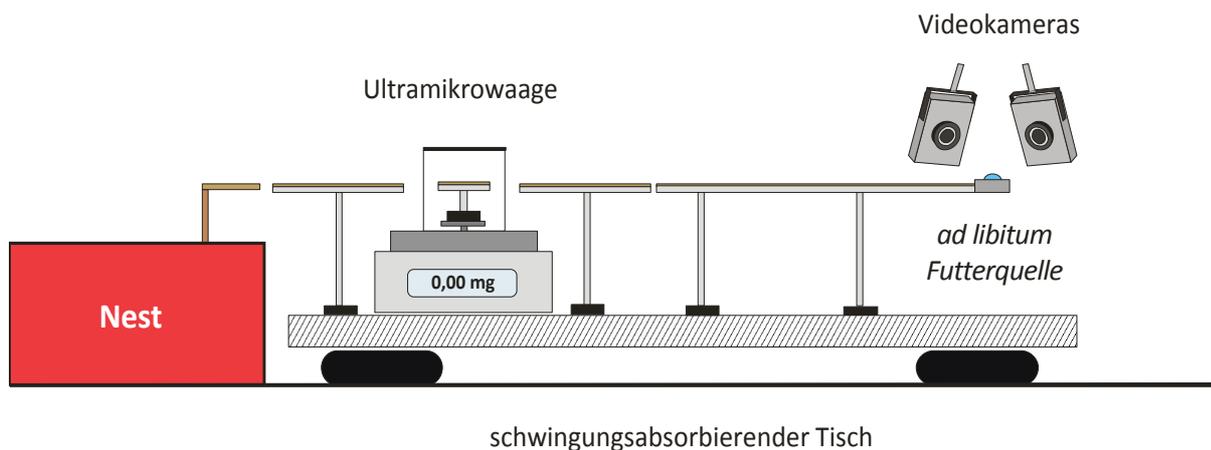


Abbildung 4.2: Allgemeiner Versuchsaufbau: eine 280cm lange, mit Holzbrettchen belegte Strasse führte vom Nest zu einer *ad libitum* Futterquelle. In dieses Brückensystem war eine Ultramikrowaage integriert, auf die die Ameisen geleitet wurden. An der Futterquelle befanden sich zwei Videokameras zur Überwachung der Trinkaktivität. Der gesamte Versuchsaufbau befand sich auf schwingungsabsorbierenden Tischen (schwere Metallplatten ruhend auf luftgefüllten Gummireifen).

Neben dem Brückensystem, ungefähr 100cm vor der Futterquelle, befand sich eine Hochgeschwindigkeitskamera (MotionScope® PCI 1000S, Redlake MASD Inc.), die auf einem beweglichen Schlitten montiert war (Abb. 4.3). Diese Konstruktion erlaubte es mit der Kamera eine auf der Strasse laufende Ameise über eine Strecke von 25cm parallel zu verfolgen und deren Spurlegeverhalten zu filmen.

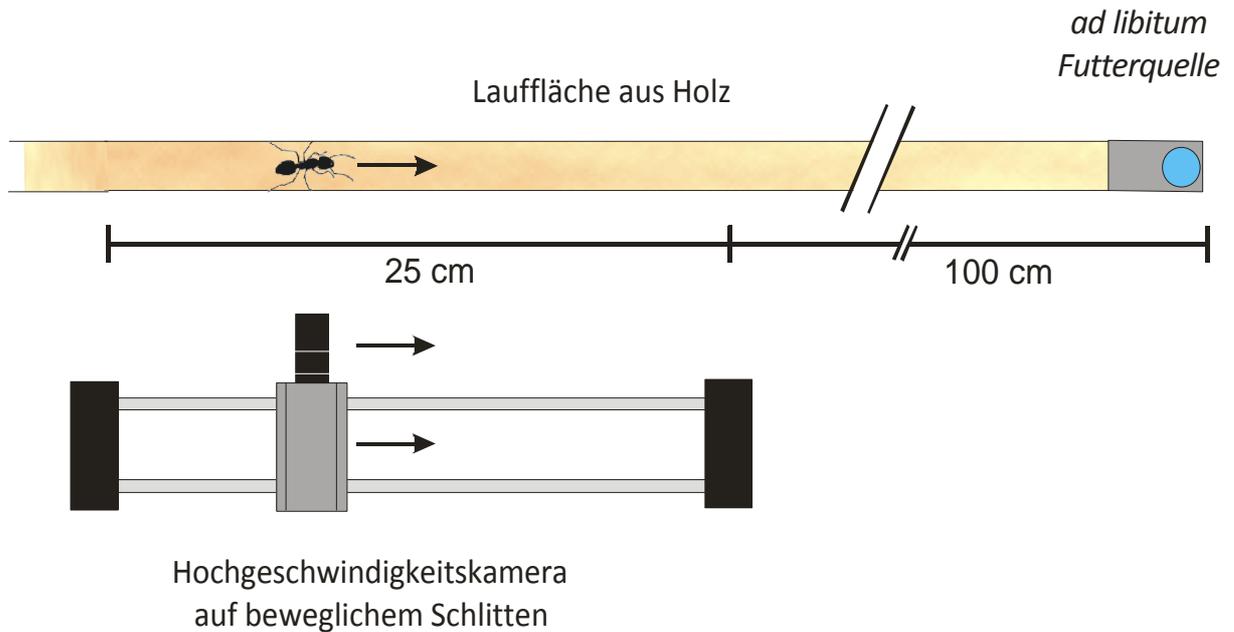


Abbildung 4.3: Seitlich neben dem Brückensystem, in 1m Entfernung zur Futterquelle, befand sich eine Hochgeschwindigkeitskamera, die auf einem beweglichen Schlitten montiert war. Die Kamera konnte parallel zu einer laufenden Ameise über eine Strecke von 25cm mitbewegt werden und deren Spurlegeverhalten aufnehmen.

4.2.4 Versuchsablauf und Versuchsreihen

Ein Einzeltierversuch bestand aus 15 aufeinander folgenden Besuchen ein und desselben Tieres an der Futterquelle und den dazugehörigen nachfolgenden Aufenthalten im Subkolonienest. Zuerst wurde von der hölzernen Plattform des Subkolonienests eine der farblich markierten Arbeiterinnen alleine auf die erste Schleuse geleitet. Von dort konnte sie auf die Plattform der Ultramikrowaage klettern. So bald sich die Ameise in der Waage befand wurde die Schleuse entfernt und die Messkammer der Waage geschlossen. Jetzt wurde das Gewicht der Ameise vor dem Trinken erfasst, was nur einige Sekunden in Anspruch nahm. Diese Methode ermöglichte eine Gewichtsmessung ohne das Tier in seinem Verhaltenskontext zu stören. Betraten mit der markierten Ameise zusammen weitere Tiere die erste Schleuse, so wurden sie erst jetzt, während die markierte Ameise sich in der Waage befand, von der Schleuse abgesammelt und zurück ins Nest befördert. Nach der Gewichtsmessung wurde die Messkammer geöffnet und der Forageur konnte auf die zweite Schleuse laufen. Von dort konnte die Arbeiterin dann das 200cm lange Teilstück des Brückensystems betreten. Befand sich die Ameise ungefähr in der Mitte dieser Laufstrecke (100cm vor der Futterquelle), dann wurde auf einer Länge von 25cm mit der Hochgeschwindigkeitskamera (250 Bilder/Sekunde) das Spurlegeverhalten in Richtung Futterquelle aufgenommen. An der

Futterquelle angekommen fand die Ameise dort einen großen Tropfen Saccharoselösung (ca. 50 μ l) mit einer genau definierten Zuckerkonzentration. Diese Menge liegt weit über der maximalen Kropffüllung (ca. 12-14 μ l) der gewählten Arbeiterinnengröße in den Einzeltierexperimenten und stellte daher eine *ad libitum* Futterquelle dar. Das Tier konnte ohne Beeinflussung von außen die von ihm gewählte Futtermenge aufnehmen. Des Öfteren machte die Ameise eine längere Trinkpause und lief ein Stück in Richtung Nest, machte dann wieder kehrt und setzte die Nahrungsaufnahme fort. Erfolgte diese Kehrtwende auf dem langen Brückenstück, dann durfte sie ungestört die Saccharoselösung erneut aufsuchen. Erst wenn sich das Tier auf der zweiten Schleuse vor der Waage befand, also mindestens 200cm von der Futterquelle entfernt, dann wurde ihm die Rückkehr verweigert. Um eine gleichbleibende Zuckerkonzentration an der Futterquelle zu gewährleisten wurde der restliche Tropfen nach dem Besuch der Ameise abgesaugt und ein frischer Tropfen erst kurz vor dem Eintreffen des Tieres im nächsten Furagierzyklus platziert. Auf dem Weg ins Nest wurde an der gleichen Stelle wie auf dem Hinweg das Spurlegeverhalten des Tieres gefilmt. Von der zweiten Schleuse aus lief das Tier wieder auf die Plattform in der Messkammer der Ultramikrowaage. Nun wurde das Gewicht des Furageurs nach der Nahrungsaufnahme protokolliert. Anschließend kletterte die Ameise auf die erste Schleuse und wurde dann wieder auf die Plattform des Subkolonienests geleitet.

Angekommen im Nest übergab die Ameise meist nach kurzer Zeit die gesammelte Nahrung. Wir protokollierten verschiedene Zeitpunkte während des Nestaufenthalts mit Hilfe des Computerprogramms „The Observer 2.0“ (Noldus Information Technology, Wageningen, Niederlande), so z.B. Betreten des Nests, Verlassen des Nests, Beginn und Ende einer Trophallaxis. Vor dem Starten des Programms wurde den jeweiligen Ereignissen während des Besuchs im Nest eine bestimmte Taste auf der Computertastatur zugeordnet. Das Programm selbst funktioniert wie eine „intelligente“ Stoppuhr, die nach dem Starten auf die Zehntel Sekunde genau jedes Drücken einer zuvor definierten Taste und somit den Zeitpunkt der jeweiligen Ereignisse erfasst und in eine Log-Datei einträgt. Die von „Observer“ erstellten Zeittabellen wurden in das Tabellenkalkulationsprogramm EXCEL®(Microsoft) importiert und dort weiter ausgewertet. Nach der Futterabgabe kletterte die Ameise auf die Holzplattform um erneut zur Futtersuche aufzubrechen. Das Tier wurde am Ende der Holzplattform wieder alleine auf die erste Schleuse geleitet und somit war der erste Furagierzyklus abgeschlossen. Das Tier wurde über insgesamt 15 Besuche an der Futterquelle bzw. den anschließenden Futterabgaben im Nest beobachtet. Nach dem 15. Besuch im Nest wurde die Ameise nochmals gewogen und anschließend eliminiert. Um einen Einfluss bereits bestehender Pheromonmarkierungen auf das Furagierverhalten der Ameisen auszuschließen,

wurden vor Versuchsbeginn jedes Einzeltierexperiments die Holzlaufflächen des Brückensystems komplett erneuert.

Insgesamt wurden vier verschiedene Versuchsreihen durchgeführt. In den beiden ersten Versuchsreihen wurden den Forageuren über 15 Besuche entweder eine 5%ige oder eine 40%ige Saccharoselösung an der Futterquelle angeboten, wobei die Subkolonien eine konstante Ernährungslage (500µl 30%ige Saccharoselösung pro Tag) aufwiesen. In den beiden anderen Versuchsreihen fanden die Forageure immer eine 20%igen Saccharoselösung an der Futterquelle vor, kamen aber entweder aus einer hungrigen Subkolonie (500µl 30%ige Saccharoselösung pro Tag) oder aus einer gesättigten Subkolonie (600 µl 30%ige Saccharoselösung pro Tag + einmalige Fütterung mit 4000µl am ersten Tag).

4.2.5 Gemessene Verhaltensparameter

Alle folgenden Verhaltensparameter wurden für jeden der 15 Besuche an der Futterquelle bzw. im Nest erfasst.

Kropffüllung vor dem Betreten und nach dem Verlassen des Nests

Mit den Körpergewichten der Einzeltiere vor der Nahrungsaufnahme (G_v) und nach der Nahrungsaufnahme (G_n) für alle 15 Besuche, sowie der Dichte der aktuellen Kropffüllung nach der Futteraufnahme (ρ), konnten verschiedene Volumina berechnet werden: aufgenommene Futtermenge, Gesamtkropffüllung (= Volumen vor Betreten des Nests) und zurückgehaltenes Futtervolumen (= Volumen nach dem Verlassen des Nests, d.h. welches nicht bei den Trophallaxis-Aktionen abgegeben wurde). Für die Berechnungen wurden folgende vereinfachende Annahmen gemacht: 1) Hatten die Ameisen vor dem ersten Besuch an der Futterquelle schon etwas im Kropf, dann war dies auf die tägliche Fütterung mit 30% Zuckerlösung zurückzuführen. Eine etwaige Verdünnung durch Wasseraufnahme wurde vernachlässigt. 2) Das niedrigste Gewicht, welches eine Ameise während der 16 Messungen vor der Futteraufnahme zeigte, entsprach dem Leergewicht ($G_{v(\min)}$), also einem Tier mit leerem Kropf. 3) Das aufgenommene Volumen durchmischte sich mit einem eventuell noch vorhandenen Volumen im Kropf vollständig, so dass eine Flüssigkeit mit einheitlicher Dichte entstand.

Unter diesen Voraussetzungen galten für den i-ten Furagierzyklus folgende Berechnungen:

Aufgenommenes Volumen an der Futterquelle:

$$V_{\text{auf}(i)} = (G_{n(i)} - G_{v(i)}) / \rho_{(\text{Futterquelle})}$$

Abgegebenes Volumen im Nest:

$$V_{\text{ab}(i)} = (G_{n(i)} - G_{v(i+1)}) / \rho_{(i)}$$

Zurückgehaltenes Volumen:

$$V_{\text{rest}(i)} = (G_{v(i+1)} - G_{v(\text{min})}) / \rho_{(i)}$$

Gesamtkropffüllung:

$$V_{\text{ges}(i)} = V_{\text{rest}(i-1)} + V_{\text{auf}(i)}$$

Kropffüllung vor dem ersten Besuch an der Futterquelle:

$$V_{\text{rest}(0)} = (G_{v(1)} - G_{v(\text{min})}) / \rho_{(30\%)}$$

Dichte der Kropffüllung nach dem ersten Trinken:

$$\rho_{(0)} = (V_{\text{rest}(0)} / V_{\text{ges}(1)}) / \rho_{(30\%)} + (V_{\text{auf}(1)} / V_{\text{ges}(1)}) / \rho_{(\text{Futterquelle})}$$

Dichte der Kropffüllung nach dem Trinken für alle folgenden Besuche:

$$\rho_{(i)} = (V_{\text{rest}(i-1)} / V_{\text{ges}(i)}) / \rho_{(i-1)} + (V_{\text{auf}(i)} / V_{\text{ges}(i)}) / \rho_{(\text{Futterquelle})}$$

Trophallaxis-Aktionen, trophallaktische Kontakte und Entladungsrate

Wir erfassten die Anzahl der Trophallaxis-Aktionen aus Sicht der Furageure. Eine Trophallaxis begann mit dem Kontakt der Mundwerkzeuge zwischen dem erfolgreichen Furageur und einem Nestgenossen. Oft nahmen mehrere Abnehmerinnen gleichzeitig oder hintereinander an einer Trophallaxis teil. Solange der Furageur still stand definierten wir dies als eine Trophallaxis-Aktion, unabhängig von der Anzahl der involvierten Abnehmerinnen. Innerhalb einer Trophallaxis-Aktion akzeptierten wir kleine Bewegungen des Furageurs, um seitlich wartende Arbeiterinnen zu bedienen, bzw. kurze Unterbrechungen von weniger als einer Sekunde. Eine Trophallaxis endete erst dann, wenn der Furageur länger als eine Sekunde keinen Kontakt mit einer Abnehmerin hatte. Für jede Trophallaxis-Aktion erfassten wir deren Zeitdauer mit dem Computerprogramm „The Observer“.

Wir zählten auch die Gesamtanzahl der trophallaktischen Kontakte, die ein Furageur während sämtlicher Trophallaxis-Aktionen eines Nestaufenthalts hatte. Ein trophallaktischer Kontakt war normalerweise der direkte Kontakt der Mundwerkzeuge von Furageur und Abnehmerin. Oft würgte der Furageur aber auch einen großen Tropfen Zuckerwasser hervor, den dann mehrere Abnehmerinnen gleichzeitig aufsaugen. Hatte eine Abnehmerin Kontakt mit einem solchen Tropfen

(und daher keinen direkten Kontakt mit den Mundwerkzeugen des Furageurs), so wurde dies auch als trophallaktischer Kontakt gewertet. Eine Trophallaxis-Aktion konnte also mehrere trophallaktische Kontakte hintereinander oder gleichzeitig beinhalten. Manchmal hatte eine Abnehmerin innerhalb einer Trophallaxis-Aktion mehrmals Kontakt mit dem Furageur oder war sogar an mehreren Trophallaxis-Aktionen beteiligt. Daher ist es wichtig zu betonen, dass die Anzahl der trophallaktischen Kontakte nicht die Anzahl der involvierten Abnehmerinnen wiedergibt.

Aus der Gesamtdauer aller Trophallaxis-Aktionen während eines Nestaufenthalts und dem abgegebenen Volumen (V_{ab}) konnte die durchschnittliche Entladungsrate für den jeweiligen Besuch errechnet werden.

Spurlegeverhalten

Jede beobachtete Ameise wurde 15mal auf dem Weg zur Futterquelle und 15mal auf dem Weg ins Nest auf einer Strecke von 25cm gefilmt. Die so erhaltenen Videodateien wurden am Computer in Zeitlupe abgespielt (25 Bilder pro Sekunde = $\frac{1}{10}$ der normalen Aufnahmegeschwindigkeit) und auf Spurlegeverhalten hin untersucht. Spurlegende *Camponotus rufipes* Arbeiterinnen bleiben mitten im Lauf abrupt stehen, krümmen ihren Gaster nach unten und pressen ihre Gasterspitze auf den Boden. Danach wird der Gaster wieder ein Stück angehoben und die Ameise läuft weiter. So ein Markierungsstopp dauert nur ca. 0,2 Sekunden. Wir zählten für jede Videoaufnahme die Anzahl dieser Stopps auf den beobachteten 25cm. Zeigte eine Ameise keine Stopps, dann wurde sie als nicht spurlegendes Tier eingestuft.

Taktile Rekrutierung: „waggle display“

Zusätzlich zur chemischen Rekrutierung zeigten erfolgreiche *Camponotus rufipes* Furageure während ihres Aufenthalts im Nest sehr auffällige taktile Rekrutierungssignale. Sie trommelten dabei in sehr schneller Abfolge mit ihren Antennen auf den Kopf eines Nestgenossen. Die Analyse einiger solcher Verhaltenssequenzen mit Hilfe von Hochgeschwindigkeitsaufnahmen zeigte weiterhin, dass sich die Furageure während der Interaktion mit ihrem gesamten Vorderkörper mehrmals pro Sekunde seitlich hin und her bewegten und mit ihren Mandibeln an den Mandibeln des gegenüberstehenden Tieres zogen. Obwohl das ganze Verhalten nur ca. 0,5 bis 1 Sekunde dauerte war es sehr gut mit bloßem Auge erkennbar. Das Verhaltensmuster stimmt weitgehend mit dem von Hölldobler (1971) beschriebenen „waggle display“ bei *Camponotus socius* überein, welches bei dieser Art als Rekrutierungssignal fungiert. Daher wurden diese taktilen Interaktionen auch im Falle von

Camponotus rufipes als Rekrutierungssignale interpretiert. Wir zählten für jeden Besuch in der Subkolonie die Anzahl der „waggle displays“, die ein Furageur durchführte.

4.2.6 Statistische Auswertung

Alle parametrischen und nicht-parametrischen Tests (Mann-Whitney-U-Test, t-Test, ANOVA mit Messwiederholungen, Friedman-ANOVA) wurden mit Statistica7.1® (StatSoft, Tulsa, Oklahoma) und Regressionsberechnungen mit Sigmaplot10® (Systat Software Inc., San Jose, California) durchgeführt. Soweit nicht anderes angegeben wurde in allen statistischen Tests das Signifikanzniveau auf 0,05 festgelegt.

4.3 Ergebnisse

4.3.1 Dynamik der Kropffüllung

Tiere, die eine 40%ige Saccharoselösung an der Futterquelle vorfanden, kehrten anschließend fast immer mit einem größeren Volumen im Kropf ins Nest zurück als Tiere, die an einer 5%igen Saccharoselösung furagierten (Abb. 4.4 A). Nur in den letzten drei beobachteten Furagierzyklen (Besuch 13-15) trafen die Ameisen der beiden Versuchsgruppen mit einer statistisch nicht unterscheidbaren Gesamtkropffüllung in der Subkolonie ein. Der Unterschied zwischen den beiden Versuchsgruppen betrug 1 bis 2µl während der ersten 10 Besuche. Zusätzlich zeigte sich für beide Versuchsbedingungen eine Dynamik der Gesamtkropffüllung über die 15 beobachteten Besuche. Die 40%-Tiere kehrten im ersten Besuch mit ca. 10% weniger Zuckerlösung im Kropf von der Futterquelle zurück als in den darauf folgenden Besuchen ($p < 0,02$; Posthoc Tukey-HSD Test). Bei den 5%-Tieren war diese Dynamik sogar noch stärker ausgeprägt. Hier trafen die Ameisen in den ersten beiden Furagierzyklen mit signifikant geringeren Kropffüllung im Nest ein (für beide Besuche $p < 0,001$; Posthoc Tukey-HSD Test). Gegenüber den späteren Furagierzyklen, bei denen die durchschnittliche Gesamtkropffüllung 9,5µl betrug, wurde im ersten Besuch nur 7,5µl (20% weniger) und im zweiten Besuch nur 8,5 µl ins Nest transportiert (10% weniger).

Eine ähnliche Abhängigkeit der Gesamtkropffüllung von der Anzahl der absolvierten Besuche an der Futterquelle fand sich auch bei Tieren aus hungrigen und gesättigten Subkolonien (Abb. 4.4 B). Ameisen aus hungrigen Subkolonien kehrten in den ersten beiden Furagierzyklen mit signifikant geringerem Futtervolumen ins Nest zurück als in den darauffolgenden Besuchen (1. Besuch $p < 0,001$; 2. Besuch $p < 0,03$ (ns gegenüber 3. Besuch); Posthoc Tukey-HSD Test). Für Furageure aus einer gesättigten Subkolonie fand sich ebenfalls ein reduziertes Gesamtkropfvolumen in den ersten Besuchen, wobei dies nicht so ausgeprägt war. Hier war nur der erste Besuch statistisch signifikant gegenüber dem 7. bis 15. Besuch ($p < 0,01$; Posthoc Tukey-HSD Test). Generell nahmen Tiere aus hungrigen Nestern wesentlich mehr Nahrung mit ins Nest (ca. 1,5 bis 2µl mehr), nur während des ersten Furagierzyklus gab es keinen signifikanten Unterschied.

Bei der Auswertung der Daten zeigte sich, dass die Gesamtkropffüllung während der ersten Besuche an der Futterquelle nicht mit der aufgenommenen Futtermenge übereinstimmte, d.h. dass die Tiere das Nest in dieser Phase mit einem teilweise gefüllten Kropf verließen. Da die Gesamtkropffüllung während der ersten Besuche variierte wurde auf eine absolute Darstellung des zurückgehaltenen Futtervolumens, also der Menge die nicht während eines Besuchs im Nest

abgegeben wurde, verzichtet. Stattdessen wurde das verbliebene Volumen als Anteil der aktuellen Gesamtkropffüllung, also der maximal möglichen Entladungsmenge, graphisch dargestellt (Abb. 4.5).

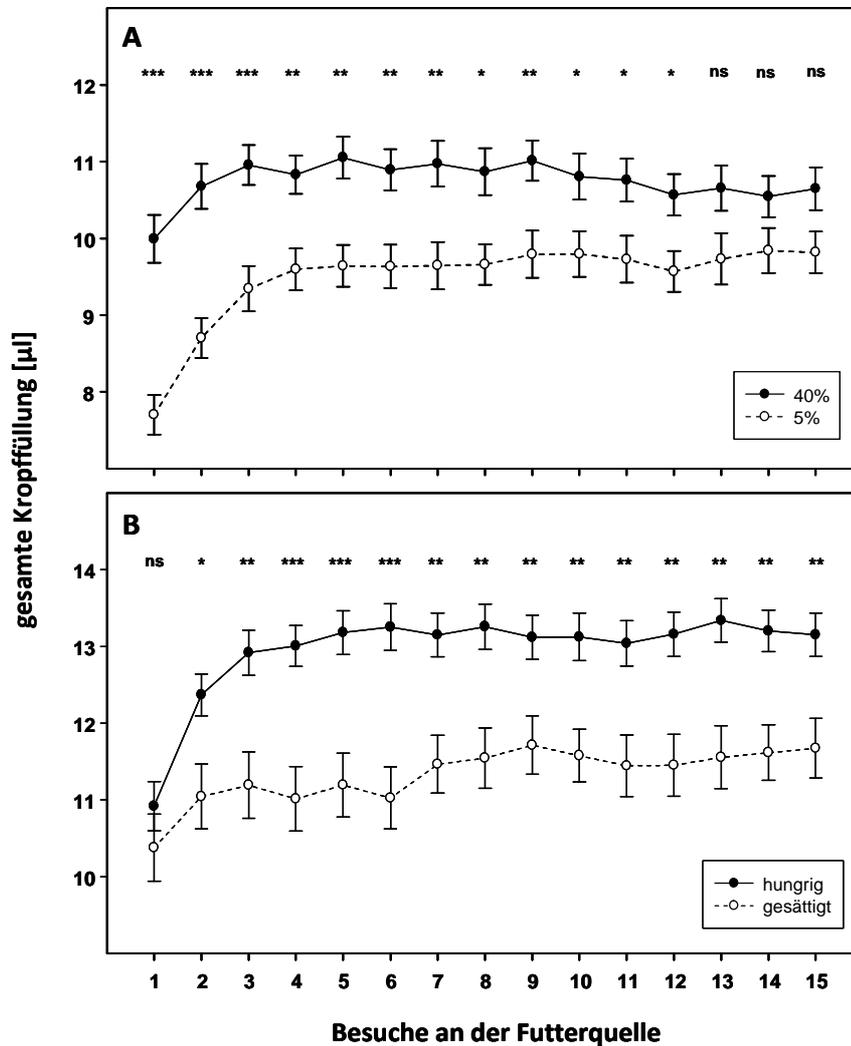


Abb. 4.4: Gesamte Kropffüllung nach der Futteraufnahme in Abhängigkeit der absolvierten Besuche an der *ad libitum* Futterquelle. Dargestellt sind Mittelwerte \pm Standardfehler.

A: Tiere, die an einer 40% bzw. 5% Saccharoselösung furagierten ($n_{40\%}=31$, $n_{5\%}=28$).

ns=nicht signifikant, * $p<0,025$, ** $p<0,005$, *** $p<0,0005$ (zweiseitiger t-Test für jeden Besuch, $\alpha=0,025$ nach Bonferroni-Korrektur).

ANOVA mit Messwiederholungen für den Effekt Besuche an der Futterquelle:

40%: $F_{14, 420}=4,3817$; $p<0,0005$ / 5%: $F_{14, 378}=17,735$; $p<0,0005$

B: Tiere aus hungrigen bzw. gesättigten Subkolonien, die an einer 20% Saccharoselösung furagierten ($n_{hun}=31$, $n_{ges}=24$).

ns=nicht signifikant, * $p<0,025$, ** $p<0,005$, *** $p<0,0005$ (zweiseitiger t-Test für jeden Besuch, $\alpha=0,025$ nach Bonferroni-Korrektur).

ANOVA mit Messwiederholungen für den Effekt Besuche an der Futterquelle:

hungrig: $F_{14, 420}=21,997$; $p<0,0005$ / gesättigt: $F_{14, 322}=3,5175$; $p<0,0005$

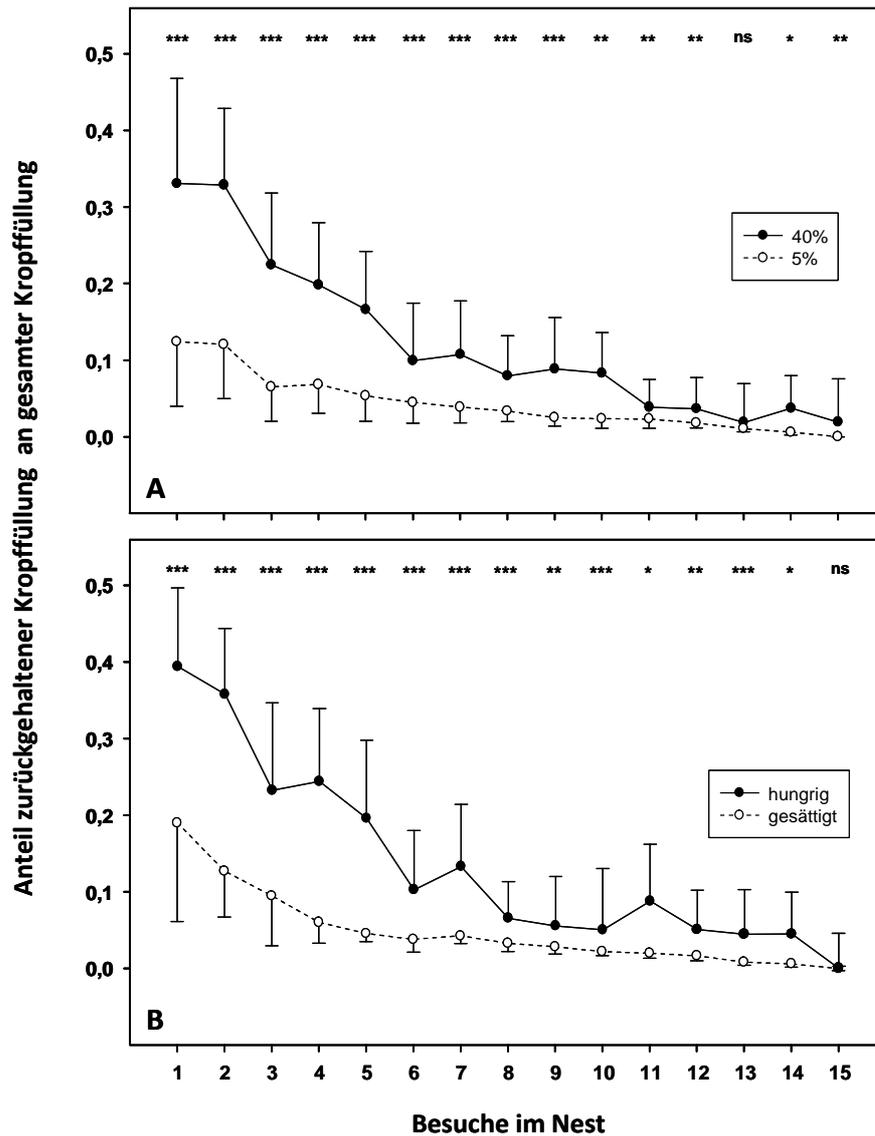


Abb. 4.5: Zurückbehaltene Kropffüllung bei Verlassen des Nests in Abhängigkeit der absolvierten Besuche in der Subkolonie. Dargestellt sind Mediane \pm Semiquartilsabstand.

A: Tiere, die an einer 40% bzw. 5% Saccharoselösung furagierten ($n_{40\%}=31$, $n_{5\%}=28$).

ns=nicht signifikant, * $p<0,025$, ** $p<0,005$, *** $p<0,0005$ (Mann-Whitney-U-Test für jeden Besuch, $\alpha=0,025$ nach Bonferroni-Korrektur).

Friedman-ANOVA für den Effekt Besuche im Nest ($\alpha=0,025$ nach Bonferroni-Korrektur):

40%: $\chi^2_{14, 31}=249,57$; $p<0,0005$ / 5%: $\chi^2_{14, 28}=243,34$; $p<0,0005$

B: Tiere aus hungrigen bzw. gesättigten Subkolonien, die an einer 20% Saccharoselösung furagierten ($n_{hun}=31$, $n_{ges}=24$).

ns=nicht signifikant, * $p<0,025$, ** $p<0,005$, *** $p<0,0005$ (Mann-Whitney-U-Test für jeden Besuch, $\alpha=0,025$ nach Bonferroni-Korrektur).

Friedman-ANOVA für den Effekt Besuche im Nest ($\alpha=0,025$ nach Bonferroni-Korrektur):

hungrig: $\chi^2_{14, 31}=269,30$; $p<0,0005$ / gesättigt: $\chi^2_{14, 24}=251,93$, $p<0,0005$

Es zeigte sich, dass Tiere, die an der 40%igen Saccharoselösung furagierten bzw. einer hungrigen Subkolonie angehörten, in den ersten Läufen zwischen 20% und 40% der Futtermenge im Kropf nicht abgaben. Erst ab dem 10. Besuch im Nest brachen sie weitgehend unbeladen zur Futterquelle auf. Tiere aus einer gesättigten Subkolonie bzw. Furageure, die an einer 5%igen Saccharoselösung furagierten, hielten nur ca. 10-20% der Kropffüllung während der ersten Besuche zurück und verließen das Nest schon ab dem 5. Besuch fast vollständig unbeladen.

Welches Gesamtbild der Kropfbeladung und Kropfentladung ergibt sich aus diesen Ergebnissen? Generell verließen die Tiere das Nest mit einem partiell gefüllten Kropf während der ersten Furagierzyklen. Während die zurückgehaltene Menge mit jedem weiteren Besuch im Nest weniger wurde, stieg gleichzeitig die aufgenommene Futtermenge an. Tiere aus einer hungrigen Subkolonie verließen das Nest mit einer größeren zurückgehaltenen Futtermenge als Tiere aus einer Subkolonie ohne Hungerstress. Gleiches galt für Tiere, die an einer hochqualitativen Futterquelle furagierten. Sie hatten beim Verlassen des Nests deutlich mehr Futter im Kropf als Tiere, die eine weniger attraktive Futterquelle ausbeuteten. Diese Dynamik wurde zusätzlich von einer Variabilität der Gesamtkropffüllung während der ersten Besuche begleitet. Die Tiere nahmen besonders während des ersten Besuchs an der Futterquelle nicht die maximal mögliche Menge an Futter auf, d.h. sie füllten ihren Kropf nicht komplett. Besonders ausgeprägt war dieses Verhalten bei hungrigen Tieren bzw. bei Ameisen, die an einer wenig attraktiven Futterquelle furagierten.

4.3.2 Entladung im Nest

Die Geschwindigkeit, mit der die Furageure die gesammelte Nahrung abgaben, stieg in allen vier Versuchsreihen während der ersten Besuche im Nest kontinuierlich an bis sie nach ca. 5-6 Furagierzyklen ein Maximum erreichte und auf diesem Niveau für den Rest der Versuchsdauer blieb (Abb. 4.6). Die Entladungsrate von 5%-Furageuren war dabei nur geringfügig, meist nicht signifikant höher als die der 40%-Furageure. Der Unterschied zwischen Tieren aus hungrigen und gesättigten Subkolonien war hingegen sehr deutlich. Furageure aus Kolonien unter Hungerstress entluden sich im Schnitt doppelt so schnell wie Sammlerinnen, die aus einem gesättigten Nest stammten (Abb. 4.6 B).

Die Anzahl der trophallaktischen Kontakte stieg bei allen Tieren während der ersten 4 bis 5 Besuche im Nest an und blieb danach konstant (Abb. 4.7). Während es keinen Unterschied zwischen

Tieren aus hungrigen und gesättigten Subkolonien gab, war die Anzahl der trophallaktischen Kontakte bei 40%-Tieren fast immer höher als bei den 5%-Tieren.

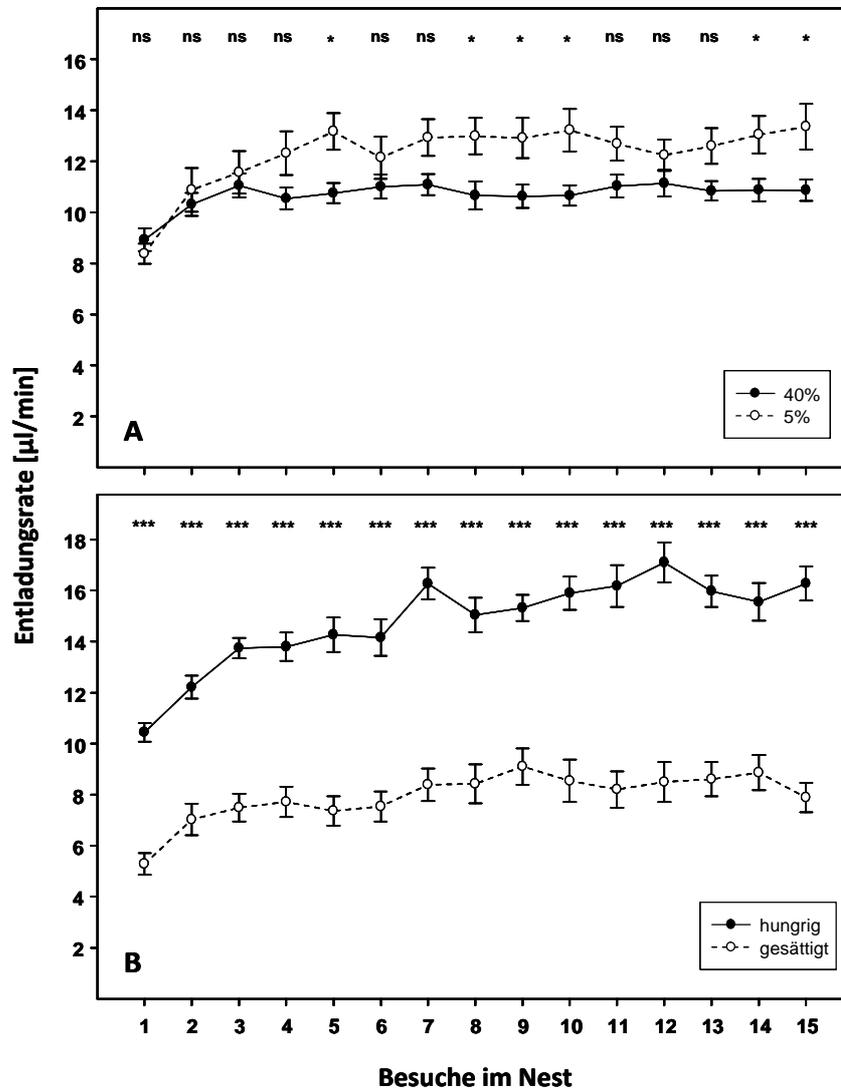


Abb. 4.6: durchschnittliche Entladungsrate in Abhängigkeit der absolvierten Besuche im Nest. Dargestellt sind Mittelwerte \pm Standardfehler.

A: Tiere, die an einer 40% bzw. 5% Saccharoselösung furagierten ($n_{40\%}=31$, $n_{5\%}=28$).

ns=nicht signifikant, * $p < 0,025$ (zweiseitiger t-Test für jeden Besuch, $\alpha=0,025$ nach Bonferroni-Korrektur).

ANOVA mit Messwiederholungen für den Effekt Besuche an der Futterquelle ($\alpha=0,025$ nach Bonferroni-Korrektur):

40%: $F_{14, 420}=3,2605$; $p < 0,0005$ / 5%: $F_{14, 378}=5,9118$; $p < 0,0005$

B: Tiere aus hungrigen bzw. gesättigten Subkolonien, die an einer 20% Saccharoselösung furagierten ($n_{hun}=31$, $n_{ges}=24$).

*** $p < 0,0005$ (zweiseitiger t-Test für jeden Besuch, $\alpha=0,025$ nach Bonferroni-Korrektur)

ANOVA mit Messwiederholungen für den Effekt Besuche an der Futterquelle ($\alpha=0,025$ nach Bonferroni-Korrektur):

hungrig: $F_{14, 420}=21,072$; $p < 0,0005$ / gesättigt: $F_{14, 322}=4,4351$; $p < 0,0005$

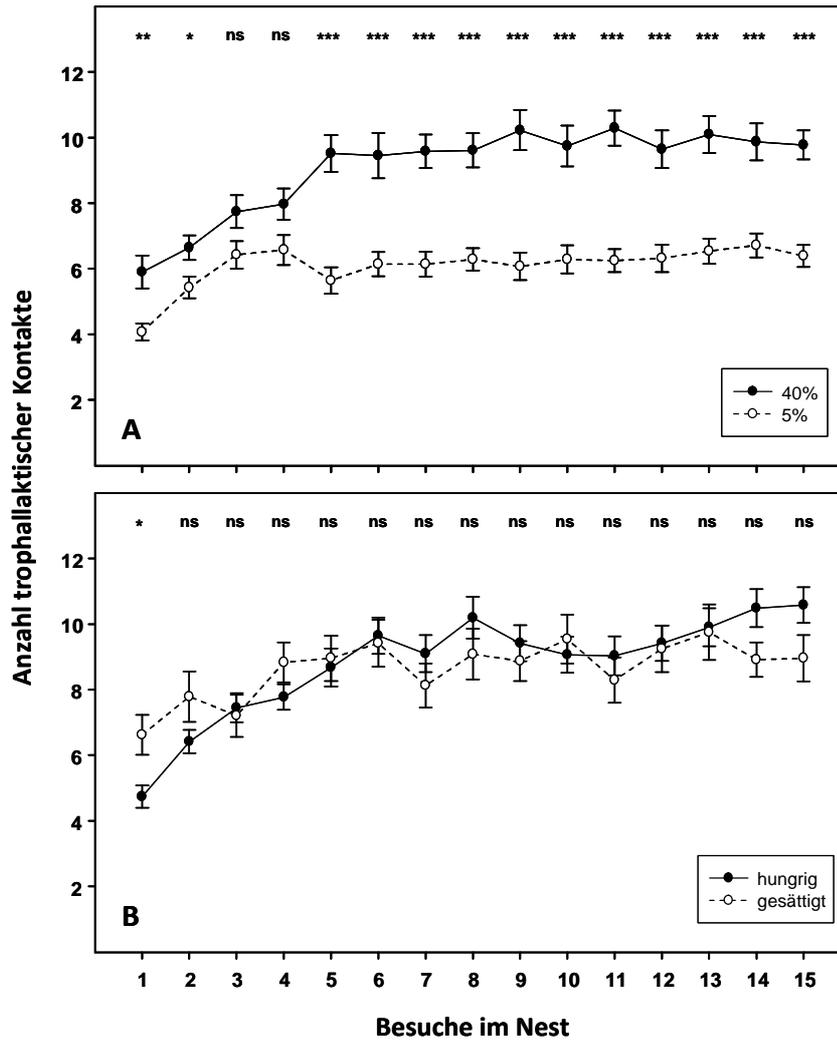


Abb. 4.7: durchschnittliche Anzahl an trophallaktischen Kontakten während des gesamten Nestaufenthalts in Abhängigkeit der absolvierten Besuche im Nest. Dargestellt sind Mittelwerte \pm Standardfehler.

A: Tiere, die an einer 40% bzw. 5% Saccharoselösung furagierten ($n_{40\%}=31$, $n_{5\%}=28$).

ns=nicht signifikant, * $p<0,025$, ** $p<0,005$, *** $p<0,0005$ (zweiseitiger t-Test für jeden Besuch, $\alpha=0,025$ nach Bonferroni-Korrektur).

ANOVA mit Messwiederholungen für den Effekt Besuche an der Futterquelle:

40%: $F_{14, 420}=9,345$; $p<0,0001$ / 5%: $F_{14, 378}=4,385$; $p<0,0001$

B: Tiere aus hungrigen bzw. gesättigten Subkolonien, die an einer 20% Saccharoselösung furagierten ($n_{hun}=31$, $n_{ges}=24$).

ns=nicht signifikant, * $p<0,025$ (zweiseitiger t-Test für jeden Besuch, $\alpha=0,025$ nach Bonferroni-Korrektur).

ANOVA mit Messwiederholungen für den Effekt Besuche an der Futterquelle:

hungrig: $F_{14, 420}=14,829$; $p<0,0001$ / gesättigt: $F_{14, 322}=2,783$; $p<0,001$

Die Anzahl der Trophallaxis-Aktionen änderte sich in keiner der Versuchsgruppen während der 15 Besuche im Nest (Abb. 4.8). Ferner gab es auch kaum Unterschiede zwischen den 40% und 5%-Tieren. Beide Gruppen führten ungefähr zwei Trophallaxis-Aktionen während eines Besuchs im Nest aus. Die Furageure der gesättigten Subkolonie führten hingegen im Durchschnitt 3-4 Trophallaxis-

Aktionen während ihres Nestaufenthalts aus und somit 1-2 Entladungsaaktionen mehr als Tiere, die aus einer hungrigen Subkolonie stammten.

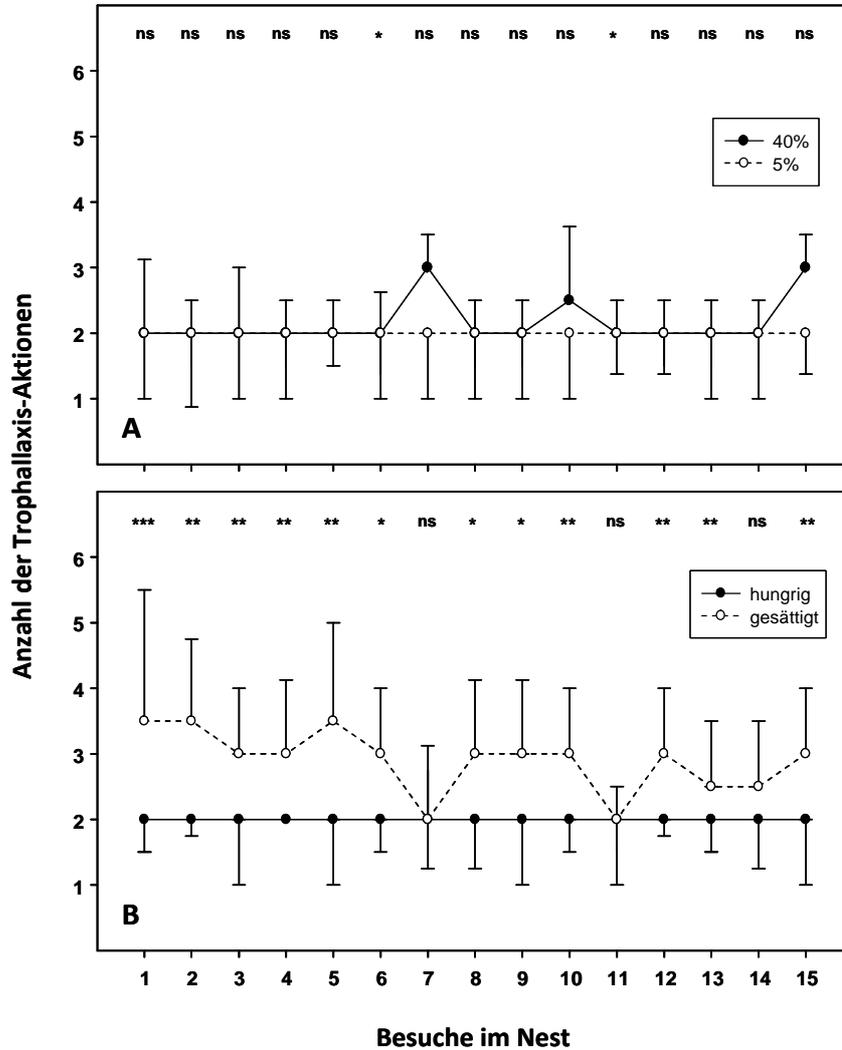


Abb. 4.8: durchschnittliche Anzahl an Trophallaxen während des gesamten Nestaufenthalts in Abhängigkeit der absolvierten Besuche im Nest. Dargestellt sind Mediane \pm Semiquartilsabstand.

A: Tiere, die an einer 40% bzw. 5% Saccharoselösung furagierten ($n_{40\%}=31$, $n_{5\%}=28$).
ns=nicht signifikant, * $p<0,05$ (Mann-Whitney-U-Test für jeden Besuch).

B: Tiere aus hungrigen bzw. gesättigten Subkolonien, die an einer 20% Saccharoselösung furagierten ($n_{hun}=31$, $n_{ges}=24$).
ns=nicht signifikant, * $p<0,05$, ** $p<0,01$, *** $p<0,001$ (Mann-Whitney-U-Test für jeden Besuch).

4.3.3 Taktile Rekrutierung

Furageure, die nach dem Besuch an der Futterquelle ins Nest zurückkehrten, zeigten häufig ein taktiles Rekrutierungsverhalten in der Subkolonie. Sie trommelten dabei in sehr schneller Abfolge mit ihren Antennen auf den Kopf eines Nestgenossen, während sie sich gleichzeitig mit ihrem gesamten Vorderkörper mehrmals pro Sekunde seitlich hin und her bewegten und mit ihren Mandibeln an den Mandibeln des gegenüberstehenden Tieres zogen. Die ganze Verhaltenssequenz dauerte nur ca. 0,5 bis 1 Sekunde. Diese sogenannten „*waggle-displays*“ wurden zu unterschiedlichen Zeitpunkten ausgeführt. Meistens zeigten die Tiere dieses Verhalten unmittelbar vor und nach einer Trophallaxis, wobei nicht unbedingt die Abnehmerinnen das Ziel dieser Interaktionen waren. Verstärkt konnte man eine taktile Rekrutierung aber auch auf dem Weg aus dem Nest beobachten, also lange nach der letzten Entladungsaktion. Gelegentlich wurde diese taktile Rekrutierung aber auch kurz nach Betreten des Nests ausgeübt, und zwar lange bevor die erste Trophallaxis stattfand. Im Rahmen dieser Arbeit wurde aber zwischen diesen einzelnen Phasen nicht weiter unterschieden, sondern nur die Gesamtzahl der Interaktionen ausgewertet.

Die Furageure aus hungrigen Subkolonien bzw. die Tiere, die an einer 40%igen Saccharoselösung tranken, führten fast immer eine taktile Rekrutierung im Nest durch (Abb. 4.9). Im Gegensatz hierzu zeigten nur ungefähr 80% der Tiere aus gesättigten Subkolonien bzw. der 5%-Furageure *waagle displays*. Während der ersten Besuche im Nest waren es bei diesen beiden Versuchsgruppen sogar noch weniger Tiere.

Doch nicht nur der Anteil taktil rekrutierender Tiere veränderte sich mit dem Ernährungszustand der Kolonie bzw. mit der Qualität des angebotenen Futters, sondern auch die Intensität dieses Rekrutierungssignals, also die Anzahl der durchgeführten Wackelbewegungen (Abb. 4.10). Tieren aus hungrigen Subkolonien bzw. 40%-Furageure führten fast immer signifikant mehr *waggle displays* aus als Tiere aus gesättigten Subkolonien bzw. 5%-Furageure. Auch die Anzahl der absolvierten Besuche im Nest hatte einen deutlichen Einfluss auf die Rekrutierungsintensität. Während der ersten zehn Besuche stieg die Anzahl der *waagle displays* bei Tieren aus hungrigen Subkolonien bzw. bei den 40% und 5%-Furageuren kontinuierlich an und erreichte so fast das doppelte Niveau der Intensität während des ersten Besuchs. Tiere der gesättigten Kolonie zeigten hingegen keine Steigerung der Rekrutierungsintensität.

Allgemein kann man also sagen, dass eine hochqualitative Futterquelle oder eine schlechte Ernährungslage der Kolonie eine massive taktile Rekrutierung der Furageure bedingte, die sogar während der ersten Besuch noch weiter gesteigert wurde. Eine weniger attraktive Futterquelle oder

eine gute Ernährungslage der Kolonie lösten hingegen nur eine verhaltene taktile Rekrutierung aus, wobei ebenfalls eine Steigerung der Signalfrequenz auf Individualebene (5%-Tiere) oder Gruppenebene (gesättigte Kolonie und 5%-Tiere) zu beobachten war.

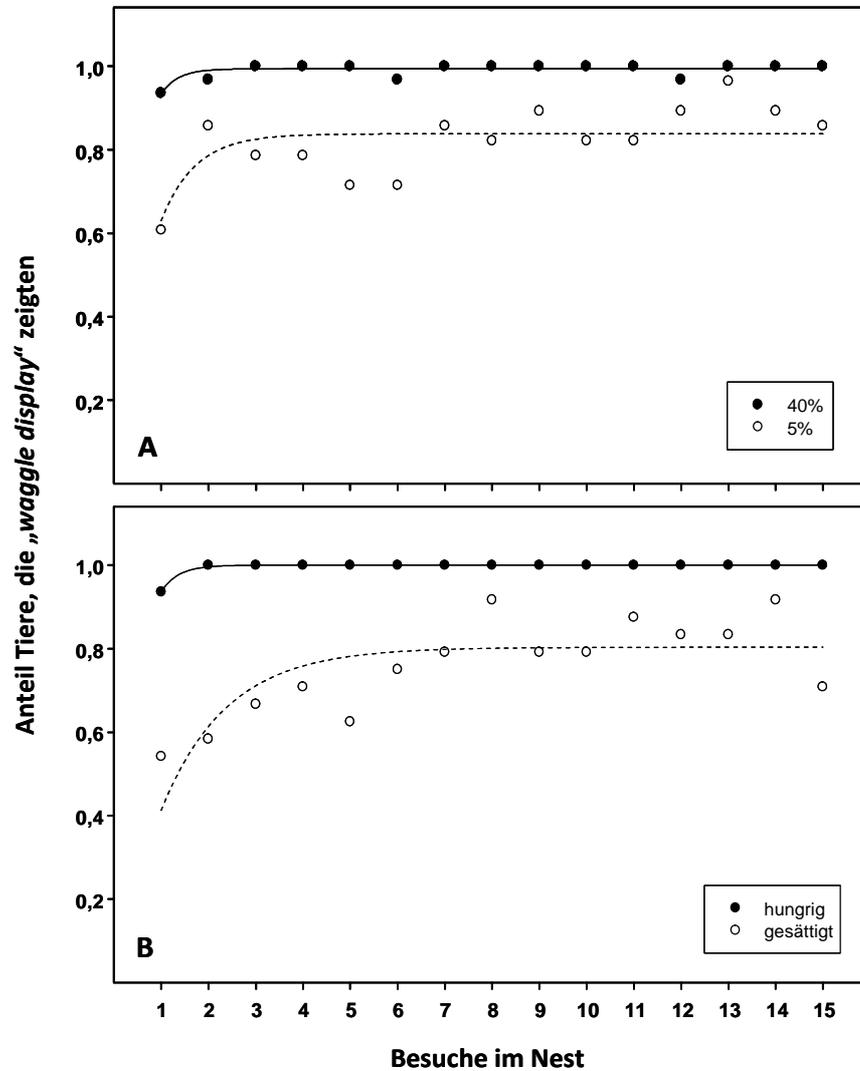


Abb. 4.9: Anteil der Tiere, die während des Nestaufenthalts taktile Rekrutierung (*waggle displays*) zeigten, in Abhängigkeit der absolvierten Besuche im Nest. Bezugsgröße (100%) für jeden Besuch sind alle beobachteten Tiere der jeweiligen Messreihen. Die Datenreihen können jeweils signifikant durch eine Kurve mit exponentiellen Anstieg bis zu einem Maximum beschrieben werden.

A: Tiere, die an einer 40% bzw. 5% Saccharoselösung furagierten ($n_{40\%}=31, n_{5\%}=28$).

40%: $y = 0,99(1 - 0,0611^x)$; $r^2=0,59$; $p=0,0009$ / 5%: $y = 0,84(1 - 0,2487^x)$; $r^2=0,40$; $p=0,0112$

B: Tiere aus hungrigen bzw. gesättigten Subkolonien, die an einer 20% Saccharoselösung furagierten ($n_{hun}=31, n_{ges}=24$).

hungrig: $y = 1 - 0,0643^x$; $r^2=0,99$; $p<0,0001$ / gesättigt: $y = 0,8(1 - 0,4861^x)$; $r^2=0,51$; $p=0,0026$

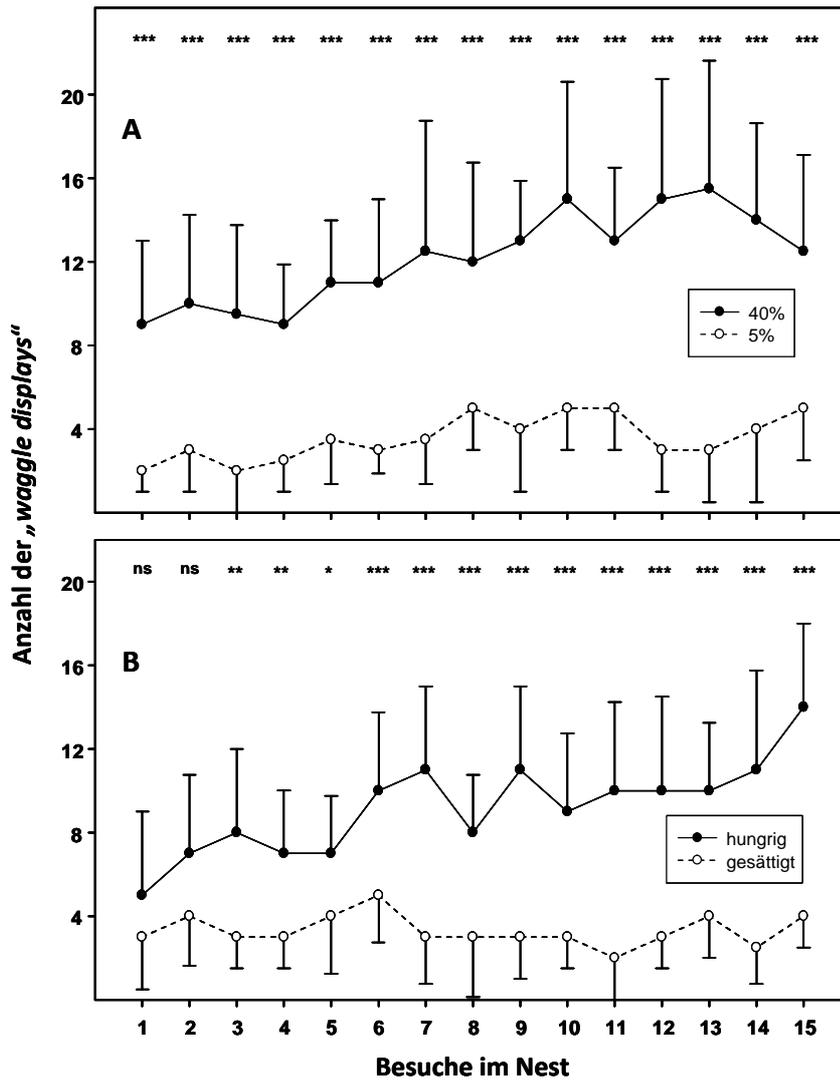


Abb. 4.10: Durchschnittliche Anzahl der taktile Rekrutierungen (*waggle displays*) während des Nestaufenthalts in Abhängigkeit der absolvierten Besuche im Nest. Dargestellt sind Mediane \pm Semi-Quartilsabstand.

A: Tiere, die an einer 40% bzw. 5% Saccharoselösung furagierten ($n_{40\%}=29-31$, $n_{5\%}=17-27$).

*** $p < 0,001$ (Mann-Whitney-U-Test für jeden Besuch)

B: Tiere aus hungrigen bzw. gesättigten Subkolonien, die an einer 20% Saccharoselösung furagierten ($n_{hun}=29-31$, $n_{ges}=13-22$).

ns=nicht signifikant, * $p < 0,05$, ** $p < 0,01$, *** $p < 0,001$ (Mann-Whitney-U-Test für jeden Besuch)

4.3.4 Spurlegeverhalten

Mit bloßem Auge erkannte man spurlegende *Camponotus rufipes* Ameisen an ihrer ruckartigen Fortbewegungsweise. Eine Analyse mit Hilfe von Hochgeschwindigkeitsaufnahmen offenbarte die Feinheiten dieses Rekrutierungsverhaltens (Abb. 4.11). Die Tiere blieben mitten im Lauf abrupt stehen, krümmten ihren Gaster nach unten und pressten ihre Gasterspitze durch eine leichte Rückwärtsbewegung auf den Boden, was an einer gebogenen Körperhaltung zu sehen war. Danach wurde der Gaster wieder ein Stück angehoben und die Ameise lief weiter. Die ganze Verhaltenssequenz dauerte nur ca. 0,2 Sekunden.



Abb. 4.11: Spurlegende *Camponotus rufipes* Arbeiterin auf dem Rückweg zum Nest. Das Tier unterbricht abrupt seinen Lauf, setzt den Gaster ab und presst die Gasterspitze mit einer leichten Rückwärtsbewegung auf den Boden, was zu einer gekrümmten Körperhaltung der Ameise führt (Bild Mitte). Ein typischer Markierungsstopp dauert ca. 0,2 Sekunden.

Auf dem Rückweg ins Nest legten fast alle Tiere aus der hungrigen Subkolonie bzw. die 40%-Furageure eine chemische Duftspur über die 15 Besuche hinweg (Abb. 4.12). Tiere, die an der 5%igen Saccharoselösung furagierten, legten bei Antritt des ersten Heimwegs nur mit einer Wahrscheinlichkeit von ca. 60% eine Spur, in den darauffolgenden Furagierzyklen waren es ca. 80%. Nur 30% bzw. 60% der Tiere aus gesättigten Kolonien legten während der beiden ersten Besuche an der Futterquelle Spuren auf dem Rückweg. Ab dem 10. Lauf waren es dann dauerhaft ca. 90% der Ameisen, die unter diesen Umständen ein Spurlegeverhalten auf dem Rückweg zeigten. Hinsichtlich der Spurlegeintensität, also der Anzahl der Markierungsstopps, ergab sich ein hoch signifikanter Unterschied zwischen 40% und 5%-Furageuren. Tiere, die eine hochqualitative Futterquelle besuchten, hinterließen zu jedem Zeitpunkt deutlich mehr Duftmarken auf dem Rückweg als Tiere, die von einer weniger attraktiven Zuckerlösung zurückkehrten (Abb. 4.13). Auch Tiere aus hungrigen Subkolonien setzten zumindest während der ersten Besuche mehr Duftmarkierungen auf dem Rückweg zum Nest als ihre Nestgenossen aus gesättigten Subkolonien. In den letzten 5 Besuchen war

der Unterschied zwischen den beiden Versuchsgruppen immer öfter nicht signifikant. Es bleibt offen, ob es sich hierbei tatsächlich um eine Annäherung der Werte handelt, oder ob die starke Streuung der Daten für die gesättigten Tiere einen vorliegenden Unterschied maskiert. Allgemein fällt auf, dass die Tiere aller vier Versuchsreihen erst eine Erhöhung der Spurintensität zwischen dem ersten und zweiten bzw. dritten Besuch zeigten, hiernach aber die durchschnittliche Anzahl der gelegten Duftmarkierungen leicht abnahm. Dies muss aber als rein deskriptive Aussage gewertet werden, da die komplexe Verflechtung von gepaarten und ungepaarten Werten in diesen Datensätzen eine statistische Analyse schwierig machte und daher nicht durchgeführt wurde.

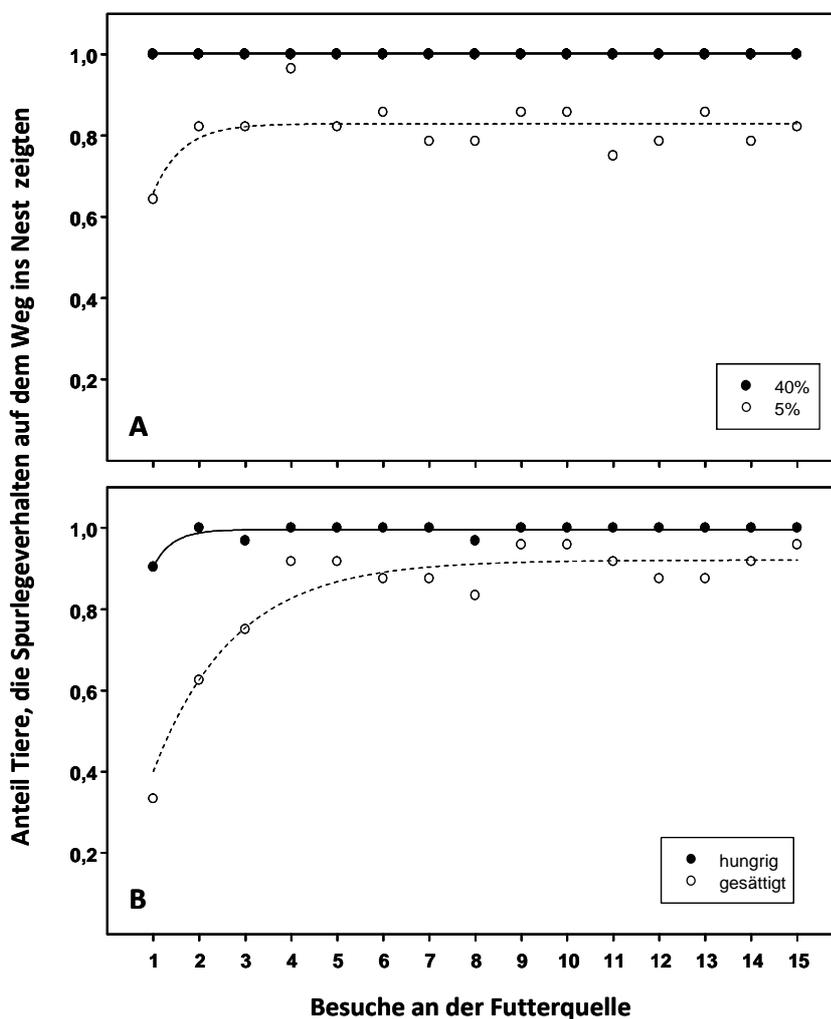


Abb. 4.12: Anteil der Tiere, die auf dem Weg zum Nest Spurlegeverhalten zeigten, in Abhängigkeit der absolvierten Besuche im Nest. Bezugsgröße (100%) für jeden Besuch sind alle beobachteten Tiere der jeweiligen Messreihen. Die Datenreihen können jeweils signifikant durch eine Kurve mit exponentiellen Anstieg bis zu einem Maximum beschrieben werden.

A: Tiere, die an einer 40% bzw. 5% Saccharoselösung furagierten ($n_{40\%}=31$, $n_{5\%}=28$).
 40%: kein Zusammenhang / 5%: $y=0,83(1-0,2049^x)$; $r^2=0,45$; $p=0,006$

B: Tiere aus hungrigen bzw. gesättigten Subkolonien, die an einer 20% Saccharoselösung furagierten ($n_{hun}=31$, $n_{ges}=24$).
 hungrig: $y=1-0,0915^x$; $r^2=0,81$; $p<0,0001$ / gesättigt: $y=0,92(1-0,5656^x)$; $r^2=0,92$; $p<0,0001$

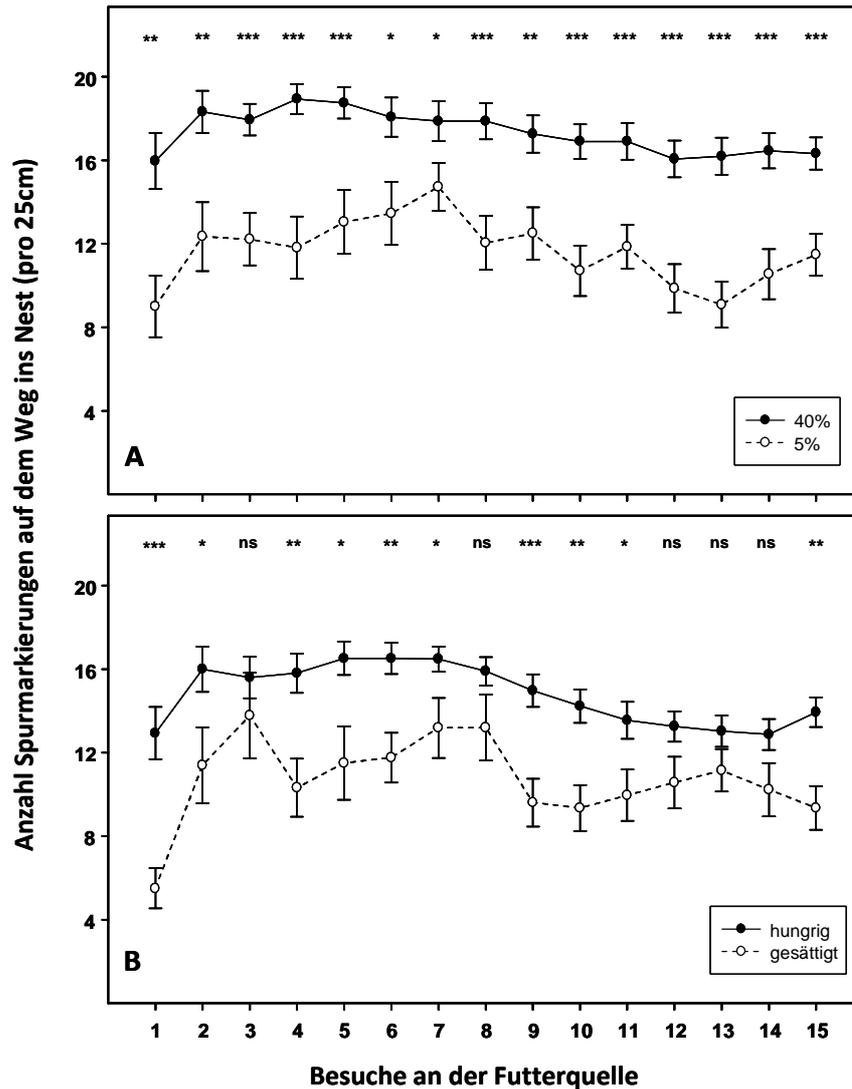


Abb. 4.13: Durchschnittliche Anzahl der Markierungsstopps (pro 25cm) auf dem Weg ins Nest in Abhängigkeit der absolvierten Besuche im Nest. Dargestellt sind Mittelwerte \pm Standardfehler.

A: Tiere, die an einer 40% bzw. 5% Saccharoselösung furagierten ($n_{40\%}=31$, $n_{5\%}=18-24$).

* $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$ (zweiseitiger t-Test für jeden Besuch)

B: Tiere aus hungrigen bzw. gesättigten Subkolonien, die an einer 20% Saccharoselösung furagierten

($n_{hun}=28-31$, $n_{ges}=8-23$).

ns=nicht signifikant; * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$ (zweiseitiger t-Test für jeden Besuch)

Beim ersten Mal auf dem Weg zur Futterquelle zeigte keiner der Tiere ein Spurlegetverhalten, was nicht weiter verwundert, da die Tiere zu diesem Zeitpunkt noch keine Erfahrung mit der Futterquelle hatten und ferner reines Zuckerwasser keine olfaktorischen Reize aussendet, die Ameisen als Information über das Vorhandensein einer Nahrungsressource nutzen könnten. Tiere aus hungrigen Subkolonien bzw. 40%-Furageure legten spätestens ab dem dritten Besuch immer eine

chemische Duftspur auf dem Weg zur Futterquelle (Abb. 4.14). Nur während des zweiten Besuchs, also beim ersten erneuten Aufsuchen der Futterquelle, zeigten nur ca. 40% (40%-Furageure) bzw. 80% (hungrige Furageure) ein Spurlegeverhalten. Die Ameisen der gesättigten Subkolonie bzw. die 5%-Furageure setzten hingegen sehr oft keine Duftmarkierungen auf dem Weg zur Futterquelle. Der Anteil spurlegender Tiere wuchs in diesen beiden Versuchsgruppen von 30% bis 50% während der ersten 3 bis 4 Besuche auf 80% bis 90% in der letzten Phase der Beobachtungszeitraums an.

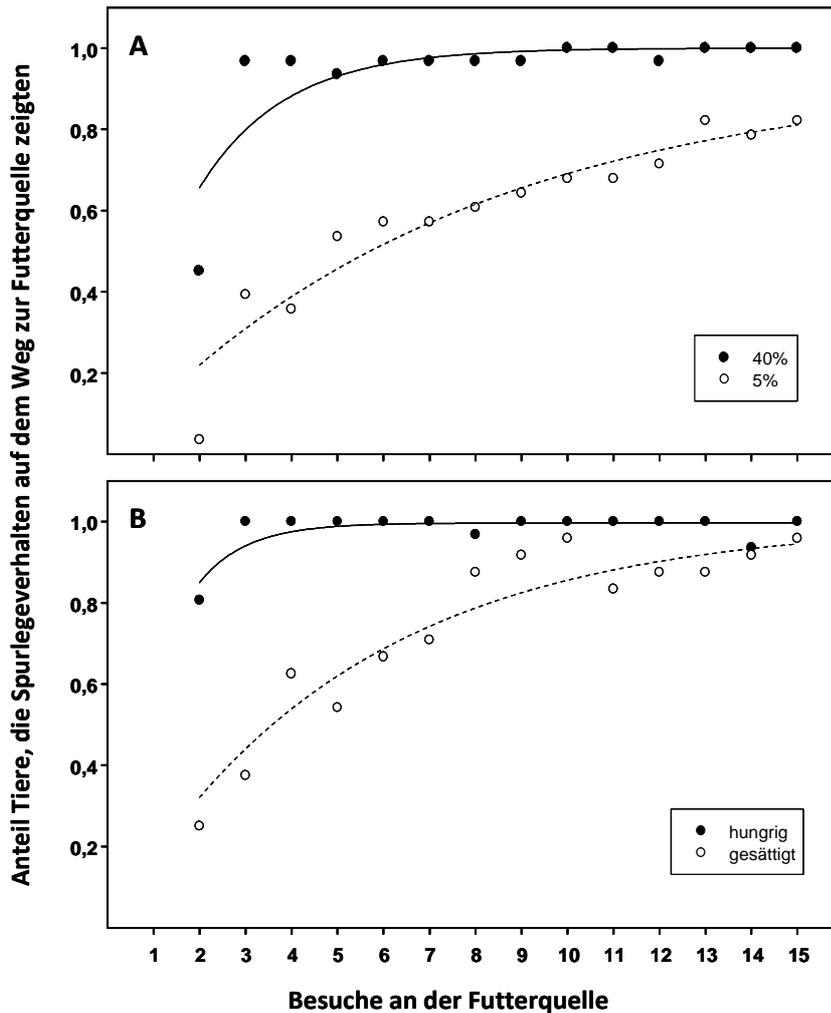


Abb. 4.14: Anteil der Tiere, die auf dem Weg zur Futterquelle Spurlegeverhalten zeigten, in Abhängigkeit der absolvierten Besuche im Nest. Bezugsgröße (100%) für jeden Besuch sind alle beobachteten Tiere der jeweiligen Messreihen. Die Datenreihen können jeweils signifikant durch eine Kurve mit exponentiellen Anstieg bis zu einem Maximum beschrieben werden. Beim ersten Besuch zeigte in keiner der Versuchsreihen eine Ameise ein Spurlegeverhalten.

A: Tiere, die an einer 40% bzw. 5% Saccharoselösung furagierten ($n_{40\%}=31, n_{5\%}=28$).

40%: $y=1-0,5861^x$; $r^2=0,69$; $p<0,001$ / 5%: $y=0,94(1-0,8746^x)$; $r^2=0,90$; $p<0,0001$

B: Tiere aus hungrigen bzw. gesättigten Subkolonien, die an einer 20% Saccharoselösung furagierten ($n_{hun}=31, n_{ges}=24$).

hungrig: $y=1-0,3832^x$; $r^2=0,70$; $p<0,001$ / gesättigt: $y=1-0,8240^x$; $r^2=0,91$; $p<0,0001$

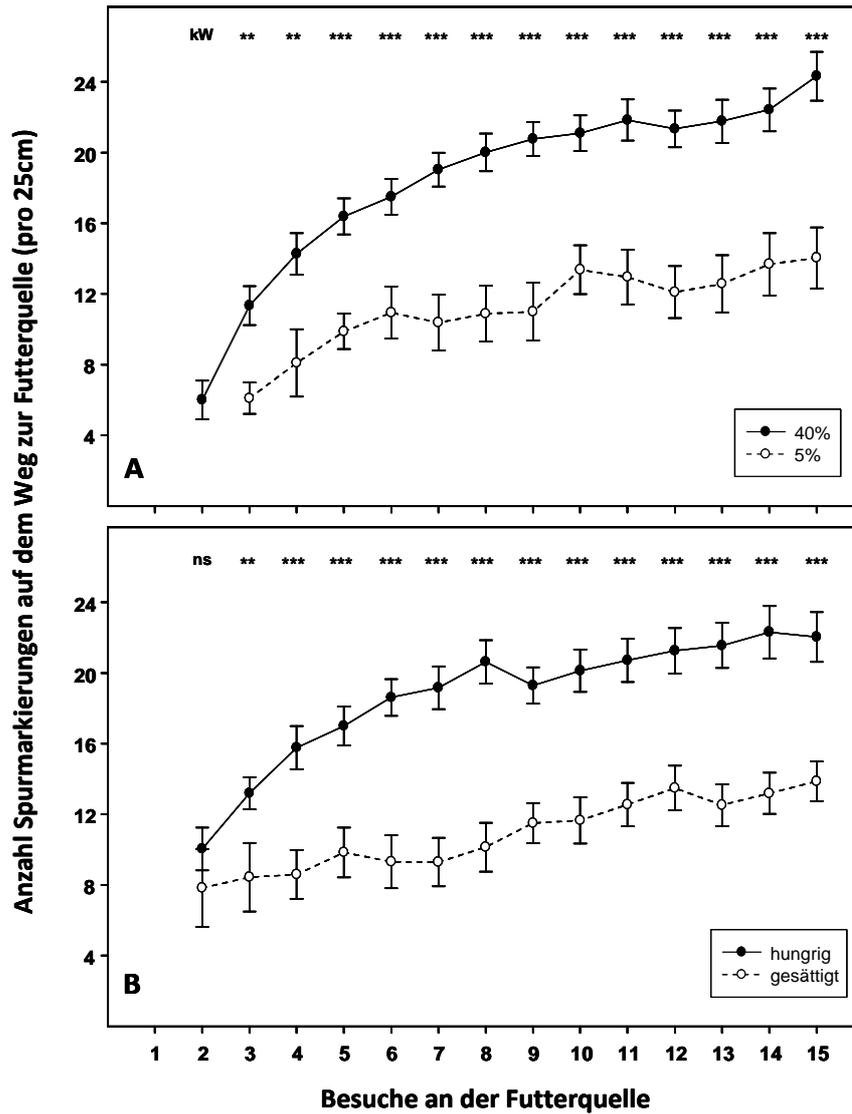


Abb. 4.15: Durchschnittliche Anzahl der Markierungsstopps (pro 25cm) auf dem Weg zur Futterquelle in Abhängigkeit der absolvierten Besuche im Nest. Dargestellt sind Mittelwerte \pm Standardfehler.

A: Tiere, die an einer 40% bzw. 5% Saccharoselösung furagierten ($n_{40\%}=14-31$, $n_{5\%}=9-22$).

kW=nicht genügend Werte vorhanden; ** $p<0,01$; *** $p<0,001$ (zweiseitiger t-Test für jeden Besuch)

B: Tiere aus hungrigen bzw. gesättigten Subkolonien, die an einer 20% Saccharoselösung furagierten.

($n_{hun}=25-31$, $n_{ges}=6-23$)

ns=nicht signifikant; ** $p<0,01$; *** $p<0,001$ (zweiseitiger t-Test für jeden Besuch)

Auch die Spurlegeintensität unterschied sich grundlegend zwischen 40%-Furageuren und hungrigen Tieren auf der einen Seite bzw. 5%-Furageuren und gesättigten Tieren auf der anderen Seite (Abb. 4.15). Die beiden erst genannten Gruppen setzten immer signifikant mehr Markierungspunkte als die beiden letzt genannten Gruppen. Zudem zeigte sich bei allen vier Versuchsgruppen eine auffallende Dynamik. Ausgehend vom zweiten Besuch wurde mit jedem

weiteren Besuch an der Futterquelle der Weg dorthin zunehmend intensiver markiert, also mehr Duftmarkierungen gesetzt. Ab dem 11. bis 12. Besuch pendelte sich die Anzahl der Spurmarkierungen für den Rest des Beobachtungszeitraums auf ein konstantes Maximum ein.

Allgemein kann man also sagen, dass eine hochqualitative Futterquelle oder eine schlechte Ernährungslage der Kolonie ein intensives Spurlegeverhalten sowohl auf Gruppenebene (Anzahl der spurlegenden Tiere) als auch auf Individuenebene (Anzahl der Markierungen) zur Folge hatte. Eine weniger attraktive Futterquelle oder eine gute Ernährungslage der Kolonie lösten hingegen ein weniger stark ausgeprägtes Rekrutierungsverhalten auf Gruppen- und Individuenebene aus. Das Spurlegeverhalten auf dem Hin- und Rückweg ist keinesfalls vergleichbar, sondern unterschied sich fundamental. Während auf dem Rückweg ins Nest kaum eine Abhängigkeit zur Anzahl der absolvierten Besuche zu erkennen war und die Ameisen somit fast immer gleichmäßig die Wege markierten (Ausnahme gesättigte Tiere), wurde das Spurlegeverhalten auf dem Weg zur Futterquelle mit zunehmender Erfahrung der Tiere immer intensiver bzw. beteiligten sich immer mehr Tiere am Rekrutierungsprozess.

4.4 Diskussion

4.4.1 Die Dynamik der Kropfbeladung an der Futterquelle

Camponotus rufipes Arbeiterinnen, die an einer hochqualitativen Futterquelle (40%) foragierten, hatten über viele Besuche hinweg eine signifikant höhere Kropffüllung als Tiere, die eine weniger attraktive Zuckerlösung (5%) vorfanden. Die 5%-Forageure nahmen während des ersten Besuchs ca. 25% weniger Volumen an Saccharoselösung auf als die 40%-Forageure. In allen folgenden Besuchen beluden sich die Tiere beider Versuchsgruppen dann ungefähr mit der gleichen Menge an Zuckerwasser, aber die 40%-Forageure zeigten fast immer eine höhere Gesamtkropffüllung, da sie nach jedem Besuch im Nest eine größere Menge in ihrem Kropf zurückhielten als ihre Nestgenossen an der 5%igen Saccharoselösung. Ausgehend von der maximalen Kropffüllung der 40%-Tiere (ca. 11µl), die der gleichen Arbeiterinnengrößenklasse wie die 5%-Forageure angehörten, bleibt festzuhalten, dass die 5%-Forageure ihren Kropf während der 15 Besuche nur zu 70-90% füllten. Warum kehrten die Arbeiterinnen an der weniger attraktiven Futterquelle fast durchgängig mit einem geringeren Volumen zum Nest zurück statt ihre Kröpfe komplett zu füllen? Eine mögliche Erklärung stellt die „Informationsaustauschhypothese“ von Núñez (1982) dar. Er beobachtete, dass Honigbienen bei niedrig konzentrierten *ad libitum* Zuckerlösungen (Núñez, 1966) bzw. bei niedrigen Nektarflussraten (Núñez, 1982), also bei der Ausbeutung einer wenig attraktiven Futterquelle, die Futteraufnahme vorzeitig abbrechen und daher mit einem nur partiell gefülltem Kropf zurück zum Stock flogen. Durch diese auf den ersten Blick ineffiziente individuelle Foragierstrategie erreicht die Biene aber schneller den Stock und erhält so eher Informationen über eine eventuell ergiebigeren Futterquelle bzw. gibt auch schneller Informationen über ihren Fund weiter. Gerade der Aspekt des Informationsempfangs erhält Unterstützung durch die Beobachtung, dass sich Bienen bei der Rückkehr von wenig ergiebigen Futterquellen deutlich längere Zeit im Stock aufhalten und mehr Zeit mit dem Erbetteln von Futterproben anderer Forageure verbringen als Bienen, die von einer ergiebigen Futterquelle zurückkehren (Núñez, 1970). Letztendlich könnte diese Strategie des schnellen Informationsaustauschs zu einer effizienteren Gesamteintragsrate auf Kolonieebene beitragen. Auch bei nektarsammelnden Ameisen wurden ähnliche Effekte der Futterqualität auf die Kropffüllung beobachtet. Josens et al. (1998) zeigten, dass bei *Camponotus mus* die Kropffüllung von der Zuckerkonzentration der aufgenommenen Futterlösung abhängt. Das aufgenommene Volumen an *ad libitum* Futterquellen stieg in ihren

Experimenten mit zunehmender Zuckerkonzentration kontinuierlich an bis bei ca. 40% Zuckerkonzentration ein Maximum erreicht war. Höher konzentrierte Zuckerlösungen hingegen führten wieder zu einer abnehmenden Kropfbeladung. In einer weiteren Arbeit wurde gezeigt, dass *Camponotus rufipes* Arbeiterinnen eine künstliche Futterquelle mit niedriger Nektarflussrate mit nur teilweise gefüllten Kröpfen verließen (Schilman & Roces, 2003). Die Autoren beider Arbeiten halten es für möglich, dass Ameisen, ähnlich wie Honigbienen, unattraktive Futterquellen vorzeitig verlassen, um so die Wahrscheinlichkeit eines Informationserhalts über alternative, höherwertige Futterquellen zu vergrößern. Auch die in dieser Arbeit gefundenen unterschiedlichen Kropffüllungen aufgrund verschiedener Futterqualitäten können als Strategie zur Steigerung des Informationsflusses gesehen werden. Der vorzeitige Abbruch der Futterraufnahme könnte aber auch einfach mit der weiteren Suche nach ergiebigeren Futterquellen erklärt werden. Honigbienen furagieren hauptsächlich an floralen Nektarien und haben sich evolutionär in Gebieten entwickelt, in denen solche Futterquellen geklumpt vorkommen (Dornhaus & Chittka, 2004). In diesen Habitattypen sollte eine Biene nicht auf gut Glück nach neuen Nahrungsressourcen suchen, sondern Informationen über alternative Futterquellen im Stock sammeln, so wie es die Informationsaustauschhypothese von Núñez (1982) postuliert. Ob sich dieser Mechanismus auf Ameisen übertragen lässt ist unsicher. Diese Tiergruppe sammelt vor allem an extrafloralen Nektarien und Honigtauproduzenten (Hölldobler & Wilson, 1990). Diese Futterquellen sind weit verbreitet und daher könnte ein vorzeitiger Abbruch an einer wenig ergiebigen Ressource auch zum Aufsuchen ertragreicherer Nektarquellen dienen. Für diese Annahme spricht auch der unterschiedliche Energieverbrauch der beiden Tiergruppen. Eine fliegende Honigbiene würde aufgrund ihres hohen Metabolismus bei einer langen Suche nach neuen Futterquellen, so wie es in einem Habitat mit geklumpten Nahrungsressourcen zu erwarten wäre, einen Großteil ihrer gesammelten Energie verbrauchen. Nektarsammelnde Ameisen hingegen zeigen einen sehr niedrigen Stoffwechsel beim Furagieren (Schilman & Roces, 2005 und 2006) und können es sich daher energetisch eher leisten ohne weitere Informationen auf Nahrungssuche zu gehen.

Doch nicht nur die Futterqualität, sondern auch der Ernährungszustand der Kolonie hatte einen signifikanten Einfluss auf die Gesamtkropffüllung der Furageure. Die Arbeiterinnen aus hungrigen Subkolonien nahmen erst ab dem 3. Besuch an der Futterquelle die maximale Ladung auf. Auf einen wirklich komplett gefüllten Kropf wies bei diesen Tieren der extrem ausgedehnte Gaster hin. Deutlich waren dann die Intersegmentalhäute zwischen den Sterniten und Tergiten hervorgetreten und oft konnte man regelrecht durch den Gaster der Ameise hindurch sehen. Die Ameisen der gesättigten Subkolonie nutzen hingegen in keinem der 15 Besuche an der Futterquelle

ihre maximale Kropfkapazität aus. Dass gesättigte Ameisen eine erniedrigte Futteraufnahme zeigen, wurde schon von Josens & Roces (2000), wenn auch nicht zweifelsfrei, an *Camponotus mus* nachgewiesen. Auch hier stellt sich die Frage, warum die gesättigten Tiere nicht ihren Kropf bei der Futteraufnahme komplett füllten? Dies kann zum einem an einer erniedrigten Furagiermotivation der gesättigten Arbeiterinnen liegen, so wie es bereits für Honigbienen diskutiert wurde (Núñez 1982, Varjú & Núñez, 1991). Hierfür spricht auch eine leicht erhöhte Aufnahmerate der hungrigen Tiere (Daten nicht gezeigt), wie sie ebenfalls Josens & Roces (2000) bei hungrigen *Camponotus mus* Arbeiterinnen nachweisen konnten. Aber eine erniedrigte Kropffüllung bei gesättigten Tieren könnte auch in Zusammenhang mit einem verstärkten Informationsaustausch gebracht werden. Eine 20%ige Futterlösung, wie sie in unseren Experimenten verabreicht wurde, stellte für gesättigte Tiere vielleicht eine wenig attraktive Futterquelle dar und zog daher, so wie bei den 5%-Furageuren der Qualitätsversuchsreihe, einen vorzeitigen Abbruch mit einem nur teilweisen gefüllten Kropf nach sich, während bei den hungrigen Tieren die Akzeptanzschwelle gegenüber Zuckerlösungen sehr niedrig war und daher die 20%ige Saccharoselösung von den Tieren als sehr attraktiv eingestuft wurde.

Innerhalb der jeweiligen Versuchsgruppen fiel die verringerte Kropfladung während der ersten Besuche an der Futterquelle auf, wobei besonders die 5%-Furageure und die Tiere der hungrigen Subkolonie eine ausgeprägte Steigerung der Kropffüllung in der Initialphase des Furagierens zeigten. Für die 5%-Furageure, wie auch für die gesättigten Tiere, könnte man wiederum die oben erwähnte Informationsaustauschhypothese zur Erklärung heranziehen. Die Tiere verließen während der ersten Besuche die „minderwertige“ Futterquelle vorzeitig, um so schneller Information über eventuell ergiebigeren Ressourcen zu erhalten, entweder direkt durch Nestgenossen oder indirekt über stark pheromonmarkierte Wege. Erst nach 1-2 Besuchen im Nest zeigten die Tiere eine erhöhte Kropffüllung, da sie weder auf dem Weg zur Futterquelle noch im Nest Informationen über eine alternative Furagiermöglichkeit erhielten. Laut dieser Argumentation handelt es sich also bei den erniedrigten Kropffüllung während der ersten Besuche um eine Beschleunigung des Informationsempfangs innerhalb einer schon bestehenden Strategie zum beschleunigten Informationsempfang (da diese Tiere durchweg auch in den späteren Besuchen nicht ihr Maximum an der Futterquelle aufnahmen). Eine andere Erklärung basiert nicht auf einem beschleunigten Informationsempfang, sondern auf einem schnelleren Informationstransfer. Die Tiere würden dementsprechend eine neu gefundene Futterquelle, die eine ausreichende Nahrungsmenge bietet, vorzeitig verlassen um ihre Nestgenossen schnell über ihren Fund zu informieren. Dieses verstärkte Rekrutierungsverhalten sollte bei zunehmender Monopolisierung der Futterquelle durch die Kolonie

einem individuell effizienteren Abtransport der Nahrung weichen. Solche Furagierstrategien wurden bisher nur bei Blattschneiderameisen nachgewiesen. So schneiden Blattschneiderameisen in der Initialphase des Furagierprozesses an einer neuen Nahrungsressource erst kleine Fragmente aus (Roces & Núñez 1993; Roces & Hölldobler, 1994), tragen die Blattstückchen nur bis zur nächsten Erntestrasse (Hubbell et al., 1980; diese Arbeit Kapitel 2 und 3) oder verzichten sogar vollends auf eine Ladung innerhalb der ersten Minuten nach Entdeckung einer neuen Futterquelle (Jaffé & Howse, 1979; Roces & Hölldobler, 1994; diese Arbeit Kapitel 2 und 3). Diese Idee erhält Unterstützung durch die hier gemachten Beobachtungen bei Furageuren aus hungrigen Subkolonien bzw. an hochwertigen Futterquellen (40%). Auch hier wurde der Kropf während der ersten eins bis zwei Besuche nicht vollständig gefüllt, obwohl es sich um attraktive Futterquellen handelte und somit ein verfrühter Abbruch der Nahrungsaufnahme zum Zwecke eines schnellen Informationsempfangs über weitere verfügbare Ressourcen als Erklärung nicht in Frage kommen sollte. Die Rückkehr zum Nest mit nur partiell gefüllten Kröpfen, besonders in der Initialphase des Furagierens, ermöglicht hingegen einen schnellen Informationstransfer und so einen raschen Aufbau der Präsenz von Nestgenossen an der neuen Ressource. Der besonders stark ausgeprägte Verzicht auf eine vollständige Ladung bei den Furageuren der hungrigen Subkolonie während des ersten Besuchs an der Futterquelle demonstriert den starken Drang dieser Tiere die Rekrutierung zu den dringend benötigten Nahrungsressourcen zu intensivieren. Der hier beobachtete suboptimale Nahrungseintrag auf Individuenebene zu Gunsten eines schnellen Informationstransfers wäre das erste Beispiel für diese Rekrutierungsstrategie außerhalb der Blattschneiderameisen. Auch für die 5%-Furageure und die Tiere der gesättigten Kolonie macht ein schneller Informationstransfer während der ersten Besuche Sinn, da den Tieren in diesen Momenten Informationen über alternativ verfügbare Futterquellen nicht zur Verfügung stehen und eventuell die von ihnen gefundene Ressource die im Augenblick attraktivste Futterquelle darstellt. Mailleux et al. (2000) konnten ferner zeigen, dass bei *Lasius niger* Arbeiterinnen erst dann ein Spurlegeverhalten ausgelöst wird, wenn an der Futterquelle der Kropf weitgehend mit Nektar gefüllt werden kann. Kleine Futtermengen lösten in ihren Versuchen hingegen kein Spurlegeverhalten aus. Dementsprechend könnte nicht nur eine hohe Futterqualität oder Hungerstress innerhalb der Kolonie einen schnellen Informationstransfer auslösen, sondern allgemein das Vorfinden großer Nahrungsmengen, wie es in unseren *ad libitum* Experimenten für alle Versuchsgruppen der Fall war. Beruhend auf einem mathematischen Modell mutmaßten Dornhaus et al. (2006), dass der vorzeitige Abbruch der Nahrungsaufnahme bei sozialen Insekten besser durch die rasche Übermittlung von Informationen als durch einen beschleunigten Informationsempfang erklärt werden kann. Aufgrund der hier erzielten Ergebnisse behaupten wir,

dass beide Strategien bei nektarsammelnden Ameisen miteinander verwoben sind und ein vorzeitiger Abbruch der Nahrungsaufnahme allgemein dem Informationsaustausch, also dem Transfer wie auch dem Empfang von Informationen, dient. Betrachtet man die Ergebnisse des dritten Kapitels dieser Arbeit, so wird klar, dass auch Blattschneiderameisen die Strategie der Blattfragmentübergabe im Kreuzungsbereich nicht nur zum Zweck eines schnellen Informationstransfers vollziehen, sondern damit gleichzeitig Informationen über die Eignung des gefundenen Blattmaterials erhalten.

4.4.2 Die Dynamik der Kropfentladung im Nest

Erstaunlicherweise verließen viele Furageure in der Initialphase des Furagierens das Nest mit einem noch teilweise gefüllten Kropf, d.h. sie entluden sich während der Trophallaxen nicht vollständig. Das zurückgehaltene Volumen erreichte allgemein sehr hohe Werte (15-40% der gesamten Kropffüllung) und war bei hungrigen Tieren und 40%-Furageuren besonders stark ausgeprägt und über viele Besuche im Nest hinweg deutlich nachweisbar. Dieses Verhalten wurde für nektarsammelnde Ameisen bisher noch nicht beschrieben. Nur bei Honigbienen zeigt eine Arbeit (Brandstetter et al., 1988), dass so genannte „Neulinge“ an einer Futterquelle den Stock mit größeren Volumina im Honigmagen verlassen als Sammlerinnen, die schon mit der Futterquelle über einige Tage vertraut sind. Der Unterschied in dieser so genannten „Proviantierung“ zwischen erfahrenen und unerfahrenen Bienen beträgt zwischen 200 und 500µg Zucker, was wiederum umgerechnet auf eine 30%-Saccharoselösung ein zusätzliches Volumen von 1 bis 2µl bedeutet. Da Bienen einen wesentlich größeren Kropf als *Camponotus rufipes* Arbeiterinnen besitzen (ca. 60µl Fassungsvermögen), verlassen also die unerfahrenen Bienen gegenüber den erfahrenen Bienen den Stock mit einem Zusatzvolumen, welches nur 3% der Gesamtkropffüllung ausmacht. Zur Erinnerung: In unseren Experimenten verließen 40%-Furageure bzw. hungrige Tiere das Nest in der Initialphase des Furagierens mit einem noch zu 20 bis 40% gefüllten Kropf. Tiere aus gesättigten Kolonien und 5%-Furageure zeigten immerhin noch ein Restvolumen von 10 bis 20% der vorausgegangenen Gesamtkropffüllung. Welchen adaptiven Wert hat ein solch stark ausgeprägtes Restvolumen während der ersten Besuche im Nest? Warum gaben die Tiere ihr Kropffüllung nicht komplett an ihre Nestgenossen ab? Eine „Proviantierung“, wie sie für Honigbienen vorgeschlagen wurde (Brandstetter et al., 1988), erscheint aufgrund des niedrigen Stoffwechsels von nektarsammelnden Ameisen (Schilman & Roces, 2005 und 2006) eher unwahrscheinlich. Während Honigbienen durch ihre

fliegende Fortbewegungsweise einen sehr hohen Energieverbrauch haben, könnten die Ameisen mit einem Restvolumen von 4 μ l 30%-Saccharoselösung, was der durchschnittlich zurückgehaltenen Menge in den ersten beiden Besuchen bei hungrigen Tieren entspricht, ca. 3km laufen (Schilman & Roces, 2006). Stoffwechselfmessungen von Fonck & Jaffé (1996) ermittelten einen durchschnittlichen Verbrauch von 0,28mg Zucker pro *Camponotus rufipes* Arbeiterin und Tag in einer Laborkolonie. Auch unsere eigenen Berechnungen, basierend auf der Veränderung der Biomasse über den Versuchszeitraum, ergaben, dass eine Arbeiterin dieser Art in den künstlichen Nestern ca. 0,22mg Zucker pro Tag verstoffwechselt, d.h. mit einer Restkropffüllung von 4 μ l 30%-Saccharoselösung ca. 5 (basierend auf Fonck & Jaffé, 1996) bis 6 Tage (eigene Berechnungen) überleben könnte. Diese niedrigen Stoffwechselraten lassen das gemessene Restvolumen als Proviant zum erneuten Aufsuchen der Futterquelle bzw. zur weiteren Exploration der Umgebung der gefundenen Futterquelle als weit „überdimensioniert“ erscheinen.

Auch ein Laborartefakt aufgrund der Verwendung von *ad libitum* Futterquellen kann ausgeschlossen werden. Sum (2005) zeigte, dass auch *Camponotus rufipes* Arbeiterinnen, die an künstlichen Nektarien mit niedrigen Flussraten furagierten, während der ersten Besuche das Nest mit bis zu 40% Restvolumen im Kropf verließen.

Der adaptive Wert dieses Verhaltens offenbart sich vielmehr bei der Betrachtung der trophallaktischen Interaktionen im Nest. In allen vier Versuchsreihen stieg die Entladungsrate während der ersten Besuche im Nest kontinuierlich an und erreichte dann ein Maximum. Dieser Anstieg beruhte sehr wahrscheinlich auf der zunehmenden Aktivierung von Abnehmerinnen im Nest. Hierfür spricht die gleichzeitig ansteigende Zahl der trophallaktischen Kontakte pro Besuch im Nest (siehe Abb. 4.7). Ferner konnten wir beobachten, dass die Furageure immer wieder zur gleichen Zone im Nest zurückkehrten und dort nach Abnehmerinnen suchten (Daten hier nicht gezeigt). Von Arbeiterin zu Arbeiterin unterschied sich diese Abgabebzone, aber die Ameisen blieben während der 15 Besuche im Nest diesem Ort weitgehend treu. Wir vermuten, dass durch das wiederholte Aufsuchen der gleichen Zone im Nest die dortigen potentiellen Abnehmerinnen zunehmend motiviert wurden bzw. die Anzahl dieser Tiere gesteigert wurde und hieraus eine schnellere Entladung der Furageure resultierte. Im Umkehrschluss bedeutet dies, dass Furageure während der ersten Besuche im Nest länger auf eine vollständige Entladung warten mussten, da die potentiellen Abnehmerinnen noch nicht alarmiert waren. In unseren Experimenten brachte der vorzeitige Abbruch der Entladung für den Furageur eine rechnerische Zeitersparnis von nur 30 Sekunden bis zu maximal einer Minute während der ersten beiden Besuche im Nest. Man sollte aber bedenken, dass unter natürlichen Umständen die Ameisendichte im Nest geringer sein könnte und ferner viele

gleichzeitig eintreffende Furageure entladen werden müssen. Der hier gemessene Unterschied der Entladungsrate in der Initialphase des Furagierens könnte im Freiland also noch ausgeprägter sein. Ein erfolgreicher Furageur kann durch das vorzeitige Beenden der Nahrungsabgabe im Nest bei niedrigen Entladungsraten wertvolle Zeit sparen, um so schnell die Duftspur zur neu entdeckten Futterquelle zu verstärken oder auch über taktile Signale weitere Nestgenossen zu rekrutieren. Des Weiteren werden während der ersten Besuche im Nest vielleicht nur Kostproben der gefundenen Nahrung verteilt um schnell weitere Arbeiterinnen zur Futterstelle zu rekrutieren oder zukünftige Abnehmerinnen zu motivieren. Interessanterweise reduziert das Tier durch die nur teilweise Ausnutzung der Kropfkapazität nicht nur seine individuelle Effizienz beim Nahrungseintrag, wie es z.B. bei Blattschneiderameisen der Fall ist (Roces & Núñez 1993; Roces & Hölldobler, 1994), sondern riskiert zusätzlich einen Teil der schon im Nest sicher angekommenen gesammelten Nahrung im Falle einer Prädation bei der folgenden Futtersuche zu verlieren.

4.4.3 Rekrutierungsverhalten

Allgemein führte eine bessere Futterqualität stets zu stärkeren Rekrutierungsmaßnahmen der Furageure. Für *Camponotus rufipes* wurde 3,4-dihydro-8-hydroxy-3,7-dimethylisocoumarin, eine Substanz die bei diesen Tieren in der Rektalblase zu finden ist, als Spurpheromon identifiziert (Übler et al., 1995). In Verhaltensexperimenten folgen Tiere einer mit dieser Substanz künstlich gelegten Spur. Ähnliche Isocoumarine wurden bei *Camponotus sericeiventris* und *C. balzani* gefunden und dort als langlebige Orientierungs- und Rekrutierungskomponente des Spurpheromons beschrieben (Kohl et al., 2003). In vielen *Camponotus*-Arten dient sehr wahrscheinlich Ameisensäure als zusätzliche kurzlebige Rekrutierungskomponente (Traniello, 1977; Kohl et al, 2001 und 2003). Bei der hier verwendeten Ameisenart *Camponotus rufipes* wirkt Ameisensäure alleine nicht als Rekrutierungssignal (Jaffé & Sánchez, 1984), wobei weiterführende Experimente in Kombination mit dem Rektalblaseninhalte fehlen. Während die Chemie der Spurpheromone vieler *Camponotus*-Arten gut erforscht ist, fehlen quantitative Untersuchungen des Spurlegeverhaltens in dieser Gattung fast vollständig. In unseren Experimenten konnten wir demonstrieren, dass eine hochwertige Futterquelle 1) mehr Furageure zum Legen einer Duftspur veranlasste und 2) die spurlegenden Tiere intensiver Markierungspunkte setzten. Eine chemische Rekrutierung ist in dieser Ameisenart also keine Alles oder Nichts Reaktion, wie sie z.B. für *Solenopsis saevissima* (Wilson, 1962) beschrieben wurde. Vielmehr können *Camponotus rufipes* Arbeiterinnen je nach Futterqualität graduierte Signale

ausüben. Auch Arbeiten an anderen Ameisenarten, wie z.B. *Solenopsis geminata* (Hangartner, 1969), *Acanthomyops interjectus* (Hangartner, 1970) und *Lasius niger* (Beckers et al., 1993), zeigten, dass diese Tiere auf unterschiedliche Futterqualität mit unterschiedlich intensivem Spurlegeverhalten reagieren und daher sehr wahrscheinlich die Menge an abgegebenen Spurpheromon auf Individuenebene variieren können. Über einen Zusammenhang zwischen taktilen Rekrutierungssignalen (*waggle displays*) und der von der rekrutierenden Ameise zuvor aufgefundenen Futterqualität fehlen hingegen bisher Veröffentlichungen in der Fachliteratur. Wir konnten zeigen, dass bei hochwertigen Futterquellen 1) ein größerer Anteil an Furageuren *waggle displays* durchführte und 2) die Furageure mehr Signale pro Nestaufenthalt ausübten. Hölldobler (1999) wies darauf hin, dass taktile Signale häufig chemische Signale auf unterschiedliche Weise modulieren. Während bei Arten wie *Camponotus socius* die Präsenz von Spurpheromonen alleine kein Spurfolgeverhalten auslöst und erst die zusätzliche taktile Stimulierung durch den erfolgreichen Furageur die Rekruten veranlasst auf Futtersuche zu gehen (Hölldobler, 1971), folgen bei *Camponotus pennsylvanicus* (Traniello, 1977) und *C. rufipes* (Jaffé & Sánchez, 1984) die Rekruten einer Enddarmspur ohne zuvor durch erfolgreiche Kundschafterinnen mittels *waggle displays* aufgefordert worden zu sein. Hier steigern die taktilen Signale sehr wahrscheinlich die Motivierung der Nestgenossen einer gelegten Spur zu folgen. Bei der Ausbeutung einer hochattraktiven Futterquelle werden also von den Furageuren die Signale beider Kommunikationsmodalitäten intensiviert um so vermehrt Rekruten anzuwerben.

Ähnliche Unterschiede waren zwischen Furageuren hungriger und gesättigter Subkolonien zu finden. Hier war der Anteil chemisch und taktil rekrutierender Tiere höher, wenn die Arbeiterinnen aus hungrigen Subkolonien kamen. Ferner war auch deren Rekrutierungsintensität (Anzahl der *waggle displays* bzw. Anzahl der Markierungspunkte) signifikant höher als bei Tieren aus gesättigten Subkolonien. Nur das Spurlegeverhalten auf dem Rückweg ins Nest unterschied sich nicht immer signifikant zwischen den beiden Gruppen. Eine schlechte Ernährungslage der Kolonie führte also allgemein zu einer intensiveren Rekrutierung zur neu gefundenen Futterquelle. Auch für *Camponotus socius* (Hölldobler, 1971) und *Camponotus pennsylvanicus* (Traniello, 1977) konnte eine Intensivierung der *waggle displays* für Kundschafterinnen, die in eine hungrige Kolonie zurückkehrten, nachgewiesen werden. Eine Korrelation zwischen dem Ernährungszustand der Kolonie und der Intensität des Spurlegeverhaltens wurde bei *Solenopsis geminata* (Hangartner, 1969) aufgezeigt, wobei Mailleux et al. (2006) keinen Zusammenhang zwischen beiden Parametern für *Lasius niger* nicht finden konnte. Wichtig ist daraufhin zu weisen, dass in beiden genannten Publikationen die Tiere auf dem Rückweg ins Nest verfolgt wurden. Auch wir konnten nur geringe

Unterschiede in dieser Richtung beobachten. Auf dem Weg zur Futterquelle hingegen zeigten sich in unseren Experimenten deutliche Unterschiede zwischen gesättigten und hungrigen Furageuren, sowohl bezüglich des Anteils spurlegender Tiere als auch der Intensität des Spurlegeverhaltens. Wir vermuten, dass das Spurlegverhalten auf dem Rückweg von der Futterquelle mehr durch die Eigenschaften der vorgefundenen Nahrung beeinflusst wird und nur gering oder gar nicht vom Motivationsstatus des Furageurs modifiziert wird. In unseren Experimenten wurde beiden Versuchsgruppen der gleiche Reiz, eine 20%-Saccharoselösung, angeboten. Auf dem Weg zur Futterquelle hingegen triggert die Akzeptanz der Nestgenossen gegenüber dem angebotenen Futter die Intensität des Spurlegeverhaltens. Ein Furageur erfuhr in einer hungrigen Subkolonie ein deutlich stärkeres Interesse an seiner Ladung, wie die signifikant höhere Entladungsrate (siehe Abb. 4.6.) demonstriert. Auf der anderen Seite hatte eine hungrige Sammlerin ungefähr gleich viele trophallaktische Kontakte pro Nestbesuch wie ein gesättigter Furageur, was primär nicht für ein gesteigertes Interesse der hungrigen Nestgenossen spricht (siehe aber 4.4.4). Die Hypothese der richtungsspezifischen Modulation des Spurlegeverhaltens wird aber durch die Tatsache, dass unterschiedliche Futterqualitäten bei gleichem Ernährungszustand der Kolonie eine unterschiedliche Intensität des Spurlegeverhaltens auf dem Rückweg zum Nest auslösten, unterstützt.

Außer den Unterschieden im Rekrutierungsverhalten aufgrund verschiedener Futterqualitäten oder Ernährungszuständen der Kolonie fiel auch eine stark ausgeprägte zeitliche Dynamik des Rekrutierungsverhaltens auf. In allen vier Versuchsgruppen wurde das Markierungsverhalten auf dem Weg zur Futterquelle nach jedem erneuten Besuch im Nest intensiver (siehe Abb.4.15). Auch der Anteil spurlegender Tiere in Richtung Futterquelle nahm in den ersten Besuchen stetig zu. Das Spurlegeverhalten auf dem Weg zum Nest hingegen blieb meistens von der Anzahl der absolvierten Läufe unbeeinflusst, außer bei der gesättigten Versuchsgruppe, wo ebenfalls während der ersten Besuche eine deutliche Steigerung der spurlegenden Tiere zu verzeichnen war. Für *Lasius niger* wurden genau gegensätzliche Ergebnisse erzielt (Beckers et al., 1992). Hier geht die Anzahl der spurlegenden Tiere wie auch die Intensität des Spurlegens mit der Anzahl der absolvierten Besuche an der Futterquelle zurück. Die Autoren begründeten dieses Verhalten mit einer zunehmenden besseren räumlichen Orientierung der Ameisen. Eine intensive Duftmarkierung ist hier auf die Initialphase während der Erschließung neuer Futterquelle beschränkt, um so neue Furageure zu rekrutieren und zur Nahrungsressource zu leiten. Nach mehreren aufeinander folgenden Besuchen an der Futterquelle erlernen die Tiere den Weg z.B. anhand visueller Landmarken und eine weitere chemische Markierung ist dann nur noch bedingt erforderlich. Der Unterschied zwischen unseren Ergebnissen und den Erkenntnissen bei *Lasius niger* mag im Versuchsdesign begründet sein.

Während Beckers et al. (1992) einzelne Tiere in einer Gruppe beobachteten, führten wir so genannte „open loop“ Experimente durch, d.h. wir unterbanden die Reaktion der Nestgenossen auf die Rekrutierungsbemühungen der Kundschafterin und ließen Letztere immer nur alleine an der Futterquelle furagieren. Auf der anderen Seite nutzten Mailleux et al. (2005) ein ähnliches experimentelles Design und dokumentierten auch für individuell furagierende *Lasius niger* Arbeiterinnen ein abnehmendes Spurlegeverhalten mit steigender Anzahl der absolvierten Besuche an einer Futterquelle. Neben der chemischen Rekrutierung nahm in unseren Experimenten auch die Intensität der taktilen Signale in fast allen Versuchsgruppen mit der Zeit zu. In der Fachliteratur sind vergleichbare Arbeiten kaum zu finden. Nur Traniello (1977) beobachtete heimkehrende *Camponotus pennsylvanicus* Kundschafterinnen über mehrere Besuche im Nest. Er stellte aber im Gegensatz zu uns eine Abnahme der Intensität der *waggle displays* fest. Wir glauben, dass die zunehmende taktile und chemische Rekrutierungsintensität auf ein wachsendes positives Feedback der Nestgenossen gegenüber der eingetragenen Nahrung des Furageurs zurückzuführen ist. In allen vier Versuchsreihen stiegen parallel zur Rekrutierungsintensität jeweils die Entladungsrate und die Anzahl der trophallaktischen Kontakte an. Beide Faktoren sprechen für ein gesteigertes Interesse der Abnehmerinnen an der eingetragenen Ladung der Furageure. Die Kundschafterinnen reagierten auf die steigende Akzeptanz der Kolonie gegenüber der gesammelten Nahrung direkt mit der Verstärkung des Rekrutierungsprozesses. Für diese Annahme spricht zum einen die deutliche Steigerung des Spurlegeverhaltens auf dem Weg zur Futterquelle, eine Rekrutierungsmaße, welche direkt nach der Erfahrung eines eventuellen positiven Feedbacks ausgeführt wird. Das Spurlegeverhalten auf dem Rückweg zum Nest, welches zeitlich getrennt durch die Nahrungsaufnahme wesentlich später stattfindet, wurde dagegen nicht mehr durch das positive Feedback im Nest moduliert. Teilt man für jeden Besuch die *waggle displays* in Aktionen, die vor der ersten Trophallaxis bzw. nach der letzten Trophallaxis stattfanden, auf, so sieht man, dass die beschriebene Dynamik dieser Rekrutierungssignalen (Abb. 4.10) hauptsächlich auf der Anzahl der *waggle displays* nach der letzten Trophallaxis beruht (Daten hier nicht gezeigt). Sie stiegen mit der Anzahl der absolvierten Besuche im Nest an, während die Rekrutierungssignale direkt nach dem Eintreffen der Tiere im Nest, also vor der ersten Trophallaxis, stets auf dem gleichen Niveau blieben. Die Intensitätssteigerung der taktilen Signale erfolgte also eigentlich immer nach der Entladung der Furageure und somit nach dem Erhalt eines eventuellen Feedbacks auf die Präsentation der gesammelten Nahrung.

Neben dieser Feedback-Erklärung ist es aber auch möglich, dass die Rekrutierungsdynamik im Zusammenhang mit den ökologischen Rahmenbedingungen der Futtersuche steht.

Nektarsammelnde Ameisen besuchen auf ihren Furagierzügen hauptsächlich Honigtauproduzenten und extraflorale Nektarien. Diese beiden Futterquellen zeichnen sich durch eine gewisse Unbeständigkeit aus. Auch wenn sich die Lokalität der Quellen nicht ändert, so ist doch die Menge des Nahrungsangebots oft nicht vorhersagbar. Das liegt zum einen an den niedrigen Nektarproduktionsraten von extrafloralen Nektarien. So wurde z.B. für *Urena lobata*, eine häufig von *Camponotus floridanus* besuchte Pflanze, eine Flussrate von nur etwa 0,03-0,12 µl/min pro Pflanze gemessen (Dreisig, 2000). Zum anderen konkurrieren die Furageure mit anderen nektarsammelnden Ameisenarten und weiteren Insekten um diese Futterquellen (Dreisig, 2000). Eine Futterquelle kann sich also in einem Besuch als ergiebig erweisen, da sich Nektar akkumuliert hat bzw. dort schon seit längerer Zeit kein nektarsammelndes Tier furagierte, aber im nächsten Besuch schon wieder ausgebeutet sein, entweder aufgrund einer niedrigen Nektarproduktionsrate oder der aktuellen Präsenz konkurrierender Tiere. Erst wenn sich die gefundene Futterquelle als beständig erwiesen hat, also nach einigen erfolgreichen Besuchen, wird die Rekrutierung zu dieser Stelle angekurbelt. So könnte ein unnötiger Ausstrom von Arbeiterinnen zu unbeständigen Nahrungsressourcen verhindert werden, was wiederum die Gesamtfitness der Kolonie steigern würde. In diesem Licht könnte das Restvolumen der Furageure neu betrachtet werden. Die größten Volumina wurden während der ersten Besuche im Nest gemessen, dann wenn die Rekrutierungsintensität jeweils am niedrigsten war. Die gewonnene Zeit durch dieses Verhalten dient vielleicht nicht zu einem raschen Informationsaustausch mit anderen Nestgenossen, wie es z.B. für Blattschneiderameisen vermutet wird (Roces & Núñez 1993; Roces & Hölldobler, 1994), sondern unterstützt vielmehr eine schnelle Überprüfung der Beständigkeit der Futterquelle.

Letztendlich bleibt noch zu bemerken, dass in dieser Arbeit Untersuchungen zur Reaktion der Rekruten auf die jeweiligen Rekrutierungsanstrengungen der Furageure fehlen. Alleine die Steigerung von taktilen und chemischen Signalen der Kundschafterinnen bedeutet noch keine automatische Steigerung der Rekrutierungsrate. Der kausale Zusammenhang zwischen intensivem Spurlegeverhalten bzw. vermehrten *waggle displays* und einem gesteigertem Ausstrom an Arbeiterinnen aus dem Nest sollte in einer empirischen Arbeit nachgewiesen werden. Jaffé & Sánchez (1984) konnten für *Camponotus rufipes* keinen Zusammenhang zwischen der Rekrutierungsrate und Futterqualität bzw. Hungerstress der Kolonie finden. Daher behaupteten sie, dass in dieser Ameisenart keine Modulation der Rekrutierung auftritt. In der zitierten Arbeit fehlt aber die Untersuchung der Intensität der Rekrutierungssignale unter den verschiedenen Versuchsbedingungen. Ferner maskierte eventuell die sehr große Varianz der gemessenen Rekrutierungsraten einen statistischen Unterschied (Aussage der Autoren Jaffé & Sánchez, 1984).

Tranillo (1977) konnte bei *Camponotus pennsylvanicus* dagegen einen deutlichen Zusammenhang zwischen der Ernährungslage einer Kolonie und der Anzahl der Rekruten, die das Nest verließen, herstellen. Für *C. balzani* und *C. sericeiventris*, die ein ähnliches Spurpheromon wie *Camponotus rufipes* benutzen, konnte ein positiver Zusammenhang zwischen der aufgetragenen Konzentration des Spurpheromons und der Anzahl der Tiere, die dieser künstlichen Duftspur folgten, gezeigt werden (Kohl et al., 2003). Letztendlich demonstrierte Hölldobler (1971) für *Camponotus socius*, dass die vermehrte Ausführung von *waggle displays* in dieser Art zu einem gesteigerten Ausstrom an Arbeiterinnen aus dem Nest führt. Diese, wenn auch indirekten Hinweise, lassen die Vermutung zu, dass eine Intensivierung chemischer und taktiler Rekrutierungssignale auch bei *Camponotus rufipes* zu einem erhöhten Eintreffen von Rekruten an der propagierten Futterquelle führt.

4.4.4 Potentielle Rückkopplungsmechanismen im Nest

Sowohl das abfallende Restvolumen als auch die zunehmende Rekrutierungsintensität mit der Anzahl der absolvierten Besuche im Nest lassen ein zunehmend positives Feedback auf die eingetragene Nahrung der Furageure vermuten. Was könnte aber der genaue zugrunde liegende Mechanismus sein, d.h. auf welche Stimuli reagieren die Kundschafterinnen mit der Verstärkung des Rekrutierungsverhaltens? Ein potentieller Kandidat wäre die Entladungsgeschwindigkeit, die mit beiden Verhaltensweisen positiv bzw. negativ korreliert. Doch ist sie für 40%-Furageure niedriger als für 5%-Furageure, sehr wahrscheinlich aufgrund der höheren Viskosität der Zuckerlösung. Aber gerade 40%-Furageure zeigen ein intensiveres Rekrutierungsverhalten und eine ausgeprägtes Restvolumen beim Verlassen des Nests.

Ein anderer möglicher Feedbackmechanismus wurde bei Honigbienen beschrieben. Hier informieren sich erfolgreiche Sammelbienen über den Ernährungszustand des Stocks indem sie die Zeit vom Betreten des Stocks bis zum Antreffen der ersten Nektarabnehmerin „messen“ (Seeley, 1986 und 1989; Seeley et al., 1991; Seeley & Tovey, 1994). Je kürzer die Zeit bis zur ersten Trophallaxis desto höher ist die Wahrscheinlichkeit, dass die Sammelbienen vor Verlassen des Stocks überhaupt einen Werbetanz zeigen bzw. diesen mit hoher Intensität ausführen. In unseren Versuchen suchten Furageure, die in gesättigte Subkolonien zurückkehrten, ebenfalls deutlich länger nach der ersten Abnehmerin als Furageure, die in eine hungrige Subkolonie liefen (Daten nicht gezeigt). Es gab aber keinen Unterschied zwischen 40% und 5%-Furageuren bzw. konnte in keine der vier Versuchsgruppen eine Korrelation mit der Anzahl der Besuche im Nest gefunden werden.

Auch die Anzahl der trophallaktischen Kontakte erscheint als Feedbackmechanismus ungeeignet. Zwar stieg die Anzahl der Kontakte (und somit wahrscheinlich die Anzahl der Abnehmerinnen) in der Initialphase des Furagierens an und es gab einen deutlichen Unterschied zwischen 40% und 5%-Furageuren, doch war die Anzahl aller Entladungskontakte während des Nestaufenthalts bei hungrigen und gesättigten Sammlerinnen gleich. Betrachtet man aber die Anzahl der Trophallaxis-Aktionen (Abb. 4.8), so fällt auf, dass gesättigte Tiere ca. doppelt so oft eine Entladungsaktion ausführten wie hungrige Tiere. Zwischen 40% und 5% Furageuren gab es hingegen kaum Unterschiede in der Anzahl der Trophallaxen. Verrechnet man die Anzahl der trophallaktischen Kontakte mit der Anzahl der Trophallaxis-Aktionen, so ergibt sich nun ein deutlicher Unterschied zwischen hungrigen und gesättigten Tieren hinsichtlich der Anzahl der Kontakte mit Nestgenossen pro Trophallaxis. Sammlerinnen aus Kolonien mit Hungerstress haben wesentlich mehr solche Kontakte pro Entladungsaktion als Tiere in Kolonien mit guter Ernährungslage. Derselbe Unterschied zeigt sich zwischen 40% und 5% Furageuren, da die Einrechnung der Trophallaxis-Aktionen in diesen Versuchsgruppen keinen Einfluss auf den schon bestehenden Unterschied in der Gesamtzahl der trophallaktischen Kontakte hatte. Da sich die Anzahl der Trophallaxen nicht über die Zeit änderte, besteht für alle 4 Versuchsgruppen auch eine Dynamik der trophallaktischen Kontakte pro Entladungsaktion innerhalb der 15 Besuche im Nest. Die Anzahl trophallaktischer Kontakte pro Entladungsaktion stellt also hier den am meisten geeigneten Kandidaten für einen Feedbackmechanismus dar, da sie sowohl mit den Unterschieden zwischen den Versuchsgruppen als auch dem zeitlichen Verlauf des Restvolumens und des Rekrutierungsverhaltens korreliert. Dieser Parameter scheint auch bei Honigbienen die Rekrutierung zu beeinflussen. Je mehr Stockgenossen sich pro Trophallaxis für den Nektar der Sammelbiene interessieren, desto mehr Furageure zeigen nach der Entladung einen Schwänzeltanz bzw. desto intensiver wurde dieser ausgeführt (Farina, 2000).

Ein weiterer Kandidat für einen Feedbackmechanismus wurde erst kürzlich durch Cabe et al. (2006) „wiederentdeckt“. Sie zeigten, dass die Frequenz der Antennierungskontakte, die ein *Camponotus mus* Furageur während einer Trophallaxis im Nest von den Abnehmerinnen erfährt, zum einen von der übergebenen Futterqualität und zum anderen von der Ernährungslage der Kolonie abhängt. Je besser die Futterqualität bzw. je hungriger die Kolonie, desto schneller war die zeitliche Abfolge der Antennierungskontakte während der Trophallaxis. Jahre zuvor hatten schon verschiedene Autoren sich diesem Thema gewidmet und keinen Zusammenhang zwischen verschiedenen Aspekten der Trophallaxis und den während des Futteraustauschs ausgeführten Antennenbewegungen gefunden (Lenoir, 1982; Bonavita-Cougourdan, 1983; Bonavita-Cougourdan &

Morel, 1984). Diese Autoren suchten aber nach einer „Antennierungssprache“, d.h. nach der Übermittlung komplexer Nachrichten aufgrund der Berührungspunkte und Abfolge der Antennenbewegungen. Vielmehr könnte aber einfach die Intensität der Antennierungen eine Informationsquelle für die Furageure über die Akzeptanz des angebotenen Nektars in der Kolonie sein. Unterstützung erhält diese Idee durch die Beobachtung, dass viele Trophallaxis-Aktionen von gesättigten und 5%-Furageuren sehr „ruhig“ abgelaufen sind, d.h. nur langsame oder gar keine Bewegungen der Antennen und der Vorderbeine bei den Abnehmerinnen zu sehen waren. Identische Beobachtungen machten auch Cabe et al. (2006).

Insgesamt gesehen bleibt die Frage nach der Existenz eines Feedbackmechanismus, der das Rekrutierungsverhalten steuert, offen. Zwar gibt es einige potentielle Kandidaten, die mit den beobachteten Verhaltensänderungen der Sammlerinnen korrelieren, doch könnten die Unterschiede im Rekrutierungs- und Sammelverhalten aufgrund der Nahrungsqualität und der Ernährungslage der Kolonie auch einfach durch eine unterschiedliche innere Motivation der Sammlerinnen erklärt werden. Bis jetzt fehlen die entsprechenden Manipulationsversuche, um einen eindeutigen Einfluss der Kolonie auf das Rekrutierungs- und Sammelverhalten der Ameisen nachzuweisen.

Kapitel **5**

**Der Informationsaustausch
zwischen Forageren und
Kolonie**



Zusammenfassung

Ameisen tragen als so genannte „*central place foragers*“ ihre Nahrung in ein zentral gelegenes Nest ein. Somit ist das Nest nicht nur eine Verteilungsstelle für das gesammelte Futter, sondern fungiert auch als Informationszentrale der Kolonie. Wir stellten uns die Frage, ob es ein Feedback zwischen heimkehrenden Furageuren und Arbeiterinnen im Nest gibt, welches das Sammel- und Rekrutierungsverhalten der Furageure steuert und bei ihnen spezielle Verhaltensweisen für eine Beschleunigung des Informationsflusses auslöst? Welchen Einfluss hat die Akzeptanz der Nestgenossen gegenüber dem präsentierten Futter auf die Rekrutierungsaktivität der Furageure? Hierzu leiteten wir einzelne *Camponotus rufipes* Furageure einer hungrigen Teilkolonie nach 5 Besuchen an einer Futterquelle in eine gesättigte Teilkolonie um. In einer zweiten Versuchsreihe wurden Arbeiterinnen aus gesättigten Teilkolonien nach 5 Besuchen an einer Futterquelle plötzlich mit einer hungrigen Teilkolonie konfrontiert. Die gezeigten Veränderungen der Be- und Entladungsdynamik

des Kropfes, des Spurlegeverhaltens und der taktilen Rekrutierung ließen Rückschlüsse auf den „inversen“ Informationsfluss zwischen Kolonie und erfolgreichen Furageuren zu. Die Kundschafterameisen reagierten sensibel auf die jeweilige Ernährungslage der Kolonie. Hungrige Furageure reduzierten ihre Rekrutierungsaktivität bei Kontakt mit gesättigten Nestgenossen, gesättigte Kundschafterinnen steigerten taktile und chemische Rekrutierung nach dem Umleiten in eine hungrige Teilkolonie. Weiterhin gaben hungrige Furageure unmittelbar nach dem Umsetzen in eine gesättigte Subkolonie nur ungefähr die Hälfte der gesammelten Nahrung ab, während gesättigte Kundschafterinnen beim Kontakt mit hungrigen Nestgenossen nach dem Verlassen des Nests kein Restvolumen im Kropf aufwiesen. Wir vergleichen diese Ergebnisse mit den Daten aus Kapitel 4 und erklären das Vorhandensein eines ausgeprägten zurückgehaltenen Kropfvolumens mit Hilfe einer Motivationsdiskrepanzhypothese.

5.1 Einleitung

Ameisen tragen die gesammelte Nahrung in ein zentral gelegenes Nest um dort die Königin, die Brut und die Innendienstarbeiterinnen mit Futter zu versorgen. Aufgrund dieser Furagierstrategie zählt man sie zu den so genannten „*central place foragers*“ (Orians & Pearson, 1979). Da eine Kolonie gewöhnlich mehrere Futterquellen parallel ausbeutet, treffen dementsprechend zeitgleich verschiedenartige Nahrungstypen oder Futterqualitäten im Nest ein, die in einem gewissen Umfang auch die Eigenschaften der jeweiligen ausgebeuteten Lokalitäten widerspiegeln. Es stellt sich die Frage, ob das Nest für die Furageure nur ein Ort der Nahrungsverteilung bzw. eine Speicherkammer darstellt, oder ob es auch als Informationszentrale für die eintreffenden Furageure fungiert. Geben die Sammlerinnen im Nest nur Informationen über ihre Funde an potentielle Rekruten weiter, oder

erhalten sie dort auch Informationen über parallel von der Kolonie erschlossene Futterquellen und nutzen sie diese Informationen zur Regulierung ihres Sammelverhaltens?

Für Honigbienen wurde lange Zeit angenommen, dass Nektarabnehmerinnen im Stock die verschiedenen eingetragenen Futterqualitäten miteinander vergleichen und bevorzugt die Sammelbienen mit besonders süßem Nektar entladen. Somit würden sie ein positives Feedback an diese Sammelbienen geben, was wiederum in einer höheren Tanzintensität für diese Fundstellen resultiert (Lindauer, 1975; Boch 1956). Laut Seeley (1995) ist dies aber nicht der Fall, sondern vielmehr bewerten die Sammelbienen die Qualität der Nektarquellen aufgrund der eigenen Energiebilanz (Seeley et al., 1991). Dagegen konnten Farina & Núñez (1995) und De Marco & Farina (2001) einen Informationsfluss im Bienenstock nachweisen. Sie zeigten, dass Sammelbienen ihr Entladungsverhalten im Stock entsprechend den Eigenschaften der von ihnen besuchten Futterquelle (Zuckerkonzentration, Volumen) modifizieren und somit Informationen über deren Ergiebigkeit an die Nektarabnehmerinnen weitergeben. Zuvor schon beobachtete Núñez (1970), dass Sammelbienen, die von wenig ergiebigeren Futterquellen zurückkehren, zuerst ihren Nektar entladen und anschließend ein intensives Bettelverhalten im Stock zeigen. So könnten diese Sammelbienen von erfolgreicheren Furageuren Informationen über profitablere Futterquellen erhalten. Dieses Informationsflussmodell beinhaltet aber keinen Feedbackmechanismus, der direkt auf die Furageure wirkt und sie über die relative Qualität „ihrer“ Nahrungsquelle informiert, sondern vielmehr suchen die weniger erfolgreichen Bienen aufgrund eines intrinsischen Faktors nach Informationen über eine alternative Furagiermöglichkeit. Aber in einem anderen Zusammenhang besitzen die Arbeiterinnen im Stock einen direkten Einfluss auf die Sammel- und Rekrutierungsintensität der Furageure. Sammelbienen reagieren auf den aktuellen Nektareintrag und somit den Ernährungszustand des Stocks mit unterschiedlich starkem Werben für die gerade besuchte Futterquelle. Ist der Futtereintrag der Kolonie hoch, müssen erfolgreiche Sammelbienen länger auf ihre Entladung durch die nun „überbeschäftigten“ Nektarabnehmerinnen warten und führen dann seltener Tänze auf. Finden die Furageure nach der Ankunft in der Kolonie dagegen schnell Nestgenossen, die den gesammelten Nektar übernehmen, dann tanzen sie anschließend mit großer Wahrscheinlichkeit (Seeley, 1986 und 1989; Seeley et al., 1991). Neuere Untersuchungen durch Farina (2000) und De Marco (2006) zeigen, dass neben der Zeit bis zur Entladung auch die Anzahl der Abnehmerinnen während der Entladungsaktionen einen entscheidenden Einfluss auf die Ausführung und Intensität von Schwänzel- bzw. Rundtänzen hat und somit einen möglichen Rückkopplungsmechanismus für die Regulierung der Rekrutierung darstellt.

Für Ameisen fehlen solche Feedbackuntersuchungen fast vollständig. Nur für *Camponotus socius* wurde bisher ein Einfluss von Arbeiterinnen im Nest auf die Rekrutierungsintensität heimkehrender *Scouts* gezeigt (Hölldobler, 1971; unveröffentlichte Daten von Hölldobler - zitiert in Hölldobler, 1999). Bei dieser Art werden Rekruten im Nest über ein spezielles „Wackelverhalten“ (*waggle display*), ein schnelles seitliches Hin und Her Bewegen von Kopf und Thorax, aufgefordert einer chemischen Spur zu folgen. In einem Experiment wurde eine Gruppe von *Scout*-Ameisen über mehrere Tage von ihrer Kolonie getrennt und reichlich mit Futter versorgt, während der Rest der Kolonie unter Hungerstress gesetzt wurde. Beim ersten erneuten Kontakt mit ihren hungrigen Nestgenossen würgten die gesättigten *Scouts* zwar ihre gesammelte Nahrung hervor, aber zeigten anschließend kein oder nur ein sehr schwach ausgeprägtes taktiles Rekrutierungsverhalten. Im Gegensatz dazu führten sie beim folgenden Besuch im Nest auf einmal ein sehr lebhaftes Wackelverhalten aus. Ferner konnten wir in dieser Arbeit (siehe Kapitel 3) zeigen, dass es auch bei Blattschneiderameisen einen Rückkopplungsmechanismus gibt, den Kundschafterameisen nutzen, um ihre Rekrutierungsaktivität entsprechend der Akzeptanz der Kolonie gegenüber der gefundenen Nahrung anzupassen. Die angeführten Beispiele bei Honigbienen und Ameisen zeigen, dass die Entscheidungskriterien, die die Tiere bei der Futtersuche verwenden, durch den Informationsfluss zwischen den Arbeiterinnen ständig an die aktuelle Furagiersituation (Ernährungslage der Kolonie, Eigenschaften der zur Verfügung stehenden Futterquellen) angepasst werden.

Trotzdem wurde in den letzten 20 Jahren dieser „inverse Informationsfluss“, also von der Kolonie zurück zu den Furageuren, bei der Erklärung der Organisation der Furagieraktivität sozialer Insekten geradezu vernachlässigt (Traniello, 1989; Detrain et al., 1999). Nach der Meinung einiger Autoren verwenden die Ameisen „intelligente“ Kriterien zur Entscheidungsfindung, denken dabei aber eher an einfache Eigenschaften von Futterquellen oder Furagierstrassen (z.B. Futtervolumen, Pheromonkonzentration), die als Auslöser für starre „Reiz-Reaktion“ Handlungen dienen (Detrain & Deneubourg, 2006).

In diesem Kapitel stellen wir die Frage, ob die Rekrutierungsintensität einer nektarsammelnden Ameise nur von der internen Motivation des Tieres bzw. den Qualitätseigenschaften der Nahrungsressource abhängt, oder ob auch die Akzeptanz der Nestgenossen, speziell der Abnehmerinnen im Nest, gegenüber dem eingetragenen Futter des Kundschafters eine Auswirkung auf dessen Rekrutierungsaktivität hat. Gibt es einen Rückkopplungsmechanismus zwischen Furageuren und Nektarabnehmerinnen im Nest, der das Sammel- und Rekrutierungsverhalten von Kundschafterameisen steuert und bei ihnen spezielle Verhaltensweisen für eine Beschleunigung des Informationsflusses auslöst? Und falls dies der Fall ist,

kann das Rekrutierungsverhalten durch die Reaktion der Kolonie sowohl gesteigert als auch vermindert werden? Zur Beantwortung dieser Fragen bildeten wir paarweise hungrige und gesättigte *Camponotus rufipes* Teilkolonien. Nach 5 Besuchen an der Futterquelle bzw. in der eigenen Teilkolonie wurden die Kundschafterameisen in die jeweils andere Teilkolonie umgeleitet und dort für weitere 10 Besuche beobachtet. Durch die Veränderungen im Rekrutierungs- und Sammelverhalten der Furageure nach dem Umsetzen in die neue Teilkolonie konnten wir den Einfluss des Motivationszustandes der Tiere in der Kolonie, besser gesagt den Einfluss der Akzeptanz der Nestgenossen gegenüber dem eingetragenen Futter, auf die Aktivitäten der Furageure beurteilen.

5.2 Material und Methoden

5.2.1 Versuchstiere, Subkolonien und allgemeiner Versuchsaufbau

Für die Versuchsreihen dieses Kapitels wurden ebenfalls Ameisen der Art *Camponotus rufipes* verwendet. Alle näheren Angaben zu Verbreitung der Art, Herkunft der Versuchskolonie und Tierhaltung entsprechen den Angaben in Kapitel 4 (siehe 4.2). Die Experimente wurden in mehreren Phasen im Zeitraum zwischen März und Dezember 2007 durchgeführt.

Grundlage für diese Versuche waren definierte Ernährungszustände der Kolonie. Zu diesem Zweck wurden Subkolonien mit 800 Individuen angelegt und in Beobachtungsnestern untergebracht, so wie es bereits in Kapitel 4 beschrieben wurde. Es wurde immer paarweise eine hungrige und eine gesättigte Subkolonie angelegt. Die hungrige Subkolonie erhielt täglich 500µl Saccharoselösung (30%). Die gesättigte Subkolonie wurde hingegen am Tag des Erstellens der Subkolonie mit einmalig 5ml Saccharoselösung (30%) und anschließend an jedem weiteren Tag mit 600µl Saccharoselösung (30%) gefüttert. Die eingetragene Futtermenge der beobachteten Einzeltiere wurde an den Versuchtagen mit der täglichen Futterration verrechnet, d.h. von den 500 bzw. 600µl abgezogen. Zusätzlich zur Futterration hatte jede Subkolonie einen *ad libitum* Vorrat an frischem Leitungswasser.

Auch der allgemeine Versuchsaufbau entsprach exakt dem bereits beschriebenen Setup in Kapitel 4 und wird daher hier nicht weiter erörtert.

5.2.2 Versuchsablauf und Versuchsreihen

Im Allgemeinen entsprach der Versuchsablauf dem Prozedere der in Kapitel 4 durchgeführten Experimente. Ein Einzeltierversuch bestand aus 15 aufeinander folgenden Besuchen ein und desselben Tieres an der Futterquelle und den dazugehörigen nachfolgenden Aufenthalten im Subkolonienest. Zuerst wurde von der hölzernen Plattform eines Subkolonienests eine der farblich markierten Arbeiterinnen alleine auf die Ultramikrowaage und anschließend zur Futterquelle geleitet. Dort fand die Ameise einen großen Tropfen einer 20%-Saccharoselösung (ca. 50µl). Das Tier konnte ohne Beeinflussung von außen die von ihm gewählte Futtermenge aufnehmen. Vor und nach der Futteraufnahme wurde das Spurlegeverhalten der Ameise in Richtung Futterquelle bzw. in Richtung Nest mit der in Kapitel 4 erwähnten Hochgeschwindigkeitskamera

(250 Bilder/Sekunde) aufgenommen. Das Tier wurde anschließend in das Nest gelassen, um dort die gesammelte Nahrung an die Kolonie zu übergeben.

Die Besonderheit der hier durchgeführten Experimente bestand darin, die Subkolonie auszutauschen, während das Tier sich zum 6. mal an der Futterquelle befand. So sollte herausgefunden werden, ob der Motivationszustand der Kolonie sich auf das Rekrutierungs- und Sammelverhalten des Furageurs auswirkt. Da die Subkolonien der gleichen Mutterkolonie entstammten und die jeweiligen Tiere dieser beiden Subkolonien zeitlich nur kurz voneinander getrennt waren, wurden die umgeleiteten Furageure von ihrer „neuen“ Subkolonie ohne weiteres akzeptiert. Zu keinem Zeitpunkt wurde ein aggressives Verhalten der Subkolonienmitglieder gegenüber dem Furageur beobachtet.

Insgesamt wurden zwei verschiedene Versuchsreihen durchgeführt. In einer ersten Versuchsreihe trug eine Kundschafterameise aus einer hungrigen Kolonie über 5 Besuche ihre Nahrung in eine hungrige Subkolonie. Während sie zum 6. mal Zuckerwasser an der Futterquelle aufnahm, wurde die hungrige Subkolonie durch eine gesättigte Subkolonie ersetzt. Das Tier wurde nun in die neue Subkolonie geleitet und während diesem und 9 weiteren Besuchen dort beobachtet, so dass der Furageur letztendlich insgesamt 15 Besuche im Nest absolvierte, 5 davon in einer hungrigen Subkolonie und 10 davon in einer gesättigten Subkolonie. Nach dem 15. Besuch im Nest wurde die Ameise nochmals gewogen und anschließend eliminiert. Um einen Einfluss bereits bestehender Pheromonmarkierungen auf das Furagierverhalten der Ameisen auszuschließen, wurden vor Versuchsbeginn jedes neuen Einzeltierexperiments die Holzlaufflächen des Brückensystems komplett erneuert.

Eine zweite Versuchsreihe wurde exakt gleich durchgeführt, nur unter umgekehrten „Vorzeichen“, d.h. das beobachtete Tier kam aus einer gesättigten Subkolonie und trug auch dorthin seine Nahrung während der ersten 5 Besuche. Beim 6. Besuch an der Futterquelle wurde dann die gesättigte Subkolonie durch eine hungrige Subkolonie ausgetauscht. Auch hier wurde das Tier bei insgesamt 15 Besuchen im Nest beobachtet, 5 davon in einer gesättigten Subkolonie und 10 davon in einer hungrigen Subkolonie.

5.2.3 Gemessene Verhaltensparameter und Datenauswertung

Die aufgenommenen Verhaltensparameter entsprachen den Größen, die bereits für die Versuche in Kapitel 4 dokumentiert wurden und werden daher hier nicht weiter erörtert. Wichtig ist

aber für jeden Parameter darauf hinzuweisen, ab welchem Besuch der vermeintliche Einfluss der neuen Subkolonie frühestens eine Auswirkung haben konnte, da ein Furagierzyklus mit dem Aufsuchen der Futterquelle begann und mit dem Verlassen des Nestes nach der Futterabgabe endete.

Kropffüllung vor dem Betreten

Eine veränderte Kropffüllung aufgrund des Austauschs der Subkolonie konnte frühestens ab dem 7. Besuch erfolgen. Während des 6. Besuchs an der Futterquelle hatte die Ameise zuvor noch keinen Kontakt mit der neuen Subkolonie, sie hatte nur Erfahrung mit dem Feedback ihrer „Ursprungskolonie“.

Spurlegeverhalten

Auch das Markierungsverhalten auf dem Hin- und Rückweg zur Futterquelle konnte frühestens ab dem 7. Furagierzyklus durch die Erfahrung mit der neuen Subkolonie beeinflusst werden. Während das Tier zum 6. mal zur Futterquelle lief bzw. zum 6. mal von hier zurückkehrte bestand zuvor noch kein Kontakt mit der neuen Subkolonie.

Alle folgenden Verhaltensparameter, die sämtlich im Nest erfasst wurden, konnten schon während des 6. Furagierzyklus durch den Kontakt mit den Nestgenossen der neuen Subkolonie beeinflusst werden.

- Kropffüllung nach dem Verlassen des Nests
- Trophallaxis-Aktionen, trophallaktische Kontakte und Entladungsrate
- taktile Rekrutierung (*waggle display*)

5.2.4 Statistische Auswertung

Alle parametrischen und nicht-parametrischen Tests (ANOVA mit Messwiederholungen, Friedman-ANOVA) wurden mit Statistica7.1® (StatSoft, Tulsa, Oklahoma) durchgeführt. Soweit nicht anderes angegeben wurde in allen statistischen Tests das Signifikanzniveau auf 0,05 festgelegt.

5.3 Ergebnisse

5.3.1 Allgemeine Anmerkung

Bei näherer Betrachtung der Daten ergaben sich bei vielen aufgenommenen Parametern während der ersten 5 Besuche im Nest und an der Futterquelle auffällige Unterschiede zwischen den hungrigen bzw. gesättigten Tieren in diesen Messreihen und den hungrigen bzw. gesättigten Tieren der Messreihen aus Kapitel 4. Diese Differenzen könnten zum Teil von unterschiedlichen Körpergrößen herrühren. Die hier verwendeten Tiere waren im Schnitt etwas kleiner als die Tiere, die für die Versuche in Kapitel 4 verwendet wurden ($16,2 \pm 0,3 \text{mg}$ versus $18,4 \pm 0,3 \text{mg}$; $p < 0,001$, zweiseitiger t-Test). Des Weiteren erhielten die hier verwendeten gesättigten Teilkolonien am ersten Tag etwas mehr Nahrung als die gesättigten Teilkolonien aus Kapitel 4 und besaßen somit eine noch bessere Ernährungslage. Auch sind die hier erzielten Stichproben kleiner und daher anfälliger gegenüber Ausreißerwerten. Da sich die Datenreihen schon vor dem Umsetzen der Tiere in die neuen Teilkolonien zum Teil erheblich unterschieden erschien ein direkter statistischer Vergleich zwischen den hungrigen bzw. gesättigten Tieren dieses Kapitels und den hungrigen bzw. gesättigten Tieren aus Kapitel 4 (als Kontrolle) nicht sinnvoll. Die hier erhobenen Werte werden daher mehr deskriptiv betrachtet und es wird mehr auf relative als auf absolute Unterschiede zwischen den Kontrolldaten (aus Kapitel 4) und den hier durchgeführten Experimenten hingewiesen.

5.3.2 Dynamik der Kropffüllung

Tiere, die aus einer hungrigen Kolonie kamen, zeigten während der ersten 6 Besuche an der Futterquelle die schon in Kapitel 4 beschriebene auffällige Dynamik der Gesamtkropffüllung (Abb. 5.1 A). Sie kehrten im ersten Besuch mit ca. 20% ($2 \mu\text{l}$) weniger Zuckerlösung im Kropf von der Futterquelle zurück als in den darauf folgenden Besuchen. Nach der Umleitung in die gesättigte Kolonie war eine Verringerung der Gesamtkropffüllung über 3 bis 4 Besuche zu erkennen, danach stieg das Volumen wieder langsam an. Die Abnahme des Volumens ist mit hoher Wahrscheinlichkeit auf den Kontakt mit der gesättigten Kolonie zurückzuführen, da Tiere, die über alle 15 Furagierzyklen in eine hungrige Kolonie laufen, keinen solchen Einbruch in der Gesamtkropffüllung zeigten (siehe Abb. 4.4 B). Auch für die Tiere der gesättigten Subkolonie fand sich ein reduziertes Gesamtkropfvolumen in den ersten Besuchen (Abb. 5.1 B), wobei dies nicht so ausgeprägt wie bei

den hungrigen Tieren war und somit den bereits erzielten Ergebnissen aus Kapitel 4 entsprach (siehe Abb. 4.4 B). Nach der Konfrontation der gesättigten Tiere mit einer hungrigen Kolonie stieg die Gesamtkropffüllung innerhalb von 2 Besuchen um ca. 2 μl an, was einer Zunahme von 25% entspricht. Bei den gesättigten Tieren aus Kapitel 4, die über 15 Besuche eine gesättigte Subkolonie besuchten, war eine Steigerung in diesem Umfang nicht zu beobachten. Daher ist der hier beobachtete Effekt auf den plötzlichen Kontakt mit hungrigen Nestgenossen zurückzuführen.

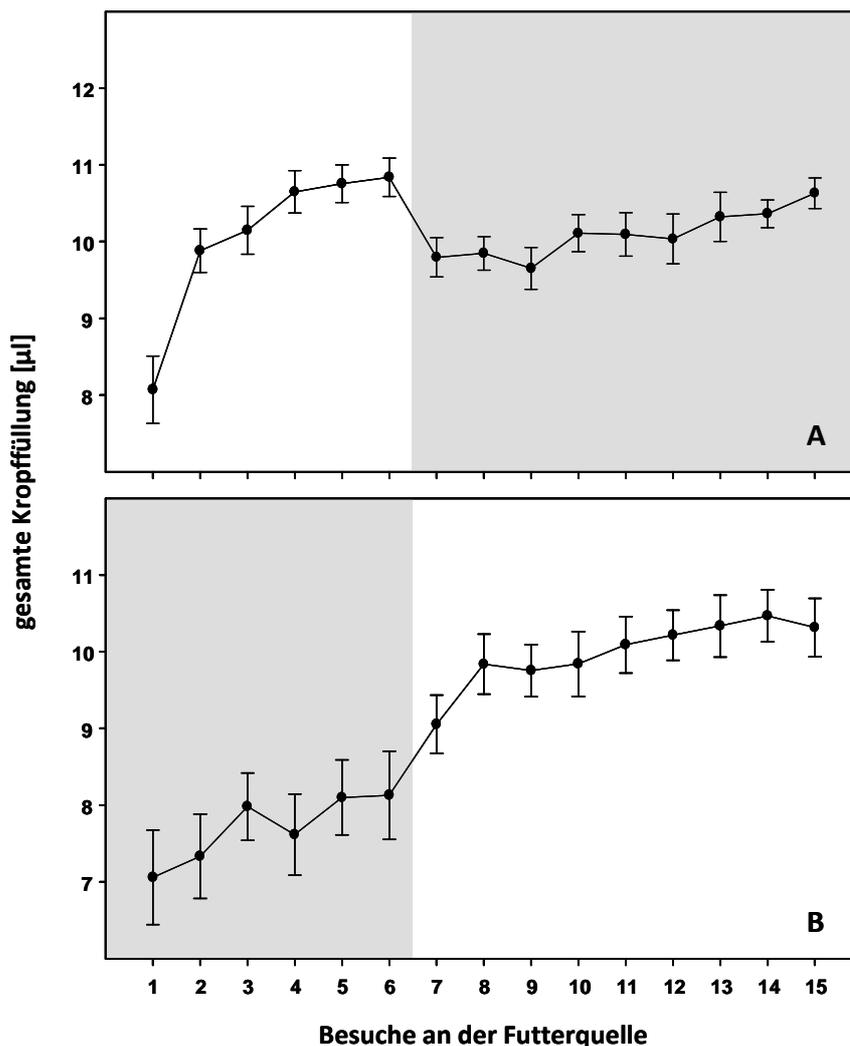


Abb. 5.1: Gesamte Kropffüllung nach der Futteraufnahme in Abhängigkeit der absolvierten Besuche an der *ad libitum* Futterquelle. Die Tiere wurden nach dem 6. Besuch an der Futterquelle in eine neue Subkolonie umgeleitet. Besuche an der Futterquelle, die von einer hungrigen Subkolonie aus starteten, sind weiß unterlegt. Besuche an der Futterquelle, die von einer gesättigten Subkolonie aus starteten, sind grau unterlegt. Dargestellt sind Mittelwerte \pm Standardfehler.

A: Tiere, die von einer hungrigen in eine gesättigte Subkolonie umgeleitet wurden (n=20).

ANOVA mit Messwiederholungen für den Effekt Besuche an der Futterquelle:

$$F_{14, 266} = 14,667; p < 0,0001$$

B: Tiere, die von einer gesättigten in eine hungrige Subkolonie umgeleitet wurden (n=14).

ANOVA mit Messwiederholungen für den Effekt Besuche an der Futterquelle:

$$F_{14, 182} = 16,059; p < 0,0001$$

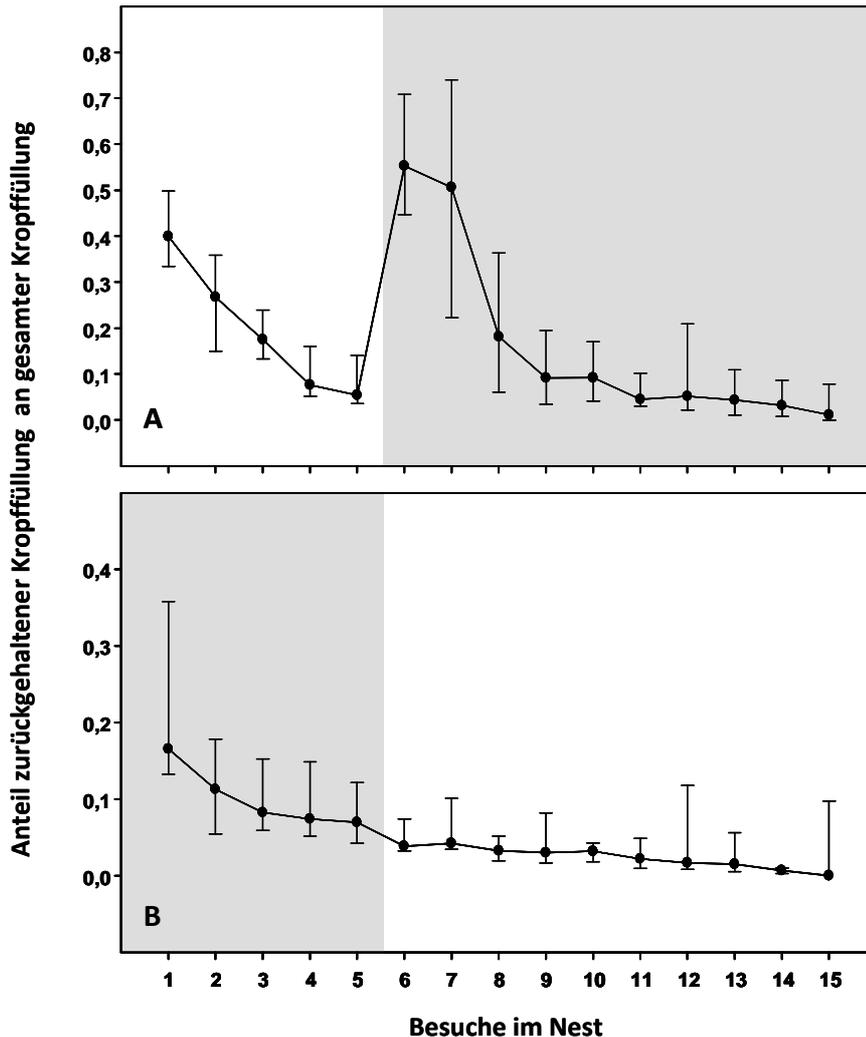


Abb. 5.2: Zurückbehaltene Kropffüllung bei Verlassen des Nests in Abhängigkeit der absolvierten Besuche in der Subkolonie. Die Tiere wurden nach dem 6. Besuch an der Futterquelle in eine neue Subkolonie umgeleitet. Besuche in einer hungrigen Subkolonie sind weiß unterlegt. Besuche in einer gesättigten Subkolonie sind grau unterlegt. Dargestellt sind Mediane \pm Interquartilsabstand.

A: Tiere, die von einer hungrigen in eine gesättigte Subkolonie umgeleitet wurden (n=20).

Friedman-ANOVA für den Effekt Besuche im Nest: $\chi_{20,14}^2=155,398$; $p<0,0001$

B: Tiere, die von einer gesättigten in eine hungrige Subkolonie umgeleitet wurden (n=14).

Friedman-ANOVA für den Effekt Besuche im Nest: $\chi_{14,14}^2=116,850$; $p<0,0001$

Bezüglich der zurückgehaltenen Menge im Kropf zeigten sich bei den beobachteten Tieren während der ersten 5 Besuchen im Nest sehr ähnliche Tendenzen wie sie bereits in Kapitel 4 beschrieben wurden (Abb. 5.2). Tiere, die einer hungrigen Subkolonie angehörten, gaben in den ersten 3 Besuchen im Nest zwischen 20% und 40% der Futtermenge im Kropf nicht ab. Tiere aus einer gesättigten Subkolonie hielten dagegen nur ca. 10-20% der Kropffüllung während der ersten Besuche zurück. Die Überleitung in die neue Subkolonie wirkte sich ganz unterschiedlich auf die

beobachteten Tiere aus. Während die gesättigten Kundschafterinnen auch nach dem Kontakt mit der hungrigen Subkolonie weiterhin eine niedrige Restkropffüllung aufwiesen, so wie es auch bei der Rückkehr von gesättigten Furageuren in gesättigte Subkolonien der Fall war (vergleiche Abb. 4.5 B), zeigte sich beim Kontakt von hungrigen Kundschafterinnen mit einer gesättigten Teilkolonie ein komplett anderes Bild. Hier entluden die Tiere während der ersten beiden Aufenthalte in der neuen Teilkolonie nur 50% der Gesamtkropffüllung. Danach sank die zurückgehaltene Menge wieder allmählich auf Werte unter 10%. Ein solch sprunghafter Anstieg wurde nie bei hungrigen Furageuren, die in eine hungrige Teilkolonie zurückkehrten, beobachtet. Dieser Effekt ist somit eindeutig auf den Kontakt mit gesättigten Nestgenossen zurückzuführen.

5.3.3 Entladung im Nest

Die Geschwindigkeit, mit der die Furageure die gesammelte Nahrung abgaben, stieg in den beiden Versuchsreihen während der ersten Besuche im Nest stetig an, wobei die Entladungsrate in der gesättigten Teilkolonie deutlich geringer war (Abb. 5.3). Die Umleitung in die jeweils neue Subkolonie wirkte sich eindeutig auf die Entladungsrate aus (vergleiche Abb. 4.6 B). Hungrige Furageure zeigten in der gesättigten Subkolonie eine drastisch reduzierte Geschwindigkeit bei der Nektarübergabe, während sich gesättigte Tiere in der hungrigen Teilkolonie schon nach einem Besuch deutlich schneller entluden und die Entladungsrate bei den folgenden Besuchen sogar noch weiter anstieg.

Die Anzahl der trophallaktischen Kontakte stieg bei den Tieren aus der hungrigen Subkolonie während der ersten 5 Besuche im Nest an (Abb. 5.4 A), ähnlich wie bei den hungrigen Tieren in Kapitel 4 (vergleiche Abb. 4.7 B). Nach der Umleitung der Furageure in eine gesättigte Kolonie verdreifachten sich die trophallaktischen Kontakte nahezu in den ersten Besuchen. Hiernach sanken sie wieder etwas ab, blieben aber weiterhin auf sehr hohem Niveau. Ein Vergleich mit den hungrigen Kundschafterinnen, die über den ganzen Versuchszeitraum in eine hungrige Teilkolonie zurückkehrten (Abb. 4.7 B), zeigt, dass dieser Effekt eindeutig vom Besuch in der gesättigten Subkolonie herrührte. Die Anzahl der trophallaktischen Kontakte der gesättigten Kundschafter in der gesättigten Subkolonie stieg während der ersten 5 Besuch nur sehr gering an und spiegelte somit nicht die Ergebnisse aus Kapitel 4 wieder (Abb. 5.4 B; vergleiche Abb. 4.7 B). Dies ist sicherlich auf die noch bessere Ernährungslage der Kolonie zurückzuführen. Der Wechsel der gesättigten Kundschafterin in eine hungrige Subkolonie hatte zunächst einen leichten Rückgang der

trophallaktischen Kontakte zur Folge, aber ab dem 3. Besuch in der neuen Teilkolonie (8. Besuch insgesamt) stieg die Anzahl der Nektarübergabekontakte wieder an und erreichte ungefähr das Niveau vor dem Umsetzen des Furageures in die hungrige Teilkolonie. Die kurzzeitige Abnahme der trophallaktischen Kontakte nach der Umleitung der Arbeiterin kann nicht mit 100%iger Sicherheit dem Einfluss der neuen Subkolonie zugewiesen werden, da der Unterschied zwischen 4. und 5. bzw. 6. und 7. Besuch nur geringfügig ist und ähnlich starke Schwankungen auch bei späteren Besuchen von gesättigten Furageuren in gesättigten Teilkolonien auftraten (vergleiche 4.7 B) und daher einfach eine starke Streuung des Verhaltens bei diesen Tieren widerspiegeln könnte.

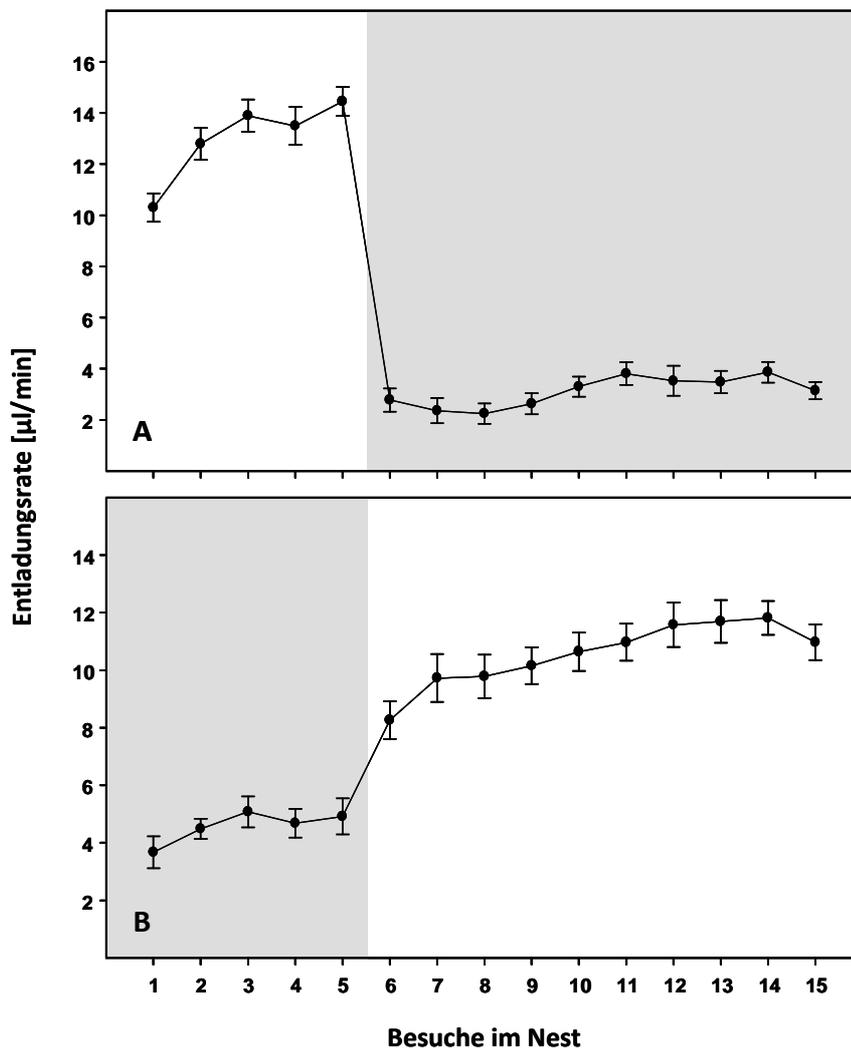


Abb. 5.3: durchschnittliche Entladungsrate in Abhängigkeit der absolvierten Besuche im Nest. Die Tiere wurden nach dem 6. Besuch an der Futterquelle in eine neue Subkolonie umgeleitet. Besuche in einer hungrigen Subkolonie sind weiß unterlegt. Besuche in einer gesättigten Subkolonie sind grau unterlegt. Dargestellt sind Mittelwerte \pm Standardfehler.

A: Tiere, die von einer hungrigen in eine gesättigte Subkolonie umgeleitet wurden (n=20).

ANOVA mit Messwiederholungen für den Effekt Besuche an der Futterquelle: $F_{14, 266}=120,48$; $p<0,0001$

B: Tiere, die von einer gesättigten in eine hungrige Subkolonie umgeleitet wurden (n=14).

ANOVA mit Messwiederholungen für den Effekt Besuche an der Futterquelle: $F_{14, 182}=35,555$; $p<0,0001$

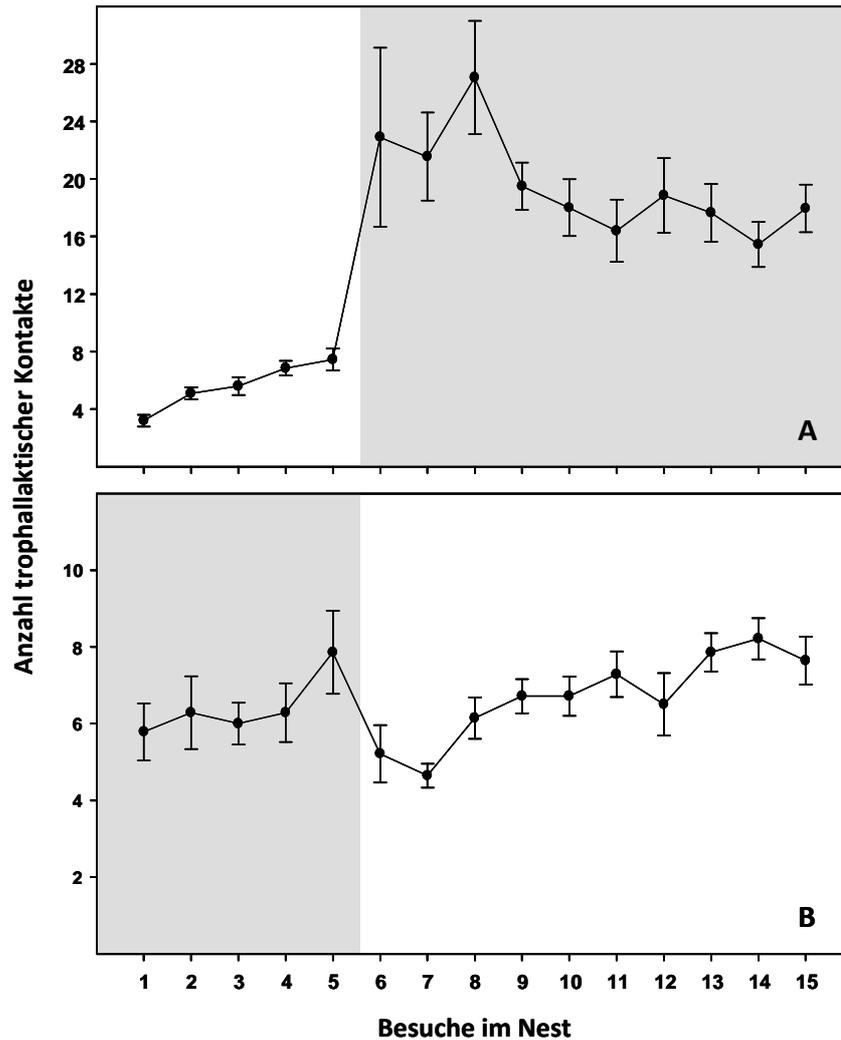


Abb. 5.4: durchschnittliche Anzahl an trophallaktischen Kontakten während des gesamten Nestaufenthalts in Abhängigkeit der absolvierten Besuche im Nest. Die Tiere wurden nach dem 6. Besuch an der Futterquelle in eine neue Subkolonie umgeleitet. Besuche in einer hungrigen Subkolonie sind weiß unterlegt. Besuche in einer gesättigten Subkolonie sind grau unterlegt. Dargestellt sind Mittelwerte \pm Standardfehler.

- A:** Tiere, die von einer hungrigen in eine gesättigte Subkolonie umgeleitet wurden (n=20).
ANOVA mit Messwiederholungen für den Effekt Besuche an der Futterquelle: $F_{14, 266}=8,563$; $p<0,0001$
- B:** Tiere, die von einer gesättigten in eine hungrige Subkolonie umgeleitet wurden (n=14).
ANOVA mit Messwiederholungen für den Effekt Besuche an der Futterquelle: $F_{14, 182}=2,478$; $p=0,0031$

Die Anzahl der Trophallaxis-Aktionen änderte sich in den beiden Versuchsgruppen während der ersten 5 Besuche im Nest kaum (Abb. 5.5). Die Kundschafterinnen der hungrigen Teilkolonie führten ungefähr zwei Entladungsstopps während eines Besuchs im Nest aus. Die Furageure der gesättigten Subkolonie zeigten hingegen im Durchschnitt 3-4 Trophallaxis-Aktionen während eines Nestaufenthalts, und somit 1-2 Entladungsaktionen mehr als Tiere, die aus einer hungrigen

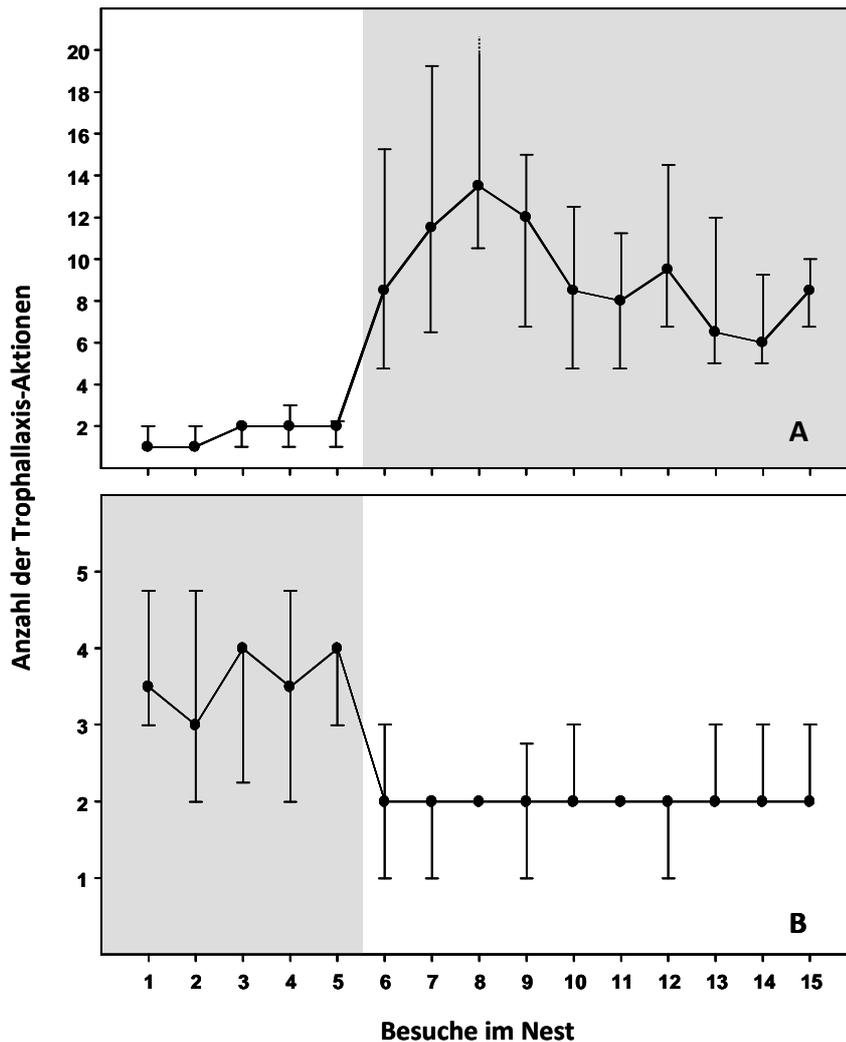


Abb. 5.5: Anzahl an Trophallaxen während des gesamten Nestaufenthalts in Abhängigkeit der absolvierten Besuche im Nest. Die Tiere wurden nach dem 6. Besuch an der Futterquelle in eine neue Subkolonie umgeleitet. Besuche in einer hungrigen Subkolonie sind weiß unterlegt. Besuche in einer gesättigten Subkolonie sind grau unterlegt. Dargestellt sind Mediane \pm Interquartilsabstand.

A: Tiere, die von einer hungrigen in eine gesättigte Subkolonie umgeleitet wurden (n=20).
Friedman-ANOVA für den Effekt Besuche im Nest: $\chi^2_{20, 14} = 186,235$; $p < 0,0001$

B: Tiere, die von einer gesättigten in eine hungrige Subkolonie umgeleitet wurden (n=14).
Friedman-ANOVA für den Effekt Besuche im Nest: $\chi^2_{14, 14} = 46,742$; $p < 0,0001$

Subkolonie stammten. Die Umleitung eines hungrigen Furageurs in eine gesättigte Teilkolonie führte zu einem sehr starken Anstieg der Anzahl der Trophallaxen. Während der ersten Besuche in der neuen Subkolonie waren durchschnittlich bis zu 13 Entladungsstopps zu beobachten, bei einzelnen Tieren manchmal sogar über 40 Trophallaxen. Obwohl die Anzahl der Entladungsstopps mit weiteren Besuchen in der gesättigten Teilkolonie zurückging, blieb sie auf hohem Niveau. Bei gesättigten Kundschafterinnen, die in eine hungrige Teilkolonie umgeleitet wurden, zeigte sich genau der

umgekehrte Effekt. Die Anzahl der Entladungsstopps ging mit dem ersten Besuch in der neuen Teilkolonie um die Hälfte zurück. Sowohl der Anstieg bzw. der Rückgang der Entladungsaktionen bei hungrigen bzw. gesättigten Tieren nach dem Umsetzen ist ein Resultat der neuen Teilkolonie, da bei den Kontrollversuchen (siehe Abb. 4.8 B) kaum Schwankungen vorhanden waren.

5.3.4 Taktile Rekrutierung

Die Furageure aus hungrigen Subkolonien führten während der ersten 5 Besuche fast immer eine taktile Rekrutierung durch (Abb. 5.6). Im Gegensatz hierzu zeigten nur zwischen 40% und 50% der Tiere aus gesättigten Subkolonien in der gleichen Beobachtungsphase *waagle displays*. Der Kontakt mit der neuen Subkolonie veränderte den Anteil rekrutierender Tiere nachhaltig. Während mit jedem zusätzlichen Besuch in einer gesättigten Teilkolonie immer weniger hungrige Arbeiterinnen *waagle displays* ausführten, wuchs die Anzahl taktil rekrutierender Tiere beim Wechsel von einer gesättigten in eine hungrige Subkolonie stetig an. Beide Effekte sind auf den Einfluss der neuen Teilkolonie zurückzuführen, wie ein Vergleich mit den Kontrollgruppen (Abb. 4.9 B) zeigt.

Doch nicht nur der Anteil taktil rekrutierender Tiere veränderte sich mit dem Wechsel in eine neue Teilkolonie, sondern auch die Intensität dieses Rekrutierungssignals, also die Anzahl der durchgeführten Wackelbewegungen (Abb. 5.7). Während der ersten fünf Besuche im Nest führten Tiere aus hungrigen Subkolonien im Schnitt doppelt so viele *waggle displays* aus wie Tiere aus gesättigten Subkolonien, und zeigten somit den gleichen Unterschied wie in den Kontrollgruppen (vergleiche Abb. 4.10 B). Mit der Umleitung in die neue Teilkolonie drehten sich die Verhältnisse um. Jetzt zeigten die Tiere, die ursprünglich aus einer hungrigen Teilkolonie stammten, wesentlich weniger taktile Rekrutierungssignale wie Tiere, die aus einer gesättigten Kolonie kamen.

Allgemein kann man also sagen, dass der Wechsel in eine neue Teilkolonie mit schlechter Ernährungslage eine massive Erhöhung der taktilen Rekrutierung auf Individual- und Gruppenebene zur Folge hatte, während die Umleitung in eine gesättigte Teilkolonie in beiden Kategorien eine Verminderung dieser Signale bedingte.

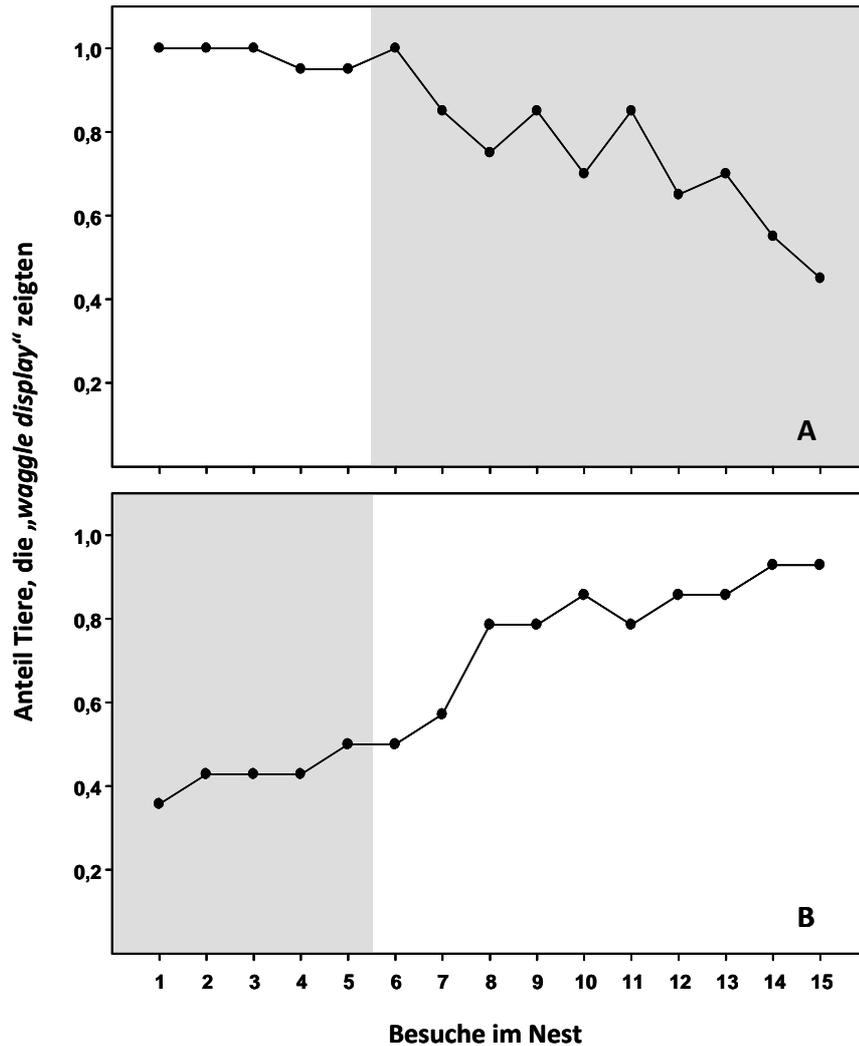


Abb. 5.6: Anteil der Tiere, die während des Nestaufenthalts Wackelverhalten zeigten, in Abhängigkeit der absolvierten Besuche im Nest. Bezugsgröße (100%) für jeden Besuch sind alle beobachteten Tiere der jeweiligen Messreihen. Die Tiere wurden nach dem 6. Besuch an der Futterquelle in eine neue Subkolonie umgeleitet. Besuche in einer hungrigen Subkolonie sind weiß unterlegt. Besuche in einer gesättigten Subkolonie sind grau unterlegt.

A: Tiere, die von einer hungrigen in eine gesättigte Subkolonie umgeleitet wurden (n=20).

B: Tiere, die von einer gesättigten in eine hungrige Subkolonie umgeleitet wurden (n=14).

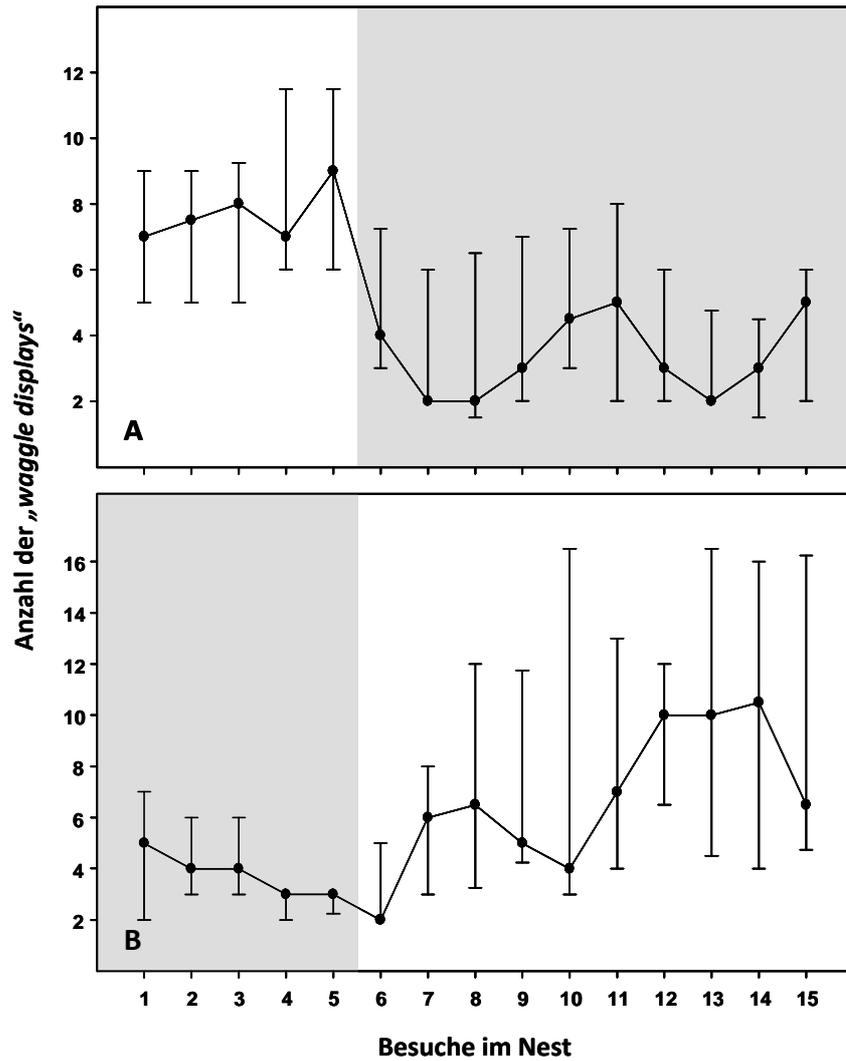


Abb. 5.7: Durchschnittliche Anzahl der Wackelverhalten während des Nestaufenthalts in Abhängigkeit der absolvierten Besuche im Nest. Die Tiere wurden nach dem 6. Besuch an der Futterquelle in eine neue Subkolonie umgeleitet. Besuche in einer hungrigen Subkolonie sind weiß unterlegt. Besuche in einer gesättigten Subkolonie sind grau unterlegt. Dargestellt sind Mediane \pm Interquartilsabstand.

A: Tiere, die von einer hungrigen in eine gesättigte Subkolonie umgeleitet wurden (n=9-20).

B: Tiere, die von einer gesättigten in eine hungrige Subkolonie umgeleitet wurden (n=5-13).

5.3.5 Spurlegeverhalten

Während der ersten 5 Besuche an der Futterquelle legten fast alle Tiere aus der hungrigen Subkolonie auf dem Rückweg ins Nest eine chemische Duftspur (Abb. 5.8 A). Im Gegensatz hierzu zeigten nur 20% bis 60% der Tiere aus gesättigten Kolonien während dieser Phase Spurlegeverhalten (Abb. 5.8 B). Diesen Unterschied findet man in ähnlichem Ausmaße auch bei den Kontrollgruppen (vergleiche Abb. 4.12 B). Der Wechsel in eine gesättigte Teilkolonie führte bei vielen hungrigen Ameisen zum Abbruch des Spurlegeverhaltens. Nach einem Wechsel in eine hungrige Subkolonie markierten hingegen mehr gesättigte Tiere auf einmal den Rückweg ins Nest.

Hinsichtlich der Spurlegeintensität, also der Anzahl der Markierungsstopps, ergab sich ebenfalls ein Unterschied zwischen hungrigen und gesättigten Furageuren während der ersten Besuche an der Futterquelle (Abb. 5.9). Tiere aus hungrigen Subkolonien setzten mehr Duftmarkierungen auf dem Rückweg zum Nest als ihre Nestgenossen aus gesättigten Subkolonien. Der anschließende Kontakt mit einer gesättigten Subkolonie bewirkte bei den hungrigen Kundschafterinnen eine Reduzierung der Spurlegeintensität. Ob dieser Effekt eine Folge der Interaktionen mit der neuen Subkolonie ist bleibt unsicher, da auch hungrige Tiere ohne Wechsel der Subkolonie ein reduziertes Spurlegeverhalten mit einer steigenden Anzahl von Besuchen an einer Futterquelle zeigten (vergleiche Abb. 4.13 B). Dieser Rückgang ist aber bei weitem nicht so stark ausgeprägt wie bei der Konfrontation mit den gesättigten Nestgenossen (18% versus 50% weniger Spurmarkierungen), was also doch für einen Einfluss der Teilkolonie auf das Spurlegeverhalten spricht. Der Wechsel von gesättigten Kundschafterinnen in eine hungrige Subkolonie zog keine Veränderung der Spurlegeintensität nach sich. Die Tiere setzten weiterhin durchschnittlich 12 Markierungspunkte auf der Beobachtungstrecke.

Der Anteil spurlegender Tiere auf dem Weg zur Futterquelle wuchs in der hungrigen Subkolonie innerhalb der ersten Besuche schnell auf ca. 100% an (Abb. 5.10 A). Nach dem Umleiten der hungrigen Tiere in eine gesättigte Subkolonie brach die Anzahl der Furageure, die Spurmarkierungen auf dem Hinweg zur Futterquelle setzten, drastisch ein. Mit jedem weiteren Besuch stieg die Anzahl aber wieder an und pendelte sich bei einem Anteil von ca. 80% der beobachteten Tiere ein. Gesättigte Furageure zeigten bei den ersten Besuchen an der Futterquelle eher selten ein Spurlegeverhalten (Abb. 5.10 B). Nur 20 % bis 40% der Tiere legten in dieser Phase eine chemische Duftspur auf dem Weg zur Futterquelle. Nachdem die Tiere in eine hungrige Subkolonie umgeleitet wurden, wuchs der Anteil spurlegender Tiere aber innerhalb von nur 4 Besuchen auf ca. 90% an. Dieser Anstieg ist wesentlich steiler als der Anstieg, den auch gesättigte

Tiere der Kontrollgruppe aufgrund der zunehmenden Zahl der absolvierten Besuche an der Futterquelle zeigen (vergleiche Abb. 4.14 B). Daher kann die Steigerung eher als ein Resultat des Teilkoloniewechsels interpretiert werden.

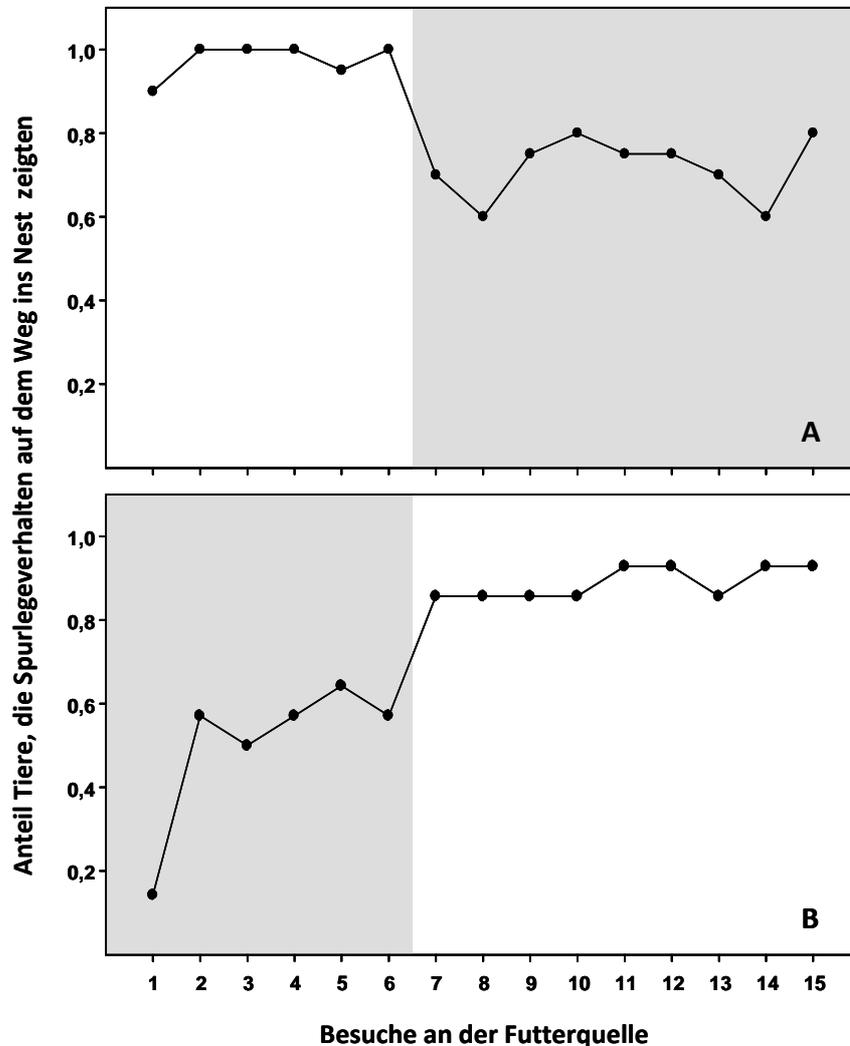


Abb. 5.8: Anteil der Tiere, die auf dem Weg zum Nest Spurlegeverhalten zeigten, in Abhängigkeit der absolvierten Besuche im Nest. Bezugsgröße (100%) für jeden Besuch sind alle beobachteten Tiere der jeweiligen Messreihen. Die Tiere wurden nach dem 6. Besuch an der Futterquelle in eine neue Subkolonie umgeleitet. Besuche an der Futterquelle, die von einer hungrigen Subkolonie aus starteten, sind weiß unterlegt. Besuche an der Futterquelle, die von einer gesättigten Subkolonie aus starteten, sind grau unterlegt.

A: Tiere, die von einer hungrigen in eine gesättigte Subkolonie umgeleitet wurden (n=20).

B: Tiere, die von einer gesättigten in eine hungrige Subkolonie umgeleitet wurden (n=14).

Die Spurlegeintensität auf dem Hinweg zur Futterquelle unterschied sich nicht zwischen hungrigen und gesättigten Tieren in den ersten Furagierzyklen (Abb. 5.11). Auf den ersten Blick steht dies im krassen Widerspruch zu den erzielten Ergebnissen in Kapitel 4 (vergleiche Abb. 4.15 B). Dort

hinterließen die gesättigten Tiere deutlich weniger Duftmarken als sie das Nest verließen. Dieser scheinbare Gegensatz kann aber vielleicht durch die niedrige Stichprobenzahl und somit die Anfälligkeit gegenüber Ausreißerwerten in dieser Untersuchung erklärt werden. Der Wechsel von hungrigen Tieren in eine gesättigte Subkolonie hatte keine direkte Auswirkung auf die Intensität des Spurlegeverhalten in Richtung Futterquelle (Abb. 5.11 A). Die Tiere setzten weiterhin ca. 14 Markierungspunkte auf der Beobachtungsstrecke. Man sollte aber berücksichtigen, dass

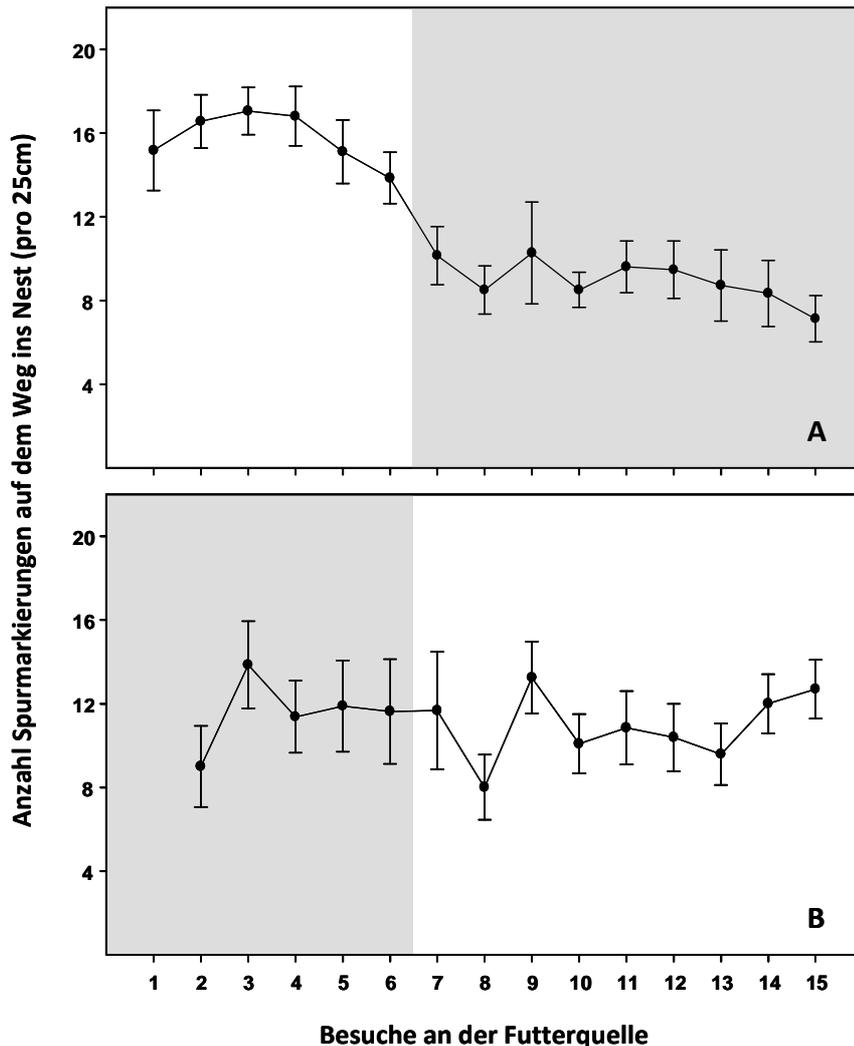


Abb. 5.9: Durchschnittliche Anzahl der Markierungsstopps (pro 25cm) auf dem Weg ins Nest in Abhängigkeit der absolvierten Besuche im Nest. Die Tiere wurden nach dem 6. Besuch an der Futterquelle in eine neue Subkolonie umgeleitet. Besuche an der Futterquelle, die von einer hungrigen Subkolonie aus starteten, sind weiß unterlegt. Besuche an der Futterquelle, die von einer gesättigten Subkolonie aus starteten, sind grau unterlegt. Dargestellt sind Mittelwerte \pm Standardfehler.

A: Tiere, die von einer hungrigen in eine gesättigte Subkolonie umgeleitet wurden (n=12-20).

B: Tiere, die von einer gesättigten in eine hungrige Subkolonie umgeleitet wurden (n=7-13).

Beim ersten Besuch an der Futterquelle markierten nur 2 Tiere den Rückweg. Ein gemittelter Wert aus dieser niedrigen Stichprobengröße wäre nicht aussagekräftig und wurde daher nicht aufgetragen.

hungrige Tiere, die in eine hungrige Teilkolonie zurückkehren, auch über den 5. Besuch hinaus eine Steigerung der Spurlegeintensität in Richtung Futterquelle zeigten (vergleiche Abb. 4.15 B) und somit die hier beobachteten hungrigen Furageure aufgrund des Kontakts mit einer gesättigten Teilkolonie doch eine reduzierte Rekrutierungsaktivität zeigten. Gesättigte Kundschafterinnen, die in eine hungrige Teilkolonie geleitet wurden, zeigten zunächst ebenfalls keine Änderung in der Spurlegeintensität. Nach mehreren absolvierten Besuchen in der neuen Teilkolonie steigerte sich aber allmählich die Anzahl der gesetzten Duftmarkierungen auf dem Weg zur Futterquelle (Abb. 5.11 B).

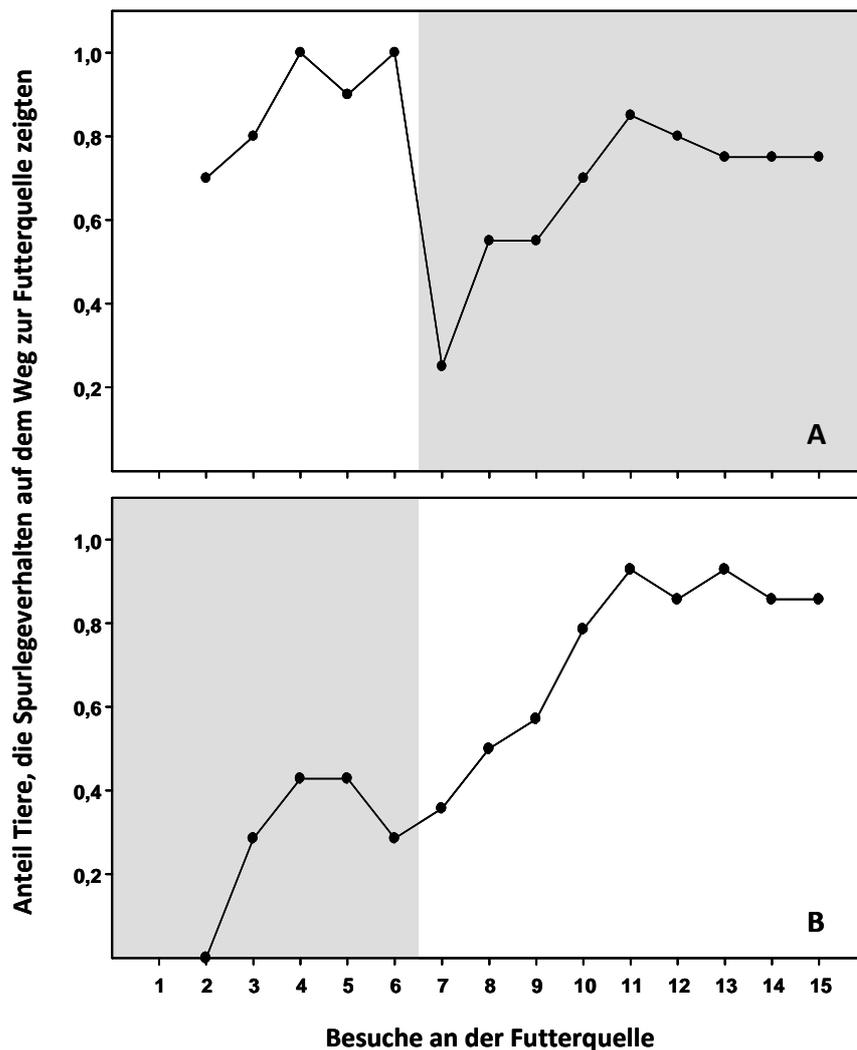


Abb. 5.10: Anteil der Tiere, die auf dem Weg zur Futterquelle Spurlegeverhalten zeigten, in Abhängigkeit der absolvierten Besuche im Nest. Bezugsgröße (100%) für jeden Besuch sind alle beobachteten Tiere der jeweiligen Messreihen. Die Tiere wurden nach dem 6. Besuch an der Futterquelle in eine neue Subkolonie umgeleitet. Besuche an der Futterquelle, die von einer hungrigen Subkolonie aus starteten, sind weiß unterlegt. Besuche an der Futterquelle, die von einer gesättigten Subkolonie aus starteten, sind grau unterlegt.

A: Tiere, die von einer hungrigen in eine gesättigte Subkolonie umgeleitet wurden (n=20).

B: Tiere, die von einer gesättigten in eine hungrige Subkolonie umgeleitet wurden (n=14).

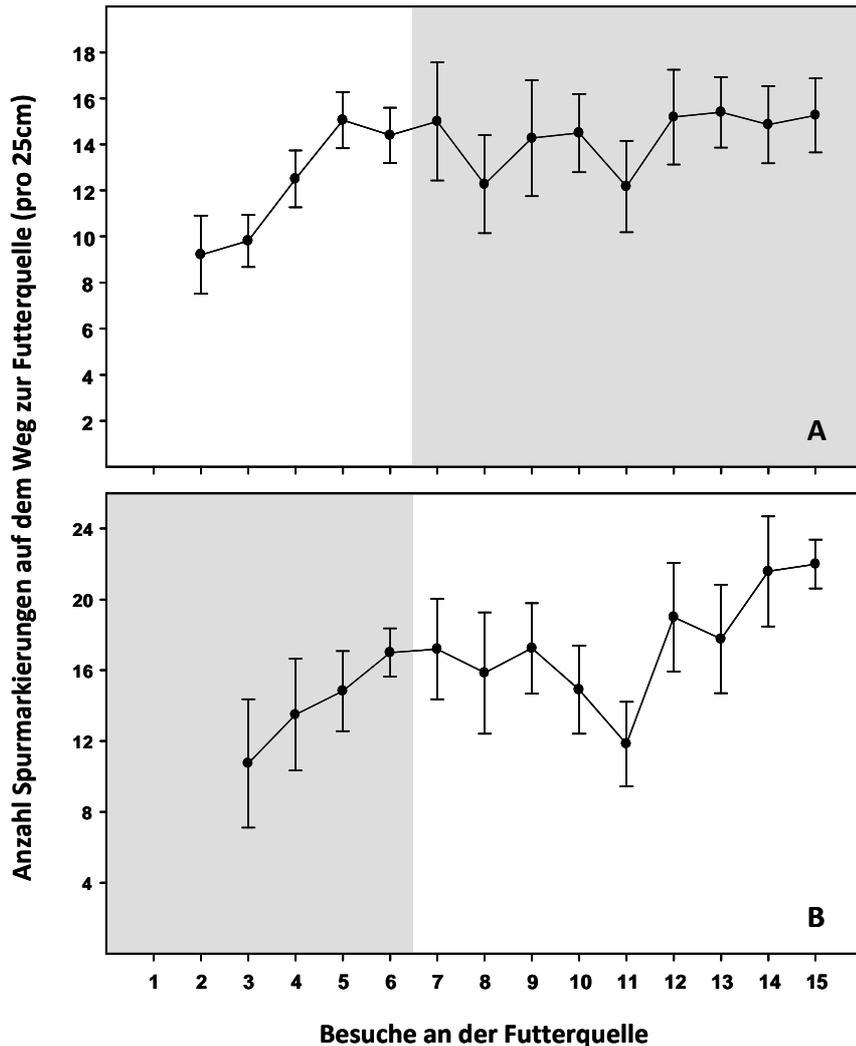


Abb. 5.11: Durchschnittliche Anzahl der Markierungsstopps (pro 25cm) auf dem Weg zur Futterquelle in Abhängigkeit der absolvierten Besuche im Nest. Die Tiere wurden nach dem 6. Besuch an der Futterquelle in eine neue Subkolonie umgeleitet. Besuche an der Futterquelle, die von einer hungrigen Subkolonie aus starteten, sind weiß unterlegt. Besuche an der Futterquelle, die von einer gesättigten Subkolonie aus starteten, sind grau unterlegt. Dargestellt sind Mittelwerte \pm Standardfehler.

A: Tiere, die von einer hungrigen in eine gesättigte Subkolonie umgeleitet wurden (n=5-20).

B: Tiere, die von einer gesättigten in eine hungrige Subkolonie umgeleitet wurden (n=4-13).

Wenn auch nicht für alle hier aufgeführten Aspekte des Spurlegeverhaltens, so kann man doch verallgemeinernd sagen, dass der Wechsel in eine Kolonie mit schlechter Ernährungslage eine Intensivierung des Spurlegeverhalten sowohl auf Gruppenebene (Anzahl der spurlegenden Tiere) als auch auf Individuenebene (Anzahl der Markierungen) zur Folge hatte. Eine Umleitung in eine gesättigte Kolonie löste hingegen eine Abnahme sowohl der Anzahl spurlegender Tiere als auch der Anzahl der Duftmarkierungen aus.

5.4 Diskussion

5.4.1 Be- und Entladung des Kropfes

Der Kontakt mit hungrigen Nestgenossen führte in dieser Untersuchung zu einer eindeutigen Steigerung des Kropfvolumens, obwohl die beobachteten Tiere ursprünglich aus einer gesättigten Teilkolonie stammten. Da gleichzeitig keine Erhöhung des Restvolumens im Kropf erkennbar war, kann man sagen, dass die Furageure sofort auf den erhöhten Nahrungsbedarf der Kolonie mit einer Steigerung des Nahrungseintrags reagierten. Wie die gesättigten Kundschafterameisen den Ernährungszustand der neuen Teilkolonie bewerten bleibt vorerst offen. In unseren Versuchen erhöhte sich sowohl die Entladungsrate als auch die Anzahl der trophallaktischen Kontakte pro Entladungsstopp, wie die miteinander verrechneten Werte aus Abb. 5.4 und 5.5 ergeben. Da die erhöhte Anzahl an trophallaktischen Kontakten meist mit einer vermehrten Anzahl von parallel anwesenden Abnehmerinnen einherging, ist die erhöhte Entladungsrate eher als Epiphänomen des gesteigerten Interesses der Nestgenossen an der eingetragenen Ladung zu interpretieren. Auch bei Honigbienen gibt es Hinweise, dass Sammlerinnen ihr Furagierverhalten, insbesondere ihre Rekrutierungsintensität, aufgrund der Anzahl der pro Trophallaxis beteiligten Nektarabnehmerinnen verändern (Farina, 2000). Bedenkt man zusätzlich, dass zumindest Ameisen auch die Individuendichte von Kolonimitgliedern in vielen Situationen abschätzen können und daraufhin ihr Verhalten ändern (z.B. Gordon & Mehdiabadi, 1999; Greene & Gordon, 2007; Pratt et al., 2002 und Pratt, 2005), so erscheint eine große Anzahl von Nestgenossen pro Trophallaxis, besonders bei zeitgleicher Präsenz während eines Entladungsstopps, ein geeigneter Kandidat für das Interesse der Kolonie gegenüber der eingetragenen Ladung zu sein. Aber auch die Intensität der Antennierungssignale während der Entladung kann eine wichtige Rolle spielen (Cabe et al., 2006). Wie schon in Kapitel 4 berichtet, beobachteten wir auch hier einen auffälligen Unterschied zwischen hungrigen und gesättigten Nektarabnehmerinnen. Trophallaxen, in denen Nektarabnehmerinnen aus einer gesättigten Teilkolonie beteiligt waren, beinhalteten meist sehr langsamen Antennenbewegungen der Abnehmerinnen, unabhängig ob eine hungrige oder gesättigte Kundschafterameise entladen wurde.

Der Kontakt der hungrigen Furageure mit einer gesättigten Teilkolonie wirkte sich auf die Be- und Entladung des Kropfes nur über wenige Besuche aus. Nur während der ersten drei Furagierzyklen für die neue Teilkolonie war eine Reduzierung der Gesamtkropffüllung zu beobachten. Sehr interessant ist die extreme Menge an zurückgehaltener Nahrung während der ersten drei

Besuche hungriger Kundschafterinnen in einer gesättigten Teilkolonie. Wie kann dieses plötzlich auftretende Verhalten erklärt werden? Eine mögliche Hypothese wäre eine stark ausgeprägte Differenz zwischen der Entladungsmotivation der hungrigen Furageure und der Nahrungsaufnahmemotivation der gesättigten Nektarabnehmerinnen. Die hoch motivierten Kundschafterameisen der hungrigen Teilkolonien trafen nach der Umleitung in die gesättigte Kolonie auf Nestgenossen, die ihre „Erwartungen“, die auf dem eigenen physiologischen Zustand und /oder den bisherigen Entladungserfahrungen in den ersten 5 Furagierzyklen in der hungrigen Kolonie beruhen, nicht erfüllten. Unterstützung erhält diese Vermutung durch die Beobachtung, dass die hungrigen Furageure in dieser Phase viele Entladungsstopps mit meist nur einer Abnehmerin durchführten. Gleichzeitig war die daraus resultierende Entladungsrate sehr niedrig, was darauf schließen lässt, dass sie Kundschafterameisen im gesättigten Nest nach gewillten Abnehmerinnen suchten. Die Tiere brachen diese Suche aber keineswegs schnell ab, sondern verbrachten 5 bis 10min im Nest, bevor sie es wieder verließen, eine Aufenthaltsdauer die 4 bis 5mal länger ist als bei den zuvor absolvierten Besuchen in einer hungrigen Teilkolonie (Daten hier nicht gezeigt). Da die gesättigten Nestgenossen aber trotz der Bemühungen der Kundschafterinnen nur eine geringe Akzeptanz gegenüber der angebotenen Nahrung zeigten, verließen die Furageure aufgrund ihrer immer noch hohen eigenen Furagiermotivation das Nest mit einem noch deutlich gefülltem Kropf. Erst nach einigen weiteren Besuchen im Nest sank die im Kropf zurückgehaltene Futtermenge auf unter 10%. Trifft die oben aufgestellte „Motivationsdiskrepanzhypothese“ zu, ist dann die erneute Reduzierung des Restvolumens auf eine erhöhte Entladungsbereitschaft der gesättigten Nestgenossen in dieser Phase oder auf einen allmählichen Rückgang der Furagiermotivation der hungrigen Kundschafterameise zurückzuführen? Die annähernde Konstanz der Entladungsgeschwindigkeit und der Trophallaxis-Kontakte pro Entladungsstopp weisen eher auf Letzteres hin. Eine unterschiedliche Motivation zwischen Furageur und Abnehmerinnen im Nest könnte auch den gleich bleibende Anteil der zurückgehaltenen Kropffüllung beim Wechsel von gesättigten Kundschafterinnen in hungrige Teilkolonien erklären. Die Furagiermotivation dieser Tiere, und daher sehr wahrscheinlich auch deren innere Unruhe bei der Entladung im Nest, ist eher als niedrig einzustufen. Die „Erwartungen“ der gesättigten Kundschafterameisen wurden nach dem Wechsel in eine hungrige Teilkolonie durch die dort vorherrschende hohe Akzeptanz gegenüber der eingetragenen Nahrung zu jedem Zeitpunkt erfüllt oder sogar übertroffen. Letztendlich lassen sich mit der aufgestellten Motivationsdiskrepanzhypothese auch die hohen Restvolumina während der ersten Besuche bei hungrigen Tieren bzw. bei Tieren, die an einer hochwertigen Futterquelle furagierten (siehe Kapitel 4), erklären. Hier haben die Furageure eine sehr hohe Furagiermotivation,

die aber zumindest in den ersten Läufen nicht mit der Entladungsbereitschaft der Arbeiterinnen im Nest konform geht. Erst nachdem die Kolonie nach einigen Besuchen alarmiert ist, was an der gesteigerten Entladungsrate und der erhöhten Anzahl an trophallaktischen Kontakten zu erkennen ist, wird die Kundschafterin nach ihren „Erwartungen“ entladen und übergibt nun die gesamte Kropffüllung. Über die Art der erwähnten „Erwartungen“ kann hier aber nur spekuliert werden. In Frage kommen die schon weiter oben erwähnten Faktoren wie Entladungsgeschwindigkeit, Abnehmerinnen pro Entladungsstopp oder Antennierungsintensität während der Trophallaxis.

Eine ähnliche *trade-off* Situation wurde schon bei Blattschneiderameisen beschrieben. Hier verkürzen die Arbeiterinnen ihren Aufenthalt an der Futterquelle durch das Schneiden kleiner Blattfragmente, um so rasch Nestgenossen über ihren Fund zu unterrichten (Roces & Núñez 1993; Roces & Hölldobler, 1994). Dieses Verhalten tritt besonders in Situation mit hoher Furagiermotivation auf, so z.B. bei der Erschließung neuer Futterquellen, bei einer schlechten Ernährungslage der Kolonie oder bei der Ausbeutung attraktiver Nahrungsquellen. Auch Bienen (Núñez, 1982) und nektarsammelnde Ameisen (Schilman & Roces, 2003) verkürzen ihre Aufenthaltsdauer an einer Futterquelle und kehren so früher zum Nest zurück, allerdings wenn die Futterquelle nicht besonders ergiebig ist, um so schneller Informationen über alternative Nahrungsquellen zu erhalten. Geht man bei diesen Tieren von einer hohen Furagiermotivation aus, z.B. aufgrund eines deutlichen Nahrungsbedarfs der Kolonie, dann ergibt sich auch hier eine Differenz zwischen der Erwartung der Tiere und den Eigenschaften der Futterquelle, wie z.B. der Nektarsekretionsrate. Sowohl bei Blattschneiderameisen als auch bei nektarsammelnden Bienen und Ameisen bedingt eine innere Unruhe auf der einen Seite, in diesem Fall durch die Motivation schnell Informationen mit Nestgenossen auszutauschen, und eine langsame Nahrungsaufnahme auf der anderen Seite, bedingt durch niedrige Nektarsekretionsraten bzw. lange Schneidezeiten für ein Blattfragment, einen vorzeitigen Abbruch der Nahrungsaufnahme. Wir können diesem Bild nun eine weitere Komponente hinzufügen. Auch eine langsame Futterabnahme im Nest führt zum vorzeitigen Abbruch eines Furagierverhaltens, in diesem Fall der Kropfentladung. Ungeklärt bleibt aber, ob die Tiere diesen vorzeitigen Abbruch ausführen, um die Rekrutierung zu beschleunigen, z.B. durch eine rasche Erneuerung der Pheromonmarkierung auf dem Weg zur Futterquelle, oder ob sie sich von der Beständigkeit der Nektarquelle überzeugen wollen, bevor sie eine verstärkte Rekrutierung dorthin in Gang setzten.

Die Anwesenheit von hungrigen Nestgenossen stellt eigentlich eine typische Situation dar, in der der Informationsaustausch durch spezielle Sammelstrategien beschleunigt werden sollte, so wie es z.B. bei Blattschneiderameisen der Fall ist (Roces & Hölldobler, 1994). Das Fehlen eines

ausgeprägten Restvolumens bei der Konfrontation von gesättigten Kundschafterameisen mit einer hungrigen Teilkolonie zeigt wie wichtig die eigene Furagiermotivation der Tiere ist, um solche speziellen Sammelstrategien auszulösen.

5.4.2 Rekrutierungsverhalten

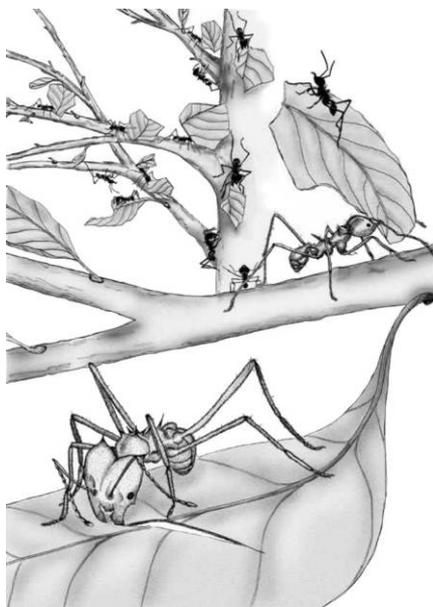
Der Ernährungszustand der Teilkolonie hatte eine nachhaltige Auswirkung auf das Rekrutierungsverhalten der Kundschafterinnen. Ein hungriger Furageur reduzierte durch die plötzliche Präsenz von gesättigten Nestgenossen sowohl seine taktilen als auch seine chemische Rekrutierungsmaßnahmen. Umgedreht steigerte eine gesättigte Kundschafterin ihre Rekrutierungsaktivität nach dem Kontakt mit einer hungrigen Teilkolonie. Diese Ergebnisse zeigen, dass die Rekrutierung von Nestgenossen nicht nur durch die Eigenschaften der Nahrungsressource (Qualität, Entfernung, Volumen usw.) und durch die innere Motivation (Hunger) gesteuert wird, sondern auch ein Feedbackmechanismus zwischen Furageuren und Arbeiterinnen in der Kolonie regulierend auf dieses Verhalten einwirkt. Eine hohe Akzeptanz gegenüber dem eingetragenen Futter führte zu einer verstärkten Rekrutierung auf die gefundenen Futterquelle. Ähnliche Ergebnisse wurden schon mit *Camponotus socius* erzielt (Hölldobler, 1971; unveröffentlichte Daten von Hölldobler - zitiert in Hölldobler, 1999). Hier zeigten gesättigte *Scouts* nach dem mehrmaligen Besuch einer hungrigen Teilkolonie eine verstärkte taktile Rekrutierung (*waggle displays*). Auch in einer Untersuchung von De Marco (2006) an Honigbienen wurde demonstriert, dass die Reduzierung der kolonieweiten Eintragsrate schnell zur einer Intensivierung der Rekrutierung, in diesem Fall der Rundtänze, bei den immer noch erfolgreichen Sammelbienen führt. Wir konnten zusätzlich zeigen, dass neben einer Steigerung auch eine Reduzierung der Rekrutierungsaktivität durch den alleinigen Einfluss der Kolonie erfolgen kann.

Welche Stimuli diesem Rückkopplungsmechanismus letztendlich zugrunde liegen bleibt vorerst unbeantwortet. Auch hier kommen die schon unter 5.4.1 erwähnten Faktoren in Frage, auf die die Tiere mit der Reduzierung oder Steigerung der Rekrutierungssignale reagieren könnten. Im Falle der Honigbienen wird sowohl die Zeit vom Betreten des Stocks bis zum Auffinden der ersten Nektarabnehmerin (Seeley, 1986 und 1989; Seeley et al., 1991), als auch die Anzahl der Nektarabnehmerinnen während der Trophallaxen (Farina, 2000; De Marco, 2006) als Maßstab zur Beurteilung des Koloniebedarfs diskutiert.

Zusammenfassend lässt sich sagen, dass die Furageure die Reaktion der Arbeiterinnen im Nest auf das präsentierte Futter bei ihren Rekrutierungsentscheidungen berücksichtigen. Es gibt also auch einen Informationsfluss von der Kolonie zurück zu den erfolgreichen Sammlerinnen. Solche Rückkopplungsmechanismen erlauben es einer Kolonie sehr flexibel auf die jeweilige Furagiersituation zu reagieren und die Anzahl der ausströmenden Arbeiterinnen zu regulieren. Auch wenn die nötigen Experimente noch ausstehen, so ist es doch denkbar, dass mit Hilfe solcher Rückkopplungsmechanismen nicht nur der Nahrungsbedarf der Kolonie an die Furageure mitgeteilt werden kann, sondern auch Informationen über die „relative“ Qualität einer gefundenen Futterquelle, also der Vergleich der eingetragenen Nahrungsqualität mit weiteren zur Zeit erschlossenen Ressourcen, übermittelt wird.

Kapitel 6

Allgemeine Diskussion



6.1 Der Informationsfluss während der Futtersuche

In dieser Arbeit konnten wir eine ganze Reihe von Beispielen aufzeigen, die den ständigen Informationsfluss zwischen den Arbeiterinnen während der Futtersuche verdeutlichen. Blattschneiderameisen verwenden Informationen, die ihnen indirekt über Spurpheromone oder direkt durch Interaktionen mit Nestgenossen mitgeteilt werden und passen dementsprechend ihr Sammel- und Rekrutierungsverhalten an. *Camponotus rufipes* Arbeiterinnen reagieren auf den Ernährungszustand der Kolonie mit unterschiedlichen Rekrutierungsintensitäten. Im Laufe der Evolution haben sich spezielle Kommunikationsstrategien entwickelt, die den Informationsfluss zwischen den Mitgliedern einer Kolonie beschleunigen. Solche Strategien findet man besonders in Furagiersituation, in denen ein rascher Austausch von Informationen besonders wertvoll ist. Dies ist z.B. bei der Erschließung neuer Futterquellen der Fall, um so deren rasche Monopolisierung durch die Kolonie voranzutreiben. So schneiden Blattschneiderameisen in der Initialphase des Furagierprozesses an einer neuen Nahrungsressource erst kleine Fragmente aus (Roces & Núñez 1993; Roces & Hölldobler, 1994), tragen die Blattstückchen nur bis zur nächsten Erntestrasse (Hubbell et al., 1980; diese Arbeit Kapitel 2) oder verzichten sogar vollends auf eine Ladung innerhalb der ersten Minuten nach Entdeckung einer neuen Futterquelle (Jaffé & Howse, 1979; Roces & Hölldobler, 1994; diese Arbeit Kapitel 2). Die Arbeiterinnen sparen hierdurch Zeit beim Sammeln bzw. beim Abtransport der Nahrung und können folglich schneller die Wege zur Futterquelle mit Spurpheromonen versehen oder auch rascher und ortsspezifisch Futterproben zu Nestgenossen bringen, um so die Rekrutierung anzuheizen. Diese Strategien sind bei Hungerstress (Roces & Hölldobler, 1994) und bei hohen Futterqualitäten (Roces & Núñez 1993) besonders stark ausgeprägt, also in Situation, in denen eine schnelle Rekrutierung und somit eine schnelle Ausbeutung der Nahrungsressource sehr wichtig ist. Auch nektarsammelnde *Camponotus rufipes* Ameisen zeigen unter Hungerstress und bei Auffinden einer hochqualitativen Nahrungsquelle eine spezielle Kommunikationsstrategie, die den Rekrutierungsprozess sehr wahrscheinlich beschleunigt. Während der ersten Besuche im Nest verzichten sie auf eine vollständige Entladung des Kropfs, kehren schnell zur Futterquelle zurück und markieren so rasch den Weg zwischen Fundort und Kolonie, und dass sowohl auf dem Hinweg zur Futterquelle als auch auf dem Rückweg zum Nest. Ferner könnte diese Strategie dazu beitragen die Entladungsmotivation der Nektarabnehmerinnen im Nest zu erhöhen. Anstatt bei niedrigen Entladungsgeschwindigkeiten lange Zeit auf eine vollständige Kropfentleerung zu warten, geben die Tiere nur einen Teil ihrer gesammelten Nahrung ab. Diese Kostproben werden von den primären Abnehmerinnen rasch an weitere Arbeiterinnen übergeben (eigene

Beobachtungen) und so wird auch während der Abwesenheit des Furageurs die Information über eine gefundene Nahrungsressource im Nest weitergeleitet. Trifft der Furageur nun erneut in der Kolonie ein, so begegnet er bereits informierten und somit motivierten Nektarabnehmerinnen. Die Manipulationsversuche in Kapitel 5 zeigten, dass die Kundschafterameisen ständig den Motivationszustand der Nestgenossen bewerten und bei einer unzureichenden Alarmierung der Kolonie gezielt ihre Strategie zum schnellen Informationsaustausch einsetzen. Letztendlich verdeutlichen Arbeiten an Honigbienen (Núñez, 1970 und 1982) und nektarsammelnden Ameisen (Schilman & Roces, 2003, Josens et al., 1998), dass soziale Insekten ihre Nahrungsaufnahme auch an weniger ergiebigen Futterquellen vorzeitig abbrechen, um so möglichst schnell Informationen über parallel verfügbare Nahrungsressourcen zu erhalten. All diese Beispiele zeigen, dass die Rekrutierungs- und Sammelentscheidungen, die ein Furageur bei der Ausbeutung einer Futterquelle trifft, nicht auf starren „wenn-dann“ Regeln beruhen, sondern dass die zugrunde liegenden Entscheidungskriterien laufend durch den Informationsfluss zwischen den Tieren und den lokalen Eigenschaften der Futterquelle abgewandelt werden. Die Frage, ob die komplexen Furagiermuster auf Kolonieebene vor allem durch Selbstorganisation erreicht werden ist umstritten (z.B. Bonabeau et al., 1997; Detrain & Deneubourg, 2002, 2006 und 2008; aber Roces, 2002; Seeley, 2002). Unter Selbstorganisation versteht man einen Prozess, in dem die Untereinheiten durch einfache Interaktionen die Komplexität des Gesamtsystems erhöhen ohne von außen geführt oder organisiert worden zu sein. Ohne Zweifel wird die Organisation der Futtersuche bei Ameisen nicht von außen, d.h. von einer organisierenden Einheit, gesteuert. Auch werden von den Untereinheiten (Arbeiterinnen) meist einfache Aktionen ausgeführt, z.B. das Legen einer Pheromonspur, eine taktile Motivation eines Nestgenossen, die Mitnahme oder Abgabe einer kompletten oder teilweisen Ladung. Die Frage die sich vielmehr stellt lautet: Wie komplex sind die Informationen, die vor der Ausführung einer einfachen Handlung von den Tieren berücksichtigt werden? Unsere Ergebnisse zeigen, dass furagierende Ameisen eine Vielzahl von lokalen Informationen und sozialen Faktoren in ihre Entscheidungsfindungen integrieren.

6.2 Der Einfluss der Furagierökologie auf die Kommunikationsstrategien

Im einleitenden Kapitel dieser Arbeit stellten wir uns die generelle Frage, inwieweit sich im Rekrutierungsverhalten an neu erschlossenen Futterquellen und in den verwendeten Strategien zum schnellen Informationsaustausch die Furagierökologie der jeweiligen Ameisenart widerspiegelt. Zu

diesem Zweck untersuchten wir zwei ganz unterschiedliche Furagiertypen von Ameisen: Blattschneiderameisen, die an langfristig nutzbaren, räumlich eng begrenzten *ad libitum* Futterquellen furagieren und nektarsammelnde *Camponotus rufipes* Ameisen, die unbeständige und weit verstreute Futterquellen mit einer geringen Einzelausbeute besuchen.

Die Kommunikationsstrategien der Blattschneiderameisen scheinen an neu entdeckten Futterquellen vor allem auf einen schnellen Transfer von Informationen ausgelegt zu sein. So bald eine Kundschafterameise eine geeignete Futterpflanze gefunden hat rennt sie meist unbeladen zurück zur nächstgelegenen Erntestrasse (Jaffé & Howse, 1979; Roces & Hölldobler, 1994; diese Arbeit Kapitel 2). Die ersten eintreffenden Arbeiterinnen schneiden zunächst nur kleine Fragmente aus den Blättern aus (Roces & Núñez 1993; Roces & Hölldobler, 1994) und tragen sie nur bis zur nächsten Erntestrasse (Hubbell et al., 1980; diese Arbeit Kapitel 2 und 3). Alle diese Verhaltensweisen sollen die Kolonienmitglieder schnell über die neue Nahrungsressource informieren. Dementsprechend ist auch das Rekrutierungsverhalten schon während der ersten Besuche sehr stark ausgeprägt. Die Kundschafterameisen zeigen bereits in der Initialphase ihrer Furagieraktivität an neu entdeckten Futterquellen ein intensives Spurlege- und Antennierungsverhalten (siehe Kapitel 2 und 3). Da diesen Ameisen typischerweise i) an weitgehend stabile Futterquellen furagieren und ii) eine kollektive Anstrengung für die Ausbeutung der meist großen *ad libitum* Nahrungsressourcen notwendig ist, wird für eine neue Futterquelle sofort stark geworben und das Furagierverhalten ist in der Initialphase auf eine schnelle Übermittlung der Informationen angelegt.

Bei *Camponotus rufipes* steigert sich die Rekrutierungsintensität hingegen erst nach mehrmaligem Aufsuchen der Futterquelle (siehe Kapitel 4). Die Futterquelle muss sich erst als beständig erweisen bevor eine intensive Rekrutierung in Gang gesetzt wird. In dieses Bild fügt sich die Entdeckung von Mailleux et al. (2000) nahtlos ein. Sie konnten nachweisen, dass bei *Lasius niger* erst dann ein Markierungsverhalten ausgelöst wird, wenn die aufgefundene Menge an Nektar die maximale Kropfladung übersteigt, also eine Rekrutierung von Nestgenossen überhaupt erst Sinn macht. Auch das Verlassen des Nests mit einem noch teilweise gefüllten Kropf könnte eine Strategie darstellen, schnell die Futterquelle wieder aufzusuchen und sich von deren Beständigkeit zu überzeugen. Auf den ersten Blick scheint die Kommunikationsstrategie dieser Tiere mehr auf einen Informationsempfang hin ausgelegt zu sein, insbesondere ob die Futterquelle stabil und groß genug für eine massive Rekrutierung ist und ob die Nektarabnehmerinnen in der Kolonie bereits schon für eine schnelle Entladung motiviert sind.

Man sollte aber eine strikte Unterteilung in Strategien zum Informationstransfer und Strategien zum Informationsempfang vermeiden. Auch wenn einige Autoren behaupten, dass die

Rekrutierung von Nestgenossen, also der Informationstransfer, die treibende Kraft bei der Entstehung von Kommunikationsstrategien sei (z.B. Dornhaus et al., 2006), so sollte man immer bedenken, dass bei den meisten hier beschriebenen Verhaltensweisen, und sehr wahrscheinlich auch bei vielen weiteren Beispielen, ein Informationsfluss in beide Richtungen stattfindet. Blattschneiderameisen beschleunigen durch die Übergabe ihrer Ladung bei Eintreffen auf einer stark frequentierten Erntestrasse zwar sehr wahrscheinlich die Rekrutierung von Nestgenossen, erhalten aber auch gleichzeitig Informationen über die Eignung der gefundenen Futterpflanze zur Pilzzucht. Auch *Camponotus rufipes* zeigte in unseren Versuchen eine erniedrigte Nahrungsaufnahme beim ersten Besuch an der Futterquelle, eine eindeutige Maßnahme um den Informationstransfer zur Kolonie zu beschleunigen. Ferner werden durch den vorzeitigen Abbruch der Nahrungsentladung im Nest nur die Überprüfung der Beständigkeit der Futterquelle beschleunigt, sondern auch gleichzeitig rasch Informationen direkt (über Futterproben) und indirekt (über Spurpheromone) an die Kolonie weitergegeben. Vielmehr haben soziale Insekten im Lauf der Evolution spezielle Kommunikationsstrategien entwickelt, die den raschen Informationsaustausch in beide Richtungen fördern und somit die Tiere in die Lage versetzen auf sich schnell verändernde Foragiersituationen flexibel zu reagieren.

Zusammenfassung

In dieser Arbeit stellten wir uns die generelle Frage, wie sich das Rekrutierungsverhalten an neu erschlossenen Futterquellen und die damit im Zusammenhang stehenden Strategien zum schnellen Informationsaustausch zwischen Blattschneiderameisen und der nektarsammelnden Ameise *Camponotus rufipes* unterscheidet und inwieweit die Differenzen auf die verschiedenartige Furagierökologie der jeweiligen Art zurückzuführen sind.

Blattschneiderameisen zeigen an neu entdeckten Futterquellen spezielle Sammelstrategien, die deren rasche Etablierung fördern. Wir untersuchten, wie die Tiere den Etablierungsgrad einer neuen Futterquelle und somit die Notwendigkeit einer verstärkten Rekrutierung beurteilen. Zu diesem Zweck konfrontierten wir einzelne Arbeiterinnen von *Acromyrmex lundii* auf ihrem Weg zu einer neuen Futterquelle entweder mit hohen Individuendichten, hohen Spurpheromonkonzentrationen oder einer Kombination aus beiden Faktoren. Die Ergebnisse zeigen, dass Ameisen während des Besuchs einer Nahrungsressource den Etablierungsgrad mehrmals bewerten und ortsspezifisch unterschiedliche Maßstäbe zur Beurteilung einer weiteren Rekrutierungsnotwendigkeit verwenden. Beim Eintreffen an der Futterquelle diente die Präsenz von Nestgenossen als Bemessungsgrundlage. Der Kontakt mit anderen Ameisen führte zu einer gesteigerten Blattmitnahmebereitschaft. Auf dem Rückweg und bei Ankunft auf der Haupterntestrasse reagierten die Tiere hingegen auf das Vorhandensein von Pheromonmarkierungen. Die Furageure zeigten bei Anwesenheit intensiver Duftmarkierungen auf dem *side trail* ein reduziertes Spurlegeverhalten und eine verminderte Entladungshäufigkeit bei Eintreffen auf einer stark frequentierten Erntestrasse. Ladungsverzicht bzw. Abgabe im Kreuzungsbereich waren jeweils nicht mit dem Spurlegeverhalten obligatorisch gekoppelt, d.h. die Tiere befinden sich bei der Erschließung neuer Futterquellen nicht in einem starren Verhaltensprogramm.

Die Kundschafterinnen von Blattschneiderameisen tragen ihre Ladungen an neu entdeckten Futterquellen nur bis zur nächsten Erntestrasse und übergeben sie dort gewöhnlich an Nestgenossen. Wir konnten nachweisen, dass dieses Verhalten einen Rückkopplungsmechanismus beinhaltet, der den Kundschafterinnen erlaubt die Qualität der gefundenen Futterquelle zu beurteilen und dementsprechend mit der Aufrechterhaltung oder dem Abbruch der Rekrutierung zu reagieren. Mit Hilfe der Bildung von Subkolonien und dem Einsatz eines Fungizids ist es uns gelungen die Akzeptanz für eine bestimmte Pflanzenart in einem Teil einer Kolonie auszuschalten, während die Nestgenossen des anderen Teils diese Nahrungsressource immer noch akzeptierten. Wir

konfrontierten beladene Scouts aus dem unbehandelten Teil der Kolonie mit Arbeiterinnen aus der manipulierten Kolonie und beobachteten die Reaktion der Kundschafterinnen auf die plötzlich veränderte Akzeptanz der Nestgenossen gegenüber der mitgebrachten Ladung. Eine schlechte Akzeptanz in der Kolonie führte zu deutlich mehr Tieren, die ihre *Scout*-Aktivität einstellten bzw. diese nur mit niedriger Intensität fortführten. Als proximaler Mechanismus kommt sehr wahrscheinlich die Anzahl an Bissen, die ein *Scout* während eines Stopps von Nestgenossen in seine Ladung erhält, in Frage.

Nektarsammelnde Ameisen foragieren an extrafloralen Nektarien und Honigtauproduzenten. Wir stellten die Frage, ob *Camponotus rufipes* Arbeiterinnen in der Initialphase der Foragieraktivität, d.h. während der ersten Besuche an einer neuen Futterquelle bzw. bei den ersten Besuchen im Nest, ein spezielles Sammel- und Rekrutierungsverhalten zeigen, das den Informationsfluss in dieser Phase beschleunigt. Hierzu kreierten wir Situationen, in denen ein schneller Informationsfluss bezüglich der Entdeckung der neuen Futterquelle besonders wichtig war (Hungerstress der Kolonie, hohe Futterqualität). Einzelne Tiere wurden über 15 aufeinander folgende Besuche an einer *ad libitum* Futterquelle und den jeweils nachfolgenden Aufenthalten im Nest beobachtet. Tiere, die an einer 5%-Saccharoselösung foragierten, und Arbeiterinnen einer gesättigten Kolonie füllten ihren Kropf nicht vollständig, während Forageure einer hungrigen Kolonie und Tiere, die eine 40%-Saccharoselösung aufsuchten, dieses Verhalten nur in den ersten Besuchen zeigten. Alle Tiere verließen während der ersten Besuche das Nest mit teilweise gefüllten Kröpfen, d.h. sie gaben die gesammelte Nahrung nicht vollständig ab. Bei Tieren aus hungrigen Kolonien bzw. Tieren, die an der 40%-Saccharoselösung foragierten, war dieses Restvolumen besonders stark ausgeprägt. Ferner zeigte sich, dass das Spurlegeverhalten auf dem Weg ins Nest auf einem gleich bleibenden Niveau blieb, während das Markierungsverhalten auf dem Hinweg zur Futterquelle mit jedem Besuch im Nest intensiver wurde. Eine ähnliche Dynamik wurde auch bei der taktilen Rekrutierung im Nest gefunden. Die Ergebnisse deuten darauf hin, dass sich die Tiere vor einer intensiven Rekrutierung erst von der Beständigkeit der Futterquelle überzeugen und durch die nur teilweise Entladung im Nest bzw. unvollständige Beladung an der Futterquelle den Informationsaustausch mit der Kolonie intensivieren.

Weiterhin stellten uns die Frage, ob es ein Feedback zwischen heimkehrenden Forageuren und Arbeiterinnen im Nest gibt, welches das Sammel- und Rekrutierungsverhalten der Forageure steuert und bei ihnen spezielle Verhaltensweisen für eine Beschleunigung des Informationsflusses auslöst? Hierzu leiteten wir einzelne *Camponotus rufipes* Forageure einer hungrigen Teilkolonie in eine gesättigte Teilkolonie um bzw. wurden Arbeiterinnen aus gesättigten Teilkolonien plötzlich mit einer

hungrigen Teilkolonie konfrontiert. Die Kundschafterameisen reagierten sensibel auf die jeweilige Ernährungslage der Kolonie. Hungrige Furageure reduzierten ihre Rekrutierungsaktivität bei Kontakt mit gesättigten Nestgenossen, gesättigte Kundschafterinnen steigerten taktile und chemische Rekrutierung nach dem Umleiten in eine hungrige Teilkolonie. Weiterhin gaben hungrige Furageure unmittelbar nach dem Umsetzen in eine gesättigte Subkolonie nur ungefähr die Hälfte der gesammelten Nahrung ab, während gesättigte Kundschafterinnen beim Kontakt mit hungrigen Nestgenossen kein Restvolumen im Kropf nach dem Verlassen des Nests aufwiesen. Wir vermuten, dass Furageure die Kolonie mit partiell gefüllten Kröpfen aufgrund unzureichend motivierter Abnehmerinnen verlassen und so den Informationsaustausch mit der Kolonie beschleunigen.

Die Ergebnisse dieser Arbeit zeigen, dass die komplexen Aktivitätsmuster auf Kolonieebene kein Resultat einer einfachen Selbstorganisation mit starren Regeln sind, sondern diese Regeln vielmehr permanent durch den Informationsaustausch zwischen den Arbeiterinnen modifiziert werden. Die Furagierökologie hat vor allem einen Einfluss auf die Rekrutierungsstrategie der Tiere. Blattschneiderameisen furagieren an großen und stabilen Nahrungsressourcen auf diese sie nach dem Auffinden sofort stark rekrutieren. *Camponotus rufipes* besucht hingegen Futterquellen, die in ihrer Ergiebigkeit schlecht vorhersagbar sind. Daher steigern die Tiere ihre Rekrutierungsintensität erst nachdem sie sich durch mehrmaliges Aufsuchen der Futterquelle von deren Beständigkeit überzeugt haben.

Summary

The present work deals with the recruitment behaviour and the occurrence of special foraging strategies for a fast information exchange at newly discovered food sources in leaf-cutting ants as well as in the nectar-feeding ant *Camponotus rufipes*. We were interested to what extent the different foraging ecology of the species is reflected in the kind of information flow between workers.

Leaf-cutting ants display special foraging strategies at newly discovered food sources which facilitate the fast monopolization of these sites. We investigated how the ants assess the progress of exploitation at a newly discovered food source and therefore the necessity to recruit colony members to a greater extent. For that, we confronted individual workers of *Acromyrmex lundii* on their way to a new food source with a high density of nestmates or with a high concentration of trail pheromone or with a combination of both. The results showed that the ants assess the progress of exploitation several times during a foraging trip and use at different locations different stimuli to decide whether an increased recruitment behaviour should be performed. Arriving at the food source the presence of nestmate was used by the foragers to decide about the further recruitment behaviour. The contact with colony members increased the readiness of workers to pick up a load. On the way back to the nest the scouts reacted to the presence of high trail pheromone concentrations by reducing trail-laying behaviour on the side trail. Furthermore, by crossing a well marked side trail the ants barely performed load transfer when they arrived at the main trail. The decisions to return unloaded as well as to transfer the load on the first meter of the main trail were not coupled obligatorily with trail-laying behaviour on the side trail showing that scouts can react very flexible to the different situations at the newly discovered food sources.

In leaf-cutting ants scouts coming back from newly discovered food sources usually carry their load to the next main trail in order to transfer it to nestmates. We demonstrated that this unloading behaviour involved a feedback which is used by the scouts to assess the quality of their load. By feeding a part of a colony with a fungicide treated plant material we were able to eliminate the acceptance of the used plant species in this part of the colony, whereas the workers of the other part still accepted it. We confronted loaded scouts of the untreated part of the colony at their arrival on the main trail with the workers of the manipulated subcolony. The low acceptance of the nestmates prompted many scouts to give up the recruitment to the newly discovered food source completely or at least to reduce the intensity of recruitment signals. The number of bites a scout received in the

carried leaf fragment seems to be the proximate mechanism to estimate the colony's acceptance for the discovered plant species.

Nectar-feeding ants visit extrafloral nectaries or aphid colonies. We addressed the question whether *Camponotus rufipes* workers perform special food-collecting or recruiting strategies in the initial phase of their foraging activity in order to speed up the information exchange between them and the rest of the colony. For that we created situations where a fast information exchange about food finding is highly worthwhile (colony starvation, high food quality). Individual workers from a laboratory colony were observed during the food intake at an *ad libitum* sucrose solution as well as during the unloading in the colony for 15 consecutive visits. Ants foraging at a less attractive sucrose solution as well as foragers of a satiated colony didn't fill their crop completely at the feeder, whereas foragers of a hungry colony and ants which found a highly attractive sucrose solution showed this behaviour only during the first foraging bouts. All animals left the nest with partially filled crops, i.e. they didn't transfer the collected food volume completely to the nestmates. Ants of starved colonies as well as forages visiting a highly attractive food source retained higher volumes in their crops during the first foraging bouts. This behaviour could intensify a fast information exchange in the initial phase of foraging. Furthermore the trail-laying behaviour to the nest differed significantly from the trail-laying behaviour to the feeder. Whereas homebound ants showed a more or less constant marking intensity for every foraging trip, the number of trail marks to the food patch increased with every new performed visit at the sucrose solution. A similar dynamic was true for the tactile recruiting behaviour inside the nest. The results suggest that the ants first test the reliability of a discovered food source before starting intense recruitment behaviour.

We addressed the question whether there is a feedback between foragers and workers in the nest which regulates the food collecting and recruitment behaviour of foragers and releases special communication strategies for a fast information exchange, especially when coming back from a newly discovered food source. We diverted individual *Camponotus rufipes* foragers coming back from a sucrose solution from a food starved subcolony into a food satiated colony and vice versa. The scouts reacted clearly to the colony's state of nutrition. Hungry foragers reduced their recruiting activities as they had contact with satiated nestmates, whereas satiated scouts performed an increased tactile and chemical recruitment after being confronted with a hungry subcolony. Furthermore scouts of a hungry subcolony retained about the half of the collected food volume in their crops during their first visits in a satiated subcolony, whereas workers coming from a satiated subcolony unloaded almost completely their crops when arriving in a hungry subcolony. We believe that foragers leave the colony with partially filled crops during the first foraging bouts due to the still

small number of motivated nectar receivers inside the nest at this time and use this behaviour to speed up the information exchange with the colony members.

The results of this work demonstrate that the complex foraging activity patterns at the colony level are not the result of numerous simple stimulus-response behaviours based on fixed decision rules. On the contrary, the decision rules are modified continuously by the information flow between workers. The foraging ecology has a strong impact on the recruitment strategies used by the ants. Leaf-cutting ants forage at long-term *ad libitum* food sources. Therefore, when food patches once found, the scouts show immediately intense recruiting behaviour. In contrast *Camponotus rufipes* visit small food patches, which are unpredictable in their profitability. Therefore the animals increase the recruitment activity not until the reliability of the site was tested by being able to perform several successful foraging bouts.

Literaturverzeichnis

- Anderson C, Jadin JLV** (2001). The adaptive benefit of leaf transfer in *Atta colombica*. *Insectes Sociaux* 48: 404-405
- Aron S, Beckers R, Deneubourg JL, Pasteels JM** (1993). Memory and chemical communication in the orientation of two mass-recruiting ant species. *Insectes Sociaux* 40: 369-380
- Beckers R, Deneubourg JL, Goss S** (1992). Trail laying behaviour during food recruitment in the ant *Lasius niger* (L.). *Insectes Sociaux* 39: 59-72
- Beckers R, Deneubourg JL, Goss S** (1993). Modulation of trail laying in the ant *Lasius niger* (Hymenoptera: Formicidae) and its role in the collective selection of a food source. *Journal of Insect Behavior* 6: 751-759
- Beckers R, Deneubourg JL, Goss S, Pasteels JM** (1990). Collective decision making through food recruitment. *Insectes Sociaux* 37: 258-267.
- Beshers SN, Fewell JH** (2001). Models of division of labor in social insects. *Annual Review of Entomology* 46: 413-440.
- Boch R** (1956). Die Tänze der Bienen bei nahen und fernen Trachtquellen. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie* 38: 136-167
- Bollazzi M** (2002). Decisiones individuales durante las actividades de forrajeo de *Acromyrmex heyeri* (Forel 1899): la hipótesis de la transferencia de información y el inicio del período de forrajeo diario. Tesis de Maestría en Biología; Facultad de Ciencias; Universidad de la República; Montevideo; Uruguay
- Bonabeau E, Theraulaz G, Deneubourg JL, Aron S, Camazine S** (1997). Self-organization in social insects. *TREE* 12: 188-193
- Bonavita-Cougourdan A** (1983). Activité antennaire et flux trophallactique chez la fourmi *Camponotus vagus* Scop. (Hymenoptera, Formicidae). *Insectes Sociaux* 30: 423-442
- Bonavita-Cougourdan A, Morel L** (1984). Les activités antennaires au cours des contacts trophallactiques chez la fourmi *Camponotus vagus* Scop. ont-elles valeur de signal? *Insectes Sociaux* 31: 113-131
- Brandstetter M, Crailsheim K, Heran H** (1988). Provisioning of food in the honeybee before foraging. *BIONA-report* 6: 129-148
- Brown CR, Brown MB, Shaffer ML** (1991). Food-sharing signals among socially foraging cliff swallows. *Animal Behavior* 42: 551-564
- Cabe SMC, Farina WM, Josens RB** (2006). Antennation of nectar-receivers encodes colony needs and food-source profitability in the ant *Camponotus mus*. *Insectes Sociaux* 53: 356-361

-
- Cherrett JM, Seaforth CE** (1968). Phytochemical arrestants for the leaf-cutting ants, *Atta cephalotes* and *Acromyrmex octospinosus*, with some notes on the ants response. *Bulletin of Entomological Research* 59: 615-625
- Cherrett JM** (1972). Some factors involved in the selection of vegetable substrate by *Atta cephalotes* (L.) (Hymenoptera: Formicidae) in tropical rain forest. *Journal of Animal Ecology* 41: 647-660
- Cherrett JM** (1989). Leaf-cutting ants. In: *Tropical Rain Forest Ecosystems*; Lieth H, Werger MJA (eds). Elsevier Amsterdam; pp 473-488
- Creel S, Creel NM** (1995). Communal hunting and pack size in African wild dogs, *Lycaon pictus*. *Animal Behaviour* 50: 1325-1339
- Cross JH, Byler RC, Ravid U, Silverstein RM, Robinson SW, Baker PM, Sabino de Oliveira J, Jutsum AR, Cherrett MJ** (1979). The major component of the trail pheromone of the leaf-cutting ant, *Atta sexdens rubropilosa* Forel. 3-ethyl-2,5-dimethylpyrazine. *Journal of Chemical Ecology* 5: 187-203
- Cross JH, West JR, Silverstein RM, Jutsum AR, Cherrett JM** (1982). Trail pheromone of the leaf-cutting ant *Acromyrmex octospinosus* (Reich). (Formicidae: Myrmicinae). *Journal of Chemical Ecology* 8: 1119-1124
- Daguerre JB** (1945). Hormigas del género *Atta* Fabricius de la Argentina (Hymenop. Formicidae). *Rev. Soc. Entomol. Argent.* 12: 438-460.
- De Biseau JC, Deneubourg JL, Pasteels JM** (1991). Collective flexibility during mass recruitment in the ant *Myrmica sabuleti* (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche* 98: 323-336
- De Marco RJ** (2006). How bees tune their dancing according to their colony's nectar influx: re-examining the role of the food-receivers' 'eagerness'. *The Journal of Experimental Biology* 209: 421-432
- De Marco RJ, Farina WM** (2001). Changes in food source profitability affect the trophallactic and dance behavior of forager honeybees (*Apis mellifera* L.). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 50: 441-449.
- Detrain C, Deneubourg JL** (2002). Complexity of environment and parsimony of decision rules in insect societies. *Biological Bulletin* 202: 268-274
- Detrain C, Deneubourg JL** (2006). Self-organized structures in a superorganism: do ants "behave" like molecules? *Physics of Life Reviews* 3:162-187
- Detrain C, Deneubourg JL** (2008). Collective decision and foraging patterns in ants and honeybees. *Advances in Insect Physiology* (in press)
- Detrain C, Deneubourg JL, Pasteels JM** (1999). Decision-making in foraging by social insects. In: *Information processing in social insects*; Detrain C, Deneubourg JL, Pasteels JM (eds); Birkhäuser, Basel; pp 331-354
- Devigne C, Detrain C** (2006). How does food distance influence foraging in the ant *Lasius niger*: the importance of home-range marking. *Insectes Sociaux* 53: 46-55

-
- Devigne C, Renon AJ, Detrain C** (2004). Out of sight but not out of mind: modulation of recruitment according to home range marking in ants. *Animal Behaviour* 67: 1023-1029
- Dornhaus A, Chittka L** (2004). Why do honey bees dance? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 55: 395–401
- Dornhaus A, Collins EJ, Dechaume-Moncharmont FX, Houston AI, Franks NR, McNamara JM** (2006). Paying for information: partial loads in central place foragers. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 61: 151-161
- Dreisig H** (2000). Defense by exploitation in the Florida carpenter ant, *Camponotus floridanus*, at an extrafloral nectar resource. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 47: 274–279
- Evans CS, Marler P** (1994). Food-calling and audience effects in male chickens (*Gallus gallus*): Their relationships to food availability, courtship and social facilitation. *Animal Behaviour* 47: 1159-1170
- Evershed RP, Morgan ED** (1983). The amounts of trail pheromone substances in the venom of workers of four species of attine ants. *Insect Biochemistry* 13: 469–474
- Evison SEF, Hart AG, Jackson DE** (2008). Minor workers have a major role in the maintenance of leafcutter ant pheromone trails. *Animal Behaviour* 75: 963-969
- Farina WM** (2000). The interplay between dancing and trophallactic behavior in the honey bee *Apis mellifera*. *Journal of Comparative Physiology A* 186: 239-245
- Farina WM, Núñez JA** (1995). Trophallaxis in *Apis mellifera*: effects of sugar concentration and crop load on food distribution. *Journal of Apicultural Research* 34: 93–96
- Farji-Brener AG** (1994). Leaf-cutting ants (*Atta* and *Acromyrmex*) inhabiting Argentina: Patterns in species richness and geographical range sizes. *Journal of Biogeography* 21: 391-399
- Fonck C, Jaffé K** (1996). On the Energetic Cost of Sociality. *Physiology & Behavior* 59: 713-719
- Fowler HG** (1985). Leaf-cutting ants of the genera *Atta* and *Acromyrmex* of Paraguay. *Deutsche entomologische Zeitschrift* 32: 19-34
- Fowler HG, Robinson SW** (1979). Foraging by *Atta sexdens* (*Formicidae: Attini*): seasonal patterns, caste and efficiency. *Ecological Entomology* 4: 239-247
- Fowler HG, Stiles EW** (1980). Conservative resource management by leaf-cutting ants? The role of foraging territories and trails and environmental patchiness. *Sociobiology* 5: 25-41
- Geissler O** (2000). Organisation der Sammelaktivität bei Blattschneiderameisen. Diplomarbeit am Lehrstuhl Zoologie II der Universität Würzburg; Deutschland
- Gonçalves CR** (1961). O genero *Acromyrmex* no Brasil (Hym. Formicidae). *Studia Entomologica* 4: 113-180
- Gordon DM** (2002). The regulation of foraging activity in red harvester ant colonies. *American Naturalist* 159: 509–518

-
- Gordon DM, Mehdiabadi, NJ** (1999). Encounter rate and task allocation in harvester ants. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 45: 370-377
- Greene MJ, Gordon DM** (2007). Interaction rate informs harvester ant task decisions. *Behavioral Ecology* 18: 451-455
- Hangartner W** (1969). Structure and variability of the individual odor trail in *Solenopsis geminata* Fabr. (*Hymenoptera, Formicidae*). *Zeitschrift für vergleichende Physiologie* 62: 111-120
- Hangartner W** (1970). Control of pheromone quantity in odor trails of the ant *Acanthomyops interjectus* Mayr. *Experientia* 26: 664-665
- Hart A, Jackson DE** (2006). U-turns on ant pheromone trails. *Current Biology* 16: R42-R43
- Hart AG, Ratnieks FLW** (2001). Leaf caching in the leafcutting ant *Atta colombica*: organizational shift, task partitioning and making the best of a bad job. *Animal Behaviour* 62: 227-234
- Hashmi AA** (1973). A revision of the Neotropical ant subgenus *Myrmothrix* of genus *Camponotus*. *Studia Entomologica* 16:1-140.
- Herz H, Hölldobler B, Roces F** (2008). Delayed rejection in a leaf-cutting ant after foraging on plants unsuitable for the symbiotic fungus. *Behavioral Ecology* 19: 575-582
- Hölldobler B** (1971). Recruitment behavior in *Camponotus socius* (*Hymenoptera, Formicidae*). *Zeitschrift für vergleichende Physiologie* 75: 123-142
- Hölldobler B** (1991). Soziale Verständigung und territorialer Konflikt in Ameisenpopulationen. *Naturwissenschaftliche Rundschau* 44: 43-52
- Hölldobler B** (1999). Multimodal signals in ant communication. *Journal of comparative physiology. A, Neuroethology, sensory, neural, and behavioral physiology* 184: 129-141
- Hölldobler B, Janssen E, Bestmann HJ, Leal IR, Oliveira PS, Kern F, König WA** (1996). Communication in the migratory termite-hunting ant *Pachycondyla (=Termitopone) marginata* (*Formicidae, Ponerinae*). *Journal of Comparative Physiology A* 178: 47-53
- Hölldobler B, Möglich M, Maschwitz U** (1974). Communication by tandem running in the ant *Camponotus sericeus*. *Journal of Comparative Physiology* 90: 105-127
- Hölldobler B, Wilson EO** (1978). The Multiple Recruitment Systems of the African Weaver Ant *Oecophylla longinoda* (Latreille) (*Hymenoptera: Formicidae*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 3:19-60
- Hölldobler B, Wilson EO** (1986). Nest area exploration and recognition in leaf cutter ants (*Atta cephalotes*). *Journal of Insect Physiology* 32: 143-150
- Hölldobler B, Wilson EO** (1990). *The ants*. Harvard University Press, Cambridge, MA
- Hölldobler B, Wilson EO** (1995). *Ameisen. Die Entdeckung einer faszinierenden Welt*. Birkhäuser, Basel

-
- Howard JJ** (1987). Leafcutting ant diet selection: The role of nutrients, water and secondary chemistry. *Ecology* 68(3): 503-515
- Howard JJ, Henneman ML, Cronin G, Fox JA, Hormiga G** (1996). Conditioning of scouts and recruits during foraging by a leaf-cutting ant, *Atta colombica*. *Animal Behaviour* 52: 299–306
- Hubbell SP, Johnson LK, Stanislav E, Wilson B, Fowler H** (1980). Foraging by bucket-brigade in leaf-cutter ants. *Biotropica* 12: 210–213
- Jackson DE, Chaline N** (2007). Modulation of pheromone trail strength with food quality in Pharaoh's ant, *Monomorium pharaonis*. *Animal Behaviour* 74: 463-470
- Jaffé K, Villegas G, Colmenares O, Puche H, Zabala NA, Alvarez PI, Navarro JG, Pino E** (1985). Two different decision-making systems in recruitment to food in ant societies. *Behaviour* 92: 9-21
- Jaffé K** (1982). Chemical communication systems in the ant *Atta cephalotes*, In: *Social Insects in the Tropics*, Vol. II, P Jaisson (ed); Univ. Paris-Nord; pp 165-180
- Jaffé K, Howse PE** (1979). The mass rekrutment system of the leaf-cutting ant *Atta cephalotes* (L.). *Animal Behaviour* 27: 930-939
- Jaffé K, Sánchez C** (1984). Comportamiento alimentario y sistema de reclutamiento en la hormiga *Camponotus rufipes* (Hymenoptera: Formicidae). *Acta Científica Venezolana* 35: 270–277
- Jaffé K** (1980). Theoretical analysis of the communication system for chemical mass recruitment in ants. *Journal of Theoretical Biology* 84: 589–609
- Jeanson R, Ratnieks FLW, Deneubourg JL** (2003). Pheromone trail decay rates on different substrates in the Pharaoh's ant, *Monomorium pharaonis*. *Physiological Entomology* 28: 92-198
- Josens RB, Farina WM, Roces F** (1998). Nectar feeding by the ant *Camponotus mus*: intake rate and crop filling as a function of sucrose concentration. *Journal of Insect Physiology* 44: 579–585
- Josens RB, Roces F** (2000). Foraging in the ant *Camponotus mus*: nectar intake and crop filling depend on colony starvation. *Journal of Insect Physiology* 46: 1103–1110
- Kleineidam CJ, Rossler W, Hölldobler B, Roces F** (2007). Perceptual differences in trail-following leaf-cutting ants relate to body size. *Journal of Insect Physiology* 53:1233-1241
- Knapp JJ, Howse PE, Kermarrec A** (1990). Factors controlling foraging patterns in the leaf-cutting ant *Acromyrmex octospinosus* (Reich). In: *Applied myrmecology: a world perspective*. RK Vander Meer, K Jaffé, A Cedeno (eds); Westview Press, Boulder (CO); pp 382–409
- Kohl E, Hölldobler B, Bestmann HJ** (2001). Trail and recruitment pheromones in *Camponotus socius* (Hymenoptera : Formicidae). *Chemoecology* 11: 67-73
- Kohl E, Hölldobler B, Bestmann HJ** (2003). Trail pheromones and Dufour gland contents in three *Camponotus* species (*C-castaneus*, *C-balzani*, *C-sericeiventris*: Formicidae, Hymenoptera). *Chemoecology* 13: 113-122

-
- Krumme S** (1997). Energetik der Sammelaktivität bei Blattschneiderameisen. Diplomarbeit am Lehrstuhl Zoologie II der Universität Würzburg; Deutschland
- Kruuk H** (1972). The spotted hyena, a study in predation and social behavior. Univ. Chicago Press, Chicago
- Lenoir A** (1982). An informational analysis of antennal communication during trophallaxis in the ant *Myrmica rubra* L. *Behavioural Processes* 7: 27–35
- Lewis T, Pollard GV, Dibley GC** (1974). Rhythmic foraging in the leaf-cutting ant *Atta cephalotes* (L.) (Formicidae: Attini). *Journal of Animal Ecology* 43: 129–141
- Lindauer M** (1975). Verständigung im Bienenstaat. Fischer, Stuttgart
- Littleddyke M, Cherrett JM** (1976). Direct ingestion of plant sap from cut leaves by the leaf-cutting ants *Atta cephalotes* (L.) and *Acromyrmex octospinosus* (Reich) (Formicidae, Attini). *Bulletin of Entomological Research* 66: 205–21
- Littleddyke M, Cherrett JM** (1978). Olfactory responses of the leafcutting ant *Atta cephalotes* (L.) and *Acromyrmex octospinosus* (Reich) (Hymenoptera: Formicidae) in the laboratory. *Bulletin of Entomological Research* 68: 273-282
- Lopes JFS, Orti LCF, Camargo RS** (2004). The influence of the scout upon the decision-making process of recruited workers in three *Acromyrmex* species (Formicidae : Attini). *Behavioural Processes* 67: 471-476
- Lüderwaldt H** (1909). Beobachtungen über die Lebensweise von *Camponotus rufipes* F. *Zeitschrift für Wissenschaftliche Insektenbiologie* 5: 226-229
- Lugo AE, Farnworth EG, Pool D, Jerez P** (1973). The impact of the leaf cutter ant *Atta colombica* on the energy flow of a tropical wet forest. *Ecology* 54: 1292–1301
- Lumsden CJ, Hölldobler B** (1983). Ritualized Combat and Intercolony Communication in Ants. *Journal of Theoretical Biology* 100: 81-98
- Mailleux AC, Deneubourg JL, Detrain C** (2000). How do ants assess food volume? *Animal Behaviour* 59: 1061-1069
- Mailleux AC, Detrain C, Deneubourg JL** (2005). Triggering and persistence of trail-laying in foragers of the ant *Lasius niger*. *Journal of Insect Physiology* 51: 297-304
- Mailleux AC, Detrain C, Deneubourg JL** (2006). Starvation drives a threshold triggering communication. *Journal of Experimental Biology* 209: 4224-4229
- Moffatt L** (2000). Changes in the metabolic rate of the foraging honeybee: effect of the carried weight or of the reward rate? *Journal of Comparative Physiology A* 186: 299-306
- Moser JC** (1967). Trails of the leafcutters. *Natural History* 126: 33-36
- Moser JC, Blum MS** (1963). Trail marking substance of the texas leaf-cutting ant: source and potency. *Science* 140: 1228

-
- Moser JC, Silverstein RM** (1967). Volatility of trail marking substance of the town ant. *Nature* 215: 206–207
- North RD, Jackson CW, Howse PE** (1999). Communication between the fungus garden and workers of the leaf-cutting ant, *Atta sexdens rubropilosa*, regarding choice of substrate choice of substrate for the fungus. *Physiological Entomology* 24: 127–133
- Núñez JA** (1966). Quantitative Beziehungen zwischen den Eigenschaften von Futterquellen und dem Verhalten von Sammelbienen. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie* 53: 142–164
- Núñez JA** (1970). The relationship between sugar flow and foraging and recruiting behavior of honeybees (*Apis mellifera* L.). *Animal Behaviour* 18: 527-538
- Núñez JA** (1982). Honeybee foraging strategies at a food source in relation to its distance from the hive and the rate of sugar flow. *Journal of Apicultural Research* 21: 139–150
- O’Dowd DJ** (1979). Foliar nectar production and ant activity on a neotropical tree, *Ochroma pyramidale*. *Oecologia* 43: 233–248
- Orians GH, Pearson NE** (1979). On the theory of central place foraging. In: *Analysis of ecological systems*; DJ Horn, GR Stairs and RD Mitchell (eds); Ohio State University Press, Columbus, OH; pp 155-177
- Pratt SC** (2005). Quorum sensing by encounter rates in the ant *Temnothorax albipennis*. *Behavioral Ecology* 16: 488-496
- Pratt SC, Mallon EB, Sumpter DJT, Franks NR** (2002). Quorum sensing, recruitment, and collective decision-making during colony emigration by the ant *Leptothorax albipennis*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 52: 117-127
- Ridley P, Howse PE, Jackson CW** (1996). Control of the behaviour of leafcutting ants by their ‘symbiotic’ fungus. *Experientia* 52:631–635
- Riley RG, Silverstein RM, Carroll B, Carroll R** (1974). Methyl-4-methylpyrrole-2-carboxylate: a volatile trail pheromone from the leaf-cutting ant, *Atta cephalotes*. *Journal of Insect Physiology* 20: 651–654.
- Robinson SW, Moser JC, Blum MS, Amante E** (1974). Laboratory investigations of the trail-following responses of four species of leaf-cutting ants with notes on the specificity of a trail pheromone of *Atta texana* (BUCKLEY). *Insectes Sociaux* 21: 87-94
- Roces F** (1990). Olfactory conditioning during the recruitment process in a leaf-cutting ant. *Oecologia* 83: 261–262
- Roces F** (1993). Both evaluation of resource quality and speed of recruited leaf-cutting ants (*Acromyrmex lundii*) depend on their motivational state. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 33: 183–189
- Roces F** (1994). Odour learning and decision-making during food collection in the leaf-cutting ant *Acromyrmex lundii*. *Insectes Sociaux* 41: 235–239

-
- Roces F** (2002). Individual complexity and self-organization in foraging by leaf-cutting ants. *Biological Bulletin* 202: 306-313
- Roces F, Hölldobler B** (1994). Leaf density and a trade-off between load-size selection and recruitment behavior in the ant *Atta cephalotes*. *Oecologia* 97: 1–8
- Roces F, Hölldobler B** (1996). Use of stridulation in foraging leaf-cutting ants: mechanical support during cutting or short-range recruitment signal? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 39: 293-299
- Roces F, Núñez JA** (1993). Information about food quality influences load-size selection in recruited leaf-cutting ants. *Animal Behaviour* 45: 135–143
- Roces F, Tautz J, Hölldobler B** (1993). Stridulation in leaf-cutting ants: short-range recruitment through plant-borne vibrations. *Naturwissenschaften* 89: 521-524
- Röschard J** (2002). Cutter, carriers and bucket brigades...Foraging decisions in the grass-cutting ant *Atta vollenweideri*. Dissertation am Lehrstuhl Zoologie II der Universität Würzburg; Deutschland
- Röschard J, Roces F** (2002). The effect of load length, width and mass on transport rate in the grass-cutting ant *Atta vollenweideri*. *Oecologia* 13: 319-324
- Röschard J, Roces F** (2003). Cutters, carriers and transport chains: Distance-dependent foraging strategies in the grass-cutting ant *Atta vollenweideri*. *Insectes Sociaux* 50: 237-244
- Rosenthal GA, Berenbaum MR** (1991). Herbivores: their interactions with secondary plant metabolites. Vol. I: The chemical participants. 2nd ed; Academic Press; San Diego (CA)
- Rudolph SG, Loudon** (1986). Load size selection by foraging leaf-cutter ants (*Atta cephalotes*). *Ecological Entomology* 11: 401–410
- Salzemann A, Nagnan P, Tellier F, Jaffé K** (1992). Leaf-cutting ant *Atta laevigata* (Formicidae, Attini) marks its territory with colony specific Dufour gland secretion. *Journal of Chemical Ecology* 18: 183–196
- Saverschek N** (2009). The exchange of information between leaf-cutting ants and their symbiotic fungus. Dissertation am Lehrstuhl Zoologie II der Universität Würzburg; Deutschland (in prep)
- Schaller A** (2002). Die Abwehr von Fressfeinden: Selbstverteidigung im Pflanzenreich, Vierteljahrsschrift der Naturforschenden Gesellschaft in Zürich 147/4: 141–150
- Schilman PE, Roces F** (2003). Assessment of nectar flow rate and memory for patch quality in the ant *Camponotus rufipes*. *Animal Behaviour* 66: 687-693
- Schilman PE, Roces F** (2005). Energetics of locomotion and load carriage in the nectar feeding ant, *Camponotus rufipes*. *Physiological Entomology* 30: 332-337
- Schilman PE, Roces F** (2006). Foraging energetics of a nectar-feeding ant: metabolic expenditure as a function of food-source profitability. *The Journal of Experimental Biology* 209: 4091-4101

-
- Seeley TD** (1986). Social foraging by honeybees: how colonies allocate foragers among patches of flowers. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 19: 343-354
- Seeley TD** (1989). Social foraging in honey bee: how nectar foragers assess their colony's nutritional status. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 24: 181-199
- Seeley TD** (1995). *The wisdom of the hive*. Harvard University Press, Cambridge (MA)
- Seeley TD** (2002). When is self-organization used in biological systems? *Biological Bulletin* 202: 314-318
- Seeley TD, Camazine S, Sneyd J** (1991). Collective decision-making in honey bees: how colonies choose among nectar sources. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 28: 277-290
- Seeley TD, Mikheyev AS, Pagano GJ** (2000). Dancing bees tune both duration and rate of waggle-run production in relation to nectar-source profitability. *Journal of Comparative Physiology A*: 86: 813-819
- Seeley TD, Tovey CA** (1994). Why search time to find a food-storer bee accurately indicates the relative rates of nectar collection and nectar processing in honey bee colonies. *Animal Behaviour* 47: 311-316
- Seeley TD, Towne WF** (1992). Tactics of dance choice in honey bees: do foragers compare dances? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 30: 59-69
- Shepherd JD** (1982). Trunk trails and the searching strategy of a leaf-cutter ant, *Atta colombica*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 11: 77-84
- Stradling DJ** (1978). The influence of size on foraging in the ant, *Atta cephalotes*, and the effect of some plant defence mechanisms. *Journal of Animal Ecology* 47: 173-188
- Sum M** (2005). Beurteilung von Nektarqualität durch nektarsammelnde Ameisen am Beispiel von *Camponotus rufipes*. Diplomarbeit am Lehrstuhl Zoologie II der Universität Würzburg; Deutschland
- Theraulaz G, Bonabeau E, Deneubourg JL** (1998). Response threshold reinforcement and division of labour in insect societies. *Proceedings of the Royal Society B* 265:327-332
- Traniello JFA** (1977). Recruitment behavior, orientation and the organization of foraging in the carpenter ant *Camponotus pennsylvanicus* De Geer (*Hymenoptera: Formicidae*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 2: 61-79
- Traniello JFA** (1989). Foraging strategies of ants. *Annual Review of Entomology* 34: 191-210
- Tumlinson JH, Moser JC, Silverstein RM, Brownlee RG, Ruth JM** (1971). Identification of the trail pheromone of a leaf-cutting ant, *Atta texana*. *Nature* 234 : 348-349
- Übler E, Kern F, Bestmann HJ, Hölldobler B, Attygalle AB** (1995). Trail pheromone of two formicine ants, *Camponotus silvicola* and *C. rufipes* (*Hymenoptera: Formicidae*). *Naturwissenschaften* 82: 523-525

-
- Van Vorhis Key SE, Baker TC** (1986). Observations on the trail deposition and recruitment behaviors of the Argentine ant *Iridomyrmex humilis* (Hymenoptera: Formicidae). *Annals of the Entomological Society of America* 79: 283-288
- Varjú D, Núñez J** (1991). What do foraging honeybees optimize? *Journal of Comparative Physiology A* 169: 729-736
- Vilela EF, Jaffé K, Howse PE** (1987). Orientation in leaf-cutting ants (Formicidae: Attini). *Animal Behaviour* 35: 1443-1453
- Waddington KD, Kirchner WH** (1992). Acoustical and behavioral correlates of profitability of food source in honey bee round dances. *Ethology* 92: 1-6
- Wehner R** (1987). Spatial organization of foraging behaviour in individually searching desert ants, *Cataglyphis* (Sahara) and *Ocymyrmex* (Namib Desert). In: *From Individual to Collective Behaviour in Social Insects*; Pasteels JM, Deneubourg JL (eds); Birkhauser, Basel; pp 15-42
- Wehner R, Schmid-Hempel P, Harkness RD** (1983). Foraging Strategies in Individually Searching Ants, *Cataglyphis bicolor* (Hymenoptera: Formicidae). Fischer, Stuttgart
- Weidenmüller A** (2004). The control of nest climate in bumblebee (*Bombus terrestris*) colonies: interindividual variability and self reinforcement in fanning response. *Behavioral Ecology* 15(1): 120-128
- Wilson EO** (1962) Chemical communication among workers of the fire ant *Solenopsis saevissima* (Fr. Smith) 1. The organization of mass-foraging. *Animal Behaviour* 10: 134-147
- Wilson EO** (1986). The defining traits of fire ants and leaf-cutting ants. In: *Fire ants and leaf-cutting ants*; CS Lofgren and RK Vander Meer (eds); Westview Press, Boulder (CO); pp 1-9
- Wilson EO, Hölldobler B** (1985). Caste-specific techniques of defense in the polymorphic ant *Pheidole embolopyx*. *Insectes Sociaux*: 32: 3-22
- Wirth R, Herz H, Ryel RJ, Beyschlag W, Hölldobler B** (2003). Herbivory of leaf-cutting ants: a case study on *Atta colombica* in the tropical rainforest of Panama. Springer-Verlag, Berlin, Deutschland
- Zolessi LC, Gonçalves CR** (1978). Observaciones sobre el género *Acromyrmex* en el Uruguay. IV. A. (*Acromyrmex*) *lundii* (Güerin, 1838) (Hymenoptera: Formicidae). *Revista de la Facultad de Humanidades y Ciencias, Montevideo* 1: 9-28

Danksagung

Mein besonderer Dank gilt Flavio Roces, nicht nur für die Bereitstellung des Themas, die hervorragende Betreuung und die tiefen Einblicke in das komplexe Leben einer Ameise, sondern vor allem für seine unendliche Geduld mit seinem Dauerdoktoranden und seines unermüdlichen Einsatzes für meine Zukunft an diesem Lehrstuhl. Muchas gracias por todo!

Weiterhin danke ich Prof. Bert Hölldobler für seine Bereitschaft die Aufgabe des Zweitgutachters für diese Arbeit zu übernehmen. Ferner bin ich mir sehr sicher, dass auch er in seiner aktiven Zeit an diesem Lehrstuhl einige Fäden im Hintergrund gezogen hat, die meine Anstellung vorangetrieben haben. Auch hierfür ein dickes Dankeschön

Letztendlich möchte ich mich auch bei Prof. Wolfgang Rössler für das Vertrauen in meine Person bedanken. Immer wieder hat er durch seinen persönlichen Einsatz in den schwierigen Zeiten dieses Lehrstuhls die Verlängerung meiner Stelle bewirken können.

Vielen Dank auch an alle Personen, die dieses Projekt mit Rat und Tat unterstützt haben.



EHRENWÖRTLICHE ERKLÄRUNG

GEMÄß § 4 ABS. 3 ZIFF. 3,5 UND 8

**DER PROMOTIONSVERORDNUNG DER FAKULTÄT FÜR BIOLOGIE DER
BAYRISCHEN JULIUS-MAXIMILIANS-UNIVERSITÄT WÜRZBURG**

Hiermit erkläre ich ehrenwörtlich, dass ich die vorliegende Dissertation selbstständig angefertigt und keine anderen als die angegebenen Quellen und Hilfsmittel verwendet habe. Die Dissertation wurde bisher weder vollständig noch teilweise einer anderen Hochschule mit dem Ziel einen akademischen Grad zu erwerben, vorgelegt Am 24.05.2000 wurde mir von der Universität Würzburg der akademische Grad „Diplom Biologe Univ.“ verliehen. Weitere akademische Grade habe ich weder erworben noch versucht zu erwerben.

Würzburg, den 21.08.2008

OLIVER GEISLER

