

**Organisation und Steuerung des  
Treiberameisenverhaltens bei südostasiatischen  
Ponerinen der Gattung *Leptogenys***



**Dissertation zum Erlangen des Doktorgrades der  
Naturwissenschaften**

**vorgelegt beim Fachbereich Biologie und Informatik  
der Johann Wolfgang Goethe - Universität Frankfurt am Main**

**von  
Volker Witte aus Mönchengladbach  
im Februar 2001**

**vom Fachbereich Biologie und Informatik der Johann Wolfgang  
Goethe - Universität als Dissertation angenommen**

**Dekan:**

---

**Gutachter:**

---

**Datum der Disputation:**

---



# Inhalt

<b>1</b>	<b>EINLEITUNG .....</b>	<b>7</b>
<b>2</b>	<b>MATERIAL UND METHODEN.....</b>	<b>12</b>
2.1	<b>Untersuchungsgebiet.....</b>	<b>12</b>
2.2	<b>Untersuchungstiere.....</b>	<b>12</b>
2.3	<b>Freilandbeobachtungen.....</b>	<b>13</b>
2.4	<b>Fang und Haltung der Tiere.....</b>	<b>13</b>
2.5	<b>Experimenteller Teil .....</b>	<b>16</b>
2.5.1	Freiland.....	16
2.5.2	Labor.....	16
2.5.2.1	Spurlegeverhalten .....	16
2.5.2.2	Herstellen und Anwenden von Testsubstanzen .....	17
2.5.2.3	Experimente mit Pheromonextrakten .....	19
2.5.2.3.1	Biologische Testverfahren zur Pheromonwirkung.....	20
2.5.2.4	Chemische Analyse der Pheromonkomponenten .....	25
2.5.2.5	Theoretische Modellbildung zur Rekrutierung.....	25
2.6	<b>Statistische Auswertung und Fehlerdiskussion .....</b>	<b>26</b>
<b>3</b>	<b>ERGEBNISSE .....</b>	<b>27</b>
3.1	<b><i>Leptogenys distinguenda</i>.....</b>	<b>27</b>
3.1.1	Kurzbeschreibung der Ethologie .....	27
3.1.2	Experimentelle Untersuchungen zum Raubzugverhalten .....	31
3.1.2.1	Natürliche Rekrutierungsspuren.....	31
3.1.2.2	Rekrutierung einzelner Arbeiterinnen.....	32
3.1.2.3	Räumliche Entwicklung von Raubzügen .....	32
3.1.2.4	Beuteüberwältigung und Beuterekrutierung .....	44
3.1.2.5	Recruitment Overrun.....	45
3.1.2.5.1	Räumlicher Verlauf .....	45
3.1.2.5.2	Quantitativer Verlauf .....	47
3.1.2.5.3	Zusammenfassung der Ergebnisse zum Recruitment Overrun .....	49
3.1.2.6	Weitere Formen der Rekrutierung.....	49
3.1.2.6.1	Raumrekrutierung .....	49
3.1.2.6.2	Rekrutierung auf Wasser .....	50
3.1.2.6.3	Rekrutierung zum Schutz des Nests.....	50
3.1.2.6.4	Zusammenfassung der Ergebnisse zu den Rekrutierungsformen .....	51
3.1.2.7	Zeitverlauf von Rekrutierungen .....	52
3.1.2.7.1	Beuterekrutierung .....	52
3.1.2.7.2	Raumrekrutierung .....	54
3.1.2.7.3	Zusammenfassung der Ergebnisse zu den Rekrutierungsverläufen.....	56
3.1.3	Experimentelle Untersuchungen zum Umzugverhalten .....	57
3.1.3.1	Wahl des Nistplatzes.....	57
3.1.3.2	Umzugstimulation.....	58
3.1.3.3	Spurdifferenzierung.....	59
3.1.3.4	Umzugsfrequenz .....	61
3.1.4	Experimentelle Untersuchungen zur Kommunikation .....	63

3.1.4.1	Spurlegeverhalten .....	63
3.1.4.2	Lokalisation der Spurpheromone.....	64
3.1.4.3	Wirkungen der Pheromone.....	66
3.1.4.3.1	Kurzzeitwirkung.....	66
3.1.4.3.2	Vergleich konkurrierender Spuren.....	68
3.1.4.3.3	Beschleunigungswirkung von Gi .....	70
3.1.4.3.4	Synergetische Effekte von Gi und Py.....	71
3.1.4.3.5	Weitere Wirkungen der Pheromone.....	72
3.1.4.3.6	Alarmverhalten .....	73
3.1.4.4	Konzentrationsabhängigkeit der Führwirkung .....	74
3.1.4.5	Wirkdauer der Pheromone .....	78
3.1.5	Experimente zur Orientierung.....	79
3.1.5.1	Orientierung im Spursystem - Richtungsfindung .....	79
3.1.5.1.1	Orientierung durch Nestgenossinnen?.....	79
3.1.5.1.2	Polarität von Pheromonspuren.....	80
3.1.5.1.3	Einfluß optischer Reize .....	81
3.1.5.2	Orientierung im Spursystem - Spurdifferenzierung.....	82
3.1.5.2.1	Nestfindung bei Raubzügen.....	82
3.1.5.2.2	Nestfindung bei Umzügen.....	83
3.1.5.3	Orientierung außerhalb des Spursystems .....	87
3.1.5.3.1	Künstliche Spursegmente in Raubzügen .....	87
3.1.5.4	Zusammenfassung der Ergebnisse zur Orientierung .....	88
3.1.6	Koloniestruktur .....	89
3.1.6.1	Neststruktur .....	89
3.1.6.2	Arbeitsteilung.....	90
3.1.6.2.1	Markierungsversuche.....	90
3.1.6.2.2	Koloniespaltung.....	91
3.1.7	Chemische Analyse der Pheromonkomponenten .....	96
3.1.8	Integration von Ameisengästen .....	98
3.1.8.1	Chelicerata; Arachnida; Araneae.....	99
3.1.8.2	Chelicerata; Arachnida; Acari .....	101
3.1.8.3	Crustacea; Isopoda; Oniscoida .....	102
3.1.8.4	Insecta; Collembola; Arthropleona .....	103
3.1.8.5	Insecta; Dicondylia; Lepismatidae .....	104
3.1.8.6	Insecta; Coleoptera; Nitidulidae.....	105
3.1.8.7	Insecta; Coleoptera; Staphylinidae .....	106
3.1.8.8	Insecta; Diptera; Phoridae .....	107
3.1.8.9	Gastropoda, Pulmonata, Subulinidae.....	108
3.1.8.9.1	Versuche zur Ökologie: Verhalten im Nest und Nahrungsaufnahme .....	108
3.1.8.9.2	Versuche zur Interaktion zwischen Schnecken und Ameisen .....	109
3.1.9	Interaktionen mit anderen Ameisen .....	112
3.1.9.1	Intraspezifische Wechselwirkungen.....	112
3.1.9.2	Interspezifische Wechselwirkungen ( <i>Leptogenys</i> , <i>Aenictus</i> , <i>Pheidologeton</i> , <i>Pheidole</i> , <i>Anoplolepis</i> ) .....	113
<b>3.2</b>	<b><i>Leptogenys mutabilis</i>.....</b>	<b>114</b>
3.2.1	Kurzbeschreibung der Ethologie.....	114
3.2.2	Experimentelle Untersuchungen zur Kommunikation.....	115
3.2.2.1	Lokalisation der Spurpheromone.....	115
3.2.2.2	Wirkdauer der Pheromone .....	116
3.2.2.3	Alarmverhalten .....	117

<b>3.3</b>	<b><i>Leptogenys borneensis</i></b> .....	<b>118</b>
3.3.1	Kurzbeschreibung der Ethologie .....	118
3.3.2	Experimentelle Untersuchungen zum Raubzugverhalten .....	119
3.3.2.1	Rekrutierung einzelner Arbeiterinnen .....	119
3.3.2.2	Rekrutierung auf Freiraum .....	120
3.3.3	Experimentelle Untersuchungen zur Kommunikation .....	121
3.3.3.1	Lokalisation der Spurpheromone .....	121
3.3.3.2	Wirkdauer der Spurpheromone .....	123
3.3.3.3	Alarmverhalten .....	123
<b>3.4</b>	<b><i>Leptogenys myops</i></b> .....	<b>124</b>
3.4.1	Kurzbeschreibung der Ethologie .....	124
3.4.2	Experimentelle Untersuchungen zur Kommunikation .....	124
3.4.2.1	Spurpheromone .....	124
3.4.2.2	Alarmverhalten .....	125
	<b><i>Leptogenys sp. 2 (nahe mutabilis)</i></b> .....	<b>126</b>
3.4.3	Kurzbeschreibung der Ethologie .....	126
3.4.4	Experimentelle Untersuchungen zur Kommunikation .....	127
<b>3.5</b>	<b><i>Leptogenys diminuta</i></b> .....	<b>128</b>
3.5.1	Kurzbeschreibung der Ethologie .....	128
3.5.2	Rekrutierung auf Freiraum .....	129
3.5.3	Recruitment Overrun .....	129
3.5.4	Experimentelle Untersuchungen zur Kommunikation .....	130
3.5.4.1	Lokalisation der Spurpheromone .....	130
3.5.4.2	Wirkung der Pheromone .....	131
3.5.4.2.1	Vergleich konkurrierender Spuren in Raubzügen .....	131
3.5.4.2.2	Spurführung bei Umzügen .....	134
3.5.4.2.3	Vergleich konkurrierender Spuren in Umzügen .....	135
3.5.4.2.4	Künstliches Auslösen von Umzügen .....	136
3.5.4.3	Wirkdauer der Pheromone .....	136
3.5.5	Zusammenfassung der Ergebnisse zur Kommunikation .....	137
3.5.6	Integration von Myrmekophilen .....	138
<b>3.6</b>	<b><i>Leptogenys sp. 3 (nahe diminuta)</i></b> .....	<b>139</b>
3.6.1	Kurzbeschreibung der Ethologie .....	139
3.6.2	Experimentelle Untersuchungen zur Kommunikation .....	140
<b>3.7</b>	<b>Interspezifische Pheromonwirkungen von 6 <i>Leptogenys</i> Arten</b> .....	<b>141</b>
<b>3.8</b>	<b>Theoretische Analyse des Zeitverlaufs von Rekrutierungen</b> .....	<b>143</b>
3.8.1	Prinzip der Modellbetrachtung .....	143
3.8.2	Annahmen .....	144
3.8.3	Bedingungen .....	144
3.8.4	Zeitlicher Ablauf (Beispiel) .....	145
3.8.5	Berechnungsmodus .....	145
3.8.6	Berücksichtigung der Beschleunigung bei Rekrutierung .....	148
3.8.7	Berücksichtigung der Motivation rekrutierter Tiere .....	149
3.8.8	Ergebnisdarstellung .....	149
<b>4</b>	<b>DISKUSSION</b> .....	<b>156</b>

<b>4.1</b>	<b>Die Koloniestruktur von <i>Leptogenys distinguenda</i></b> .....	<b>156</b>
4.1.1	Nistweise.....	156
4.1.2	Kasten und Arbeitsteilung.....	158
<b>4.2</b>	<b>Allgemeines zur experimentellen Untersuchung von Spurpheromonen</b> .....	<b>160</b>
<b>4.3</b>	<b>Allgemeines zur Spurkommunikation bei Ameisen</b> .....	<b>163</b>
<b>4.4</b>	<b>Das Pheromonsystem von <i>Leptogenys distinguenda</i></b> .....	<b>165</b>
<b>4.5</b>	<b>Pheromonsysteme verschiedener <i>Leptogenys</i>-Arten</b> .....	<b>168</b>
<b>4.6</b>	<b>Interspezifische Pheromonwirkungen in der Gattung <i>Leptogenys</i></b> .....	<b>171</b>
<b>4.7</b>	<b>Pheromonsysteme verschiedener Gruppenjäger</b> .....	<b>172</b>
<b>4.8</b>	<b>Diskussion des Rekrutierungsmodells</b> .....	<b>174</b>
<b>4.9</b>	<b>Vergleich verschiedener Modelle zum Schwarmverhalten von Ameisen</b> .....	<b>178</b>
<b>4.10</b>	<b>Koordination des Schwarmverhaltens bei <i>Leptogenys distinguenda</i></b> .....	<b>183</b>
4.10.1	Koordination von Raubzügen .....	183
4.10.1.1	Einleitung und Aufrechterhaltung von Raubzügen .....	183
4.10.1.2	Dynamik von Raubzügen und Orientierung von Individuen im Spursystem .....	187
4.10.2	Koordination von Umzügen.....	190
4.10.2.1	Einleitung und Aufrechterhaltung von Umzügen sowie Umzugsrichtung.....	190
4.10.3	Orientierung im Spursystem .....	191
<b>4.11</b>	<b>Schwarmkoordination verschiedener <i>Leptogenys</i>-Arten im Vergleich</b> .....	<b>194</b>
<b>4.12</b>	<b>Die Bedeutung der Rekrutierung für Treiberameisen</b> .....	<b>198</b>
<b>4.13</b>	<b>Kriterien der Koordination bei Treiberameisen</b> .....	<b>200</b>
<b>4.14</b>	<b>Das Treiberameisen-Syndrom als Komplexes Adaptives System (CAS)</b> .....	<b>204</b>
<b>4.15</b>	<b>Evolution der Kommunikationssysteme in der Gattung <i>Leptogenys</i></b> .....	<b>207</b>
<b>4.16</b>	<b>Integration von Myrmekophilen in das Pheromonsystem von <i>Leptogenys distinguenda</i></b> .....	<b>213</b>
<b>4.17</b>	<b>Schluß</b> .....	<b>217</b>
<b>5</b>	<b>ZUSAMMENFASSUNG</b> .....	<b>218</b>
<b>6</b>	<b>BEGRIFFSDEFINITIONEN</b> .....	<b>221</b>
<b>7</b>	<b>ABKÜRZUNGSVERZEICHNIS</b> .....	<b>224</b>
<b>8</b>	<b>LITERATUR</b> .....	<b>225</b>
<b>9</b>	<b>DANKSAGUNG</b> .....	<b>236</b>
<b>10</b>	<b>ANHANG</b> .....	<b>237</b>
<b>10.1</b>	<b>Lebenslauf</b> .....	<b>237</b>
<b>10.2</b>	<b>Publikationen</b> .....	<b>238</b>
<b>10.3</b>	<b>Erklärung</b> .....	<b>239</b>



# 1 Einleitung

Innerhalb der Formiciden zeigen Treiberameisen ein außergewöhnliches Verhaltensmuster, welches von Gotwald (1982) als Treiberameisen-Syndrom (engl. army ant adaptive syndrome) bezeichnet wurde. Die Kombination aus Gruppenjagd<sup>1</sup> und Wanderverhalten ist bei Treiberameisen so einzigartig, daß diese Eigenschaft zu ihrer Charakterisierung herangezogen wurde (Gotwald 1982, Wilson 1958). Besonders hervorzuheben ist dabei die koordinierte Gruppenjagd. Im Unterschied zu anderen Ameisen begeben sich Treiberameisen in einer formierten Gruppe auf Nahrungssuche. Kollektive Futterkommunikation beginnt somit schon vor dem Aufspüren der Nahrung, während sie, wenn überhaupt, bei anderen Ameisen erst auftritt, nachdem Nahrung gefunden wurde.

Der Begriff Treiberameise, wie er heute verwendet wird, bezeichnet einen besonderen Ökotyp von Ameisen und ist somit rein funktional zu verstehen. Dies war jedoch nicht immer der Fall. Obwohl die gleichen Kriterien im Verhalten erkannt worden waren, wurde der Begriff früher genealogisch verwendet, indem alle Ameisen, die das entsprechende Verhalten zeigten, der Unterfamilie Dorylinae zugeordnet wurden. Mit der Zeit kamen zunehmend Zweifel an der Monophylie der Dorylinae auf, und so wurden zunächst die altweltlichen Dorylinae und die neuweltlichen Ecitoninae als eigene Unterfamilien voneinander getrennt (Brown 1954, Gotwald 1969, Gotwald und Kupiec 1975). Schließlich spaltete man die Aenictinae als dritte Unterfamilie von den Dorylinae ab (Bolton 1990, Gotwald 1979). Außer in diesen drei Unterfamilien, die noch heute oftmals als „classical“ oder „true“ army ants bezeichnet werden, berichtete man gelegentlich von ähnlich angelegtem Jagdverhalten in anderen Unterfamilien (Ceropachyinae, Leptanillinae, Myrmicinae, Ponerinae), welche traditionell nicht zu den Treiberameisen gerechnet wurden (Hölldobler und Wilson 1990, Wilson 1971). So wuchs mit zunehmender Zahl von Veröffentlichungen die Konfusion bezüglich einiger Ameisen, ob diese tatsächlich echtes Treiberameisenverhalten oder nur ähnliches Verhalten zeigen. Die eingangs erwähnte Charakterisierung durch das Treiberameisen-Syndrom scheint demnach nicht eindeutig genug, um diesen Ökotyp klar von allen anderen abzugrenzen. Ein weiterer Grund liegt in der oftmals nicht konsequenten Unterscheidung zwischen verschiedenen Verhaltensweisen sowie der uneinheitlichen Verwendung der zugehörigen Begriffe in der Literatur; der Gruppenjagd und der Gruppenrekrutierung<sup>1</sup>. Dieser bedeutende Unterschied wurde oftmals nicht gebührend beachtet, obwohl schon Fletcher (1973) darauf hinwies und Moffett (1987a) ihn abermals explizit betonte. Oft werden treiberameisenähnliche Raubzüge beobachtet, die aber bei genauer Betrachtung durch einen oder mehrere Scouts ausgelöst worden sind, was einer (Scout induzierten) Gruppenrekrutierung aber keiner Gruppenjagd, wie sie von Treiberameisen ausgeführt wird, gleichkommt. Die Jagd mit Hilfe von Scouts ist bei vielen Ponerinen, z.B. in der Gattung *Pachycondyla* (Leal und Oliveira 1995), *Megaponera* (Longhurst und Howse 1979) *Ceropachys* (Hölldobler 1982) und *Leptogenys* (Baroni Urbani 1973, Fletcher 1971, Maschwitz und Mühlenberg 1975, Steghaus-Kovac 1994) realisiert. Unter Berücksichtigung oben

---

<sup>1</sup> Begriffsdefinitionen in Kapitel 6

genannter Unterschiede in den Jagdstrategien gibt es dennoch neben den „klassischen“ Treiberameisen zwei Unterfamilien, in denen echte Gruppenjagd existiert. Dies sind die Myrmicinae mit der Gattung *Pheidologeton* (Moffett 1984) und die Ponerinae mit der Gattung *Leptogenys* (Maschwitz et al. 1989, Witte und Maschwitz 2000).

Auch die nomadische Lebensweise, das zweite Kriterium im Treiberameisen-Syndrom, ist in etlichen Unterfamilien realisiert, jedoch nicht in der engen Verbindung mit der Gruppenjagd. So tritt typisches Wanderverhalten auch in ganz anderem Kontext bei den Wanderhirten aus der Gattung *Dolichoderus* (Dolichoderinae) auf, die in spezifischer Trophobie mit Allomyrmococcinen (Pseudococcidae) leben (Dill und Maschwitz 1998). Somit ist die nomadische Lebensweise im Gegensatz zu der Gruppenjagd nicht eindeutig charakterisierend für Treiberameisen. Zudem gibt es „klassische“ Treiberameisen, die über lange Zeitspannen seßhaft sind. So können Dorylinen bis zu 125 Tagen ein und dasselbe Nest bewohnen (Gotwald 1995). Viele *Leptogenys* Arten, darunter auch die in der vorliegenden Arbeit untersuchten, weisen hingegen eine weit höhere Umzugsfrequenz auf. Weiterhin ist auch ein mit der Entwicklung der Brut synchronisierter Zyklus aus mobiler und stationärer Phase kein Kriterium, welches zur Erkennung von Treiberameisen herangezogen werden kann. Dieses Phänomen beschränkt sich zwar ausschließlich auf Treiberameisen, ist aber keineswegs bei allen Arten realisiert (Schneirla 1957, Schneirla 1971). In dem eingangs erwähnten „army ant adaptive syndrome“ ist es also bei genauer Analyse einzig und allein die Jagdtechnik, welche die Treiberameisen als funktionelle Einheit von allen anderen Ameisen abhebt. Dieses Verhalten wird in der vorliegenden Arbeit bei mehreren Arten der Gattung *Leptogenys* besonders ausführlich untersucht. Eine exaktere Charakterisierung des Treiberameisenverhaltens mit Schwerpunkt auf der Jagdweise könnte dazu beitragen, zukünftige Konfusionen zu vermeiden.

Warum wurden die Untersuchungen ausschließlich an der Gattung *Leptogenys*, die traditionell nicht zu den „klassischen“ Treiberameisen gehört, durchgeführt? Einige Eigenschaften der Treiberameisen, wie z.T. riesige Koloniegößen, oftmals hypogäische Lebensweise oder gutes Klettervermögen behindern ihre Erforschung erheblich, da Beobachtung, Fang und Haltung besonders erschwert sind. Insofern verwundert es nicht, daß das Wissen um diese Ameisen trotz der offensichtlichen wissenschaftlichen Relevanz verhältnismäßig gering ist. So führen Keegans et al. (1993) die schwierige Laborhaltung von Ecitoninen als Grund für das geringe Wissen über ihre chemische Kommunikation an. In der Gattung *Leptogenys* stehen mehrere Arten mit echtem Treiberameisenverhalten zur Verfügung, bei denen diese hindernden Eigenschaften nicht in dem Maße ausgeprägt sind und die somit für eine Erforschung prädestiniert sind. Zudem sind die Strategien der Nahrungsbeschaffung in dieser Gattung äußerst vielfältig (Maschwitz und Steghaus Kovac 1991, Steghaus-Kovac und Maschwitz 1998). Das Verhaltensrepertoire reicht von einzeln furagierenden Arbeiterinnen, die ohne jede Kooperation Beutetiere überwältigen und eintragen (Dejean 1997, Steghaus-Kovac und Maschwitz 1993), bis hin zu koordinierter Massenjagd im Stil der Treiberameisen (Maschwitz und Mühlenberg 1975, Maschwitz et al. 1987, Maschwitz et al. 1989). Die ökologische Vielfalt in der Gattung *Leptogenys* veranlaßte auch zu Spekulationen über eine Evolution der verschiedenen Jagdstrategien (Dejean und Evraerts 1997, Maschwitz und Mühlenberg 1975, Steghaus-Kovac 1994, Wilson 1958). Die verschiedenen Ansätze werden in der vorliegenden

Arbeit unter dem Aspekt der chemischen Kommunikation diskutiert. Der Vergleich unterschiedlicher, nahe verwandter Ökotypen kann zudem aber auch in anderer Weise aufschlußreich sein. So wird auf diesem Wege das Erkennen von wesentlichen Mechanismen bei der Koordination des Verhaltens erleichtert. In der Gattung *Leptogenys* existiert eine Vielzahl interessanter Übergangsformen zwischen Einzel- und Massenjagd mit unterschiedlichem Grad an kollektivem Verhalten. Bei *L. diminuta* können z.B. einzelne Scouts durch eine Gruppenrekrutierung Hilfe anfordern, um aufgespürte Beuteobjekte kollektiv zu überwältigen (Scout induzierte Gruppenrekrutierung). Bei *L. nitida* verlassen kleine Gruppen von 30-100 Arbeiterinnen auf wechselnden Stammspuren das Nest, um gemeinsam nach Beute zu suchen (Duncan 1992). Schließlich strömen bei *L. distinguenda* Zehntausende von Arbeiterinnen aus dem Nest und durchsuchen in hochstrukturierter Raubzugformation über mehrere Stunden ein großflächiges Areal nach Beute. Dabei wird ein weites Spektrum an Tieren erbeutet, kollektiv zerkleinert und in Portionen eingetragen. Dieses koordinierte Verhalten unzähliger Einzeltiere erfolgt ohne zentrale Steuerungsinstanz.

Das kollektive Verhalten nimmt, wie beschrieben, besonders bei Treiberameisen mit ihren ausgedehnten Raub- und Umzügen ein beträchtliches Ausmaß an. In diesem Zusammenhang ist die Frage, wie derartig komplexes Verhalten koordiniert wird, von zentraler Bedeutung. Zweifellos nimmt die Kommunikation der Individuen untereinander dabei eine Schlüsselrolle ein (Hölldobler und Wilson 1990). Aus diesem Grund stellt die Aufklärung der Kommunikation neben der Ethoökologie den Hauptteil der experimentellen Untersuchungen in der vorliegenden Arbeit. Doch die Thematik beinhaltet auch eine Fragestellung, die über die Aufklärung der reinen Kommunikation hinausgeht. Wie kann ein kollektives, „intelligentes“ Verhalten aus den Interaktionen von begrenzt intelligenten Einzelkomponenten hervorgehen?

Kolonien sozialer Insekten lassen sich als selbstorganisierende Systeme auffassen (Bonabeau et al. 1997), bei denen komplexe Strukturen ohne zentrale Steuerungseinheiten durch Interaktionen zwischen einfachen, individuellen Komponenten zustande kommen. Derartige Fragestellungen, die sich mit Selbstorganisation (Abkürzung SO; engl. self-organization) beschäftigen, ziehen sich interdisziplinär durch die Naturwissenschaften sowie durch die Wirtschafts- und Sozialwissenschaften (Haken 1990). Neueste Ansätze gehen sogar noch einen Schritt weiter, indem nicht nur die Entstehung und Organisation von komplexen Strukturen, sondern auch noch deren Wandel in der Zeit sowie eine Adaptation an äußere Bedingungen berücksichtigt werden. Zudem können die Einzelkomponenten im System unterschiedlich sein, und die Interaktionen können über viele Ebenen reichen (Hartvigsen et al. 1998). So reichen die von Hartvigsen und Levin (1997) beschriebenen Wechselwirkungen in einem Pflanzen-Herbivoren-System vom genetischen Level über verschiedenste Systemebenen bis hin zu ökosystemaren Auswirkungen.

Solche „Komplexen Adaptiven Systeme“ (CAS aus dem engl. complex adaptive systems) sind vielseitig anwendbar in der Biologie sowie in diversen anderen Fachrichtungen<sup>2</sup>.

In der Biologie erstreckt sich der Anwendungsbereich der CAS vom physiologischen Level (s.o.) über diverse ökologische Thematiken (Levin 1998) bis hin zur Wirkung der Evolution (Page und Mitchell 1998). Auch die sozialen Insekten stellen spezielle Anwendungsbereiche (Bonabeau 1998, Bonabeau et al. 1999). Die verschiedenen Bereiche können zudem, wie oben erwähnt, miteinander thematisch verflochten sein. In den zitierten Artikeln wird eine Charakterisierung komplexer, adaptiver Systeme durch Reduktion auf die wesentlichen Merkmale vorgenommen. Die Resultate sind untereinander äußerst ähnlich, wobei die komprimierteste Form bei Levin (1998) zu finden ist. In diesem Sinne ist ein komplexes adaptives System gekennzeichnet durch 1) anhaltende Individualität von Einzelkomponenten (evtl. mit Hierarchie), 2) vernetzte Interaktionen zwischen diesen Komponenten und 3) einen autonomen Prozeß, der aus den Einzelkomponenten selektiert. Der letzte Punkt ist zunächst der abstrakteste und soll bedeuten, daß die Wandlung des Systems keineswegs zufällig abläuft, sondern durch äußere Bedingungen („autonome Prozesse“) beeinflusst wird. In allen in diesem Absatz genannten Artikeln wird die Bedeutung der Systemtheorie und ihre Wichtigkeit bei der Lösung komplexer Probleme betont. Die Autoren stellen die Eigenschaften komplexer, adaptiver Systeme im speziellen und im allgemeinen dar, jedoch findet man keine konkreten Ansätze, wie solche fundamentalen Interaktionen, die ein komplexes, adaptives System steuern, zu untersuchen sind. In der vorliegenden Arbeit wird die funktionelle Einheit „Treiberameise“ im Sinne eines komplexen, adaptiven Systems untersucht. Ein Schwerpunkt der Untersuchungen richtet sich, wie oben erwähnt, auf die Kommunikation der Ameisen untereinander, welche einen Großteil der Interaktionen innerhalb des Systems darstellt. Darüber hinaus werden aber auch die Wechselwirkungen zwischen dem System und seiner Umwelt (Außenbedingungen) auf verschiedenen Ebenen (vom Individuum bis zum Gesamtsystem) berücksichtigt. Dies erfolgt bei 7 verschiedenen *Leptogenys*-Arten, die mehr oder weniger große ökologische Unterschiede aufweisen. Als Quintessenz aus einer Vielzahl von Einzelergebnissen sollen fundamentale Interaktionen abgeleitet werden, welche das System „Treiberameise“ steuern. Dies führt auf eine Abstraktionsebene, welche eine Modellbildung zum Thema „Koordination bei Treiberameisen“ ermöglichen soll. Im Sinne eines CAS werden dabei alle relevanten Ebenen einbezogen. Der Schwerpunkt bei der Systemanalyse liegt damit auf verhaltenssteuernden Mechanismen. Diese sind über die Ausprägung des Verhaltens auch verantwortlich für den energetischen Input und letztendlich für den evolutiven Erfolg.

---

<sup>2</sup> An der Iowa State University (USA) formierte sich eine interdisziplinäre Arbeitsgruppe zum Thema CAS aus den Fachbereichen Biologie, Informatik, Maschinenbau, Mathematik, Neurologie, Philosophie, Psychologie, Wirtschaftswissenschaften und Zoologie. Man findet auf der Homepage (<http://www.econ.iastate.edu/tesfatsi/caswork.htm>) neben zahlreichen Anwendungsbereichen ein ausführliches, kommentiertes Literaturverzeichnis und weitere Links zu diesem Thema.

---

Zusätzlich zu der zentralen Fragestellung der Koordination von Treiberameisen wurde auch den typischerweise bei diesen Ameisen zahlreich vertretenen Myrmekophilen Beachtung geschenkt, die sich auf unterschiedlichste Weise in die Sozialgefüge der Insektenstaaten integrieren, um dort zu parasitieren. Diese taxonomisch und ökologisch äußerst diverse Gruppe zeichnet sich durch eine hochinteressante Biologie aus. Im Einklang mit dem zentralen Thema der vorliegenden Arbeit wurden die Ameisengäste mit Schwerpunkt auf ihre Integration in das Kommunikationssystem ihrer Wirtstiere untersucht. Die Ökologie aller integrierten Arten umfassend zu untersuchen, würde den Rahmen der Arbeit bei weitem sprengen und die eigentliche Fragestellung verfehlen. Dennoch werden ökologische Daten, die zu den Ameisengästen gesammelt werden konnten, im Ergebnisteil dargestellt, um zumindest einen Einblick in ihre außergewöhnliche Biologie zu geben.



## 2 Material und Methoden

### 2.1 Untersuchungsgebiet

Die Freilanduntersuchungen sowie ein Großteil der Laborversuche wurden in Ulu Gombak am „Field Studies Center“ der University of Malaya (Kuala Lumpur) durchgeführt (3° 19' 32" Nord, 101° 45' 16" Ost). Die Feldstation liegt ca. 250 m über NN in einem Talabschnitt des Küstengebirges an der Westseite der Malaiischen Halbinsel, etwa 35 km von der Hauptstadt entfernt. Die Temperaturen in der Umgebung von Kuala Lumpur liegen am Tage bei 32-33 °C und in der Nacht bei 22-23°C (jährlicher Durchschnitt)<sup>3</sup>. Die Durchschnittstemperaturen der einzelnen Monate schwanken über den Jahresverlauf nur um 1-1,5 °C. Die jährliche Niederschlagsmenge beträgt ca. 2300 mm ± 300 mm (Dale 1959, Dale 1960, Medway 1972). Das Gebiet ist großflächig mit immergrünem, tropischen Tieflandregenwald vom Dipterocarpaceen-Typ bedeckt, der in den hohen Lagen (bis max. 1500 m) in Bergregenwald übergeht. Der weitaus größte Teil besteht aus einem in der Sukzession weit fortgeschrittenen Sekundärwald, dessen Erscheinungsbild einem Primärwald recht nahe kommt<sup>4</sup>. Die Untersuchungen fanden in Höhen zwischen 200 m und 400 m statt.

Die der vorliegenden Arbeit zugrundeliegenden Daten wurden innerhalb von sechs zwei- bis dreimonatigen Forschungsaufenthalten in den Monaten Februar bis April sowie September bis November in den Jahren 1997 bis 1999 erhoben.

### 2.2 Untersuchungstiere

Alle untersuchten Ameisenarten stammen aus der Gattung *Leptogenys*, die, wie in der Einleitung beschrieben, eine große Vielfalt an verschiedenen Ökotypen einschließt. Die Artzugehörigkeit wurde im Untersuchungsgebiet mit einem Spezialisten für orientalische Ponerinen, Prof. F. Ito (Kagawa University, Japan), abgeglichen. Nicht eindeutig zu bestimmende Arten wurden später zur taxonomischen Einordnung an Prof. F. Ito verschickt.

*Leptogenys distinguenda* wurde als vergleichsweise häufige und in ihrem Verhalten typische Treiberameise besonders ausführlich untersucht. Alle anderen im Untersuchungsgebiet gefundenen *Leptogenys*-Arten, die Treiberameisenverhalten zeigen, wurden ebenfalls in bezug auf ihre Ökologie sowie auf ihr Kommunikationssystem untersucht und mit der Basisart (*L. distinguenda*) verglichen. Dies konnte aufgrund ihres selteneren Vorkommens und/oder ihrer versteckteren Lebensweise jedoch nur in geringerem Umfang geschehen. Durch den Vergleich der verschiedenen Arten sollten

---

<sup>3</sup> Climate Page for Kuala Lumpur ([http://www.onlineweather.com/Asia/climate/Kuala\\_Lumpur.htm](http://www.onlineweather.com/Asia/climate/Kuala_Lumpur.htm))

<sup>4</sup> Zur Struktur von Regenwäldern siehe Whitmore (1993).

Unterschiede und Gemeinsamkeiten aufgespürt und grundlegende sowie spezielle Charakteristika von Treiberameisen herausgearbeitet werden. Insgesamt wurden sechs Arten mit Treiberameisenverhalten (*L. distinguenda*, *L. mutabilis*, *L. borneensis*, *L. myops*, *L. sp. 2*, *L. sp. 3*) untersucht. Zusätzlich wurde eine weitere *Leptogenys*-Art (*L. diminuta*) ausführlich untersucht, die ökologisch als Wanderjäger, nicht aber als Treiberameise einzuordnen ist. Der Vergleich mit dieser ökologisch etwas anderen Art sollte weitere Aufschlüsse über charakteristische Eigenschaften von Treiberameisen liefern.

Zusätzlich zu den Ameisenarten wurden Myrmekophile, die in den Kolonien gefunden wurden, in bezug auf ihre Ökologie sowie auf die Integration in das Kommunikationssystem ihrer Wirtstiere untersucht. Einige Arten konnten aus der vorhandenen Literatur bestimmt werden, andere wurden zu diesem Zweck an Fachleute für die jeweiligen Taxa verschickt.

## 2.3 Freilandbeobachtungen

Die in der vorliegenden Arbeit behandelten *Leptogenys*-Arten wurden zunächst im Freiland durch Beobachten des natürlichen Verhaltens studiert. Dazu wurden die Tiere je nach Aktivitätsrhythmus bei Tage oder nach Einbruch der Dunkelheit mit Hilfe von Stirnlampen (elektrisch und mit Karbid betrieben) in der Laubstreu gesucht. Die Nistplätze wurden aufgespürt und markiert, um sie am darauffolgenden Tag für eine bessere Beobachtung zu präparieren. Vegetation und Streu wurden dazu in einer Entfernung von wenigen Metern zum Biwak ringförmig entfernt. Die Aktivitäten der Kolonien konnten auf dem so gesäuberten Untergrund leicht überwacht werden. Das Verhalten der Tiere auf Raub- und Umzügen wurde genau beobachtet. Ein Maß für die Aktivität der Tiere stellt die Lauffrequenz auf den Straßen da, die im folgenden durch die Anzahl der Individuen pro Zeitintervall (meist 1 min) angegeben wird. Bei der Bestimmung der Frequenz sehr stark belauener Ameisenstraßen (ca. 200-300 Tiere pro min) wurden die Tiere nicht einzeln, sondern in Zweier- oder Fünfergruppen gezählt. Der räumliche Verlauf von Schwarmaktivitäten wurde in der Nacht markiert und am nächsten Tag kartiert. Die Freilandbeobachtungen dienten vorwiegend der ethoökologischen Charakterisierung der untersuchten Arten. Diese Befunde wurden wenn möglich auch durch Verhaltensbeobachtungen an im Labor gehaltenen Kolonien ergänzt.

## 2.4 Fang und Haltung der Tiere

Zusätzlich zu den Freilanduntersuchungen wurden Kolonien nach Möglichkeit eingefangen, ins Labor überführt und dort weiter untersucht. Dabei war es von großem Vorteil, daß die untersuchten Arten der Gattung *Leptogenys*, vorwiegend am Boden lebend, eine schwach ausgebildete Kletterfähigkeit besitzen. Senkrechte, glatte Oberflächen können nicht passiert werden, weshalb der Fang und die Haltung in entsprechend präparierten Behältern möglich war. Es wurden zwei verschiedene Fangmethoden angewendet. Wenn Kolonien oberflächlich in der Laubstreu nisteten,

konnten sie tagsüber in eine große Wanne geschaufelt werden. Dabei konnten unterschiedlich große Teile der Kolonie zunächst flüchten. Die entkommenen Tiere organisierten sich jedoch bald neu, indem sie die verstreute Brut zusammentrugen und ein neues Nest bezogen. Aus diesem Grund wurden stets mehrere lose Laubhaufen im Umkreis des ausgehobenen Nests angeboten. Nach ein bis zwei Stunden hatte sich ein neues Nest in einem der Laubhaufen formiert, welches dann erneut ausgehoben werden konnte. Wurde diese Prozedur drei- oder viermal wiederholt, so konnte ein Großteil der Kolonie (min. 80%) eingefangen werden. Bei kleinen Nestern (*L. diminuta*) reichte i.d.R. ein einziger Fangvorgang, um die Kolonie nahezu komplett zu erbeuten.

Mit einer anderen, aufwendigeren Methode konnten Kolonien, deren Nester oberflächlich angelegt waren, komplett eingefangen werden. Dazu wurden die Nester tagsüber mit Metall- und Glasplatten umzäunt, die aufgrund ihrer glatten Oberfläche nicht passiert werden konnten. Zuerst wurde ein mindestens 20 cm tiefer Graben um das Nest herum ausgehoben. Alle Wurzeln wurden entfernt und unterirdische Gänge wurden zugeschüttet. Der Boden wurde mit Wasser aufgeschwemmt und verdichtet. Die Metall- bzw. Glasplatten wurden ca. 10 cm tief in den Graben eingelassen und in feuchter Erde eingebettet. Mit glattseitigem Klebeband wurden die Platten miteinander verbunden, so daß eine übergangslose, glatte Wand entstand. Als einziger Ausgang diente eine aus Holz errichtete Brücke, die in einer mit einem Labornest (s.u.) eingerichteten Metallwanne (150x120x30) endete. In der Nacht wurde den Tieren in dieser Wanne Beute angeboten. Weiterhin wurde durch vorsichtiges Wässern des Nests verstärkter Druck zum Umzug ausgeübt. Wenn ein Umzug in die Metallwanne erfolgte, wurde die Brücke entfernt und die Kolonie war komplett eingefangen. In acht von zehn Fällen fanden die Tiere allerdings tief liegende, unterirdische Ausgänge aus dem umzäunten Bereich und konnten nicht gefangen werden.

Die Haltung der eingefangenen Kolonien erfolgte je nach deren Umfang in einer Wanne aus Metall oder Kunststoff in angemessener Größe (von 45x30x11 cm bei *L. diminuta* bis 150x120x30 cm bei *L. distinguenda*). In diesen Wannern wurden Labornester wie folgt eingerichtet: In einer Schicht aus Sand oder Erde wurde eine flache Mulde geformt, die mit trockenen Blättern in viele kleine Räume unterteilt wurde. Die Mulde wurde mit einer Plexiglasscheibe so abgedeckt, daß mindestens eine Öffnung als Eingang erhalten blieb. Das Nest wurde dann mit Papp- oder Sperrholzplatten abgedunkelt. Nachts konnten die Deckplatten entfernt und das Innere des Nests beobachtet werden.

Vom Haltungsverbehälter aus wurden Brücken aus Vierkanthölzern in weitere Behälter geleitet, so daß die Tiere ihren natürlichen Schwarmaktivitäten nachgehen konnten. Die Fütterung erfolgte täglich mit frischem, rohem Rindfleisch in Behältern abseits vom Nest. Zur Ergänzung wurden lebende Arthropoden angeboten, die von den Tieren selbständig erbeutet wurden. Nach ca. drei Tagen, spätestens aber nach Ablauf einer Woche, wurde den Tieren eine Wanne mit einem frisch eingerichteten Labornest angeboten. Umzüge zum neuen Nest erfolgten selbständig.

Auf diese Weise konnten 26 Kolonien (10 *L. distinguenda*, 4 *L. mutabilis*, 2 *L. borneensis*, 1 *L. myops*, 1 *L. sp. 2*, 7 *L. diminuta*, 1 *L. sp. 3*) bis zu drei Monate lang erfolgreich

gehalten und teilweise sogar vermehrt werden. Eine konsequente Numerierung der Kolonien konnte im Freiland nicht durchgehalten werden, da eine Markierung nicht möglich war und aufgrund der häufigen Ortswechsel Kolonien nicht immer eindeutig identifiziert werden konnten, wenn sich im Untersuchungsgebiet mehrere Kolonien in räumlicher Nähe zueinander aufhielten. Bei Langzeitbeobachtungen an einzelnen Kolonien wurde die Umgebung regelmäßig überwacht, um eine Verwechslung mit einer anderen Kolonie auszuschließen.

## 2.5 Experimenteller Teil

### 2.5.1 Freiland

Zusätzlich zu den reinen Beobachtungen wurde auch experimentell Einfluß auf das Verhalten der Tiere im Freiland genommen.

**Ablenkversuche:** Natürlich ablaufende Raubzüge wurden im Freiland 30-90 min lang beobachtet und ihr Verlauf markiert. An unterschiedlichen Stellen (z.B. Raubzugfront oder -straße) wurde den Ameisen ein großes Stück Beute in Form von rohem Rindfleisch (Durchmesser ca. 4 cm) präsentiert. Mit Hilfe einer Schnur wurde das Fleischstück über den Boden gezogen, sobald sich eine ausreichende Anzahl (mehrere hundert) Arbeiterinnen daran eingefunden hatte. Distanz und Richtung der einzelnen Verschiebungen sowie die zwischen den Verschiebungen liegende Zeit wurden protokolliert. Das Verhalten der Versuchstiere wurde beobachtet und alle Schwarmaktivitäten aufgezeichnet.

**Überfütterung:** Im Freiland wurden Kolonien mit einem Überangebot an Nahrung versehen. Jeden Abend wurde nahe dem Nestbereich ca. 100-150 g frisches Rindfleisch angeboten. Alle Aktivitäten der Kolonie wurden protokolliert.

Beide Versuchskomplexe beeinflussten das Verhalten der Tiere auf „unnatürliche“ Weise. Ein Reiz (nämlich das Auffinden von Beute), der in natura zwar ständig präsent ist aber in Zeit und Raum verteilt vorliegt, wurde in den Experimenten in gebündelter Form angeboten. Ziel war dabei das Verhalten der Tiere zu kanalisieren, und der Beobachtung besser zugänglich zu machen.

### 2.5.2 Labor

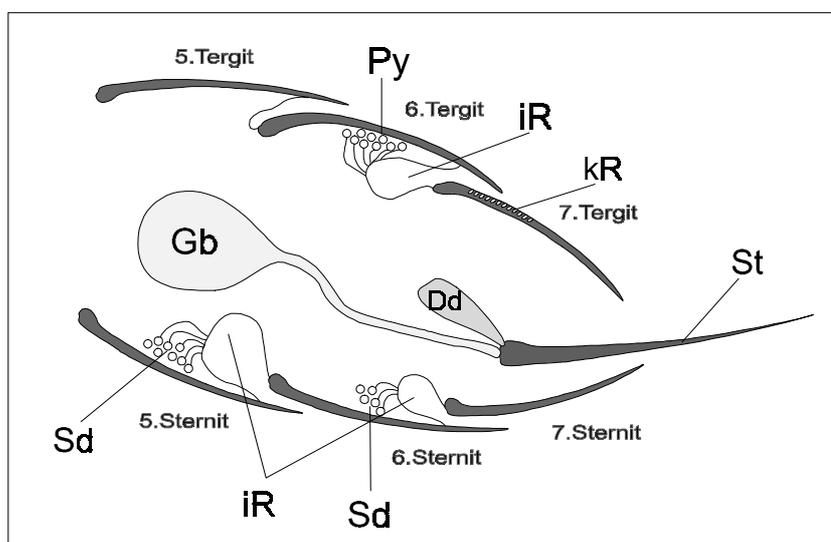
#### 2.5.2.1 Spurlegeverhalten

Die Untersuchungstiere wurden im Hinblick auf das Legen von Pheromonspuren in verschiedenen Situationen (Raubzüge, Umzüge, Beutealarm) genauestens beobachtet. Zusätzlich wurden dünn berußte Glasplatten unterschiedlicher Größe so in die Ameisenstraßen eingebracht, daß diese von den Tieren überquert werden mußten. Die Ameisen zeigten kaum Tendenzen, den Ruß freiwillig zu betreten, so daß ein gewisser Zwang ausgeübt werden mußte. Dies geschah, indem die Platten auf den Verbindungsbrücken zwischen den Haltungswannen in die Straßen gebracht wurden, und zusätzlich die Flanken sowie die Unterseite der Holzstege durch Manschetten aus glattem Klebeband, welches von den Arbeiterinnen an senkrechten Stellen nicht passiert werden konnte, für eine mögliche Umgehung der Rußplatten gesperrt wurden. So stellten die Rußplatten zunächst eine Trennlinie in den Straßen dar, die nur durch ihr Überqueren geschlossen werden konnten. Die in der empfindlichen Rußschicht zurückgebliebenen Abdrücke der Ameisen wurden unter dem Stereomikroskop (verschiedene Modelle) ausgewertet und fotografisch festgehalten.

### 2.5.2.2 Herstellen und Anwenden von Testsubstanzen

Ein bedeutender Teil der vorliegenden Arbeit befaßt sich mit der Wirkung von Pheromonen, die bei den untersuchten Tieren in unterschiedlichen Drüsen produziert werden. In diesem Abschnitt wird ausführlich beschrieben, wie die einzelnen Drüsen aus den Untersuchungstieren präpariert und wie Testsubstanzen aus den jeweiligen Teilen gewonnen wurden. Mit den so erstellten Testsubstanzen wurden verschiedene biologische Tests durchgeführt, welche im Abschnitt 2.5.2.3 beschrieben werden.

Durch freiwilliges Einlaufen in ein Schnappdeckelglas wurden den Laborkolonien Arbeiterinnen entnommen, die daraufhin unverzüglich heruntergekühlt und mit Ethrane in Überdosis (Enfluran: 2-Chlor-1,1,2-trifluor-ethyl-(difluor-methyl)-ether) betäubt und getötet wurden. Unter dem Stereomikroskop wurden die Ameisen mit Uhrmacherpinzetten (Größe 5) präpariert. Die Testsubstanzen wurden aus den isolierten Teilen durch Homogenisieren mit Hilfe von Quarzsand in gefiltertem Wasser hergestellt. Die Standardkonzentration ( $X_1$ ) betrug zehn Ameisenäquivalente (Teil oder Organ einer Ameise) auf 1 ml Wasser. Teilweise wurde mit anderen Konzentrationen gearbeitet. Der Verdünnungsfaktor ist an den entsprechenden Stellen durch eine tief gestellte Zahl angegeben (Bsp.:  $1/10$  Standardkonzentration =  $X_{0,1}$ ; doppelte Standardkonzentration =  $X_2$ ). Abb. 1 veranschaulicht die anatomische Lage der präparierten Teile in der Gaster.



**Abb. 1:** Schematische Darstellung der Pheromondrüsen von *Leptogenys* in Form eines Sagittalschnitts durch die letzten drei Segmente der Gaster, nach Hölldobler und Engel (1978), Jessen et al. (1979), verändert und erweitert. Dd = Dufourdrüse, Gb = Giftblase, iR = intersegmentales Reservoir, kR = kutikuläres Reservoir, Py = Pygidialdrüse, Sd = Sternaldrüse, St = Stachel.

Der Wahl des Lösungsmittels gingen Versuche mit verschiedenen Substanzen voraus. Reines, gefiltertes Wasser war die einzige Substanz, die keine oder nur sehr geringe Effekte bei den Versuchstieren hervorrief. Während z.B. Hexan und Diethylether

abstoßende Wirkung zeigten, übte Ethanol eine leichte Attraktion aus. Trotzdem wurden zur Kontrolle der Löslichkeiten möglicher Spursubstanzen Vorversuche durchgeführt, in denen alle präparierten Teile in ein Eppendorfgefäß mit zwei Phasen (Wasser = hydrophil und Hexan = hydrophob) überführt wurden. Nach kräftigem Schütteln und anschließender Ruhepause, in der sich die Phasen trennen konnten, wurden Abzweigungstests (s.u.) mit beiden Phasen gleichermaßen durchgeführt. Dabei zeigte sich, daß die Spuren aus beiden Phasen (nachdem das Hexan abgedampft war, was ca. eine Minute dauerte) bei allen Testteilen gleiche Wirkungen auslösten bzw. einheitlich nicht wirkten. Demnach sollten Löslichkeitspräferenzen der Pheromonkomponenten keine Rolle spielen. Aus den oben genannten Gründen und weil Testspuren auch früher als nach einer Minute getestet werden sollten, fiel die Entscheidung auf gefiltertes Wasser als am besten geeignetes Lösungsmittel.

**Tab. 1:** Testsubstanzen, die in den Experimenten angewendet wurden.

<b>VERWENDETES TEIL</b>	<b>ABKÜRZUNG DER TESTSUBSTANZ</b>
5. Tergit	T5
6. Tergit	T6
6. Tergit und Drüsenzellen	T6+DZ
7. Tergit	T7
5. Sternit	S5
6. Sternit	S6
7. Sternit	S7
Giftblase	Gi
Dufourdrüse	D
Rectum	R
Mandibeldrüse	M
Bananenstück	B
Zitronensaft	Z
Kontrolle (Wasser)	K

Intersegmentale Drüsen konnten auf unterschiedliche Weise präpariert werden. Es konnten die benachbarten Segmente vor oder hinter dem Reservoir oder beide Segmente möglichst komplett mit dazwischen liegenden Drüsenteilen entnommen werden. Je nach Drüse erwiesen sich unterschiedliche Methoden als geeignet. Die paarig an der Intersegmentalmembran zwischen den Tergiten 6 und 7 liegenden Pygidialdrüsen wurden teilweise zusammen mit dem 6. Tergit entnommen. Bei der Präparation zerreißt das intersegmentale Reservoir. Unterschiedlich große Teile der Drüse, die aus locker assoziierten Zellen besteht, verbleiben am 6. Tergit. Um eine möglichst große Ausbeute zu erzielen, wurde das 6. Tergit zunächst vorsichtig gelöst und dann zu seiner Innenseite hin zusammengedrückt, so daß große Teile der Drüse eingeschlossen und entnommen

werden konnten. Das 7. Tergit wurde ebenfalls in die Versuche einbezogen. In diesem ist ein kutikuläres Reservoir lokalisiert, das vermutlich Pygidialdrüsensekret aufnimmt (HÖLDOBLER & ENGEL 1978, JESSEN et al. 1979, STEGHAUS 1985, siehe auch Abb. 1). Die Giftdrüsen wurden zusammen mit der unbeschädigten Giftblase entnommen.

Eine intersegmentale Sternaldrüse zwischen den Abdominalsegmenten 5 und 6 wurde zusammen mit dem 5. Sternit präpariert. Sie enthielt eine stark riechende Substanz, die schon bei der Zerstörung eines einzigen Reservoirs wahrgenommen werden konnte. Die Mandibeldrüsen wurden präpariert, indem die Kopfkapsel vorsichtig aufgebrochen wurde, um von der Innenseite an die gelenkigen Ansätze der Mandibel zu gelangen. An der Basis der Mandibel lagen die Mandibeldrüsen versteckt in den inserierenden Muskelsträngen. In Tab. 1 sind die Testsubstanzen und ihre im fortlaufenden Text verwendeten Abkürzungen aufgelistet. Die Abkürzungen können außerdem im Abkürzungsverzeichnis (Kapitel 7 auf Seite 224) nachgeschlagen werden.

### 2.5.2.3 Experimente mit Pheromonextrakten

In diesem Abschnitt wird die Verwendung von Pheromonextrakten ausführlich beschrieben. Die in der vorliegenden Arbeit angewendeten biologischen Testverfahren werden detailliert dargestellt, so daß im Ergebnisteil nur noch die zusätzlichen Rahmenbedingungen der einzelnen Tests angegeben werden müssen. Die Testform selber wird an entsprechender Stelle mit Verweis auf den Methodenteil genannt.

Das Auftragen der Substanzen erfolgte mit Hilfe von feinen Pinseln gleicher Stärke. Diese wurden beschriftet und jeweils nur für eine bestimmte Testsubstanz verwendet, um Kontaminationen zu vermeiden. Als Kontrolle dienten Lösungsmittelspuren aus gefiltertem Wasser. Diese wurde immer zuerst aufgetragen, um ein Verschleppen des Sekrets durch die Pinselführung zu vermeiden. Beim Arbeiten mit den Lösungen zweier Sekrete wurden die Spuren aus dem gleichen Grund zuerst ohne Berührungspunkt aufgetragen und dann erst geschlossen. Experimente wurden nur dann gewertet, wenn durch die Pinselführung keine erkennbare Störung bei den Ameisen hervorgerufen wurde. Mit 1 ml wäßriger Testlösung konnte eine 490 cm lange Spur aufgetragen werden. Bei Standardkonzentration (10 Drüsen auf 1 ml Lösungsmittel) enthält demnach eine 49 cm lange Spur die Pheromonmenge einer präparierten Drüse bzw. ein cm der Testspur enthält ca. ein Fünfzigstel der Pheromonmenge einer präparierten Drüse. Dabei muß beachtet werden, daß zum einen die Ausbeute bei der Präparation nicht immer gleich groß ist und zum anderen die Pheromonmenge in den Drüsen natürlichen Schwankungen unterliegt. Intersegmentale Drüsen können aufgrund ihrer Anatomie nicht mit voller Pheromonausbeute entnommen werden (s.o.), so daß zwischen verschiedenen Präparationen mit Schwankungen in der Pheromonmenge zu rechnen ist. Außerdem ist besonders bei Giftdrüsen zu beobachten, daß der Zustand der Drüsen sehr unterschiedlich sein kann. Vermutlich schwankt die natürliche Pheromonmenge in den Drüsen erheblich. Obige Kalkulation soll lediglich eine Vorstellung von den verwendeten Konzentrationen vermitteln.

Weitere Versuche wurden mit natürlichen Spuren vorgenommen, die von den Ameisen selber erzeugt worden waren<sup>5</sup>. Dazu wurden einerseits dünne Sperrholzplatten in bestimmte Straßen (Raub- oder Umzüge) einer Laborkolonie gebracht und dadurch natürlich bespurt, um anschließend in einer anderen Kolonie getestet zu werden. Außerdem wurden natürliche Rekrutierungsspuren erzeugt, indem Arbeiterinnen ein Beutetier präsentiert wurde. Hatten sich einige Tiere darin verbissen, wurde die Beute eine bestimmte Strecke entlang dicht über den Boden gezogen, so daß die Möglichkeit bestand, dabei eine Spur zu legen. Dies gelang den Tieren selbst bei zügiger Verschiebung.

#### 2.5.2.3.1 Biologische Testverfahren zur Pheromonwirkung

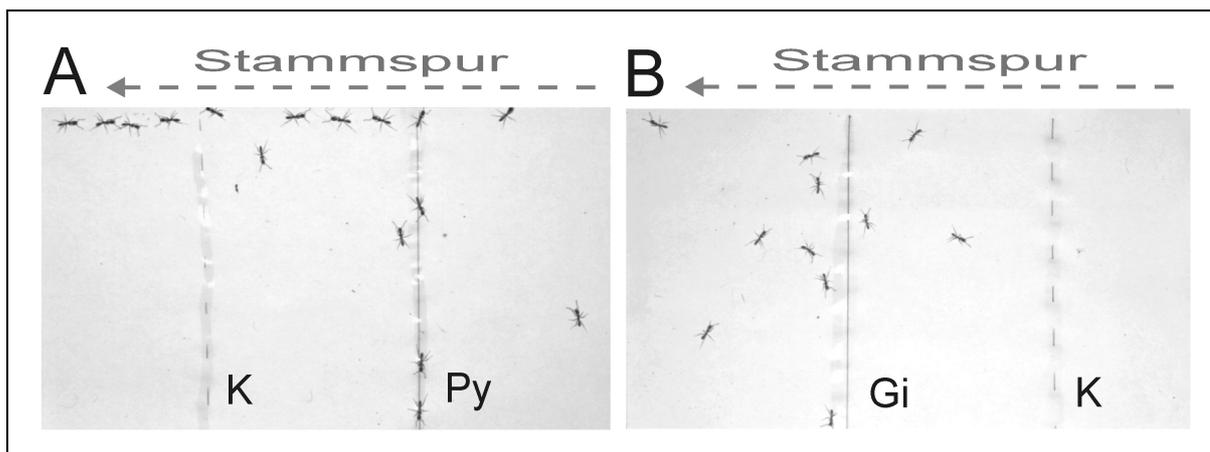
Um eine hohe Aussagekraft der Ergebnisse zu erzielen, wurden die Versuche so geplant, daß die Tiere in möglichst natürlicher Verfassung in die Experimente geführt wurden. Je größer die Manipulation am natürlichen Verhaltensablauf ist, desto größer ist die Gefahr, Tiere möglicherweise in ihrer Motivation zu beeinflussen. Es erscheint zum Beispiel einsichtig, daß foragierende Ameisen in einer natürlichen Straße anders reagieren als isolierte und dadurch zwangsweise (mechanisch) manipulierte Tiere. Da die aus den Experimenten gewonnenen Erkenntnisse auf natürliche Gegebenheiten übertragbar sein sollen, wurde weitgehend darauf verzichtet, Tiere zum Experimentieren zu isolieren.

- **Abzweigungstest:** An Ameisenstraßen (Raub- oder Umzüge), die im fortlaufenden Text als Stammspur<sup>6</sup> bezeichnet werden, wurden mit Pinseln im rechten Winkel abzweigende, mind. 10 cm lange Seitenspuren (Testspuren) gelegt. Dies geschah im Labor an den Holzbrücken zwischen den Haltungswannen oder im Freiland an geeigneten Stellen (Steinoberflächen, Wurzeln, Baumstümpfe etc.) jeweils ohne Störung der in den Straßen laufenden Tiere. Über einen definierten Zeitraum (meist 1 min) wurden dann alle kompletten Spurläufe auf den künstlichen Spuren gezählt. Als Vergleichswert diente die Frequenz der Stammspur, welche durch mehrfache Zählungen bestimmt wurde. Da sich Spurfrequenzen in der Praxis sehr schnell ändern können, wurden die Kontrollzählungen auf der Stammspur während der gesamten Dauer der Experimente wiederholt durchgeführt. Anhand des Anteils an abgezweigten zu den im Mittel (bzw. Median) auf der Stammspur laufenden Arbeiterinnen können Vergleiche zwischen Versuchsreihen an unterschiedlich stark belauften Straßen erfolgen. Zwischen den Versuchen wurden Pausen von 1-5 min zur Normalisierung der Spurfrequenzen eingehalten. Zur Veranschaulichung wurden Abzweigungstests auf einer hellen Pappunterlage fotografisch festgehalten Abb. 2.

---

<sup>5</sup> Diese werden als natürliche Spuren bezeichnet, um sie deutlich von den künstlichen, aus Testsubstanzen erstellten zu unterscheiden.

<sup>6</sup> Ameisenstraßen, an denen Abzweigungstests durchgeführt wurden, werden im Text als Stammspuren bezeichnet, um ihre Lage zu den abzweigenden Spuren zu verdeutlichen. Man beachte, daß der Begriff in der Literatur auch anders verwendet wird (Begriffsdefinition in Kapitel 6).



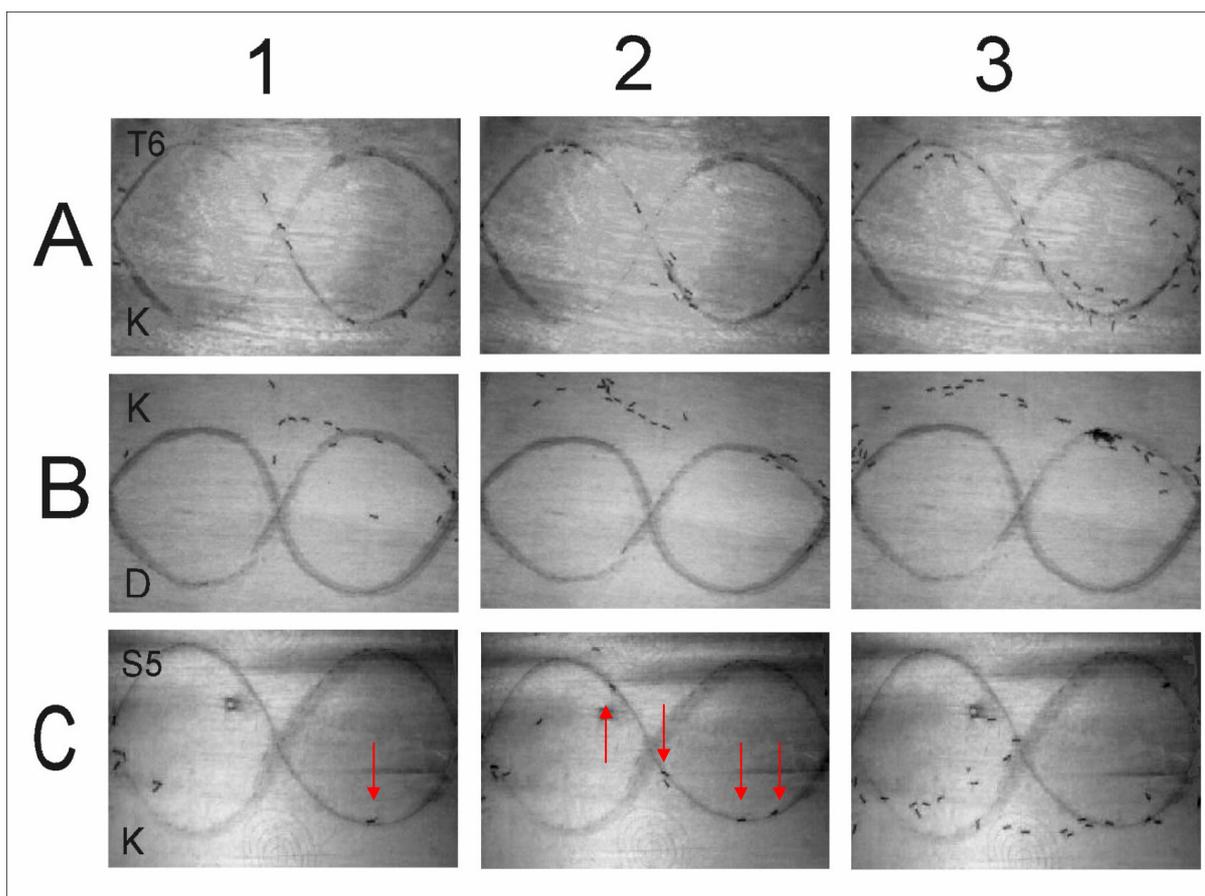
**Abb. 2:** Abzweigungstests mit (A) Pygidialdrüsensekret (T6) und (B) Giftdrüsensekret an einer Raubzugstraße von *L. distinguenda*. Die Art und Weise des Spurfolgeverhaltens wird in Abschnitt 3.1.4.3.2 beschrieben.

- **Y-Spur:** Ein sich gabelndes, y-förmiges System aus künstlichen Spuren wurde auf eine dünne Versuchsplatte (Sperrholz) aufgetragen. Dabei bestanden die beiden Schenkel aus verschiedenen Substanzen (oder aus einer Testsubstanz und der entsprechenden Lösungsmittelkontrolle) und nahmen einen Winkel von 100-120° zueinander ein. An der Basis des Y lagen die beiden Testspuren unmittelbar nebeneinander vor. Die Versuchsplatten wurden ohne Wartezeit in ein passendes System von Brücken, auf denen eine Ameisenstraße verlief, gebracht. Am störungsfreiesten erfolgte dies durch das Ersetzen einer zuvor eingelegten Platte. Die natürliche Ameisenspur, die ursprünglich über einen der beiden Schenkel des Brückensystems verlief, wurde dadurch unterbrochen und durch künstliche Spuren ersetzt. Es gab nun zweierlei Möglichkeiten für den weiteren Verlauf der Spuren: a) Die Schenkel wurden nach der Trennung wieder zusammengeführt, so daß die Versuchstiere nicht in verschiedene Richtungen gelenkt wurden. Sie wurden in jedem Fall zurück auf die natürliche Spur geführt, egal für welche Seite sie sich entschieden hatten. b) Die Schenkel blieben getrennt und führten in verschiedene Richtungen. Mit dieser Variante konnten Arbeiterinnen durch geeignete Anordnung der Schenkel in eine neue Richtung gelenkt werden. Bezüglich der Führwirkung künstlicher Spuren erlangen diese Versuche somit eine hohe Aussagekraft. Zwischen einzelnen Y-Spur-Versuchen mußten 5-10 min Pause eingehalten werden, um eine Beruhigung der Versuchstiere zu gewährleisten.
- **S-Spur:** Auf eine dünne Versuchsplatte (Sperrholz) wurde ein System aus zwei gegenüberliegenden, sich schneidenden, s-förmigen Spuren aufgetragen, die aus unterschiedlichen Substanzen oder aus einer Testsubstanz und ihrer Kontrolle bestanden (Abb. 3). Durch Ersetzen einer zuvor eingebrachten Platte wurden die künstlichen Spuren in eine auf den Holzbrücken verlaufende Ameisenstraße gebracht. Die natürliche Ameisenspur wurde dadurch unterbrochen und den Tieren standen alternative, künstliche Spuren zur Verfügung. Durch die Anordnung der Spuren wurden die Tiere im Gegensatz zu Y-Spur-Versuchen nicht in eine andere Richtung gelenkt,

sondern zurück auf ihre natürliche Spur geführt. Auch zwischen diesen Versuchen mußte zur Beruhigung der Tiere 5-10 min gewartet werden.

Im Gegensatz zu den Abzweigungstests haben die Tiere bei Y- und S-Spur-Experimenten nicht die Wahl zwischen einer natürlichen und einer künstlichen Spur. Entweder konnten bestimmte Substanzen auf ihre Orientierungswirkung hin untersucht oder zwei Substanzen auf ihre Wirkungen relativ zueinander getestet werden. Die Ergebnisse der Y- und der S-Spur-Experimente wurden in drei Kategorien zusammengefaßt:

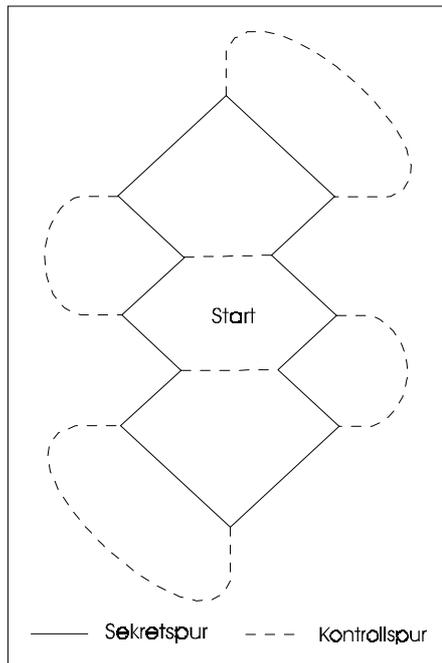
- (+) Die unterbrochene Ameisenstraße wurde komplett über eine der künstlichen Spuren fortgesetzt. Die andere Spur wurde nicht belaufen (siehe Abb. 3, A 1-3).
- (-) Es wurden keine Spurläufe beobachtet und die Ameisenstraße wurde nicht oder zögerlich jenseits der künstlichen Spuren geschlossen (siehe Abb. 3, B 1-3).
- (±) Einzelne Arbeiterinnen zeigten Spurfolgeverhalten, aber die komplette Ameisenstraße wurde nicht oder nur teilweise über die künstlichen Spuren fortgesetzt. Oder zwei künstliche Spuren wurden je zur Hälfte belaufen (siehe Abb. 3, C 1-3).



**Abb. 3:** Ergebnisse von S-Spur-Experimenten jeweils in Form einer Serie von drei Fotos. Die Abkürzungen der Testsubstanzen sind jeweils auf dem ersten Bild angegeben. A: Ameisenstraße wird über Testspur (T6) geschlossen, B: Ameisenstraße wird jenseits der Testspur (D) geschlossen, C: Wie B, aber vereinzelt Spurläufe auf der Testspur (S5).

- **Auslauftest:** Ein Pappstreifen (ca. 25 x 5 cm) wurde mit künstlichen Spuren in Form eines Doppel-S versehen (vgl. S-Spur-Test). Dies konnten zwei verschiedene Substanzen oder eine Substanz und ihre Kontrolle sein. Der Pappstreifen wurde ohne Wartezeit an den Eingang eines Labornests angelegt und die kompletten Spurläufe wurden über einen definierten Zeitraum gezählt. Zwischen den Versuchen wurden Pausen von ca. 5 min eingehalten.
- **Papierkugeltests:** Aus saugfähigem Papier (Filter- oder Küchenpapier) wurden kleine Kügelchen (Durchmesser 1-2 mm) geformt, die mit Testlösungen getränkt wurden. Die so behandelten Kügelchen wurden daraufhin ohne Zeitverzögerung im Abstand von 0,5-1 cm an einer Ameisenstraße (im Labor oder Freiland) abgelegt, ohne den Fluß der Arbeiterinnen dabei sichtbar zu beeinflussen. Die Reaktionen der mit den Kügelchen in Kontakt tretenden Arbeiterinnen wurden in den ersten 5 min protokolliert. Als Kontrolle dienten mit Lösungsmittel (gefiltertes Wasser) getränkte Papierkügelchen, die in gleicher Weise getestet wurden. Diese Experimente sollten klären, ob neben der Spurführung auch andere Pheromonwirkungen auftreten.

- **Vielecktest:** Anhand dieser Versuche sollte untersucht werden, ob Myrmekophile die Spurpheromone ihrer Wirtsameisen wahrnehmen können. Einige Arten der mit *Leptogenys* assoziierten Arthropoden sind sehr klein und empfindlich und aus diesem Grund äußerst schwierig in der Handhabung (z.B. Collembolen und Phoridae). Darum wurde ein System aus künstlichen Spuren entwickelt, welches ein Versuchstier zwingt, in einem Testdurchgang möglichst viele unabhängige Entscheidungen zu treffen (siehe Abb. 4). Das Versuchstier wurde in die Mitte des Vielecks gebracht. Wenn es sich vom Startpunkt weg bewegte, kreuzte es zwangsläufig früher oder später die Sekretspur. Wenn diese Spur keinerlei Führwirkung zeigte und von dem Versuchstier ohne Beachtung überquert wurde, kam das entsprechende Tier in einen Ausschlußtest, in dem es vom Mittelpunkt aus sieben konzentrische



**Abb. 4:** Schema des Spursystems beim Vielecktest.

Wenn dies ebenfalls ohne erkennbare Führwirkung geschah, wurde das Experiment beendet. Wenn eine der sieben Spuren das Versuchstier von seinem Kurs abbrachte, wurde es zurück in den Vielecktest gebracht. Wenn das Versuchstier im Vielecktest auf der Sekretspur lief, kam es zwangsläufig immer wieder an eine 120° Verzweigung, an der es die Wahl zwischen der Sekretspur und einer Kontrollspur (Lösungsmittel = gefiltertes Wasser) hatte. Die Entscheidungen an diesen Verzweigungen wurden in statistisch ausreichender Anzahl gesammelt. Wenn das Versuchstier die Sekretspur zugunsten der Wasserspur verlassen hatte und diese konsequent verfolgte, wurde es aufgrund ihrer Form zurück auf die Sekretspur geleitet. Das Zurückkehren auf die Sekretspur galt in diesem Fall nicht als Entscheidung. Wenn das Versuchstier allerdings auf der Wasserspur umdrehte, um zur Sekretspur zurückzukehren, so wurde dies als Entscheidung für die Sekretspur gewertet. Umgekehrt galt für den Fall, daß das Versuchstier auf einem Abschnitt der Sekretspur umdrehte, um an der Abzweigung die Wasserspur zu wählen, die Entscheidung für die Kontrolle. Alle Entscheidungen eines Versuchstieres wurden für die Auswertung zusammengefasst. Sie lagen zwangsweise in den drei Kategorien „Sekretspur“, „Kontrollspur“ oder „keine Spur“. Der Vielecktest konnte dabei alle Entscheidungen liefern, während der Ausschlußtest lediglich dazu benutzt wurde, ausreichend „keine Spur“- Entscheidungen zu liefern.

#### 2.5.2.4 Chemische Analyse der Pheromonkomponenten

Die Inhaltsstoffe biologisch wirksamer Pheromondrüsen wurden in Zusammenarbeit mit der Arbeitsgruppe von Prof. Dr. Bestmann, Institut für Organische Chemie (Erlangen), chemisch analysiert. Dazu wurden 10-20 Gift- oder Pygidialdrüsen in oben beschriebener Weise präpariert, ohne Verzögerung luftdicht in Glaskapillaren eingeschweißt und auf Trockeneis gelegt. Zusätzlich wurden Proben mit Pygidialdrüsen ohne das 6. Tergit sowie Proben aus dem 3. Tergit erstellt, um Inhaltsstoffe der Kutikula von den Drüsensubstanzen zu unterscheiden.

Die Proben wurden zunächst im Gaschromatographen (HP 5990 mit 25 m x 0,25 mm SE52 Fused-silica Kapillarsäule und Helium als Trägergas) in 8 Fraktionen aufgespalten, die daraufhin jeweils per Biotest auf Spurführung untersucht wurden.

Wirksame Fraktionen wurden dann zur Strukturaufklärung in eine GC-MS Analyse gebracht (Gaschromatograph: Varian 3400 GC mit SE52 Fused-silica Kapillarsäule, 25 m x 0,25 mm, Helium 2 ml/min, Injektortemp. 220°C, Transferlinetemp. 280°C, Temperaturprogramm: 60 °C 4 min, 6 °C/min, 260°C 10 min; Massenspektrometer: Finnigan MAT 90 EI, 70 eV, scan range 38-400). Substanzen, deren Strukturen aufgeklärt werden konnten und die als Pheromon in Frage kamen, wurden gekauft oder synthetisiert, um eine Wirkung der Reinsubstanz im Biotest nachzuweisen.

#### 2.5.2.5 Theoretische Modellbildung zur Rekrutierung

In direkter Anlehnung an Versuche, die zum Zeitverlauf von Rekrutierungen durchgeführt worden waren, wurde ein Modell entwickelt, welches derartige Rekrutierungsverläufe simulieren kann. Das Modell beruht auf Annahmen, die größtenteils aus Beobachtungen oder experimentellen Befunden abgeleitet wurden. Aus diesem Grund erfolgt die detaillierte Beschreibung der theoretischen Umsetzung am Ende des Ergebnisteils. Ziel des Modells ist es, Schlüsselmechanismen bei der Rekrutierung aufzudecken oder anzuzeigen. Wie alle theoretischen Modelle enthält es starke Vereinfachungen und stellt daher nur eine Annäherung an die Realität dar. In diesem Sinne erhebt es nicht den Anspruch auf vollständige Gültigkeit, was in der Diskussion berücksichtigt wurde.

## 2.6 Statistische Auswertung und Fehlerdiskussion

Es kann generell nicht davon ausgegangen werden, daß den erhobenen Daten Normalverteilungen zugrunde liegen. Gerade bei längerfristigen Beobachtungen kann es z.B. zu Änderungen in der Aktivität der Untersuchungstiere kommen, so daß bei Versuchen, die auf Frequenzzählungen basieren, verzerrte Verteilungen entstehen können. Bei der deskriptiven Statistik wurden die entsprechenden Verfahren gewählt. Konnte eine Änderung in der Aktivität der Tiere ausgeschlossen werden (Test auf Normalverteilung positiv), so wurde mit arithmetischem Mittelwert und entsprechenden Größen gearbeitet. In Fällen von anderen Verteilungsformen kamen Perzentile zum Einsatz. Um das Risiko falscher Aussagen zu minimieren, wurden weiterhin bei der schließenden Statistik möglichst parameterfreie Verfahren gewählt. Je nach Eigenschaft der vorliegenden Daten und je nach Stichprobenumfang kamen verschiedene statistische Tests zum Einsatz (Fisher-Test,  $\chi^2$ -Test, U-Test, Kolmogorov-Smirnov-Test, Wilcoxon-Test, Sequenzanalyse nach Bross, Zwei-Weg-Rangvarianzanalyse nach Friedman und Spearman-Rangkorrelation). Folgende Literatur wurde bei der statistischen Bearbeitung der Daten zu Hilfe genommen: Renn (1975), Sachs (1992), Siegel (1985), Vry (1996).

Die Frequenz einer Ameisenstraße spielt eine wichtige Rolle im Rahmen der Versuchsplanung. Einerseits sollte die Straße nicht zu stark belaufen sein, damit schwache Pheromoneffekte einer Testspur nicht von einer zu großen Spurkonzentration der Stammspur überdeckt werden. Andererseits steigt natürlich der Meßfehler bei sehr geringen Lauffrequenzen erheblich an. Ein guter Kompromiß ließ sich bei Frequenzen zwischen 20 und 80 Tieren pro Minute finden.

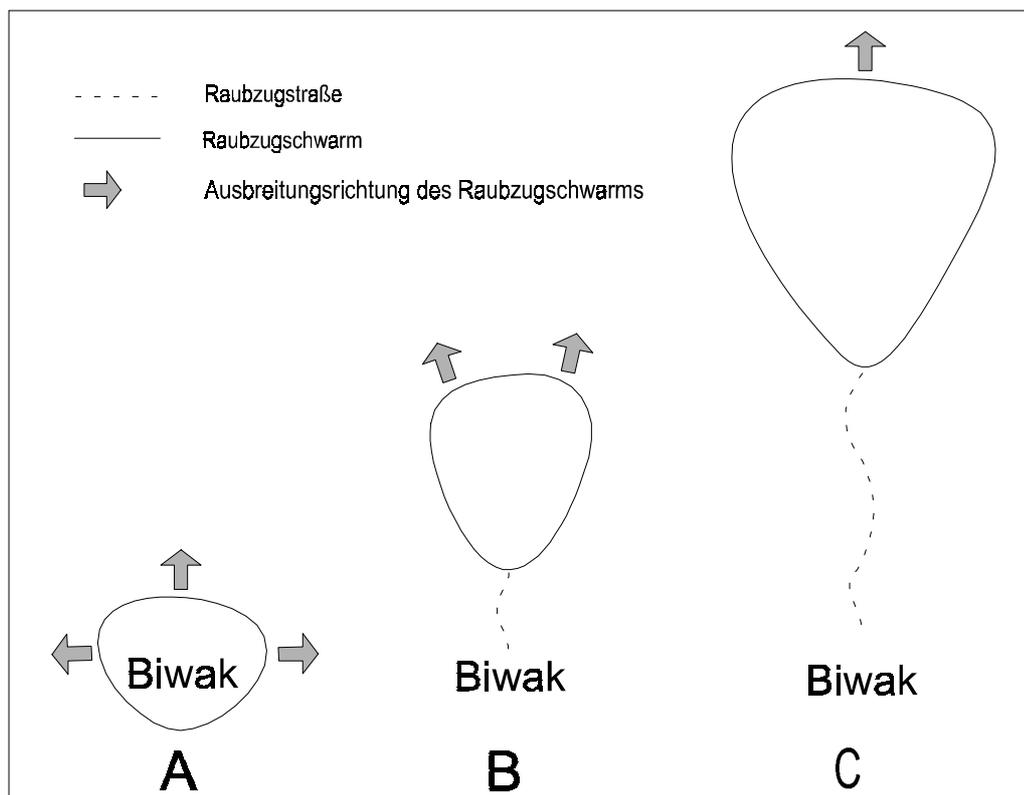
Ein weiteres Problem liegt in der außergewöhnlichen Dynamik der Versuchstiere. Eine Spur änderte zum einen ihre Frequenz kurzfristig sehr stark, was bei Zählungen in Minutenintervallen zu einer Streuung (durchschnittlich  $\pm 20\%$ ,  $n = 8$ ) führte, zum anderen konnte sich aber auch die Gesamtaktivität längerfristig verändern, was einen Einfluß auf länger andauernde Versuchsreihen ausübt. Versuchsreihen dauerten oft mehrere Stunden. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß sich die Aktivität der Versuchstiere in dieser Zeit ändert. Beiden Problemen läßt sich durch wiederholte Zählungen entgegenwirken. Bei kurzen Versuchsreihen ist der Fehler durch Streuung größer als die Änderung der Aktivität. Hier kann einfach gemittelt werden. Bei langen Versuchsreihen wurde wiederholt der Mittelwert gebildet, um der Streuung gerecht zu werden. Bei sich ändernden Mittelwerten wurde deren Median über den gesamten Zeitraum gebildet, um eine Vergleichbarkeit aller Ergebnisse mit möglichst geringem Fehler zu ermöglichen.

## 3 Ergebnisse

### 3.1 *Leptogenys distinguenda*

#### 3.1.1 Kurzbeschreibung der Ethologie

- **Aktivität:** *Leptogenys distinguenda* war ausschließlich nachtaktiv. Die Aktivität war mit der Dunkelheit gekoppelt. Bei der Haltung in abgedunkelten Räumen konnte auch tagsüber eine Außenaktivität beobachtet werden. Außerdem konnte die Aktivität im Labor bei entsprechender Zeitschaltung der Beleuchtung genau umgepolt werden.
- **Raubzugverhalten und Beutespektrum:** Bei anbrechender Dunkelheit begannen die Tiere aus dem Nest herauszuströmen und bildeten einen schnell wachsenden Schwarm im direkten Umfeld des Biwaks (Abb. 5 A). Einzelne Arbeiterinnen entfernten sich nur wenig von der Masse (wenige cm bis max. 30 cm,  $n > 100$ ) und kehrten nach der Erkundung neuen Terrains bald zum Schwarm zurück.



**Abb. 5:** Schematische Darstellung der Entwicklung eines Raubzugs; genaue Beschreibung im Text.

Der Initialschwarm breitete sich vorzugsweise in die Laufrichtung der aus dem Nest strömenden Arbeiterinnen aus. In diesem Stadium waren deutliche Rekrutierungsläufe

ausgehend von der Schwarmfront zu beobachten, die Arbeiterinnen in großer Zahl nachzogen. Dadurch erhielt die Bewegung der Masse nach und nach eine distinkte Richtung (Abb. 5 B). Der sich entfernende Schwarm blieb immer über eine kolonnenförmige Raubzugstraße mit dem Biwak in Verbindung (Abb. 5 C). Über diese Straße wurde zum einen zerkleinerte Beute ins Nest eingetragen und zum anderen strömten in entgegengesetzter Richtung ständig neue Arbeiterinnen nach vorn.

Im Raubzugschwarm reagierten die Ameisen sehr erregt auf jede Bewegung in ihrem Umfeld. Bei Erschütterungen in der Laubstreu sowie beim Zusammentreffen mit Beutetieren schnellten die beteiligten Arbeiterinnen in die entsprechende Richtung. Unter diesen Umständen konnten sich einzelne, stark erregte Tiere verhältnismäßig weit von der Masse entfernen (Median 45 cm, Spannweite 15-90 cm, n = 28).

Das Substrat wurde von den Arbeiterinnen im Schwarm gründlich abgesucht und prinzipiell wurde jedes aufgespürte Tier attackiert, sofern es keine Vermeidungsstrategien oder Schutzmechanismen besaß. Tiere, die sich schnell in Sicherheit bringen konnten oder solche, die über einen mechanischen oder chemischen Schutzmechanismus verfügten, wurden nicht erbeutet. Alle anderen wurden festgehalten, durch Stiche paralyisiert<sup>7</sup>, an Ort und Stelle zerkleinert und dann portionsweise eingetragen. Das für gruppenjagende Ameisen wichtige Verhalten der Beuterekrutierung und Beuteüberwältigung wird in Abschnitt 3.1.2.4 detaillierter behandelt. Unmittelbar nachdem das Opfer lahmgelegt worden war, trugen Arbeiterinnen loses Material aus der Streu herbei und deckten die Beute damit komplett ab. Die Zerkleinerung dauerte je nach Größe der Beute wenige Minuten bis drei Stunden (bei einem Frosch). Es wurden Ketten aus ineinander verbissenen Arbeiterinnen gebildet, die von allen Seiten an der Beute zogen. Zusätzlich wurde die Beute von Arbeiterinnen direkt mit den Mandibeln zerschnitten.

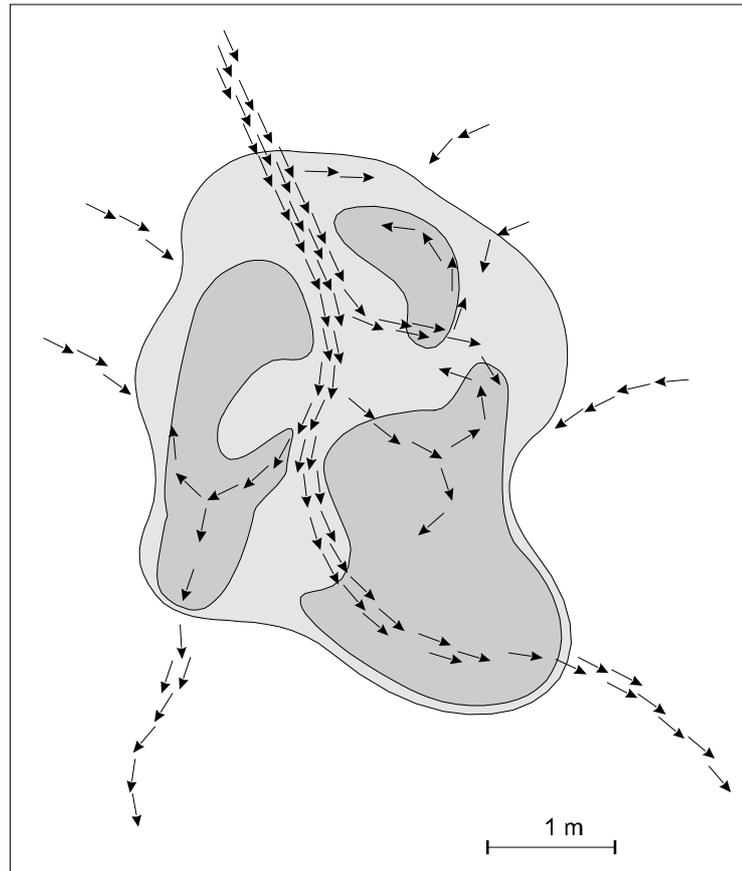
Ein charakteristischer Raubzugschwarm wurde im Freiland skizziert. In Abb. 6 ist dieser schematisch dargestellt. Eine zwei bis drei Ameisen breite Straße durchzog den gesamten Schwarm in Verlängerung der zuführenden Raubzugstraße bis zu seiner Front. Von dieser Straße zweigten weniger stark belaufene Straßen seitlich ab. Zwischen dem unregelmäßigen Netz aus Straßen waren über weite Bereiche Arbeiterinnen verteilt, die sich nicht in eine einheitliche Richtung bewegten. Mit suchender Fühlerbewegung bewegten sie sich langsam durch die Laubstreu. Die Dichte dieser Arbeiterinnen war in der Mitte und an der Front am größten, aber es gab auch freie Flächen mitten im Schwarm. Die Grenze des Raubzugschwarms war aufgrund der Masse an Tieren eindeutig auszumachen. An der Front gab es vereinzelt bis zu 2 m lange, kolonnenförmige Vorstöße. Im Zentrum des Schwarms führten solche Vorstöße auf der Vegetation in die Vertikale. An der Basis kehrten Ameisen von vorherigen Kolonnenvorstößen kommend zum Schwarm zurück.

*L. distinguenda* Kolonien führten pro Nacht 1-4 Raubzüge durch (Median = 2; n = 22), die eine Länge von 5 bis max. 73,5 m (Luftlinie) erreichen konnten (Median 24,5; n = 22). In 73 % der Fälle verliefen die Raubzüge verhältnismäßig geradlinig ( $\pm 30^\circ$  seitlicher Abweichung),

---

<sup>7</sup> Paralyse wurde bei *L. chinensis* nachgewiesen (Maschwitz et al. 1979).

während bei 23% Abweichungen von 30°-180° von der anfänglich eingeschlagenen Richtung auftraten. Einer der 22 ausgewerteten, natürlichen Raubzüge mit 17,5 m Länge verlief kreisförmig, so daß der Schwarm schließlich wieder das Nest erreichte. Die Größe der Raubzugschwärme variierte sowohl bei derselben Kolonie als auch in noch größerem Maße bei verschiedenen Kolonien. Bei 9 verschiedenen Freilandkolonien reichten die Flächen der Schwärme von 4-30 m<sup>2</sup> (Median 11 m<sup>2</sup>, n = 9). Die Vorstoßgeschwindigkeit lag im Median bei 6,3 m/h (Spannweite 5,0-8,6 m/h, n = 8).



**Abb. 6:** Schematische Darstellung eines Raubzugschwarms von *L. distinguenda*. Pfeile geben die Bewegungsrichtung auf den Hauptstraßen wieder, grau getönte Flächen sind Bereiche, in denen sich Arbeiterinnen verteilt haben, ohne daß eine einheitliche Richtung der Fortbewegung erkennbar ist. Je dunkler die Tönung, desto dichter der Schwarm.

- **Nist- und Umzugverhalten:** *L. distinguenda* bildete temporäre Nester in natürlichen Höhlungen. Diese lagen meist in Erdhöhlen unter Wurzeln oder Steinen und konnten einen Teil der lockeren Laubstreu einschließen (n > 50). Die Tiere paßten meist durch Grabtätigkeit die Nestbeschaffenheit in geringem Maße ihren Bedürfnissen an. Seltener befand sich das Biwak ausschließlich oberflächlich in der Laubstreu (n = 6). Eine genaue Beschreibung der Neststruktur ist in Abschnitt 3.1.6.1 zu finden. Umzüge entstanden in allen beobachteten Fällen aus Raubzügen (n > 40). Die Entstehung eines Umzuges wird im folgenden exemplarisch durch eine Beobachtung geschildert. Bei einem Raubzug von 15 m Länge

wurde beobachtet, daß an der Basis des Schwarms, in 12 m Entfernung vom Nest, auffällig viele Arbeiterinnen in eine Höhlung unter einem umgestürzten Baum ein- und ausliefen. Zu diesem Zeitpunkt wurde bereits Beute in diese Höhlung eingetragen und dort auch verzehrt. Im Laufe von 40 min nahm der Rücktransport von Beute zum Nest stark ab. Während am Anfang der Beobachtung im Median 24 Beutestücke pro min zurück zum Nest und 5 in die Höhlung getragen wurden, waren es nach 40 min nur noch 1 zum Nest und 18,5 in die Höhlung (jeweils  $n = 10$ , abwechselnd gezählt). Zu diesem Zeitpunkt verließen einzelne Arbeiterinnen, die Puppen in den Mandibeln trugen ( $n = 17$ ), das Nest in Richtung Raubzug, kehrten aber nach 10-70 cm wieder um. 60 min nach Beginn der Beobachtung startete eine geschlossene Umzugskolonie vom alten Nest zur Höhle unter dem umgestürzten Baum.

Die Häufigkeit von Umzügen war von Kolonie zu Kolonie sehr unterschiedlich. Zwei im Freiland über längere Zeit beobachtete Kolonien wechselten ihr Nest im Median alle 2 Tage (Beobachtungszeitraum 15 bzw. 23 Tage), eine Kolonie alle 4 Tage (Beobachtungszeitraum 16 Tage) und eine Kolonie nur alle 7 Tage (Beobachtungszeitraum 26 Tage). Bei allen Beobachtungen wurden Mehrfachumzüge in einer Nacht als ein Nestwechsel gewertet. Oft fanden Umzüge nämlich in Etappen statt. Der komplette Umzug einer gesamten Kolonie dauerte immer mehrere Stunden (Median 210 min, Spannweite 140-280 min,  $n = 14$ ). In dieser Zeit war meist schon ein neuer Raubzug von dem Nest aus, welches gerade bezogen wurde, im Vormarsch. Nicht selten kam es dann zu Folgeumzügen über diese Raubzugstraße, die entweder noch während der alte Umzug lief oder auch danach gestartet wurden ( $n = 5$ , von 18 komplett beobachteten Umzugsverläufen).

Die zurückgelegten Entfernungen bei Umzügen waren ebenfalls sehr unterschiedlich. In einer Etappe wurden 6-29 m zurückgelegt (Median 15,5 m,  $n = 23$ ), während die maximale Umzugsstrecke in einer Nacht, bestehend aus drei Etappen, 60,5 m betrug.

Im Labor zogen die Kolonien freiwillig in angebotene Nester. Dabei zeigte sich, daß diese je nach Aufbau unterschiedlich gut akzeptiert wurden. Die Nester mußten von der Fläche her geräumig aber flach (2-8 cm) sein und eine innere Struktur aus Ästen und/oder Laubstreu enthalten (mehrere Stockwerke waren auch möglich). Sie mußten innen dunkel, feucht und kühl sein (im Falle von Lichteinfall oder Erhitzen durch Sonneneinstrahlung verließen die Tiere ihre Nester). Waren die Bedingungen erfüllt, so bezogen die Laborkolonien derartige Nistplätze unabhängig von einer Fütterung. Waren nicht alle Bedingungen erfüllt, so wurden die Nistgelegenheiten nicht als solche anerkannt und selbst unter äußerem Druck erfolgten keine geordneten Umzüge. Durch heftige, mechanische Störungen oder Zugabe von Wasser konnten die Kolonien lediglich zum fluchtartigen Verlassen ihres Nests gezwungen werden, nicht aber zum Einzug in künstliche, nicht akzeptierte Nistgelegenheiten ( $n = 7$ ). Zweimal verweilten komplette Kolonien unter solchen Bedingungen bis zum Tagesanbruch im Freien.

### 3.1.2 Experimentelle Untersuchungen zum Raubzugverhalten

#### 3.1.2.1 Natürliche Rekrutierungsspuren

Mit diesen Versuchen sollte die Kommunikation bei der Beutefindung und -überwältigung untersucht werden. Dazu wurde im Labor von einer Holzbrücke, auf der eine Raubzugstraße verlief (20 Tiere pro min;  $n = 6$ ), im 90°-Winkel abweigend eine zweite Brücke angelegt. 10 min lang wurde beobachtet, ob Ameisen von der Stammspur auf die neue Brücke abzweigten. Dann wurde an der Raubzugstraße mit einer Pinzette Beute präsentiert (frisch getötete Feldheuschrecke). Nachdem sich drei bis fünf Tiere darin festgebissen hatten, wurden sie, einen Fluchtvorgang imitierend, mit dem Beuteobjekt dicht über den Untergrund gezogen, so daß sie auf einer zweiten Brücke eine ca. 1m lange Spur hinterlassen konnten. In den ersten 20 s und den darauffolgenden 40 s wurden die Spurläufe auf der Abzweigung gezählt. Versuche wurden nur dann gewertet, wenn von den Ameisen innerhalb dieser Zeit nicht nachrekrutiert wurde. Für jeden Versuch wurde ein neues Holzbrett verwendet. Die Ergebnisse sind in Tab. 2 aufgeführt.

**Tab. 2:** Führwirkung natürlicher Rekrutierungsspuren, die von einer Stammspur abzweigen, in verschiedenen Zeitintervallen (jeweils  $n = 6$ ).

durchschnittl. Läufe auf Stammspur [1/min]	20
durchschnittl. Spurläufe auf Abzweigung innerhalb 60 s (20+40 s)	14,66
durchschnittl. Spurläufe auf Abzweigung in den ersten 20 s	10,66
durchschnittl. Spurläufe auf Abzweigung in den darauffolgenden 40 s	4
Ablenkung in den ersten 20 s [%]	160
Ablenkung in den darauffolgenden 40 s [%]	30
Ablenkung (20 s) [%] / Ablenkung (40 s) [%]	5,33

Auf unbespurte Holzbrücken zweigten in den beobachteten 10 min keine Ameisen ab. Die experimentell erzeugten Rekrutierungsspuren lösten bei den Ameisen auf der Stammspur eine deutliche Erregung aus. Arbeiterinnen beschleunigten ihren Lauf und folgten der Abzweigung. Dabei zweigten in den ersten 20 s signifikant mehr Ameisen auf die Rekrutierungsspur ab als in den darauffolgenden 40 s / 2 ( $p = 1,91 \times 10^{-3}$ , Mann-Whitney U-Test, einseitig). Die prozentuale Ablenkung von der Stammspur lag im ersten Intervall bei 160% und im zweiten bei 30%<sup>8</sup>. Damit war die Rekrutierwirkung in den ersten 20 s 5,33 mal stärker als in den darauffolgenden 40 s. Neben der Führwirkung nahm auch die Erregung innerhalb einer Minute sichtbar ab.

<sup>8</sup> Werte von über 100% konnten entstehen, da sich die Tiere bei der Rekrutierung schneller fortbewegten als unter Normalbedingungen.

### 3.1.2.2 Rekrutierung einzelner Arbeiterinnen

Im Labor wurde die Frequenz einer Raubzugstraße gemessen. Dann wurde einzelnen Ameisen aus der Straße mit einer Pinzette ein Beuteobjekt (frisch getötete Laubheuschrecke) angeboten. Nachdem eine Arbeiterin attackiert hatte, wurde diese mit der Beute entnommen und an anderer Stelle in ca. 10 cm Entfernung zur Raubzugstraße abgesetzt. Nachdem die Arbeiterin zurück zur Raubzugspur gefunden hatte, wurde die Beute entfernt und eine Minute lang gezählt wie viele Ameisen an dieser Stelle von der Raubzugspur abzweigten. Mit dieser Methode konnte die Wirkung einer einzelnen, auf eine Raubzugspur rekrutierenden Arbeiterin untersucht werden. Die Ergebnisse sind in Tab. 3 dargestellt.

**Tab. 3:** Rekrutierung einzelner Arbeiterinnen auf eine Stammspur bei *L. distinguenda*.

Läufe auf der Stammspur	28	31	26	35	34	45
abzweigende Läufe	19	15	14	17	18	31
abzweigende Läufe in %	67,9	48,4	53,9	48,6	52,9	68,9

Die durchschnittliche Abzweigung lag bei 56,8 %. Einzelne Arbeiterinnen waren demnach in der Lage von einer Stammspur über die Hälfte der innerhalb einer min passierenden Ameisen zu rekrutieren. Nach den Ergebnissen des vorhergehenden Abschnitts ist die Wirkung der Rekrutierung dabei in den ersten Sekunden deutlich größer als der Durchschnittswert, während sie schon nach 20 Sekunden erheblich abnimmt. Diese Versuche zeigen, daß die Signale einzelner Arbeiterinnen eine beachtliche, wenn auch kurzfristige Wirkung auf die Menge ausüben können.

### 3.1.2.3 Räumliche Entwicklung von Raubzügen

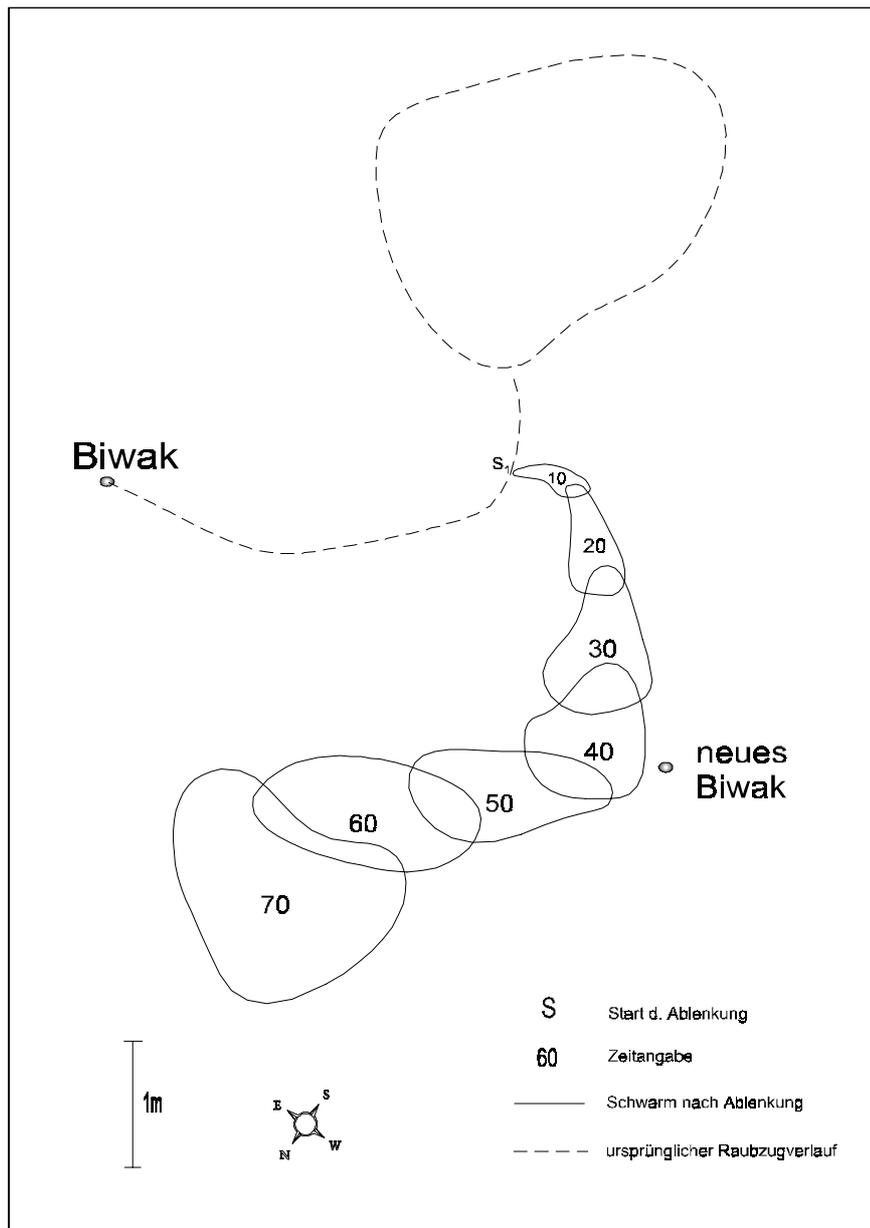
Bei diesen Versuchen handelt es sich im Prinzip wie im vorherigen Abschnitt um Abzweigungsexperimente mit natürlichen Spuren an Raubzügen. Die Versuche wurden aber im Freiland durchgeführt und es wurden besonders große Beutestücke angeboten (rohes Rindfleisch, Durchmesser ca. 4 cm), um starke Rekrutierungen auszulösen. Ziel der Versuchsreihe war es, möglichst viele Rekrutierungen aus einer experimentell festgesetzten Richtung auszulösen, um die Wirkung auf den gesamten Raubzugswarm zu untersuchen. Das mit Hilfe der Schnur bewegte Rindfleisch sollte ein großes Beuteobjekt oder ein reiches Beutevorkommen simulieren. Die Gesamtdistanz der Ablenkung war willkürlich, d.h. die Versuche wurden nach eigenem Ermessen beendet, wenn die angestrebte Distanz erreicht war. Die Verschiebungsrichtung wurde bewußt verschieden von der Vorstoßrichtung des Suchschwarms gewählt. Dazu wurde die natürliche Schwarmentwicklung vor Beginn des Experiments 30-90 min lang verfolgt. Die jeweiligen Verläufe des ursprünglichen Raubzugs sowie des abgelenkten wurden kartiert.

Die Lage des Biwaks wurde am folgenden Tag ebenfalls aufgenommen, sofern eine Umzug erfolgt war<sup>9</sup>. Der Verlauf der Versuche ist von Abb. 7 bis Abb. 15 dargestellt. Unter den ausgeschwärmten Ameisen wurden folgende Bereiche unterteilt:

- **ursprünglicher Raubzug:** Gesamter Bereich von Raubzugstraße und Suchschwarm zu Beginn des Versuchs und im weiteren Verlauf, wenn kein Rückzug einsetzte.
- **Schwarm nach Ablenkung:** Schwarmbereich, bestehend aus den Ameisen, die jeweils einer Verschiebung des Fleisches gefolgt waren.
- **neuer Raubzug:** Bereich, der von dem Suchschwarm und der Raubzugstraße eingenommen wurde, wenn ein neuer Raubzug begonnen wurde. Der ursprüngliche Raubzug konnte dabei bestehen bleiben oder komplett abgebrochen werden.

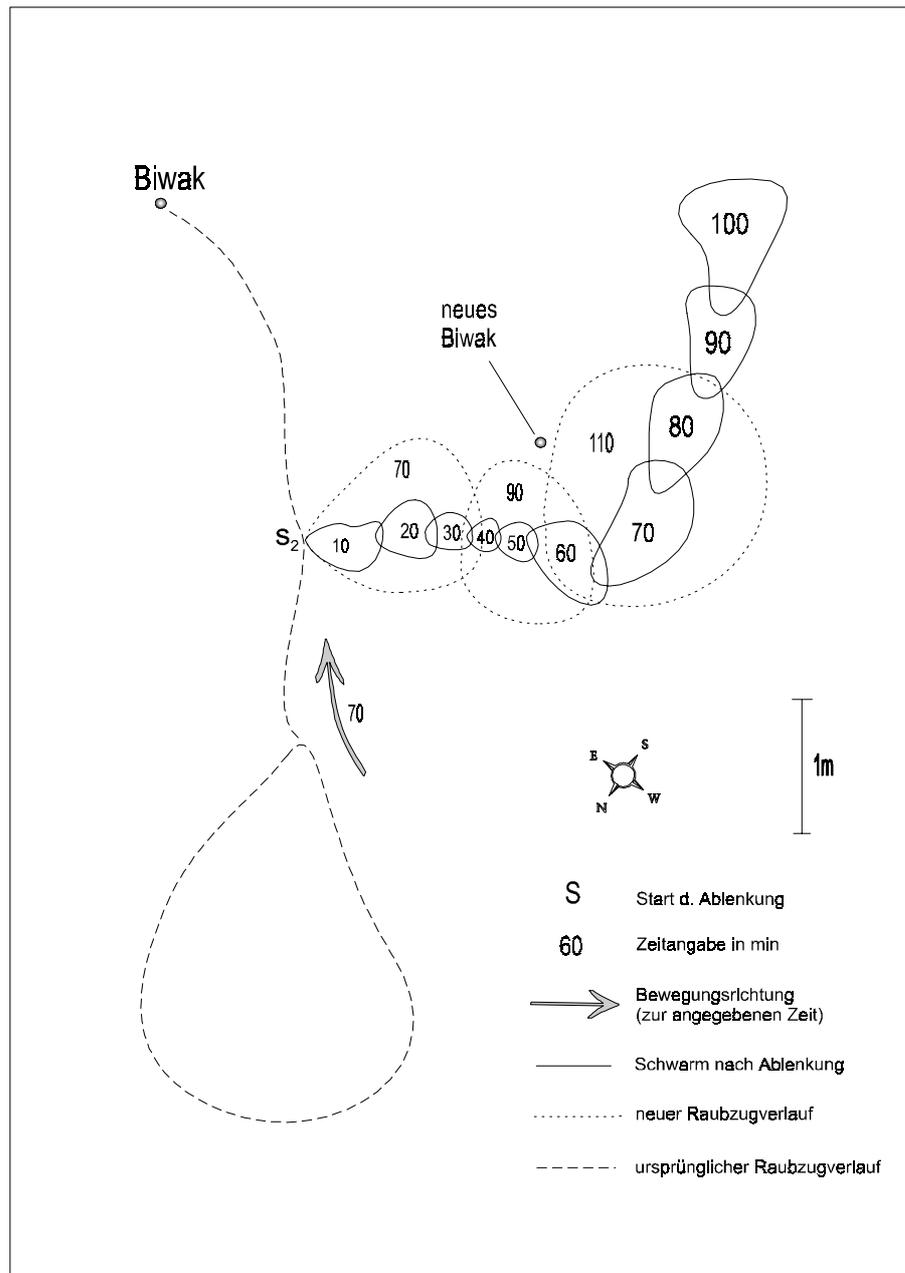
---

<sup>9</sup> Die dazugehörigen Ergebnisse werden in Abschnitt 3.1.3.1 „Wahl des Nistplatzes“ behandelt.



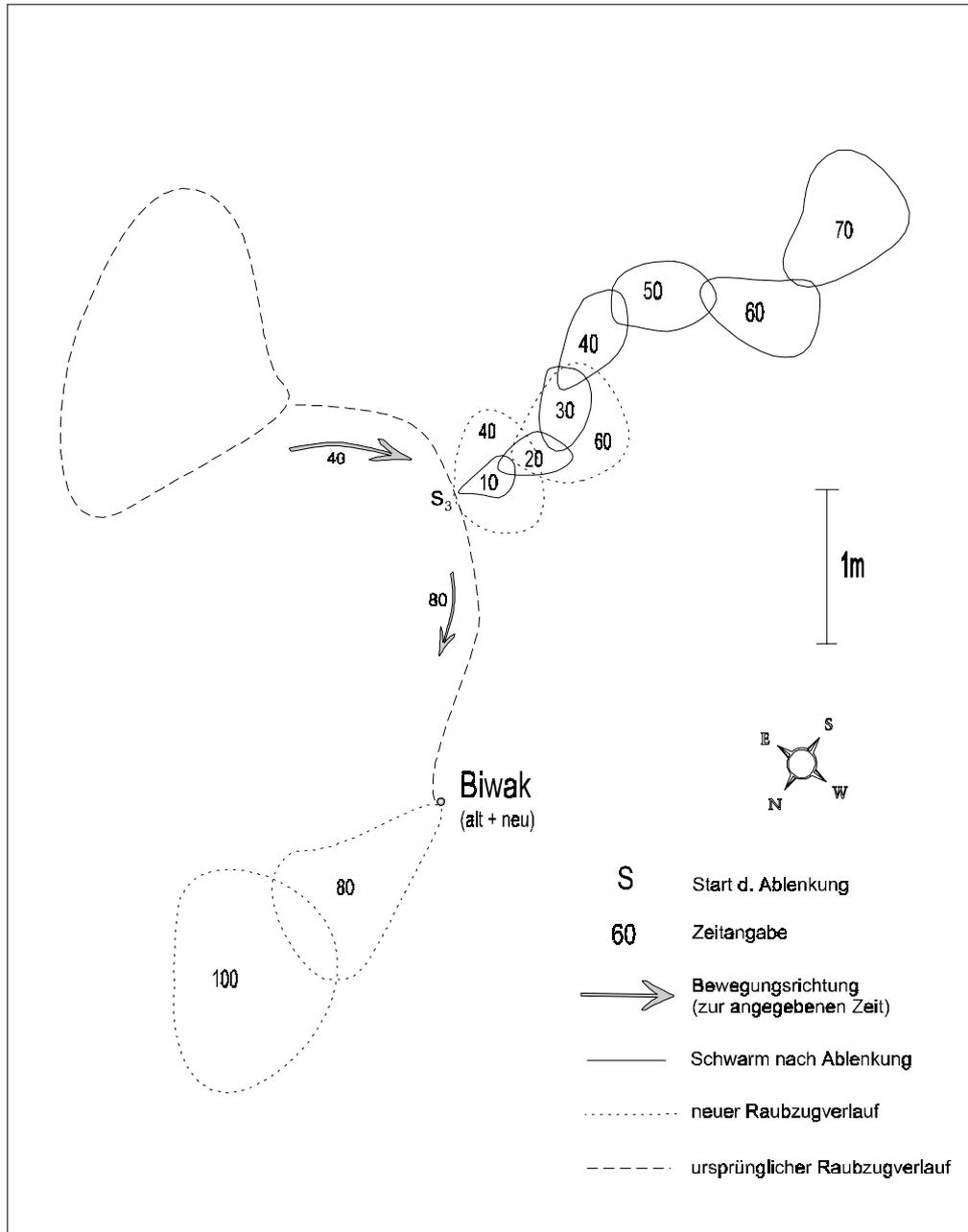
**Abb. 7:** Ablenkversuch 1: Das Fleisch wurde an einer Raubzugstraße angeboten (Startpunkt  $S_1$ ) und jeweils nach 10 min verschoben.

Nach jeder einzelnen Verschiebung wurden aufs neue heftige Rekrutierungsläufe ausgelöst und mehr Tiere strömten herbei. Es entwickelte sich ein zweiter Raubzug in entgegengesetzte Richtung zum ursprünglichen. Die Ablenkung wurde über ca. 5 m durchgeführt. Der ursprüngliche Raubzug blieb bestehen. Ein neues Biwak wurde in derselben Nacht im Bereich des induzierten Raubzugs angelegt.



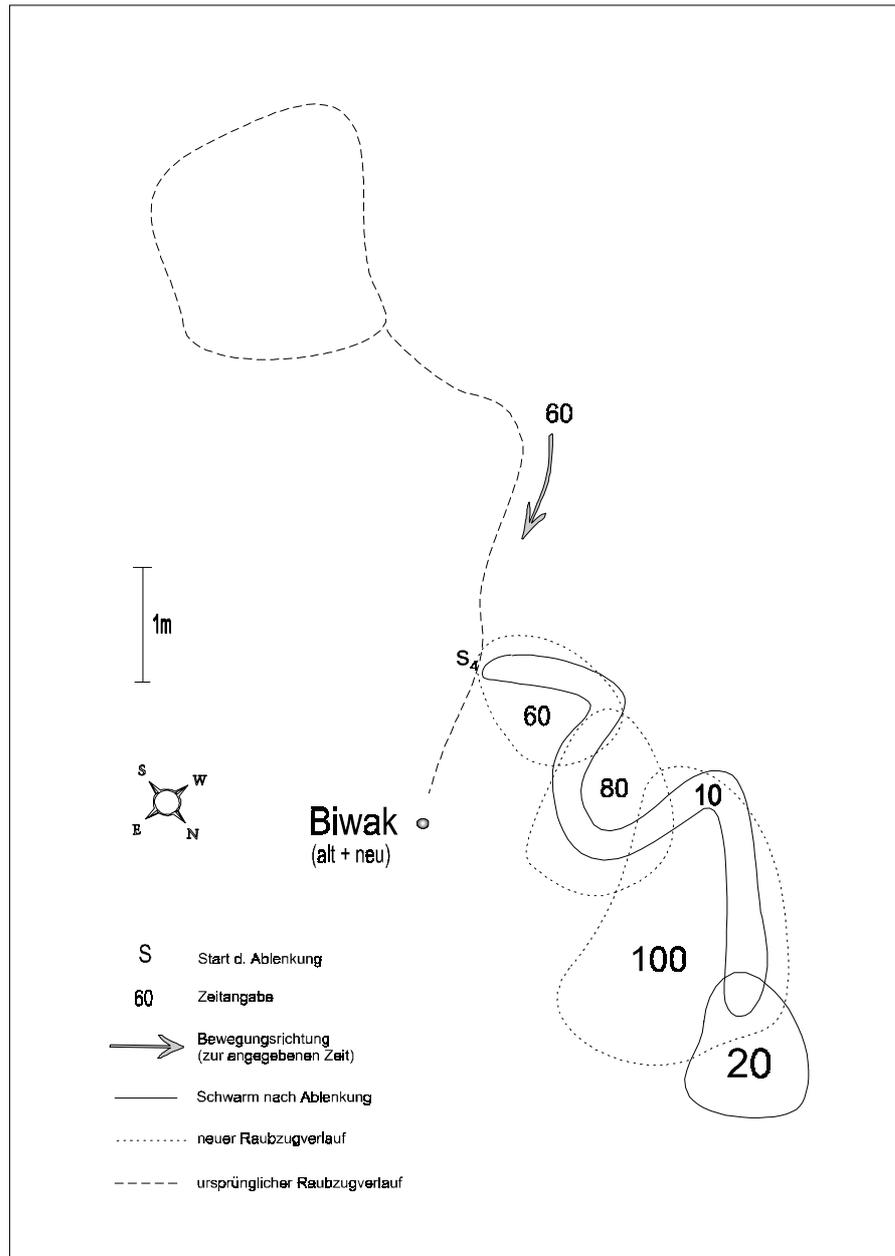
**Abb. 8:** Ablenkversuch 2: Das Fleisch wurde an einer Raubzugstraße präsentiert (Startpunkt  $S_2$ ) und eine Verschiebung erfolgte alle 10 min über eine Gesamtstrecke von ca. 5,5 m.

Nach 70 min setzte eine Rückbewegung vom ursprünglichen Raubzug ein. In Richtung der Ablenkstrecke entwickelte sich ein neuer Raubzug. Am folgenden Tag lag das neue Biwak im Bereich des induzierten Raubzuges.



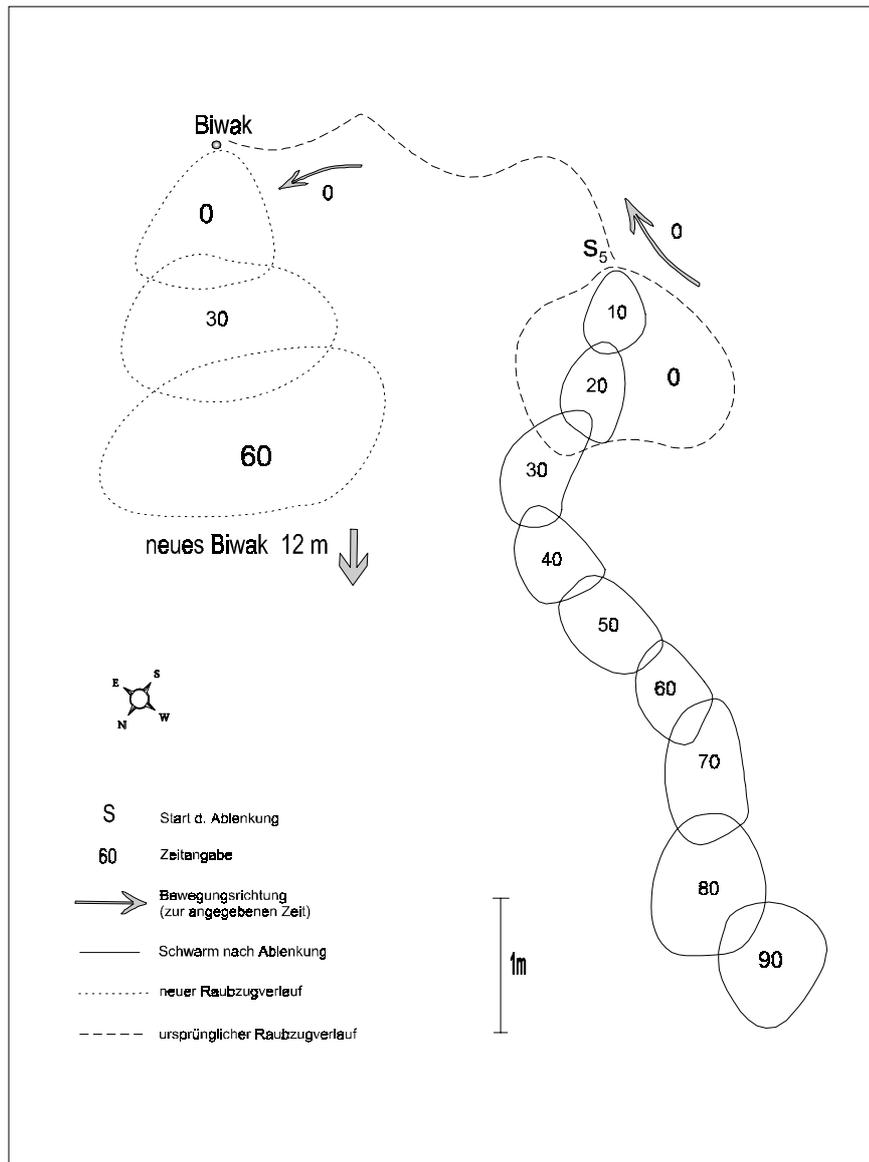
**Abb. 9:** Ablenkversuch 3: Die Tiere wurden ausgehend von einer Raubzugstraße (Startpunkt S<sub>3</sub>) in 10 min-Intervallen ca. 4,5 m weit von der Straße abgelenkt.

Nach 40 min setzte eine Rückbewegung vom ursprünglichen Raubzug ein. In Richtung der Ablenkung entstand vorübergehend eine neue Raubzugfront. Nach 80 min löste sich diese auf und ein Raubzug etablierte sich ausgehend vom Biwak in eine andere Richtung. Das Biwak wurde beibehalten.



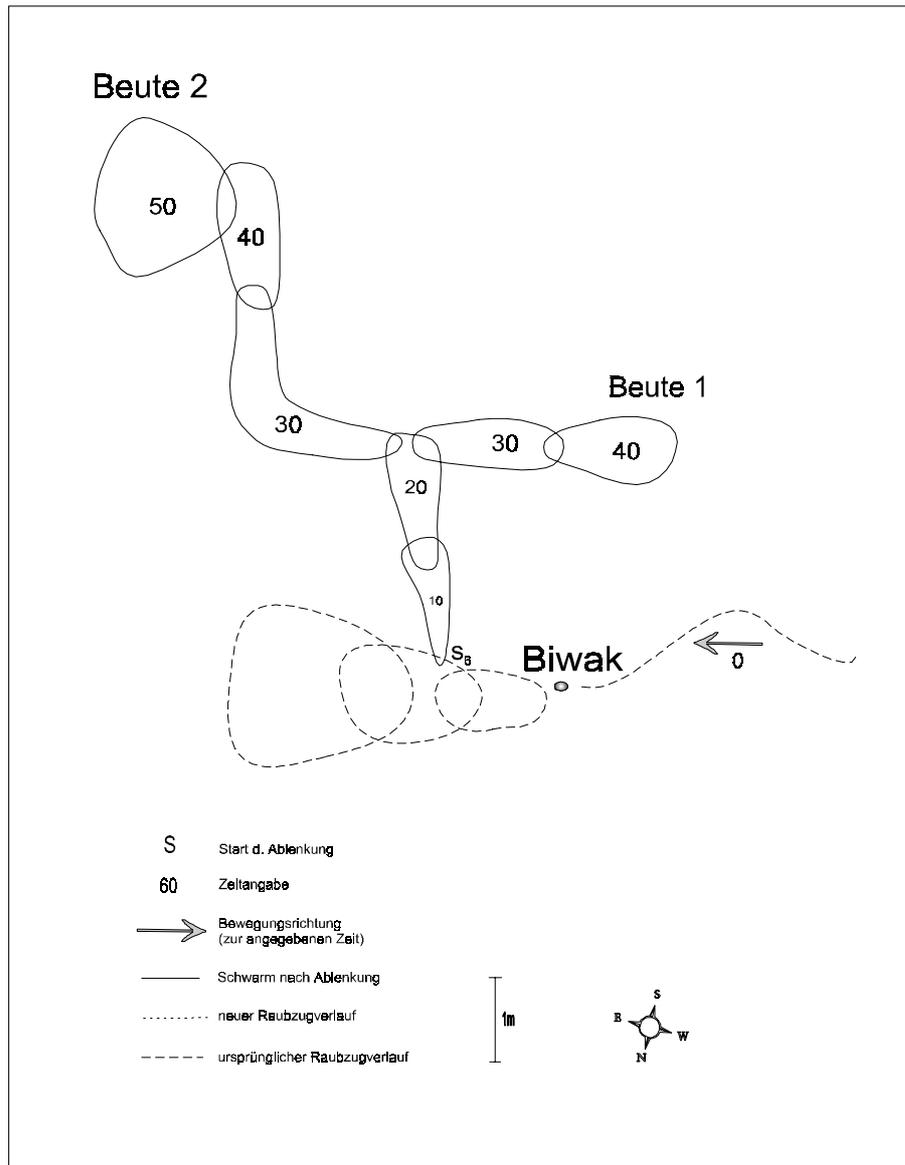
**Abb. 10:** Ablenkversuch 4: Das Fleisch wurde ausgehend von einer Raubzugstraße (Startpunkt S<sub>4</sub>) in kleinen Schritten innerhalb von 10 min über eine Strecke von 4,5 m verschoben.

Die Tieren rekrutierten sehr heftig zurück bis in den ursprünglichen Raubzug. An der Stelle, an der das Fleisch zuletzt abgelegt worden war, bildete sich ein kleiner Suchschwarm. Nach 60 min setzte ein Rückzug vom alten Raubzug ein und ein neuer bildete sich in Richtung der Ablenkung. Ein Umzug erfolgte nicht.



**Abb. 11:** Ablenkversuch 5: Die Beutepräsentation erfolgte in der Rückzugsphase eines Raubzugs an der sich auflösenden Front (Startpunkt  $S_5$ ). Alle 10 min wurde das Fleisch verschoben, über eine Gesamtstrecke von ca. 6 m.

Trotz des kollektiven Abzugs der Tiere aus dem ursprünglichen Raubzug veranlaßten wiederholte Rekrutierungen einen Teil der Arbeiterinnen zur Verfolgung der Beute. Die Ablenkung erfolgte über eine Strecke von ca. 6 m. Ein neuer Raubzug entwickelte sich zur gleichen Zeit ausgehend vom Nest. Das neue Biwak lag am folgenden Tag im Einzugsbereich dieses Raubzugs.



**Abb. 12:** Ablenkversuch 6: Die Ablenkung in Versuch 6 wurde an einem gerade neu entstehendem Raubzug in einem  $90^\circ$ -Winkel angesetzt (Startpunkt  $S_6$ ). Es wurde mit zwei Beutestücken begonnen, die nach einer Strecke von ca. 2,5 m in entgegengesetzte Richtungen verschoben wurden; Beute 1 weitere 3 m und Beute 2 weitere 5 m.

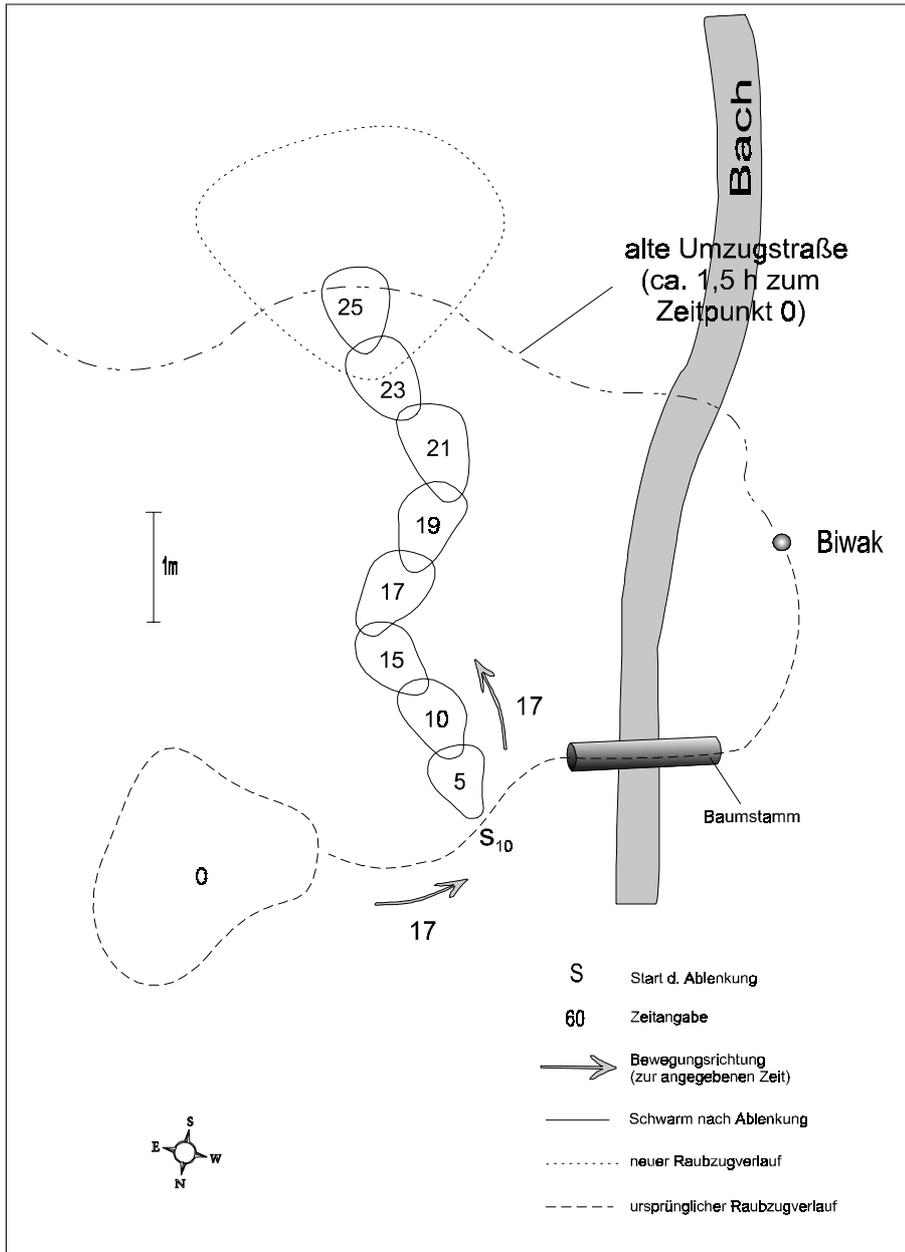
Beide Objekte wurden von den Ameisen verfolgt. Der ursprüngliche Raubzug wurde nicht weitergeführt. In dieser Nacht erfolgte kein Umzug.



Arbeiterinnen bewacht wurde. Nach 40 min betrug die Strecke der Ablenkung ca. 4,5 m. Wenig entfernt wurde ein sich zurückziehender Raubzug einer zweiten Kolonie entdeckt, von dem aus eine zweite Ablenkung gestartet wurde, die der ersten entgegen gerichtet war (Startpunkt S<sub>8</sub> in Abb. 13). Nach einer Ablenkstrecke von ca. 7,5 m bei Kolonie 1 und ca. 2,5 m bei Kolonie 2 stießen die künstlich ausgelösten Raubzüge aneinander. Es kam nur in geringem Maße zu Kämpfen zwischen Arbeiterinnen der verschiedenen Kolonien. Statt dessen kehrten die Tiere aus der vordersten Kontaktzone sehr erregt zu ihrem Schwarm zurück. Bei Kolonie 1 setzte nach 1-2 min ein kollektiver Rückzug ein. Dabei wurde sogar die Beute aufgegeben. Kolonie 2 verblieb hingegen an ihrem Fleischstück. Als dieses jedoch auf den Bereich verschoben wurde, der 2-3 min zuvor von Kolonie 1 eingenommen wurde, zog sich der gesamte Raubzug ebenfalls rasch zurück, und das Fleisch wurde aufgegeben.

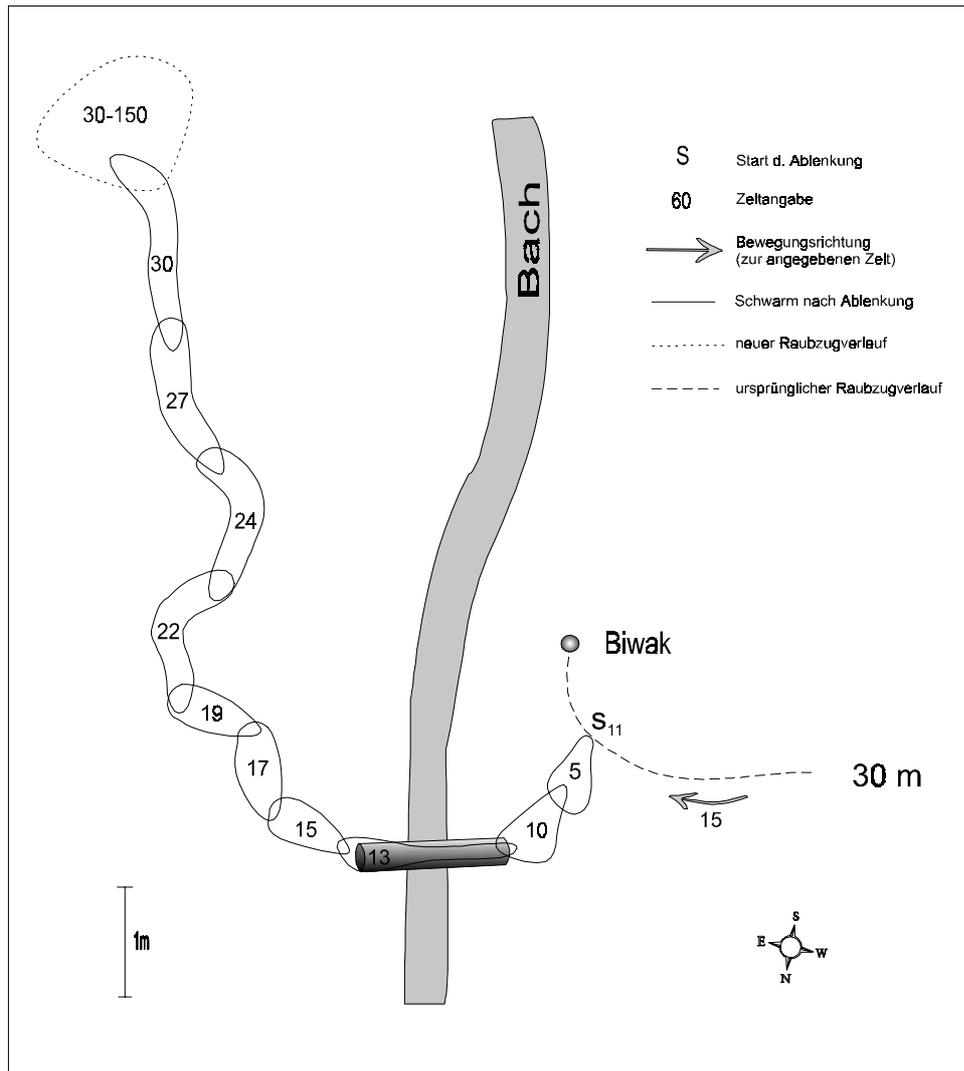
Bei Kolonie 1 entwickelte sich aus dem über die Umzugstraße zurückkehrenden künstlich ausgelösten Raubzug ein neuer Raubzug, ausgehend vom Biwak, in nordwestliche Richtung. Ausgehend von diesem wurde mit den selben Fleischstücken aus den Versuchen 7 und 8 eine weitere Ablenkung über ca. 3,5 m durchgeführt (Startpunkt S<sub>9</sub> in Abb. 13). Dabei wurden die Tiere zurück auf die Seite des Baches gelenkt, von der sie ursprünglich gekommen waren. Der angefangene Raubzug wurde daraufhin auf dieser Seite des Baches fortgesetzt.

Ein weiterer Versuch wurde 1,5 h später durchgeführt (Abb. 14)



**Abb. 14:** Ablenkversuch 10, umfangreiche Erläuterungen im Text.

Der 10. Ablenkversuch wurde ca. 1,5 h nach dem 9. durchgeführt. Ein natürlicher Raubzug hatte sich in der Zwischenzeit in die experimentell gesetzte Richtung entwickelt. Ausgehend von diesem wurde die neue Ablenkung in südöstliche Richtung vorgenommen (Startpunkt S<sub>10</sub>). Sie führte über ca. 5,5 m zurück zu der Stelle, an der 2 h zuvor der Umzug und die Ablenkung Nr. 7 stattgefunden hatten. Nichts deutete darauf hin, daß die Tiere die alten Spuren erkennen würden. Ohne bestimmte Bereiche sichtbar zu bevorzugen oder zu meiden, bildete sich ein gleichmäßiger Suchschwarm von ca. 2 m Durchmesser am Ende der Ablenkstrecke. Die Tiere verblieben an der Beute ohne weitere Ausdehnung der Raubzugaktivitäten.



**Abb. 15:** Ablenkversuch 11: Am auf den 10. Versuch folgenden Tag wurde an derselben Kolonie von einem ca. 30 m langen Raubzug in westliche Richtung unmittelbar am Biwak die Ablenkung gestartet (Startpunkt S<sub>11</sub>). Sie führte ca. 9,5 m weit über dieselbe Strecke wie beim 9. und 10. Versuch.

Die Tiere folgten über die gesamte Ablenkstrecke (9,5 m) und verweilten ca. 2 h lang an der angebotenen Beute, bevor sie sich zurückzogen. Ein neues Biwak befand sich am folgenden Tag 17 m in süd-südwestlicher Richtung vom alten Nest entfernt.

### Zusammenfassung

In allen Versuchen wurde die räumliche Entwicklung der Raubzüge in erheblichem Maße durch das Anbieten großer Nahrungsmengen beeinflusst. Die Beute wurde von den Ameisen attackiert und auch bei beliebiger Verschiebung weiterverfolgt. Nach jeder Verschiebung wurden wiederholt heftige Rekrutierungen ausgehend von der angebotenen Beute ausgelöst. Als Resultat entwickelten sich entweder neue Raubzugschwärme parallel zu den existierenden ( $n = 2$ ), oder vorhergehende Raubzüge wurden nicht zu Ende geführt, sondern die gesamte Aktivität

in die experimentell gesetzte Richtung verlagert ( $n = 9$ ). Es konnten beliebige Richtungen gewählt werden, sogar den vorausgegangenen Aktivitäten entgegengesetzt ( $n = 5$ ). Zudem konnte ein Raubzug auf eine Fläche geführt werden, auf der 1,5 h zuvor Umzug- und Raubzugaktivitäten derselben Kolonie stattgefunden hatten (Versuch 10).

### **Trennung eines Raubzugs**

In einem weiteren Versuch wurde ein Teil eines Raubzugs vom Rest abgeschnitten. Der Versuch wurde in gleicher Weise wie die Ablenkversuche an einer Raubzugstraße durchgeführt. Das Fleisch wurde über eine künstliche Holzbrücke auf die andere Seite eines Baches geführt. Nachdem sich ein ca. 3 m<sup>2</sup> großer Schwarm jenseits des Baches gebildet hatte, wurde die Brücke entfernt und das Verhalten der Tiere auf beiden Seiten beobachtet.

Auf der ursprünglichen Seite zogen die Ameisen rasch ab, ohne nach dem Anschluß zur unterbrochenen Spur zu suchen. Auf der anderen Seite blieb ein Schwarm bestehen, von dem kolonnenartige Vorstöße ausgingen. Nach 20 min hatte sich der Schwarm in Kolonnen aufgelöst, die parallel zum Bach verliefen. Obwohl es zunächst so ausgesehen hatte, war der Schwarm nicht weiter vorgestoßen. Beim erneuten Anlegen der Brücke wurde heftig rekrutiert und die abgetrennten Tiere kehrten innerhalb von 20 min komplett zum vorherigen Raubzug zurück.

#### **3.1.2.4 Beuteüberwältigung und Beuterekrutierung**

Das Verhalten der Untersuchungstiere bei Beutekontakt wurde hunderte von Malen im Freiland und im Labor beobachtet. Arbeiterinnen von *L. distinguenda* reagierten äußerst aggressiv auf Beuteobjekte (oder auch auf den Beobachter). Ohne Zögern wurden diese attackiert. Arbeiterinnen verbissen sich mit den Mandibeln in der Beute und stachen mit ihrem Giftstachel. Die Aggressivität war bei sich bewegender Beute deutlich größer, auch wenn die Bewegung künstlich mit einer Pinzette bei eigentlich unbeweglichen Objekten (tote Insekten, rohes Rindfleisch) erzeugt wurde. Innerhalb weniger Sekunden eilten Arbeiterinnen aus der unmittelbaren Umgebung (bis zu 10 cm Entfernung von der Beute) herbei, auch wenn keine Arbeiterin zuvor die Beute zwecks Rekrutierung verlassen hatte. Angreifende Arbeiterinnen verbissen sich nicht nur direkt in der Beute, sondern auch in den schon an der Beute befindlichen Nestgenossinnen, so daß schnell Ketten aus bis zu fünf Tieren entstehen konnten. Auf diese Weise und durch Festklammern am Untergrund wurden selbst große Beuteobjekte immobilisiert, noch bevor die Giftwirkung das Tier lahmgelegt hatte. (Im Labor schafften es die Tiere, eine lebendige Maus festzuhalten.) Rekrutierungsläufe erfolgten verstärkt, sobald sich das Beuteobjekt nicht mehr bewegte. Rekrutierende Tiere konnten anhand ihres Verhaltens sicher von anderen unterschieden werden. Bei der Rekrutierung wurde die Gaster stark ventral gekrümmt und gegen den Untergrund gedrückt. Außerdem steigerten die Tiere ihre Fortbewegungsgeschwindigkeit sichtbar. Arbeiterinnen legten auf einer natürlichen Spur, in der nicht auf Beute rekrutiert wurde, durchschnittlich 0,030 m pro Sekunde zurück ( $n = 20$ ), bei

unmittelbar auf Beute rekrutierenden Tieren waren es 0,059 m pro Sekunde ( $n = 20$ ). Diese Beschleunigung um 100% stellte zusammen mit der gesenkten Gaster ein eindeutig erkennbares Zeichen für rekrutierende Arbeiterinnen dar. Die Geschwindigkeit rekrutierter Arbeiterinnen wurde mit durchschnittlich 0,044 m/s und die Beute eintragender mit 0,032 m/s gemessen (je  $n = 20$ ). Die Rekrutierungsläufe wurden von der Futterquelle aus gestartet und verliefen zickzackförmig um die Beute zirkulierend. Einige Arbeiterinnen rekrutierten aber auch die Straßen zurücklaufend, die zum Nest führten. Solche Rekrutierungsläufe konnten über eine Strecke von bis zu 12 m in Richtung Nest zurück verfolgt werden, sie konnten aber auch vorher abgebrochen werden. Die zickzackförmigen Rekrutierungsläufe führten in Sekundenschnelle Arbeiterinnen im Umkreis von ca. 30 cm zur Beute. Auf den Straßen führten Rekrutierungsläufe zu einer Erhöhung der Frequenz in Richtung zur Beute innerhalb weniger Minuten (vgl. Abschnitt 3.1.2.7). Tiere, die einer einzelnen rekrutierenden Arbeiterin entgegenkamen, beschleunigten ihren Lauf für wenige Sekunden. Dieser Effekt hielt aber für eine Messung nicht lange genug an. Tiere, die in Richtung Nest unterwegs waren und von einer rekrutierenden Arbeiterin überholt wurden, kehrten um und liefen in Richtung Beute. Rekrutierungsläufe ins Innere des Nests führten zu einer erhöhten Auslauffrequenz. Alle diese Effekte führten zu einem verstärkten Zustrom von Arbeiterinnen zur Beute. Insgesamt wurden weit mehr Ameisen herbeirekrutiert als zu der Zerlegung der Beute nötig gewesen wären. So bewegte sich ein „Überschuß“ an Arbeiterinnen an der Futterquelle vorbei und formierte einen neuen Suchschwarm. Dieser Effekt wird im nächsten Abschnitt genauer dargestellt.

### 3.1.2.5 Recruitment Overrun

#### 3.1.2.5.1 Räumlicher Verlauf

Um die räumliche Ausbreitung der Arbeiterinnen beim Recruitment Overrun<sup>10</sup> zu erfassen, wurde mit einer standardisierten Beute (Rindfleisch, Durchmesser ca. 2 cm) an einem Raubzug eine Rekrutierung ausgelöst und in Abständen von je einer Minute wurden die Distanzen gemessen, in denen sich die am weitesten von der Beute entfernten Arbeiterinnen jeweils geradeaus, rechts und links von der Beute, aus Sicht der herbeiführenden Kolonne befanden. Die Ergebnisse sind in Tab. 4 und Tab. 5 zusammengefaßt. Der Recruitment Overrun wurde zusätzlich durch Fotos dokumentiert. Diese wurden zwecks besserer Anschaulichkeit gescannt und per Bildbearbeitung ausgewertet. Dabei wurden Kategorien für die Dichte des Ameisenschwarms gebildet, welche in unterschiedlichen Graustufen hervorgehoben wurden (siehe Abb. 16). Die Versuche wurden an Freilandkolonien, die in der vorherigen Nacht mit frischem Rindfleisch zusätzlich gefüttert worden waren, sowie an nicht gefütterten Kolonien durchgeführt.

---

<sup>10</sup> Zur Begriffsdefinition siehe Kapitel 6

**Tab. 4:** Räumliche Ausbreitung von Arbeiterinnen bei Beutepräsentation an der Raubzugfront einer nicht gefütterten Kolonie (Mediane aus sechs Versuchen).

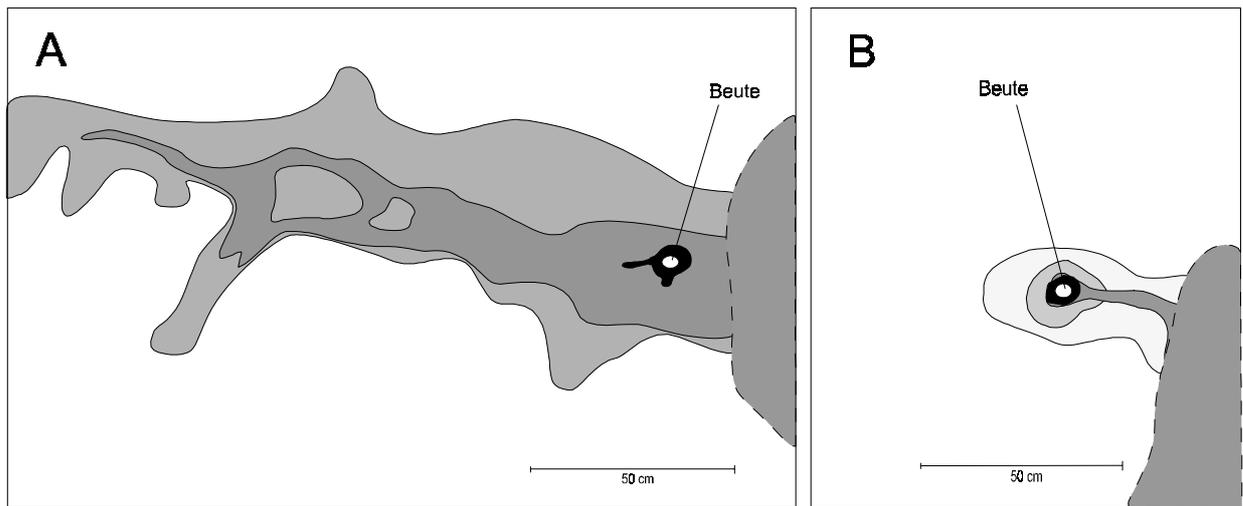
Zeit [min]	1	2	3	4	5
max. Distanz zur Beute [cm]: gerade	100	163	187	200	203
max. Distanz zur Beute [cm]: rechts	10	22	30	30	32
max. Distanz zur Beute [cm]: links	8	17	13	18	18

Die Ameisen reagierten heftig auf die angebotene Beute. Zahlreiche Rekrutierungsläufe, die zurück in den Schwarm führten, wurden beobachtet. Erregt herbeieilende Arbeiterinnen verblieben nur zum Teil an der Beute. Ein großer Teil bewegte sich mit beschleunigtem Lauf an der Beute vorbei. Der räumliche Vorstoß der Arbeiterinnen erfolgte dabei bevorzugt in gerader Richtung. Die zurückgelegten Entfernungen nach 5 min in gerader Richtung unterscheiden sich signifikant von denen zu den Seiten ( $p = 0,014$ , Wilcoxon-Test, einseitig). Die Entfernungen nach 5 min zwischen den beiden Seiten sind nicht signifikant unterschiedlich ( $p = 0,47$ , Wilcoxon-Test, zweiseitig)

**Tab. 5:** Räumliche Ausbreitung von Arbeiterinnen bei Beutepräsentation an der Raubzugfront einer gefütterten Kolonie (Mediane aus sechs Versuchen).

Zeit [min]	1	2	3	4	5
max. Distanz zur Beute [cm]: gerade	8	18	20	18	17
max. Distanz zur Beute [cm]: rechts	8	15	45	10	10
max. Distanz zur Beute [cm]: links	5	8	12	12	15

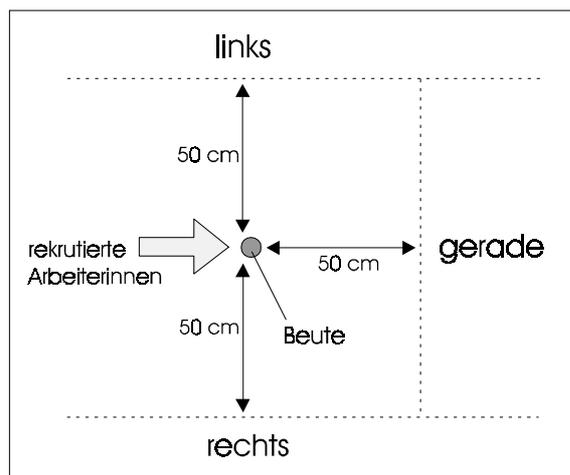
Die Tiere einer gefütterten Kolonie reagierten sichtbar schwächer auf die angebotene Beute. Die anfängliche Erregung klang innerhalb von 1 min ab und nur wenige Arbeiterinnen rekrutierten. Eine ausgedehnte räumliche Ausbreitung ausgehend von der Beute wie bei den Versuchen an einer nicht gefütterten Kolonie fand nicht statt. Die Unterschiede in den maximalen Entfernungen von der Beute nach 5 min sind für alle Richtungen nicht signifikant ( $p = 0,42$ ; Zwei-Weg-Rangvarianzanalyse nach Friedman)



**Abb. 16:** Schematisierte Darstellung des Recruitment Overruns (RO) ca. 4 min nach Beutekontakt. Die grauen Abstufungen spiegeln Unterschiede in der Dichte der Ameisenschwärme wider. Die Grenze des Raubzugschwarms ist an der rechten Seite durch eine gestrichelte Linie gekennzeichnet. **A:** Eine nicht gefütterte Kolonie zeigte einen starken RO. **B:** Bei einer gefütterten Kolonie fand kein RO statt.

### 3.1.2.5.2 Quantitativer Verlauf

Eine standardisierte Beute (Stück Rindfleisch, ca. 2 cm Durchmesser) wurde an verschiedenen Raubzugzonen präsentiert. Diejenigen Arbeiterinnen des sich bildenden Suchschwarms, die sich jenseits einer 50 cm-Marke rechts, links und geradeaus von der Beute befanden, wurden in Minutenintervallen gezählt (siehe Abb. 17). Die Ergebnisse sind in Tab. 6 bis Tab. 8 dargestellt.



**Abb. 17:** Schematische Darstellung des Zählmodus zum quantitativen Verlauf des Recruitment Overruns. Arbeiterinnen jenseits einer 50 cm Marke rechts, links und geradeaus von der Beute wurden gezählt.

**Tab. 6:** Anzahl von Arbeiterinnen jenseits der 50 cm Marke bei Recruitment Overrun an RZ-Front einer nicht gefütterten Kolonie (Mediane aus acht Versuchen).

Zeit [min]	1	2	3	4	5
Anzahl von Arbeiterinnen: gerade	20	110	175	300	350
Anzahl von Arbeiterinnen: rechts	0	0	0	0	0
Anzahl von Arbeiterinnen: links	0	0	0	0	5

Die Anzahl der Arbeiterinnen, die nach 5 min in gerader Richtung die 50 cm Marke überschritten hatte, war signifikant größer als die an den beiden Seiten ( $p = 0,0059$ ; Wilcoxon-Test, einseitig). Die rechte und linke Seite unterschieden sich jedoch nicht signifikant voneinander ( $p = 0,69$ ; Wilcoxon-Test, zweiseitig)

**Tab. 7:** Anzahl von Arbeiterinnen jenseits der 50 cm Marke bei Recruitment Overrun an RZ-Straße (11 m vom Nest, 3 m vom RZ-Schwarm) bei einer nicht gefütterten Kolonie (Mediane aus sechs Versuchen).

Zeit [min]	1	2	3	4	5
Anzahl von Arbeiterinnen: gerade	220	360	420	480	490
Anzahl von Arbeiterinnen: rechts	70	75	80	95	120
Anzahl von Arbeiterinnen: links	65	70	90	110	140

Auch bei Versuchen an einer Raubzugstraße war die Anzahl der Arbeiterinnen, die sich nach 5 min über 50 cm weit von der Beute entfernt befanden in gerader Richtung signifikant größer als an den beiden Seiten ( $p = 0,014$ ; Wilcoxon-Test, einseitig), aber deutlich geringer als in Versuchen an der Raubzugfront.

**Tab. 8:** Anzahl von Arbeiterinnen jenseits der 50 cm Marke bei Beutepäsentation an der Raubzugstraße einer gefütterten Kolonie (Mediane aus sechs Versuchen).

Zeit [min]	1	2	3	4	5
Anzahl von Arbeiterinnen: gerade	0	0	0	0	0
Anzahl von Arbeiterinnen: rechts	0	0	0	0	0
Anzahl von Arbeiterinnen: links	0	0	0	0	0

Bei Rekrutierungsversuchen an einer gefütterten Kolonie entfernten sich die Ameisen unabhängig von der Richtung nicht über 50 cm weit von der Beute.

### 3.1.2.5.3 Zusammenfassung der Ergebnisse zum Recruitment Overrun

Die Versuche in diesem Abschnitt beschreiben den Verlauf des Recruitment Overrun im Detail. Es wurden weit mehr Arbeiterinnen rekrutiert als an der Beute benötigt wurden. Der Überschuß bildete einen schnellen Suchschwarm in Richtung der ersten Beutekontakte aus. Dieser konnte über 2 m weit in gerader Richtung vorstoßen. Die seitlichen Richtungen wurden deutlich weniger abgesucht.

An einer gefütterten Kolonie war kein Recruitment Overrun zu beobachten. Die Beute wurde zwar angenommen, aber ein Suchschwarm in keiner Richtung ausgebildet.

An einer Raubzugstraße fand ein schwächerer Recruitment Overrun statt. Hier ist zu beachten, daß weit weniger Tiere für eine schnelle Rekrutierung zur Verfügung standen. Erst nach einer von der Entfernung abhängigen Zeitverzögerung konnten Arbeiterinnen aus dem Raubzugschwarm oder aus dem Nest eintreffen. Zusätzlich könnten die Tiere in der Raubzugstraße eine geringere Motivation zur Jagd besessen haben.

### 3.1.2.6 Weitere Formen der Rekrutierung

Rekrutierungsverhalten wurde bei *L. distinguenda* nicht nur bei Beutekontakten beobachtet. Die Tiere waren auch in anderen Situationen in der Lage, durch Kommunikation Nestgenossinnen zu einem Ort, an dem Bedarf bestand, zu führen.

#### 3.1.2.6.1 Raumrekrutierung

Häufig wurde auch ohne vorherigen Beutekontakt Rekrutierungsverhalten bei den Laborkolonien beobachtet. Dieses konnte experimentell ausgelöst werden, indem die Haltungswanne einer Kolonie erst nach Einsetzen der Aktivitätsphase mit einer Brücke zum Auslauf versehen wurde. Die ersten Arbeiterinnen, die das neue Terrain betraten, kehrten bald mit der bei Rekrutierung in typischer Weise gesenkten Gaster um und lösten einen starken Zustrom weiterer Tiere aus. Rekrutierungsläufe konnten so lange beobachtet werden, bis der gesamte freie Raum erschlossen war.

An dem Zulauf zu einer Brücke wurde die Lauffrequenz auf einer Ameisenstraße vor und 5 min nach Anbringen einer Brücke, die zu neuem Terrain führte, über je eine Minute bestimmt. Die Ergebnisse sind in Tab. 9 dargestellt.

**Tab. 9:** Rekrutierung von *L. distinguenda* auf Freiraum; Versuchsbeschreibung im Text.

Frequenz	1	2	3	4	5	6	7	ges.
ohne Brücke	123	114	88	143	117	96	110	791
mit Brücke	320	290	300	290	260	250	270	1980

Die Aktivität an der betrachteten Stelle war nach Anbringen der Brücke höher als vorher ( $p = 8,62 \times 10^{-4}$ ; Mann-Whitney U-Test, einseitig). Es fand ein regelrechter Massenauszug wie zu Beginn eines Raubzugs statt. Aus diesen Befunden und dem gleichzeitigen Auftreten von Rekrutierverhalten kann man schließen, daß eine Massenrekrutierung auf freien Raum stattfand.

### 3.1.2.6.2 Rekrutierung auf Wasser

Wenn Laborkolonien drei bis vier Tage lang trocken gehalten worden waren, konnte nach Anbieten von Wasser (an einer entfernten Stelle) eine Rekrutierung dorthin beobachtet werden.

In einer trockenen Wanne, die über eine Brücke mit der Kolonie verbunden war, wurde eine Wasserlache erstellt. Die in 1 min zulaufenden Ameisen wurden vorher und 5 min nachher gezählt (Tab. 10).

**Tab. 10:** Rekrutierung von *L. distinguenda* auf Wasser; Versuchsbeschreibung im Text.

Frequenz	1	2	3	4	5	6	7	ges.
ohne Wasser	65	54	59	43	48	51	65	385
mit Wasser	88	71	77	93	62	58	67	516

Die Aktivität in Richtung Wasser war signifikant größer als die zur trockenen Wanne ( $p = 0,0063$ ; Mann-Whitney U-Test, einseitig). Um die Pfütze herum bildeten sich Trauben von Ameisen, ähnlich denen an Beuteobjekten, aber ohne Bildung von Ketten.

### 3.1.2.6.3 Rekrutierung zum Schutz des Nests

Bei Störungen unmittelbar am Nestbereich (Aufdecken des Nests oder Benetzen mit Wasser) wurde häufig ein Rückstrom von zuvor ausgeschwärmten Arbeiterinnen beobachtet.

Im Freiland wurden während eines Raubzugs die innerhalb 1 min zum Nest hin und vom Nest weg laufenden Tiere vor und 5 min nach einer Störung am Nest bestimmt. Die Störung bestand aus dem Aufdecken der über dem Nest befindlichen Laubschicht. Die Zählungen wurden im Abstand von 5 min durchgeführt. Tab. 11 gibt die Ergebnisse wieder.

**Tab. 11:** Rekrutierung von *L. distinguenda* zum Schutz des Nests; Versuchsbeschreibung im Text.

Spurfrequenzen		1	2	3	4	5	6	7	ges.
<b>vor Störung</b>	zum Nest	76	33	45	63	51	56	38	362
	vom Nest	19	29	24	17	26	31	22	168
<b>nach Störung</b>	zum Nest	123	111	105	137	145	128	119	868
	vom Nest	3	0	2	3	1	3	1	13

Die Anzahl der zum Nest zurücklaufenden Arbeiterinnen war nach der Störung größer, die der vom Nest weglaufernden kleiner. Beide Unterschiede sind auf dem 0,1%-Niveau signifikant ( $p < 8,73 \times 10^{-4}$ ; Mann-Whitney U-Test, einseitig). Bei den vom Nest weglaufernden Arbeiterinnen handelte es sich ausschließlich um rekrutierende Tiere. Wenn man berücksichtigt, daß die Zählungen im Abstand von 5 min durchgeführt wurden, so sind alleine in der beobachteten Zeit (35 min) durchschnittlich über 4300 Tiere zum Nest zurückgekehrt. Der Versuch zeigt, daß zur Verteidigung der Kolonie Arbeiterinnen vom Außendienst zurückgerufen werden können.

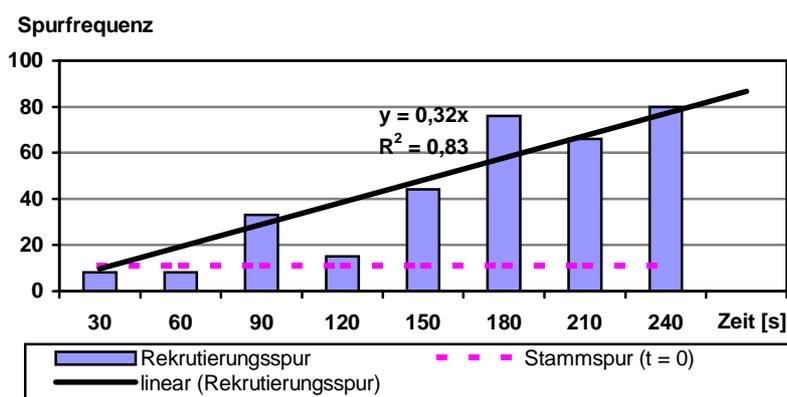
#### 3.1.2.6.4 Zusammenfassung der Ergebnisse zu den Rekrutierungsformen

Eine Massenrekrutierung wurde bei *L. distinguenda* nicht nur bei der Überwältigung von Beute eingesetzt. Sie konnte auch durch Störung am Nest und durch Mangel an Wasser oder Freiraum ausgelöst werden. Eine Rekrutierung auf neues Terrain wurde experimentell durch die künstliche Einengung der Kolonie ausgelöst. In natura könnte sie eine Rolle bei der Bildung des Initialschwarms zu Anfang der Aktivitätsphase spielen, wenn die Arbeiterinnen aus der räumlichen Enge des Biwaks herausströmen. Im nächsten Abschnitt werden zwei Formen der Rekrutierung genauer untersucht und verglichen.

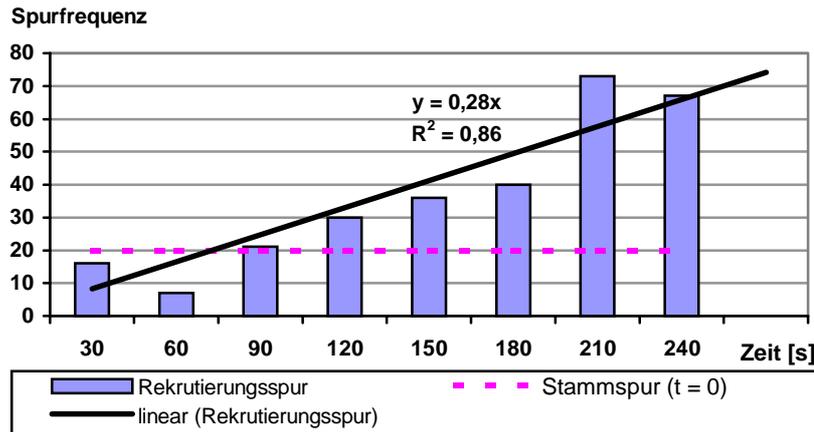
### 3.1.2.7 Zeitverlauf von Rekrutierungen

#### 3.1.2.7.1 Beuterekrutierung

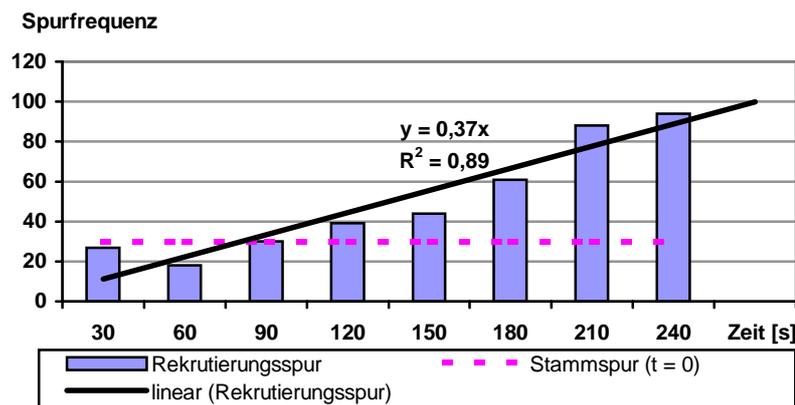
An einer Raubzugstraße auf einer Holzbrücke im Labor wurde im rechten Winkel eine abzweigende Brücke angelegt. Die Frequenz der unbeeinflussten Raubzugspur wurde über 3 min bestimmt. Einzelnen Arbeiterinnen im Raubzugschwarm wurde mit einer Pinzette Beute präsentiert. Das Beuteobjekt wurde dann mit einer darin festgebissenen Arbeiterin in 10 cm Entfernung von der Raubzugstraße auf die abzweigende Brücke gesetzt und so über den Untergrund gezogen, daß die Arbeiterin eine Spur legen konnte. Dies entspricht einer Situation, in der eine Beute flieht, in die sich eine angreifende Arbeiterin verbissen hat. Die Beute wurde mit der Arbeiterin auf diese Weise in ca. 1 m Entfernung zur Raubzugstraße gebracht. Von dort aus konnte die rekrutierende Arbeiterin ihre eigene Spur bis 10 cm vor die Raubzugstraße zurückverfolgen. (Diese Methodik wurde angewendet, um die isolierte Arbeiterin zurück zur Stammspur zu führen. In Vorversuchen hatte sich gezeigt, daß die Arbeiterinnen ohne diese „Hilfsspur“ nicht in einem annehmbaren Zeitraum zur Stammspur zurückfanden.) Die fehlenden 10 cm mußte sie mit einer frischen Spur markieren, um Nestgenossinnen zur Beute zu rekrutieren. Auf diese Weise ließ sich von der Stammspur aus eine 90°-abzweigende, natürliche Rekrutierungsspur von einer einzigen Arbeiterin erstellen. Sobald die Arbeiterin die Stammspur erreicht hatte, wurde in 30 s Intervallen die Frequenz auf der abzweigenden Rekrutierungsspur in Richtung zur Beute bestimmt. Dadurch wurde der zeitliche Verlauf von Rekrutierungen, die von einer einzigen Arbeiterin eingeleitet worden waren, erfaßt. Die Beute verblieb in 1 m Entfernung von der Stammspur. Drei Rekrutierungsverläufe sind in Abb. 18 bis 20 dargestellt. Die Ausgangsfrequenzen der Stammspuren ( $t = 0$ ) werden als Vergleichswert angezeigt.



**Abb. 18:** Graphische Darstellung des zeitlichen Verlaufs (1) einer Beuterekrutierung bei *L. distinguenda*, ausgelöst durch eine einzige Arbeiterin. Rekrutierungsspur im rechten Winkel zur Stammspur (ursprüngliche Frequenz 11 Arbeiterinnen in 30 s, gemessen über 3 min), Abstand vom Nest ca. 1,5 m; Regressionsgerade mit y-Achsenabschnitt = 0.



**Abb. 19:** Graphische Darstellung des zeitlichen Verlaufs (2) einer Beuterekrutierung bei *L. distinguenda*, ausgelöst durch eine einzige Arbeiterin. Rekrutierungsspur im rechten Winkel zur Stammspur (ursprüngliche Frequenz 20 Arbeiterinnen in 30 s, gemessen über 3 min), Abstand vom Nest ca. 2 m; Regressionsgerade mit y-Achsenabschnitt = 0.



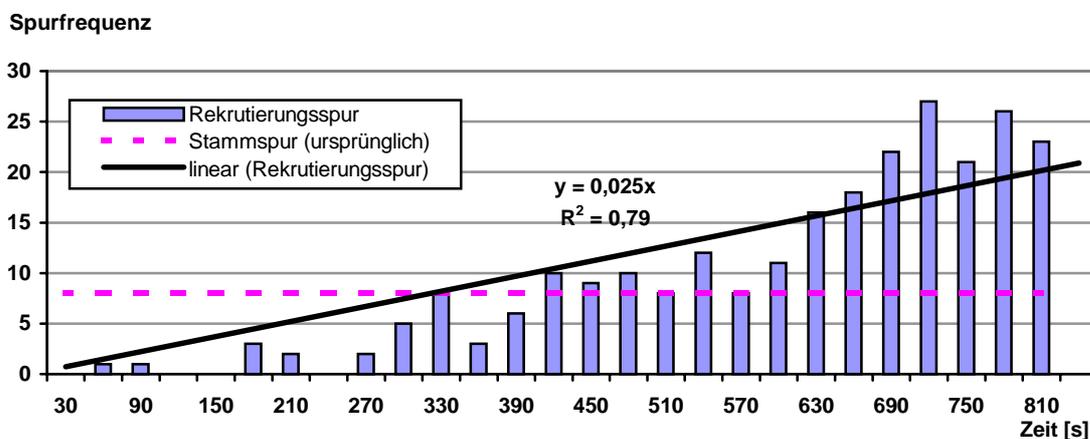
**Abb. 20:** Graphische Darstellung des zeitlichen Verlaufs (3) einer Beuterekrutierung bei *L. distinguenda*, ausgelöst durch eine Arbeiterin. Rekrutierungsspur im rechten Winkel zur Stammspur (ursprüngliche Frequenz 30 Arbeiterinnen in 30 s, gemessen über 3 min), Abstand vom Nest ca. 1,5 m; Regressionsgerade mit y-Achsenabschnitt = 0.

Das für eine Beuterekrutierung charakteristische Verhalten (erregter, beschleunigter Lauf und gesenkte Gaster) konnte bei den Versuchstieren beobachtet werden. Es folgte ein sehr schneller Zulauf von Ameisen. Abb. 18 bis Abb. 20 zeigen einen recht einheitlichen Verlauf. Bemerkenswert ist die äußerst starke Wirkung der Rekrutierungsspur einer einzelnen Arbeiterin. In den ersten 30 s wurden durchschnittlich 81% (73-90%) aller Ameisen von der Stammspur abgelenkt. Innerhalb der nächsten 30 s ließ die Wirkung zunächst etwas nach, doch schon im dritten Intervall erreichte bzw. überstieg die Frequenz der Rekrutierungsspur die Anfangsfrequenz der Stammspur. Dies war nur möglich, weil Tiere aus dem Nest rekrutiert wurden. Besonders deutlich wird dies in Abb. 18. Dort wurden auf der Rekrutierungsspur sehr hohe Frequenzen erreicht, trotz niedriger Anfangsfrequenz der Stammspur. Der starke Anstieg

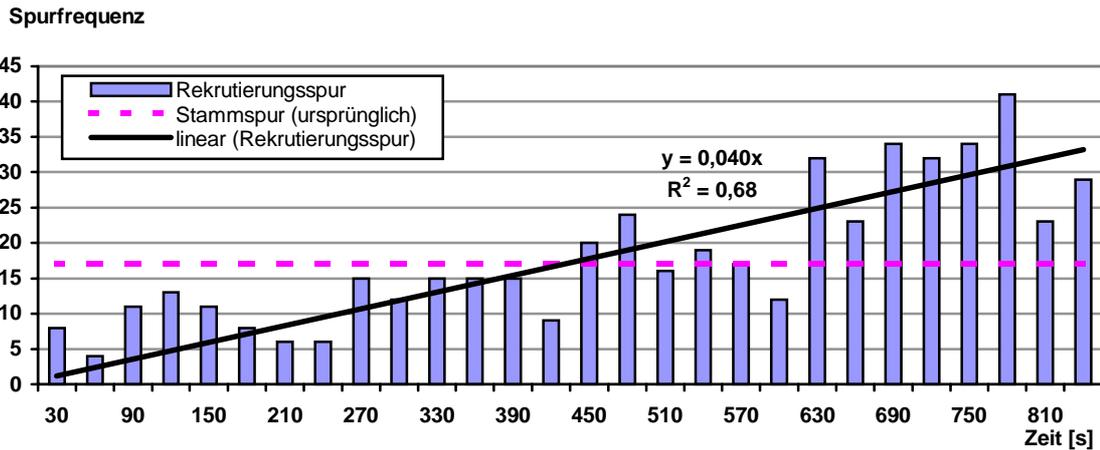
der Frequenzen auf den Rekrutierungsspuren im weiteren Verlauf (ab ca. 2 min) wurde durch Folgerekrutierungen von Arbeiterinnen, die inzwischen die Beute erreicht hatten, ausgelöst. Die beste Näherung an den Verlauf einer hypothetischen Kurve war in Abb. 18 und Abb. 19 durch lineare Regression, in Abb. 20 durch exponentielle Regression zu erzielen (jeweils Bestimmtheitsmaß  $R^2 > 0,83$ ). Um die Auswertung einheitlich zu halten, wurde in Abb. 20 ebenfalls mit linearer Regression gearbeitet, zumal die Unterschiede im Bestimmtheitsmaß gering ausfielen (linear  $R^2 = 0,89$ , exponentiell  $R^2 = 0,90$ ). Die Verläufe der Beuterekrutierungen waren demnach linearer bzw. sehr schwach exponentieller Natur. Die durchschnittliche, lineare Steigung betrug ca. 0,357. Um das Auftreten negativer Werte für die Frequenz zu vermeiden, wurde der y-Achsenabschnitt bei der Regression auf Null gesetzt.

### 3.1.2.7.2 Raumrekrutierung

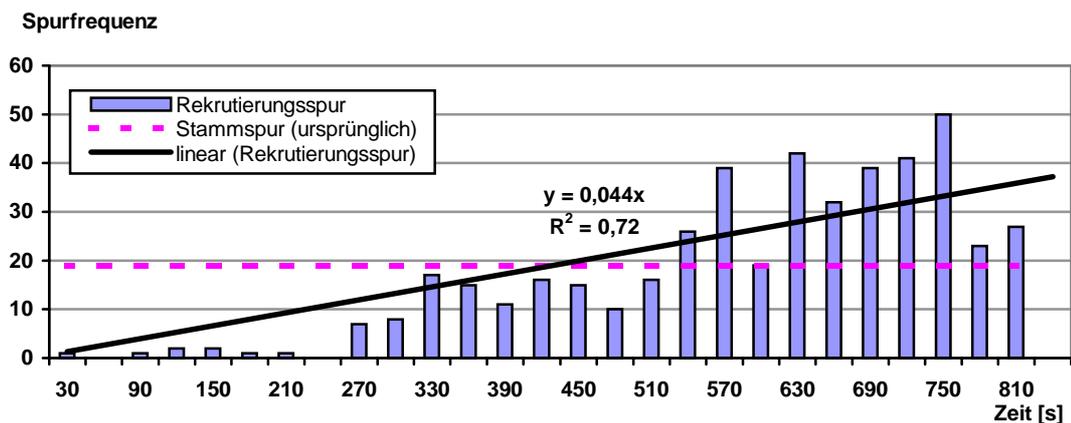
Die Frequenz einer unbeeinflussten Raubzugspur auf einer Holzbrücke im Labor wurde über 3 min bestimmt. Dann wurde im rechten Winkel eine abzweigende Brücke angelegt. Es wurde abgewartet bis Arbeiterinnen begannen, die neue Brücke zu erkunden. Ab dem Zeitpunkt, an dem die erste Arbeiterin von der abzweigenden Brücke zur Stammspur zurückkehrte, wurde in Intervallen von 30 s die Frequenz auf der Abzweigung ermittelt. Drei Rekrutierungen sind in den Abb. 21 bis 23 dargestellt. Die Ausgangsfrequenzen der Stammspuren sind als Vergleichswert angegeben.



**Abb. 21:** Graphische Darstellung des Zeitverlaufs (1) einer Rekrutierung auf Freiraum bei *L. distinguenda*, ausgelöst durch eine einzelne Arbeiterin. Rekrutierungsspur im rechten Winkel zur Stammspur (ursprüngliche Frequenz 8 Arbeiterinnen in 30 s, gemessen über 3 min); Abstand vom Nest ca. 1,5 m.



**Abb. 22:** Graphische Darstellung des Zeitverlaufs (2) einer Rekrutierung auf Freiraum bei *L. distinguenda*, ausgelöst durch eine einzelne Arbeiterin. Rekrutierungsspur im rechten Winkel zur Stammspur (ursprüngliche Frequenz 17 Arbeiterinnen in 30 s, gemessen über 3 min); Abstand vom Nest ca. 1,5 m.



**Abb. 23:** Graphische Darstellung des Zeitverlaufs (3) einer Rekrutierung auf Freiraum bei *L. distinguenda*, ausgelöst durch eine einzelne Arbeiterin. Rekrutierungsspur im rechten Winkel zur Stammspur (ursprüngliche Frequenz 19 Arbeiterinnen in 30 s, gemessen über 3 min); Abstand vom Nest ca. 1,5 m.

Die Rekrutierungen auf Freiraum verliefen sehr viel langsamer als diejenigen auf Beute. In den ersten Minuten lagen die Frequenzen der abzweigenden Spuren erheblich unter der Anfangsfrequenz der Stammspur. Erst nach 7,5 bis 9,5 min wurde die Anfangsfrequenz erreicht. Im gesamten Zeitverlauf waren die Lauffrequenzen zwar sehr unregelmäßig, aber ein tendenzieller langsamer Anstieg ist in den Abbildungen deutlich zu erkennen. Rekrutierende Arbeiterinnen waren an ihrer gesenkten Gaster zu erkennen, aber eine der Beuterekrutierung vergleichbare Erregung blieb aus. In allen Versuchen war die beste Näherung an eine hypothetische Kurve durch lineare Regression zu erzielen (Bestimmtheitsmaße  $R^2$  (1) = 0,79;  $R^2$  (2) = 0,68;  $R^2$  (3) = 0,72). Die durchschnittliche Steigung betrug 0,036 und fiel damit ca. eine Zehnerpotenz geringer aus als bei der Beuterekrutierung.

Die Verläufe aller Beuterekrutierungen sowie aller Raumrekrutierungen korrelieren jeweils miteinander, jedoch korreliert keine Beuterekrutierung mit einer Raumrekrutierung oder umgekehrt (Spearman Rangkorrelation, siehe Tab. 12). Es handelt sich also in ihrem Verlauf um signifikant verschiedene Rekrutierungsformen.

**Tab. 12:** einseitige Signifikanzen für unkorrelierte Grundgesamtheiten (Spearman Rangkorrelation) beim Vergleich der Zeitverläufe von Beuterekrutierungen (BR) und Raumrekrutierungen (RR).

	BR 1	BR 2	BR 3	RR 1	RR 2	RR 3
BR 1	-	$1,21 \times 10^{-3} **$	$1,88 \times 10^{-4} ***$	0,269	0,392	0,392
BR 2		-	$1,66 \times 10^{-5} ***$	0,292	0,421	0,428
BR 3			-	0,393	0,421	0,500
RR 1				-	$1,47 \times 10^{-3} **$	$3,41 \times 10^{-6} ***$
RR 2					-	$1,03 \times 10^{-4} ***$
RR 3						-

### 3.1.2.7.3 Zusammenfassung der Ergebnisse zu den Rekrutierungsverläufen

Die Rekrutierung auf Beute und die auf Freiraum unterschieden sich deutlich in ihren Steigungen sowie im Verlauf. Während die Beuterekrutierung einen stark ansteigenden, stetigeren Verlauf nahm, verlief die Rekrutierung auf Freiraum unregelmäßiger und mit geringerer Steigungstendenz. Es ist anzunehmen, daß die Versuchstiere auf unterschiedliche Art und Weise rekrutiert haben. Die Verhaltensbeobachtungen bestätigen dies. Rekrutierungen verlaufen demnach nicht immer gleich, sondern situativ angepaßt und dosiert.

### 3.1.3 Experimentelle Untersuchungen zum Umzugverhalten

#### 3.1.3.1 Wahl des Nistplatzes

Mit dem Anbieten verschiedenartig gestalteter Nester konnten die besten Nistbedingungen bei den Laborkolonien untersucht werden. Es zeigte sich bei allen Laborkolonien, daß Umzüge freiwillig und ohne vorherige Fütterung erfolgten, wenn die Nistgelegenheit von den Ameisen als solche akzeptiert worden war. War dies nicht der Fall, so war auch unter äußerem Zwang (mechanische Störungen, Fluten des Nests) ein Umzug nur sehr schwer auszulösen. Wenn Kolonien aus ihren Nestern getrieben wurden, ohne daß eine Nistgelegenheit akzeptiert worden war, so sammelten sich Arbeiterinnen mit Brut an verschiedenen Stellen schutzlos unter freiem Himmel, sogar auf den erhobenen Verbindungsbrücken zwischen den Haltungsbehältern ( $n = 6$ ). Derartig exponierte Ansammlungen wurden im Freiland unter normalen Bedingungen niemals beobachtet. Die Ameisen verharrten über Stunden in diesem exponierten Zustand, obwohl jeweils ein Nest in einem anderen Haltungsbehälter zur Verfügung stand. Dieses Verhalten kann nur daher rühren, daß die Nistmöglichkeiten von den Ameisen nicht als solche erkannt worden waren. Vor allem Nisthöhlen, die über 1 cm hoch waren und keine oder wenig innere Struktur enthielten, wurden von den Laborkolonien nicht beachtet. War jedoch der Innenraum mit Laubstreu, Ästen oder Papier unterteilt, so daß ausreichend Kontakt zur Decke gegeben war, so wurden die Nester meist bereitwillig angenommen. Die Nesthöhe konnte unter diesen Bedingungen 2-6 cm betragen. Wenn Labornester wiederholt angeboten wurden, so wurden sie von den Ameisen mehrfach bezogen, ohne daß deren Struktur verändert wurde ( $n = 18$ ). Das Verhalten der Laborkolonien zeigte, daß Nester nach bestimmten Kriterien ausgewählt werden und daß das Vorhandensein einer geeigneten Nistgelegenheit ausreicht, einen Umzug auszulösen. Damit übereinstimmend fanden Umzüge in Langzeitversuchen sowohl vor als auch nach einer Fütterung statt (Abschnitt 3.1.6.2.2).

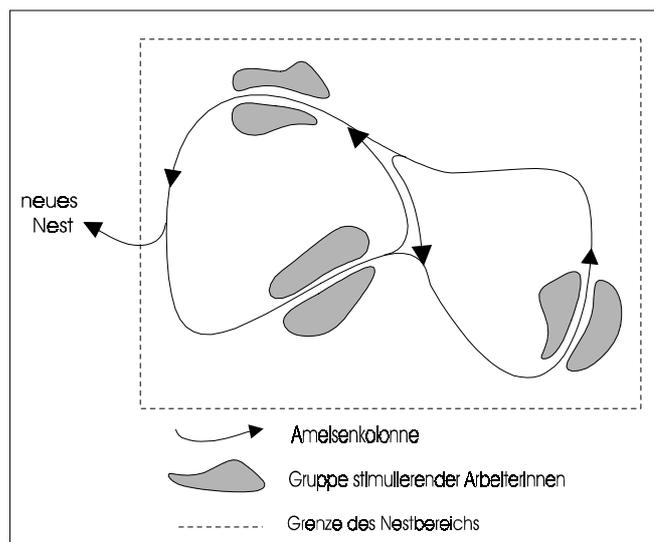
Alle bei *L. distinguenda* beobachteten Umzüge entwickelten sich aus Raubzügen, meist in einer fortgeschrittenen Phase (vgl. Abschnitt 3.1.1). Im Rahmen der Ablenkversuche in Abschnitt 3.1.2.3 wurde zusätzlich untersucht, ob Umzüge in die experimentell gesetzte Richtung der Ablenkung erfolgten. Neue Nester lagen zweimal im Bereich des jeweils abgelenkten Raubzugs und zweimal an anderen Orten. Bei den Umzügen in andere Richtungen hatten die Tiere nach der Ablenkung einen neuen Raubzug in die entsprechende Richtung gestartet. Die Richtung der Umzüge wurde zweimal durch die Experimente beeinflusst, was die Abhängigkeit von Umzügen von zuvor ausgeführte Raubzügen verdeutlicht.

In einem anderen Experiment wurde eine Umzugstraße wiederholt über eine Strecke von ca. 1 m unterbrochen, indem der lockere Boden weggekratzt wurde. Die Reaktion der Tiere wurde beobachtet. Bei den Störungen flüchteten Brut tragende Arbeiterinnen, während nicht tragende Arbeiterinnen angriffen. An der unterbrochenen Straße auf der Seite, von der Brut herbeitransportiert wurde, begannen Arbeiterinnen nach etwa 2 min Brut in der Laubstreu abzulegen. Nicht tragende Arbeiterinnen erkundeten die unterbrochene Fläche. Bildete sich eine Verbindungsstraße zwischen den unterbrochenen Enden, so wurde diese zunächst nur von nicht tragenden Arbeiterinnen in beide Richtungen belaufen. Sobald Brut tragende Arbeiterinnen passieren wollten, wurde die Straße erneut unterbrochen. Während die Versuche,

die verlorene Spur wiederaufzunehmen, von der Seite des alten Nests nicht abnahmen, war auf der Seite zum neuen Nest nach ca. 2 h keine Aktivität mehr festzustellen. Auf der anderen Seite entstand ein neues Biwak an der Stelle, an der zu Anfang begonnen worden war, Brut abzulegen. Als Resultat des Versuchs war die Kolonie schließlich in zwei Teile getrennt. Nach drei Stunden suchte kein Teil mehr nach dem anderen. Erst in der folgenden Nacht fanden die Teilkolonien wieder zueinander. Dieses Experiment deutet darauf hin, daß es kein spezifisches, von Kundschafterinnen abgegebenes Signal gibt, welches ein neu zu beziehendes Nest kennzeichnet. Dort, wo die Umzugsspur endete, wurde die Brut zunächst abgelegt. Nachdem sich eine gewisse Menge Brut angesammelt hatte, begannen die Ameisen mit geringfügigen Bautätigkeiten ein temporäres Nest einzurichten.

### 3.1.3.2 Umzugstimulation

Im Labor wurde bei umziehenden *L. distinguenda* Kolonien bei genauer Beobachtung regelmäßig ein spezifisches Aufforderungsverhalten beobachtet. Einige Arbeiterinnen mit geöffneten Mandibeln stießen dabei andere heftig mit dem Kopf an und lösten so eine Erregung aus. Erregt im Nest herumlaufende Tiere nahmen Puppen mit den Mandibeln auf. Tragende und nicht tragende Ameisen liefen in Kolonnen durch das Nest. Stimulierende Arbeiterinnen sammelten sich in Gruppen am Rand der Straßen (siehe Abb. 24). Von dort aus stießen sie die vorbeilaufenden Tiere mit den Mandibeln heftig an, wodurch deren Erregung sichtlich gesteigert wurde (Beschleunigung, Übereinanderlaufen). Von der so angetriebenen Kolonne zweigten Tiere in die tatsächliche Umzugskolonie ab, die zum neuen Nest führte.



**Abb. 24:** Schema der Umzugstimulation in einem Labornest bei *L. distinguenda*.

### 3.1.3.3 Spurdifferenzierung

An einer Umzugstraße einer Kolonie im Freiland wurde wie bei den Ablenkversuchen in Abschnitt 3.1.2.3 Beute präsentiert und dadurch ein abzweigender Raubzug ausgelöst. Nach Beruhigung der Tiere (s.u.) wurden unmittelbar hinter der Verzweigung über je 1 min die Läufe in Richtung zur Beute (BS) und zum neuen Nest (NS) bestimmt, wobei zwischen Brut tragenden und nicht tragenden Arbeiterinnen unterschieden wurde. Die Ergebnisse sind in Tab. 13 dargestellt.

**Tab. 13:** Läufe von Brut tragenden und nicht tragenden Arbeiterinnen auf eine natürliche Beutespur abzweigend von einem Umzug im Freiland; NS = Nestspur, BS = Beutespur.

Brut tragend		nicht tragend	
NS	BS	NS	BS
96	0	9	56
62	0	4	102
59	0	2	67
116	3	7	73
101	6	8	108
84	2	5	91
99	2	10	79
68	2	4	68
<b>685</b>	<b>15</b>	<b>49</b>	<b>644</b>

In der Anfangsphase kam es vor, daß die Umzugskolonie in Richtung der Beute abbog. Nach kurzer Zeit jedoch kehrten die tragenden Arbeiterinnen um und begaben sich auf die „richtige“ Spur. Dieser Vorgang wiederholte sich dreimal, bis sich die verschiedenen Spuren nach ca. 4 min etabliert hatten und die Zählung begonnen wurde. Die Störungen am Anfang des Versuches könnten durch die Unterbrechung (und damit verbundener Abschwächung) der Umzugsspur aufgrund der Beutepräsentation oder einfach durch die entstandene Erregung hervorgerufen worden sein.

Die Unterschiede in der Wahl der Spuren nach Versuchsbeginn sind für tragende und nicht tragende Arbeiterinnen signifikant (tragend:  $p = 7,23 \times 10^{-4}$ , nicht tragend:  $p = 7,71 \times 10^{-4}$ , Mann-Whitney U-Test, zweiseitig), jedoch genau entgegengesetzt. Im Umzug befindliche, tragende Tiere bevorzugten zu ca. 98% die Umzugsspur, während nicht tragende zu ca. 93 % die Raubzugspur wählten. Nach diesen Ergebnissen waren die Versuchstiere in der Lage, zwischen den beiden Spuren zu unterscheiden. Des weiteren zeigte der Versuch, daß Arbeiterinnen je nach Situation unterschiedliche Motivationen haben können. Tiere, die an einem Umzug teilnehmen, begeben sich nicht auf Raubzugspuren.

Eine weitere Versuchsreihe wurde im Labor durchgeführt. Die abzweigenden Spuren wurden mit Hilfe von toten Feldheuschrecken erzeugt, die nicht tragenden Arbeiterinnen angeboten wurden. Hatte sich eine Ameise festgebissen, wurde durch Ziehen der Beute über den Untergrund eine 10 cm lange Seitenspur gelegt. Die kompletten Spurläufe von tragenden und nicht tragenden Arbeiterinnen wurden innerhalb 1 min gezählt. Die Ergebnisse sind in Tab. 14 dargestellt.

**Tab. 14:** Läufe von Brut tragenden und nicht tragenden Arbeiterinnen auf eine natürliche Beutespur abzweigend von einem Umzug im Labor; NS = Nestspur, BS = Beutespur.

Brut tragend		nicht tragend	
NS	BS	NS	BS
11	0	32	11
13	0	40	9
9	0	67	34
18	2	137	56
24	0	99	42
19	1	78	35
21	2	36	8
29	0	45	12
<b>144</b>	<b>5</b>	<b>534</b>	<b>207</b>

Vergleicht man die Datenreihen, so findet man bei den tragenden Arbeiterinnen eine signifikante Bevorzugung der Umzugsspur ( $p = 6,41 \times 10^{-4}$ ; Mann-Whitney U-Test, zweiseitig). Aber auch nicht tragende Arbeiterinnen liefen stärker auf der Spur, die zum neuen Nest führte ( $p = 0,016$ ; Mann-Whitney U-Test, zweiseitig). Im Gegensatz zu dem vorher beschriebenen Versuch im Freiland könnte hier die Motivation, sich auf Beutefang zu begeben, geringer gewesen sein, z.B. durch einen guten Ernährungszustand der Laborkolonie. Von den getesteten, tragenden Ameisen betraten nur ca. 3,4% die Raubzugspur, im Gegensatz zu ca. 27,9% bei den nicht tragenden. Das vereinzelt Abzweigen tragender Arbeiterinnen auf die Beutespur könnte wie im vorherigen Abschnitt auf eine anfängliche Erregung bei Versuchsbeginn zurückzuführen sein.

### 3.1.3.4 Umzugsfrequenz

Der Einfluß von übermäßiger Fütterung auf die Frequenz von Umzügen wurde untersucht. Dazu wurden einer Kolonie im Freiland über einen Zeitraum von ca. drei Wochen große Mengen an rohem Rindfleisch unmittelbar am Biwak angeboten. Die Mengen wurden so gewählt, daß am nächsten Tag noch Reste vorhanden waren (100-150g). In drei von vier Nächten vor Versuchsbeginn war die Kolonie jeweils weiter als 10 m umgezogen. Die Fütterung geschah nach Möglichkeit zu Beginn der nächtlichen Aktivitätsphase. Raub- und Umzüge wurden beobachtet. Tab. 15 faßt die Ergebnisse zusammen.

**Tab. 15:** Langzeitversuch zum Einfluß der Nahrung auf Raub- und Umzugsaktivitäten von *L. distinguenda*.

Nacht	bestehender Raubzug bei Fütterung [m]	Abbruch des bestehenden Raubzugs	spätere Raubzüge während Fütterung	Umzug [m]	Bemerkung
1	5	ja	nein	nein	
2	0	-	nein	nein	
3	0	-	nein	nein	
4	0	-	nein	nein	
5	0	-	nein	nein	
6	-	-	-	7 ?	Störung durch heftigen Regen
7	-	-	-	?	Kolonie nicht auffindbar, keine Außenaktivität?
8	-	-	-	?	Kolonie nicht auffindbar
9	2.5	ja	nein	nein	Kolonie 7m entfernt wieder entdeckt
10	0	-	nein	nein	
11	0	-	nein	nein	
12	0	-	nein	nein	
13	0	-	ja (4m)	nein	
14	0	-	nein	nein	
15	0	-	ja (6m)	6	
16	4	ja	nein	nein	
17	0	-	nein	nein	
18	0	-	nein	nein	
19	0	-	ja (min. 5m)	nein	Raubzug in Wiese nicht beobachtbar
20	0	-	ja (min. 3m)	nein	Raubzug in Wiese nicht beobachtbar
21	0	-	ja (min. 6m)	nein	Raubzug in Wiese nicht beobachtbar
22	0	-	ja (min. 3m)	nein	Raubzug in Wiese nicht beobachtbar
23	0	-	ja (min. 5m)	12	Raubzug in Wiese nicht beobachtbar, Umzug über Wiese hinaus

Die Außenaktivität der Freilandkolonie war während der Dauer der Überfütterung signifikant herabgesetzt. In den ersten zwei Wochen wurde nur ein einziger, kurzer Raubzug parallel zur Fütterung ausgeführt. War eine Raubzugaktivität vor der Fütterung vorhanden, so konnte diese in zwei von zwei Fällen durch Futtergabe gestoppt werden. In der dritten Woche nahm die Raubzugaktivität deutlich zu, trotz des Überangebots an Nahrung. Möglicherweise führte die einseitige Ernährung zu einer abnehmenden Attraktion des Rindfleischs. Bei allen Laborkolonien war eine deutliche Bevorzugung von lebender, natürlicher Beute (Arthropoden) gegenüber dem meist verfütterten Rindfleisch feststellbar. Trotz der zunehmenden Aktivität war die durchschnittliche Raubzugaktivität im gesamten Versuchszeitraum signifikant geringer als unter natürlichen Bedingungen (vgl. Abschnitt 3.1.1) ( $p = 1,42 \times 10^{-10}$ ; Mann-Whitney U-Test, zweiseitig).

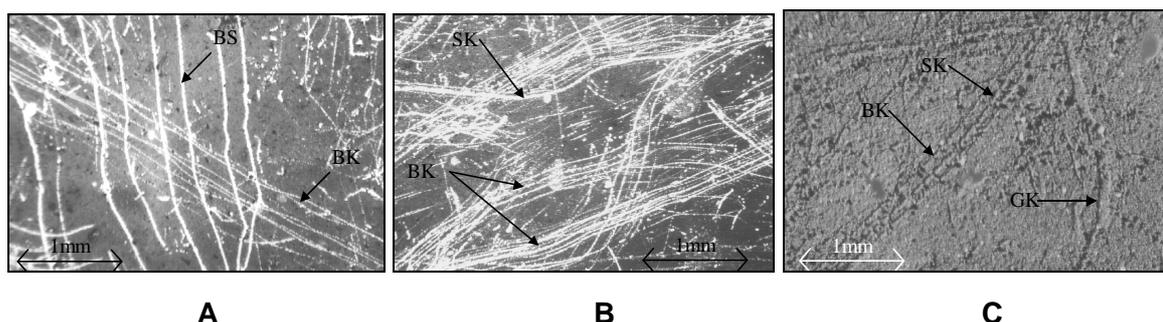
Im gesamten Untersuchungszeitraum zog die Kolonie nur dreimal um, wobei einer der Umzüge mit großer Wahrscheinlichkeit durch starke Regenfälle ausgelöst worden war. In Abschnitt 3.1.1 wurde beschrieben, daß die Umzugsaktivitäten von Kolonie zu Kolonie sehr unterschiedlich sein können. Die in diesem Experiment untersuchte Kolonie zeigte in den vier Beobachtungstagen vor Versuchsbeginn eine hohe Umzugsfrequenz (ebenfalls drei Umzüge). Geht man von einer mittleren, natürlichen Umzugsrhythmik von zwei Tagen aus, so war die Umzugsfrequenz im Versuchszeitraum (inklusive des durch äußere Einflüsse ausgelösten Umzugs) signifikant geringer ( $p = 0,007$ ;  $\chi^2$ -Test). Die geringere Umzugshäufigkeit war in diesem Experiment offensichtlich sekundär durch die stark verminderte Raubzugaktivität bedingt. Ohne extensive Schwarmaktivitäten ist die Chance, einen (geeigneten) Nistplatz zu finden gering und damit die Grundlage für einen Umzug nicht gegeben (vgl. Abschnitt 3.1.3.1).

### 3.1.4 Experimentelle Untersuchungen zur Kommunikation

#### 3.1.4.1 Spurlegeverhalten

Arbeiterinnen von *L. distinguenda* liefen immer mit leicht nach unten gekrümmter Gaster, ein ständiger Bodenkontakt der Gasterspitze war jedoch nicht zu erkennen. Regelmäßig wurden Arbeiterinnen beobachtet, die in entgegengesetzte Richtung liefen, d.h. von der Raubzugfront zum Nest, und die ihre Gaster sehr auffällig nach unten gekrümmt hatten, so daß die Dorsalseite der Gasterspitze dabei über den Untergrund gezogen wurde. Unmittelbar auf Beute reagierende Arbeiterinnen zeigten hingegen ein etwas anderes Verhalten. Sie waren an ihrem erregten, beschleunigten Lauf deutlich zu erkennen. Die Gaster war weit, aber nicht in dem Maße abgesenkt und das Hinterende wurde streckenweise über den Untergrund gezogen oder aufgetupft. Auf berußten Glasplatten hinterließen die Ameisen unterschiedliche Spuren in Abhängigkeit von der Versuchssituation.

Zur Durchführung siehe Abschnitt 2.5.2.1. Es wurden je drei Platten in Ameisenstraßen ohne Beute, mit Beute und in Umzugstraßen gebracht. Die Ergebnisse wurden fotografisch festgehalten (Abb. 25).



**Abb. 25:** Spuren auf berußten Glasplatten. **A:** Umzugspur, **B:** Raubzugspur mit Beute (Durchlicht), **C:** Raubzugspur mit Beute (Auflicht); BS = kurze Sequenzen von Borstenspuren, BK = kontinuierliche Borstenspuren, GK = kontinuierliche Gasterspur, SK = kontinuierliche Stachelspur.

Generell konnten verschiedenartige Abdrücke in der Rußschicht unterschieden werden, die folgendermaßen interpretiert wurden.

- **Parallele Linien** sind die Schleifspuren endständiger Gastralborsten. Sie lagen über einige cm durchgehend oder in wenige mm kurzen Sequenzen vor. Traten mehr als zwei dieser Linien auf, so waren durch einen anderen Neigungswinkel der Gaster weitere Borsten beteiligt (Abb. 25 A, B und C).
- **Kräftige Furchen** wurden durch den herausgestreckten Stachel hervorgerufen. Sie traten einzeln oder in Verbindung mit Borstenspuren auf (Abb. 25 B und C).
- **Breite Mulden** entstanden als Schleifspuren der tief gesenkten Gaster selbst (Abb. 25 C).
- **Punktförmige Abdrücke** wurden durch die Tarsen der Versuchstiere hervorgerufen (Abb. 25 A und B)

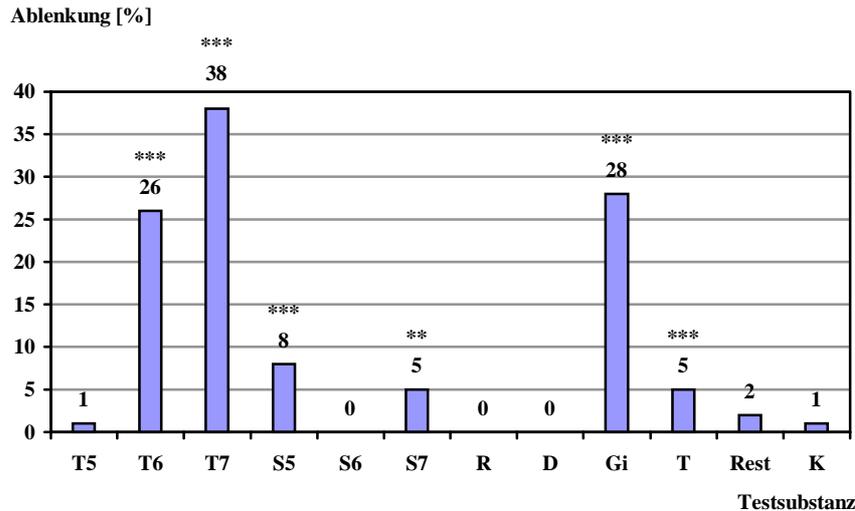
Die beschriebenen Abdrücke in der Rußschicht wurden von den Ameisen in unterschiedlichen Situationen erzeugt.

- **unbespurtes Terrain:** Beim Betreten wurden kurze Abschnitte (1-5 cm) von parallelen Borstenspuren in richtungsloser Anordnung hinterlassen. Auf allen Platten befand sich eine große Zahl (20-100) solcher Spursequenzen.
- **Ameisenstraße ohne Beute:** Kurze und längere Abschnitte paralleler Borstenspuren in Längsrichtung des Weges. Auf den drei Platten wurden 3, 3 bzw. 6 über einige cm durchgehende Spuren festgestellt.
- **Ameisenstraße mit Beute:** Viele durchgehende Borsten- und Stachelspuren. Auf den Platten befanden sich 1, 3 und 3 kontinuierliche Stachelspuren in unmittelbarer Nähe der Beute.
- **Nestumzug:** Längere Borstenspuren (bis 3 cm), meist aus mehr als zwei Linien bestehend, keine Stachelspur. Die Platten waren mit 5-10, sich teils überdeckenden, kontinuierlichen Spuren versehen.

In den beschriebenen Versuchen markierten die Tiere jedes neu betretene Terrain auf den Rußplatten mit kurzen, richtungslosen Spurstücken. Etablierte Ameisenstraßen hingegen, besonders Nestumzüge, waren durch längere und in Längsrichtung ausgerichtete Spurstücke gekennzeichnet, die durch Borsten der ventral gesenkten Gaster hervorgerufen worden sein müssen. Nach Beutekontakt wurde zusätzlich eine Spur mit Hilfe des Giftstachels gelegt. In Umzugstraßen wurde keine Stachelspur entdeckt. Nach diesen Ergebnissen sind Raub- und Umzüge durch unterschiedliches Spurverhalten gekennzeichnet. Zudem scheint die Intensität des Spurlegens variiert werden zu können. Dies kann durch kräftigeres Aufdrücken der Gasterspitze auf den Untergrund oder aber durch häufigere und kontinuierlichere Pheromonabgabe geschehen.

#### 3.1.4.2 Lokalisation der Spurpheromone

Es wurden Testsubstanzen wie in Abschnitt 2.5.2.2 beschrieben aus verschiedenen Teilen der Versuchstiere, die eventuell Pheromone enthalten könnten, hergestellt. Dabei wurden die hinteren drei Tergite und Sternite verwendet, um intersegmentale Pheromondrüsen aufzuspüren, sowie die gefüllte Giftblase mit anhängender Giftdrüse, die Dufourdrüse und die gefüllte Rectalblase. Der übriggebliebene Rest der Gaster sowie der Thorax wurden ebenfalls getestet. Die Substanzen wurden in Standardkonzentration jeweils 8 mal mit dem Abzweigungstest an einer Raubzugstraße im Labor getestet. Auf den mind. 10 cm langen Testspuren wurden alle kompletten Läufe innerhalb 1 min gezählt. Zwischen den Durchgängen wurden die Normalfrequenzen der jeweiligen Ameisenstraßen als Referenzwert bestimmt (ebenfalls  $n = 8$ ). So konnte bei der Auswertung die prozentuale Ablenkung durch die Testspur bezogen auf die Referenzspur (in gleicher Intervallgröße) ermittelt werden. Die Ergebnisse sind in Abb. 26 dargestellt.



**Abb. 26:** Prozentuale Ablenkung von Arbeiterinnen durch verschiedene Testspuren abweigend von einer Raubzugstraße (durchschnittliche Frequenz: 65 Tiere / min; n = 8). Dargestellt ist die durchschnittliche Ablenkung aus acht einminütigen Messintervallen.

Die Testsubstanzen aus dem sechsten und siebten Tergit sowie aus der Giftblase zeigten signifikant spurführende Wirkung, die zudem die aller anderen Substanzen bei weitem übertraf (Gi:  $p = 3,17 \times 10^{-4}$ , T6:  $p = 3,17 \times 10^{-4}$ , T7:  $p = 3,08 \times 10^{-4}$ , jeweils gegen die Kontrolle, Mann-Whitney U-Test, einseitig). Sowohl T6 als auch T7 enthalten das Sekret der zwischen diesen beiden Tergiten liegenden Pygidialdrüse. In den oben dargestellten Ergebnissen ist die Wirkung von T7 deutlich größer als die von T6. Es ist sehr wahrscheinlich, daß dies in einer größeren Pheromonausbeute bei der Präparation von T7 begründet ist, da dieses Tergit ein kutikuläres Reservoir enthält, welches vermutlich Pygidialdrüsensekret speichert (vgl. Abschnitt 2.5.2.2).

Außer den genannten Testsubstanzen zeigten auch S5 (mit  $p = 3,71 \times 10^{-4}$ ), S7 (mit  $p = 0,00181$ ) und T (mit  $5,17 \times 10^{-4}$ ) gegenüber der Kontrolle signifikant verschiedene Ergebnisse (Mann-Whitney U-Test, einseitig). Es ist jedoch zu berücksichtigen, daß es sich beim U-Test um einen Rangtest handelt, der qualitative Größenunterschiede von Wertepaaren mißt, nicht aber die Quantität der Differenzen berücksichtigt. So ist z.B. T6 von S5 mit  $p = 3,72 \times 10^{-4}$  mit ähnlicher Signifikanz verschieden wie von der Kontrolle. Ein signifikantes Ergebnis des statistischen Tests ist keinesfalls mit der Interpretation gleichzusetzen, daß es sich bei der betreffenden Substanz um ein echtes Spurpheromon handelt. Wie sich im Laufe dieser Arbeit zeigte, reagieren die Ameisen in unterschiedlichem Maße auf eine Vielzahl von Geruchsstoffen, sogar auf solche, die nicht von den Tieren selber stammen (vgl. Abschnitt 3.1.5.3). Von einem echten Pheromon ist eine besonders starke Wirkung zu erwarten, die zudem im Verhalten unter natürlichen Bedingungen wiederzufinden ist (Abschnitt 4.2). Zur genaueren Beurteilung der verschiedenen Substanzen müssen weitere Ergebnisse herangezogen werden. Die hier beschriebene Versuchsreihe zeigt jedoch sehr deutlich, daß das Spurfolgeverhalten von *L. distinguenda* nicht nach dem Alles-oder-Nichts Prinzip funktioniert.

Es bleibt nach den oben dargestellten Ergebnissen festzuhalten, daß die Pygidialdrüse und die Giftdrüse die mit Abstand am stärksten wirksamen, spurführenden Komponenten enthielten.

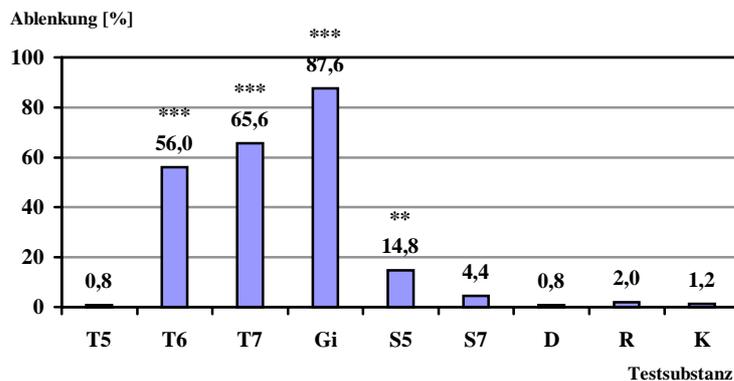
Diesen beiden Drüsen ist demnach die größte Bedeutung im Sinne von natürlich eingesetzten Spurpheromonen zuzuweisen.

### 3.1.4.3 Wirkungen der Pheromone

#### 3.1.4.3.1 Kurzzeitwirkung

Die Testsubstanzen wurden in Standardkonzentration jeweils zehnmal mit dem Abzweigungstest an Ameisenstraßen innerhalb eines Raubzugschwarms im Labor getestet. Auf den mind. 10 cm langen Testspuren wurden alle kompletten Läufe in den ersten 20 und den darauffolgenden 40 s gezählt. Zwischen den Durchgängen wurden die Normalfrequenzen der jeweiligen Ameisenstraßen als Referenzwert bestimmt (ebenfalls  $n = 10$ ). Zur Auswertung wurde die prozentuale Ablenkung durch die Testspur bezogen auf die Referenzspur (in gleicher Intervalllänge) ermittelt.

Abb. 27 stellt zunächst die Wirkung der abzweigenden Testspuren in Intervallen von 1 min dar. Signifikante Spurfolge in Bezug auf die Kontrolle trat bei T6, T7, S5 und Gi auf (T6:  $p = 4,71 \times 10^{-5}$ , T7:  $p = 4,65 \times 10^{-5}$ , S5:  $p = 1,79 \times 10^{-3}$ , Gi:  $p = 4,71 \times 10^{-5}$ , jeweils gegen die Kontrolle, Mann-Whitney U-Test, einseitig). Bei T6 und T7-Spuren wurde ein großer Teil der Versuchstiere abgelenkt, eine Änderung des Verhaltens abzweigender Arbeiterinnen war (im Unterschied zu den Giftspuren) nicht erkennbar. Das Laufverhalten auf den künstlichen Spuren glich dem auf den natürlichen Spuren.



**Abb. 27:** Prozentuale Ablenkung von Arbeiterinnen durch verschiedene Testspuren abzweigend von Ameisenstraßen in einem Raubzugschwarm (durchschnittliche Frequenz: 25 Tiere / min;  $n = 10$ ). Dargestellt ist die gesamte Ablenkung von jeweils zehn einminütigen Intervallen.

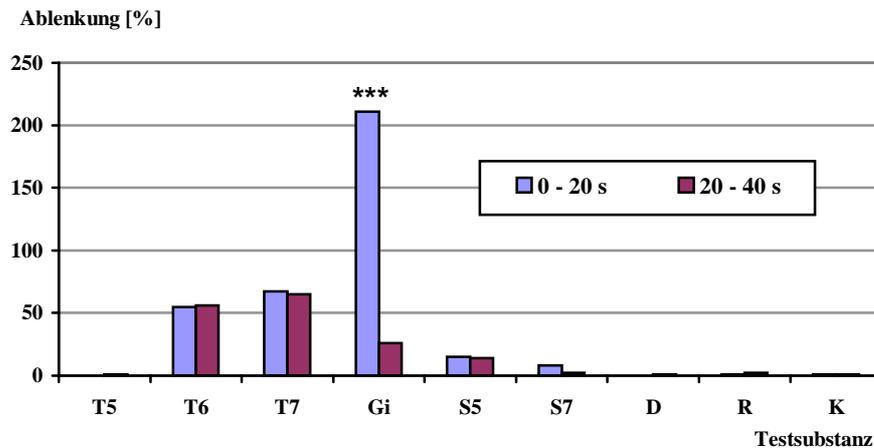
Bei der Anwendung von Giftdrüsensekret fiel eine starke, 1-2 min andauernde Erregung unter den Versuchstieren auf, die aber innerhalb dieser Zeitspanne sichtbar abnahm. Die Ameisen beschleunigten ihren Lauf, so daß sie teilweise weit über die künstliche Spur hinaus eilten.

Weiterhin wurden auch Tiere von der Erregung erfaßt, die noch bis zu 5 cm von der Spur entfernt waren. Im nächsten Abschnitt folgt mehr zum Verhalten der Ameisen auf Giftspuren.

Testspuren aus dem siebten Sternit zeigten bei diesen Versuchen keine signifikante Wirkung. Dies führt zu der Annahme, daß es sich dabei nicht um ein Spurpheromon handelt.

Eine schwach signifikante Führwirkung war bei S5 zu erkennen. Durchschnittlich zweigte nur ca. ein Siebtel der eintreffenden Arbeiterinnen auf die Testspur ab. Dort liefen die meisten Tiere nicht mit unverminderter Geschwindigkeit weiter, sondern zögerten und tasteten sich langsam vorwärts. Derartiges Verhalten wurde auf natürlichen Spuren niemals beobachtet. Diese Befunde sprechen somit nicht für ein Pheromon, welches zur Orientierung auf Spuren benutzt wird.

Betrachtet man nun den zeitlichen Ablauf der Ablenkung innerhalb einer Minute (Abb. 28), so fällt unmittelbar die besondere Wirkung von Gi auf. Während sich die prozentuale Ablenkung jeweils im ersten und zweiten Meßintervall bei T6 und T7 (sowie bei S5 und S7) nicht signifikant unterscheiden ( $p >> 0,1$ ; Mann-Whitney U-Test, einseitig), so übertrifft die Wirkung von Gi im ersten Intervall die im zweiten um den Faktor 8,12 (Unterschied signifikant mit  $p = 1,38 \times 10^{-4}$ , Mann-Whitney U-Test, einseitig). Dies zeigt wie schnell die zunächst überaus starke Wirkung der Giftdrüse abnimmt.



**Abb. 28:** Prozentuale Ablenkung von Arbeiterinnen durch verschiedene Testspuren abweigend von Ameisenstraßen in einem Raubzugschwarm (durchschnittliche Frequenz: 25 Tiere / min;  $n = 10$ ). Die Ablenkwirkung ist unterteilt in die ersten 20 und die darauffolgenden 40 s (jeweils  $n = 10$ ). Werte von über 100% sind möglich, da die Tiere bei Gi deutlich schneller laufen.

In Abschnitt 3.1.2.1 wurde bei natürlichen Rekrutierungen ebenfalls eine sehr kurzfristige Wirkung der Spuren festgestellt. Dort war die prozentuale Ablenkung in den ersten 20 s 5,33 mal größer als in den darauffolgenden 40 s. Die sehr ähnliche Wirkung der Giftspuren in diesen Versuchen weist stark darauf hin, daß die Giftdrüse bei der Beuterekrutierung eingesetzt wird. Dafür spricht auch die besonders starke Giftwirkung im Rahmen dieser Versuche, die im Raubzugschwarm durchgeführt wurden. Tiere an der Schwarmfront reagieren besonders

aggressiv (Abschnitt 3.1.1) und besitzen vermutlich eine größere Motivation, auf Beute(spuren) zu reagieren.

### 3.1.4.3.2 Vergleich konkurrierender Spuren

An einer Raubzugstraße (im Median 53 Ameisen pro min,  $n = 10$ ) einer Laborkolonie wurden S-Spur-Versuche durchgeführt (vgl. Abschnitt 2.5.2.3.1). Dabei mußten die Versuchstiere zwischen zwei Sekretspuren in Standardkonzentration wählen. Zusätzlich wurden Versuche mit T7 in einer zehnfachen Verdünnung durchgeführt. Innerhalb der ersten 3 min nach Beginn des Versuchs wurde beobachtet, welche Spuren von den Ameisen belaufen wurden und über welcher der beiden Spuren sich die unterbrochene Ameisenstraße schloß. Zur Kontrolle wurden Versuche mit zwei gleichartigen, wirksamen Spuren ( $T6_1$ ) sowie einer wirksamen ( $T6_1$ ) und einer unwirksamen ( $H_2O$ ) Spur durchgeführt. In der Theorie sind eindeutige Ergebnisse zu erwarten, wenn die Führwirkung einer der Testspuren die andere deutlich übertrifft. Wenn die Wirkungen hingegen ähnlich stark sind (unabhängig von der absoluten Stärke) so werden beide Spuren (gleichzeitig oder abwechselnd) belaufen und ein nicht eindeutiges Ergebnis (Fall 1) ist zu erwarten. Ebenso ist ein nicht eindeutiges Ergebnis (Fall 2) zu erwarten, wenn beide Testspuren keine oder nur eine sehr schwache Führwirkung besitzen. Dieser Fall sollte jedoch vom ersten leicht zu unterscheiden sein, da beide Spuren nicht oder nur wenig belaufen werden. Die Ergebnisse sind in Tab. 16 zusammengefaßt.

**Tab. 16:** Ergebnisse von S-Spur-Versuchen mit konkurrierenden Testspuren, wenn die unterbrochene Raubzugspur teils über der einen, teils über der anderen Testspur geschlossen wurde, zählte dies als „nicht eindeutiges“ Ergebnis. Abkürzungen siehe Kapitel 7.

Substanz auf Spur 1	Substanz auf Spur 2	n	Straße ausschl. über Spur 1 geschlossen	Straße ausschl. über Spur 2 geschlossen	nicht eindeutig
$T6_1$	$Gi_1$	10	10	0	0
$T6_1$	$S5_1$	8	8	0	0
$T6_1$	$S7_1$	8	8	0	0
$T6_1$	$T7_1$	10	0	6	4
$T6_1$	$T7_{0,1}$	10	2	0	8
$Gi_1$	$S5_1$	10	8	0	2
$Gi_1$	$S7_1$	8	8	0	0
$T6_1$	$T6_1$	10	0	0	10
$T6_1$	$H_2O$	8	8	0	0

Als eindeutiges Ergebnis für eine Testspur zählte nur, wenn die Straße komplett über diese Spur geschlossen wurde und die andere nicht genutzt wurde. Wurden beide Spuren benutzt, so wurde das Ergebnis als „nicht eindeutig“ eingestuft. Erwartungsgemäß lieferte die Kontrolle  $T6_1$

gegen H<sub>2</sub>O (zwei unterschiedliche Spuren) im Vergleich zu T6<sub>1</sub> gegen T6<sub>1</sub> (zwei gleiche Spuren) ein signifikantes Ergebnis ( $p = 2,29 \times 10^{-5}$ , Fisher-Test<sup>11</sup>). Bei den Versuchen mit gleichartigen Testspuren wurde erwartungsgemäß in allen Fällen keine der Testspuren bevorzugt. Bei drei Experimenten wurden die S-Spuren je zur Hälfte genutzt, d.h. eine geschlossene Kolonne wechselte die Spur am mittleren Schnittpunkt, während bei sieben Versuchen nicht nur eine, sondern stellenweise zwei parallele Kolonnen entstanden. Bei der folgenden Auswertung wurden die Wahlversuche zwischen zwei verschiedenen Testspuren mit der Kontrolle aus zwei gleichartigen Spuren verglichen, um einen Unterschied in der Wirksamkeit herauszustellen.

Eine starke Führwirkung, die diejenigen von Gi<sub>1</sub>, S5<sub>1</sub> und S7<sub>1</sub> übertraf, wurde bei T6<sub>1</sub> festgestellt ( $p = 5,41 \times 10^{-6}$ , bzw.  $p = 2,29 \times 10^{-5}$ , Fisher-Test). Lediglich T7<sub>1</sub> zeigte eine noch etwas stärkere Wirkung ( $p = 5,42 \times 10^{-3}$ , Fisher-Test). Bei einer Verdünnung von T7<sub>1</sub> um den Faktor 10 (T7<sub>0,1</sub>) überwog jedoch wieder die Wirkung von T6<sub>1</sub> in geringem Maße (nicht signifikant). Es ist zu berücksichtigen, daß es sich bei dem sechsten und siebten Tergit um die an der Pygidialdrüse anliegenden Segmente handelt, die, wie in Abschnitt 2.5.2.2 beschrieben, nach der Präparation beide das Sekret dieser Drüse enthalten. Das Folgeverhalten der Tiere auf diesen Spuren war ruhig und kontrolliert und glich dem Lauf auf den natürlichen Spuren.

Die Führwirkung von Gi<sub>1</sub> war zwar geringer als die von T6<sub>1</sub> (siehe oben), aber dennoch signifikant stärker als diejenigen von S5<sub>1</sub> und S7<sub>1</sub> ( $p = 3,37 \times 10^{-4}$  bzw.  $p = 2,29 \times 10^{-5}$  Fisher-Test). Spuren, die Giftdrüsensekret enthielten, riefen im Gegensatz zu allen anderen Spuren eine deutliche Erregung bei den Ameisen hervor. Interessant war vor allem der direkte Vergleich mit Pygidialsekretspuren. Die Giftspuren übten zunächst eine sehr starke Attraktion auf die Ameisen aus. Die Tiere folgten dem Spurverlauf nur ungenau mit beschleunigtem Lauf und in großen Schleifen (siehe Abb. 29). Teilweise beschleunigten die Arbeiterinnen so sehr, daß sie über die Spur hinauseilten und damit den Duftreiz verloren. Innerhalb der Beobachtungszeit von 3 min legte sich die anfängliche Erregung der Gi-Spuren und die spurführende Wirkung der T6-Spuren setzte sich in allen Fällen durch, so daß schließlich alle Tiere ihrem Verlauf folgten ( $n = 10$ ). Diesen Beobachtungen zufolge scheint Gi zwei Komponenten zu enthalten; eine, die eine kurzfristige Erregung und eine stärkere Attraktion als Py hervorruft, und eine länger anhaltende mit schwächerer Spurführung als Py aber stärkerer als S5 und S7. Weiterhin wurde beobachtet, daß trotz der starken Attraktion des Giftdrüsensekrets auch einige Arbeiterinnen beim Erreichen der Spur mit beschleunigtem Lauf umkehrten. Dieses Verhalten kann als Flucht interpretiert werden.

---

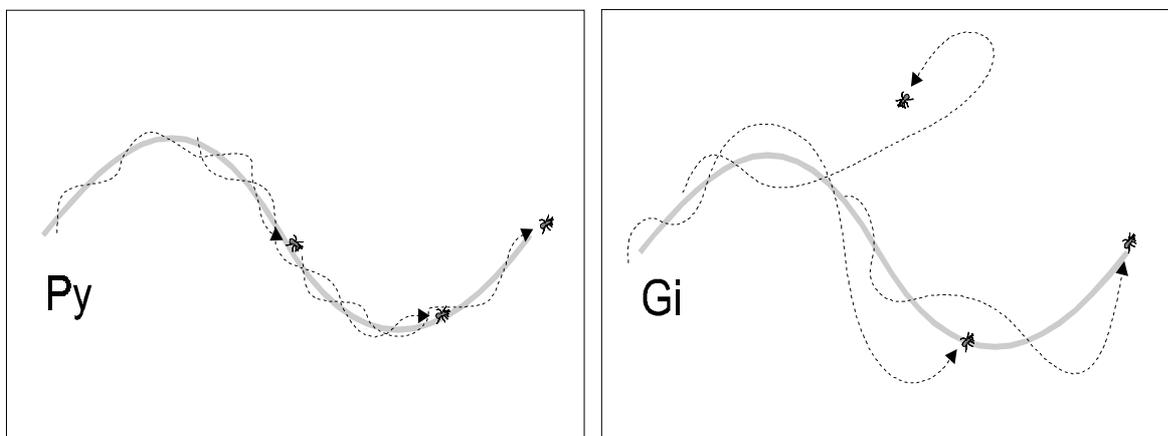
<sup>11</sup> Beim Fisher-Test können nur zwei Kategorien berücksichtigt werden. In diesem Fall waren das die Kategorien „eine Spur komplett genutzt“ (entspricht der Interpretation, daß diese Spur eine stärkere Wirkung besitzt) gegen „beide oder keine Spur benutzt“ (entspricht keiner Bevorzugung). Der Chi<sup>2</sup>-Test kann zwar mehr Kategorien berücksichtigen, ist aber aufgrund der geringen Stichprobengröße und den niedrigen Häufigkeiten in einigen Feldern bei diesen Daten nicht zulässig.

Versuchsergebnisse, bei denen keine der Testsubstanzen Wirkung zeigte, wurden nicht beobachtet. Aus den bisher beschriebenen Versuchen lassen sich folgende Wirkungen der Testsubstanzen als Zwischenergebnis festhalten.

**Pygidialdrüsensekret** besitzt eine außerordentlich stark spurführende Wirkung. Es tritt keine Erregung auf.

**Giftdrüsensekret** besitzt eine schwach spurführende Wirkung und eine starke, kurzfristig wirkende Attraktion und Erregung.

Die Unterschiede in der Wirkung von Pygidial- und Giftdrüsensekret sind auch in Abb. 2 zu erkennen.



**Abb. 29:** Unterschiedliches Spurfolgeverhalten bei *L. distinguenda*: Arbeiterinnen folgen Pygidialsekretspuren (Py) in typischen (kaum sichtbaren) Schlangenlinien mit unverändertem Tempo. Auf Giftspuren (Gi) beschleunigen Arbeiterinnen stark, der Lauf wird kurvig, manche Tiere eilen weit über den Spurverlauf hinaus. Schemazeichnung nach zahlreichen Beobachtungen. Die Größenverhältnisse entsprechen nicht der Realität.

### 3.1.4.3.3 Beschleunigungswirkung von Gi

Bei einer Raubzugstraße einer Laborkolonie wurde auf eine ausreichend große Lücke in der Kolonne gewartet. Dann wurde mit einem feinen Pinsel eine mind. 10 cm lange Giftspur längs in die Ameisenkolonne gelegt. In elf Versuchen wurde das Verhalten Beute tragender, zum Nest laufender Arbeiterinnen beobachtet und in elf weiteren Versuchen das nicht tragender, vom Nest weglaufender Arbeiterinnen. Versuche wurden nur dann gewertet, wenn durch die Pinselführung keine Störung in der Ameisenstraße hervorgerufen wurde. Tab. 17 gibt die Ergebnisse wieder.

**Tab. 17:** Verhalten tragender und nicht tragender Arbeiterinnen auf einer Längsspur aus Giftdrüsensekret, jeweils elf Versuche. Zur meßbaren Beschleunigung siehe Abschnitt 3.1.2.4

Verhalten	nicht tragend	tragend
Arbeiterinnen kehren beim Erreichen der Spur um	12	5
Arbeiterinnen behalten Laufrichtung bei und beschleunigen auf der Giftspur	84	29
Arbeiterinnen überqueren Giftspur ohne Verhaltensänderung	9	52

Das Verhalten Beute tragender und nicht tragender Arbeiterinnen ist mit  $p = 1,83 \times 10^{-13}$  signifikant verschieden (Chi<sup>2</sup>-Test). Deutlich mehr Beute tragende Arbeiterinnen ignorierten die Giftspur und beschleunigten ihren Lauf nicht wie der überwiegende Anteil nicht tragender Arbeiterinnen.

#### 3.1.4.3.4 Synergetische Effekte von Gi und Py

Es sollte untersucht werden, ob die Kombination von Pygidialdrüsensekret und Giftdrüsensekret eine stärkere Wirkung hervorruft als die Einzelkomponenten. Die Konzentration der Testsubstanzen wurde bewußt niedrig gewählt ( $X_{0,1}$ ), um etwaige Verstärkungen deutlich herauszustellen. An einer Raubzugstraße im Labor wurden an verschiedenen Stellen jeweils Abzweigungstests mit T6, Gi und T6 + Gi hintereinander durchgeführt. Nach einer solchen Serie wurde jeweils die Frequenz der Stammspur ermittelt. Die Ergebnisse aus zehn Serien sind in Tab. 18 wiedergegeben.

**Tab. 18:** Abzweigungstests mit einzelnen und gemischten Pheromonspuren bei *L. distinguenda* im Labor.

Versuch	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	ges.	Ø
<b>T6<sub>0,1</sub></b>	17	0	10	10	11	9	10	4	3	3	77	<b>8</b>
<b>Gi<sub>0,1</sub></b>	25	17	17	5	23	11	11	18	23	22	172	<b>17</b>
<b>T6<sub>0,1</sub> + Gi<sub>0,1</sub></b>	48	22	20	22	12	17	17	44	13	18	233	<b>23</b>
<b>Stammspur</b>	102	79	51	73	70	55	73	78	56	42	679	<b>68</b>

Die Summe der Spurläufe auf T6 und Gi ist nicht signifikant verschieden zu den Spurläufen auf das Gemisch ( $p = 0,31$ ; Mann-Whitney U-Test, zweiseitig). Die gemischte Spur zeigt somit keinen synergetischen Effekt der beiden Pheromone. Die Anzahl der Spurläufe spiegelt einen additiven Effekt der beiden Einzelkomponenten wieder.

Weiterhin ist deutlich zu erkennen, daß bei den verwendeten Konzentrationen die Attraktionswirkung von Giftdrüsensekret mehr als doppelt so stark war wie die von Pygidialdrüsensekret. Obwohl bei der Präparation auf eine möglichst große Ausbeute geachtet wurde, ist jedoch nicht auszuschließen, daß die geringere Wirkung der Testsubstanz evtl. auf

Verluste von Drüsenzellen zurückzuführen ist (vgl. Abschnitt 2.5.2.2). Eine ausführlicher Vergleich der Wirkungen von Gift- und Pygidialdrüsensekret bei verschiedenen Konzentrationen befindet sich in Abschnitt 3.1.4.4.

### 3.1.4.3.5 Weitere Wirkungen der Pheromone

Die folgenden „Papierkugeltests“ dienten dazu, Pheromonwirkungen zu untersuchen, die über eine Spurwirkung hinausgehen und von dieser evtl. verdeckt werden (Abschnitt 2.5.2.3.1). Dazu wurden die Testsubstanzen den Tieren nicht in Form von Spuren, sondern aufgesogen in kleinen Kügelchen aus Filterpapier präsentiert (Durchmesser 1-2 mm).

Diese wurden ca. 0,5 cm neben eine Ameisenstraße gebracht, ohne die Tiere dabei sichtlich zu stören. In den folgenden 3 Minuten wurden die Reaktionen der mit den Kugeln in Kontakt tretenden Ameisen beobachtet. Es wurden diejenigen Substanzen getestet, die in vorhergehenden Spurversuchen eine Wirkung gezeigt hatten sowie das Sekret der Mandibeldrüse, welches in Vorversuchen Alarmverhalten ausgelöst hatte. Die Ergebnisse sind in Tab. 19 zusammengefaßt.

**Tab. 19:** Ergebnisse verschiedener Testsubstanzen in Papierkugeltests. Jede Substanz wurde 15 mal getestet. Die Summe der Reaktionen muß nicht 15 ergeben, da bei einem Versuch mehrere Reaktionen beobachtet werden konnten.

Reaktion	T6 <sub>1</sub>	Gi <sub>1</sub>	S5 <sub>1</sub>	M <sub>1</sub>	K
Kugel wird mit Fühlern betriillert	15	0	10	0	6
Ameisen kauen mit Mandibeln an Kugel	0	0	8	0	0
Kugel wird aufgenommen und ein kurzes Stück getragen	4	4	10	0	6
Kugel wird aufgenommen und ins Nest eingetragen	1	5	3	0	0
Kugel wird angegriffen (beißen und stechen)	0	15	0	0	0
Ameisenstraße wird unterbrochen und Arbeiterinnen fliehen	0	0	0	15	0
keine Reaktion	0	0	0	0	9

Bei allen Testreihen zeigten die Ameisen irgendeine Reaktion. Nur neun der 15 mit Wasser getränkten Kugeln wurden überhaupt nicht beachtet, während immerhin sechs zuerst betriillert und dann wenige cm weit beiseite getragen wurden. Dieses Verhalten kann aber auch auf einen rein mechanischen Reiz zurückgeführt werden. Da die Kugeln unmittelbar neben der Straße abgelegt wurden, ist es denkbar, daß die Tiere einfach nur den Weg freiräumten<sup>12</sup>. Die

<sup>12</sup> Im Labor versuchten Arbeiterinnen sogar Reste von Klebeband, die nach bestimmten Versuchen auf den Holzbrücken hafteten, zu entfernen. Da sich die Tiere auf der glatten Oberfläche nur schlecht fortbewegen können, stellten die Objekte offensichtlich einen Störfaktor in den Raubzugstraßen dar.

Reaktionen auf die jeweils 15 behandelten Kugeln sind gegenüber den neun nicht beachteten Kontrollen signifikant ( $p = 7,65 \times 10^{-7}$ ; Fisher-Test)

Von den mit Pygidialdrüsensekret behandelten Kugeln wurden nur vier beiseite geschafft, obwohl alle wahrgenommen (betrillert) wurden. Möglicherweise war der Störeffekt hier nicht so groß. Eine Kugel wurde ins Nest befördert.

Von den Kugeln, die mit S5 behandelt worden waren, wurden ebenfalls alle wahrgenommen. Zehn wurden zuerst betrillert und fünf sofort in die Mandibel genommen. An acht Kugeln kauten Arbeiterinnen 10-90 s lang mit den Mandibeln, zehn Kugeln wurden beiseite und drei bis ins Nest getragen. Das Kauen an den mit S5 behandelten Kugeln ist mit  $p = 0,0011$  signifikant gegenüber den anders behandelten (Fisher-Test).

Diejenigen Kugeln, die mit Giftdrüsensekret behandelt worden waren, lösten als einzige signifikantes Angriffsverhalten unter den Ameisen aus ( $p = 6,45 \times 10^{-9}$ ; Fisher-Test). Sie wurden nicht betrillert, sondern ohne Zögern attackiert. Vier Kugeln wurden dann beiseite und fünf bis ins Nest getragen.

Das Sekret der Mandibeldrüse führte in allen Fällen zur Unterbrechung der Kolonne und zu heftigem Fluchtverhalten (signifikant mit  $p = 7,65 \times 10^{-7}$ ; Fisher-Test). Nach ca. 3 min begannen Arbeiterinnen sich langsam den Kugeln zu nähern. Schließlich wurden die Kugeln von einigen Arbeiterinnen mit geöffneten Mandibeln umstellt. Ein identisches Verhalten wurde bei Arbeiterinnen in Feindkontakt beobachtet (vgl. Abschnitte 3.1.9.1 und 3.1.9.2).

#### **3.1.4.3.6 Alarmverhalten**

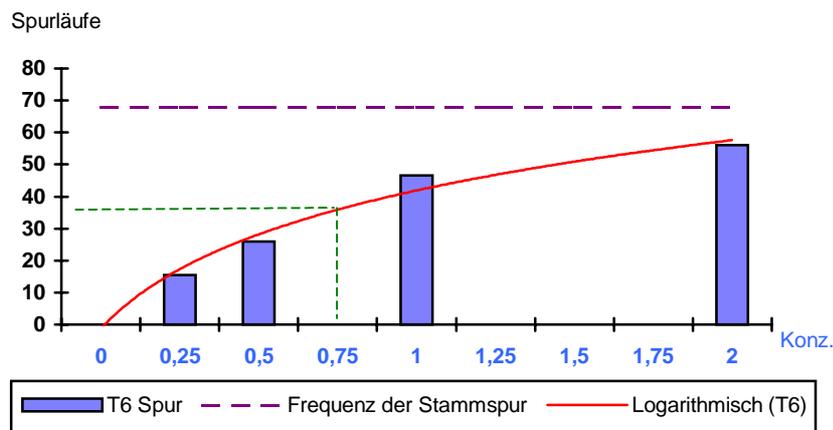
Im Freiland wurde versucht, komplette Raubzüge, die sich noch in der Anfangsphase befanden (20-45 Minuten alt), mit Testsubstanzen aus Mandibeldrüsensekret in Standardkonzentration zu stoppen. Dazu wurden unmittelbar an der vorstoßenden Raubzugfront mit einem Pinsel wiederholt zahlreiche Tupfer des Mandibeldrüsensekrets auf den Untergrund aufgebracht. Im Vorfeld war mehrfach beobachtet worden, daß mechanische Bewegungen in der Laubstreu nicht zu einer Störung im Vormarsch des Schwarmes führten. Stattdessen entwickelten sich an solchen Stellen in der Regel sogar spontane Kolonnenvorstöße (vgl. Abschnitte 3.1.1 und 3.1.2.4).

Schon beim Auftragen der ersten Tropfen begannen Arbeiterinnen in unmittelbarer Nähe erregt umherzulaufen. Diese Arbeiterinnen eilten sowohl 20-30 cm weit über die eigentliche Schwarmfront hinaus als auch weit zurück in den nachrückenden Schwarm. Dabei übertrug sich die Erregung ganz offensichtlich auch auf Tiere, die sich weiter hinten aufhielten und nicht mit der Testsubstanz in Berührung gekommen waren. Die Erregung pflanzte sich innerhalb von 90 s bis in die Mitte des 6-7 m<sup>2</sup> großen Raubzugschwarms fort. Nach ca. 2 min war eine kollektive Rückbewegung des vorderen Schwarms erkennbar. Nach 6 min hatte sich der Schwarm weitgehend in Richtung Nest (in 4 m Entfernung gelegen) zurückgezogen. Nach ca. 15 min wurde vom Nest aus ein neuer Raubzug in eine andere Richtung gestartet. Der Rückzug des

Raubzugschwarm erfolgte bei diesem Versuch in gleicher Weise wie ein natürlicher Abbruch bei dem Kontakt von zwei Kolonien (Abschnitt 3.1.2.3, Abb. 13). Das künstliche Abbrechen von Raubzügen wurde noch zwei weitere Male in gleicher Weise erfolgreich durchgeführt.

#### 3.1.4.4 Konzentrationsabhängigkeit der Führwirkung

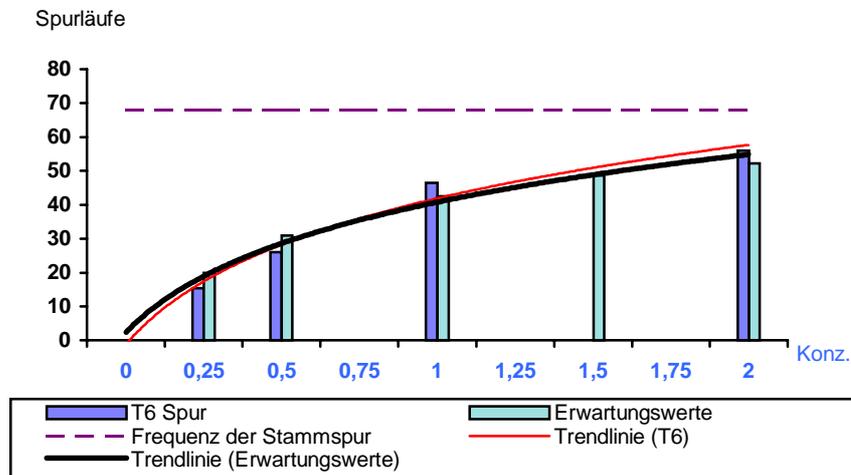
Mit diesen Versuchen sollte untersucht werden, wie die Ameisen auf unterschiedlich konzentrierte Spuren reagieren. Dazu wurden abzweigende Spuren in unterschiedlicher Konzentration ausgehend von einer Stammspur angeboten. Die Versuche wurden mit dem Sekret der Pygidialdrüse (T6) durchgeführt, da die spurführende Wirkung bei diesem Pheromon am wenigsten durch andere Wirkungen überlagert wird. Es wurde eine Testsubstanz in doppelter Standardkonzentration ( $X_2 = 20$  Drüsen auf 1 ml Wasser) präpariert. Ausgehend von dieser wurden Verdünnungen erstellt ( $X_1$ ,  $X_{0,5}$  und  $X_{0,25}$ ). An einer Raubzugstraße im Labor wurden dann mit jeder Verdünnung zehn Abzweigungstests durchgeführt. Zwischen den Versuchen wurde immer wieder die Frequenz auf der Stammspur als Referenzwert ermittelt. Die Ergebnisse sind in Abb. 30 dargestellt.



**Abb. 30:** Abzweigungstests mit vier verschiedenen Konzentrationen von T6 an einer Raubzugstraße im Labor.

Die dargestellte Kurve zeigt einen logarithmischen Verlauf. Einen derartigen Verlauf erhält man, wenn man eine Konzentrationsabhängigkeit der Spurfolge nach folgendem Modus annimmt: An einer Verzweigung eintreffende Ameisen verteilen sich auf zwei konkurrierende Spuren proportional zum Verhältnis der Konzentrationen der beiden Spuren. Bei einer Frequenz von 100 Ameisen beispielsweise pro Zeitintervall würden sich an einer Verzweigung mit dem Konzentrationsverhältnis 9:1 statistisch gesehen pro Zeitintervall 90 für die eine und 10 für die andere Spur entscheiden (direkte Proportionalität). Nach diesem Modell wurde in Übereinstimmung mit den Versuchsbedingungen eine Kurve mit 70 Ameisen pro Zeitintervall

und einer Konzentration der Stammspur von  $X_{0,6}$  berechnet. In Abb. 31 ist diese Kurve im Vergleich zu den experimentell ermittelten Daten dargestellt. Die starke Übereinstimmung der beiden Kurven spricht für die Anwendbarkeit des Modells.



**Abb. 31:** Theoretisch berechnete Modellkurve im Vergleich mit den experimentell ermittelten Daten aus Abb. 30.

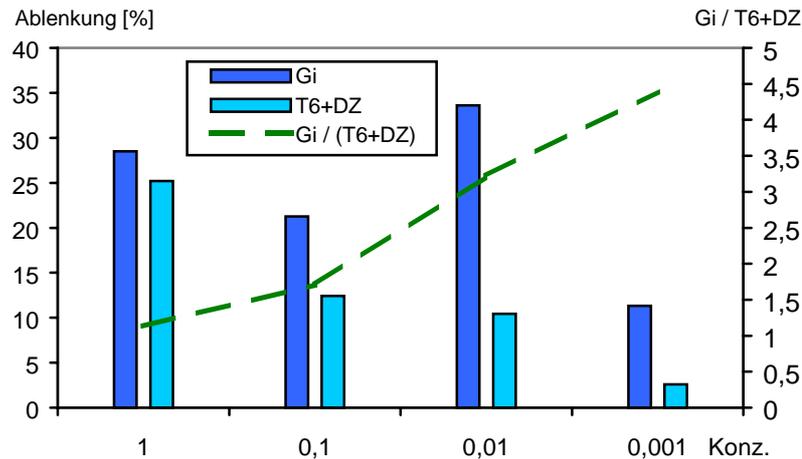
Weiterhin läßt sich aus den experimentellen Ergebnissen die Pheromonkonzentration der verwendeten Testsubstanz abschätzen. An einer y-förmigen Weggabelung, bei der beide Schenkel den gleichen Winkel zur Basis einnehmen und bei der beide Schenkel exakt die gleiche Konzentration des Spurpheromons besitzen, sollten sich eintreffende Ameisen, die eine Richtungsentscheidung treffen müssen, um ihren Weg fortzusetzen, zu jeweils 50% auf die beiden Spuren verteilen. Auf das obige Experiment bezogen (mit einer Frequenz der Stammspur von 68 Tieren pro min) wären das 34 Ameisen pro Schenkel. Wie in Abb. 30 zu sehen ist, entsprach dieser Fall einer Konzentration von ca. 75% der Standardkonzentration. Eine T6 Testlösung der Konzentration  $X_{0,75}$  enthält demnach etwa eine Pheromonmenge wie eine Spur mit einer Frequenz von 68 Tieren pro min, bzw. entspricht in Standardkonzentration etwa einer Spur der Frequenz 91. Es ist zu berücksichtigen, daß dieser Rechnung einige Vereinfachungen zugrundeliegen; so werden beispielsweise die Winkel der Abzweigungen, eine evtl. vorhandene Richtungspräferenz der Versuchstiere oder das Vorhandensein mehrerer Pheromonkomponenten nicht berücksichtigt. Eine detaillierte Beschreibung der theoretischen Berechnungen von Spurfrequenzen ist in Abschnitt 3.8 zu finden. Da die beschriebene Überschlagsrechnung möglicherweise einigen Ungenauigkeiten unterliegt, soll sie lediglich dazu dienen, eine grobe Vorstellung von der relativen Pheromonkonzentration der hergestellten Testsubstanzen im Vergleich zu den natürlichen Spuren zu bekommen.

In einer zweiten Versuchsreihe wurden die Wirkungen von Py und Gi bei niedrigen Konzentrationen verglichen. Ausgehend von je einer präparierten Stammlösung (Gi bzw. T6+DZ) wurden Verdünnungen erstellt ( $X_1$ ,  $X_{0,1}$ ,  $X_{0,01}$  und  $X_{0,001}$ ). Die Verdünnungen wurden per Abzweigungstest an der Raubzugstraße einer Laborkolonie getestet. In einer Versuchsreihe konnte aufgrund der Menge an Versuchen nur eine von den vier Konzentrationen untersucht werden. Daher stammten nur Testsubstanzen gleicher Konzentration aus derselben Präparation. Die Versuche mit den beiden Substanzen in gleicher Konzentration wurden abwechselnd durchgeführt und dazwischen wurde jedesmal die Lauffrequenz auf der Stammspur ermittelt. Aus je zehn einminütigen Zählungen wurde schließlich der Durchschnitt gebildet. Um die Datenreihen der verschiedenen Durchgänge miteinander vergleichen zu können, wurde die Laufhäufigkeit pro min auf den Testspuren in Prozent, bezogen auf die Stammspur, umgerechnet (prozentuale Ablenkung). Die Ergebnisse sind in Tab. 20 zusammengefaßt. Um die Unterschiede in der Wirkung der beiden Pheromonextrakte herauszustellen, wurden für die verschiedenen Konzentrationen das Verhältnis aus Gi und T6+DZ gebildet.

**Tab. 20:** Ergebnisse von Abzweigungstests mit unterschiedlich konzentrierten Testsubstanzen an Raubzugstraßen einer Laborkolonie. Den Werten liegen jeweils zehn Messungen zugrunde.

Konz. der Testsubstanz	$X_1$	$X_{0,1}$	$X_{0,01}$	$X_{0,001}$
Ø Läufe auf Stammspur [min]	49,1	55,3	62,2	50,3
Ø Spurläufe auf Gi [min]	14,0	11,8	20,9	5,7
Ø Spurläufe auf T6+DZ [min]	12,4	6,9	6,5	1,3
Gi in % von Stammspur	28,50	21,27	33,60	11,33
T6+DZ in % von Stammspur	25,19	12,44	10,45	2,58
Gi [%] / (T6+DZ) [%]	1,13	1,71	3,22	4,39

Insgesamt nimmt die prozentuale Ablenkung von der Stammspur mit sinkender Pheromonkonzentration erwartungsgemäß ab. Eine Ausnahme stellen die Ergebnisse für die Giftspur bei der 100-fachen Verdünnung dar. Hier ist jedoch zu berücksichtigen, daß bei dieser Versuchsserie auch die allgemeine Aktivität am höchsten war. Die Kolonie könnte sich in einem schlechteren Ernährungszustand befunden haben, so daß eine verstärkte Motivation, auf Beutespuren zu reagieren, bestanden haben könnte (vgl. Abschnitte 3.1.2.5 und 3.1.3.4).



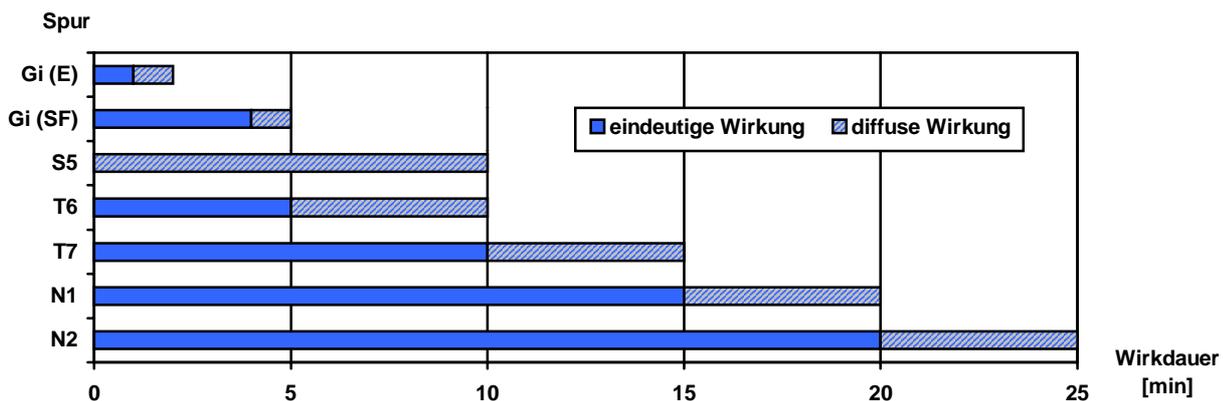
**Abb. 32:** Prozentuale Ablenkung von Raubzugspuren einer Laborkolonie bei verschiedenen Konzentrationen von Gift- und Pygidialdrüsensekret; Daten aus Tab. 20.

In Abb. 32 ist deutlich zu erkennen, daß die Wirkung von Giftdrüsensekret im Verhältnis zu Pygidialdrüsensekret mit sinkender Konzentration weniger stark abgenommen hat. Während die Ablenkungswirkung der beiden Pheromone bei Standardkonzentration nahezu gleich groß war, übertraf die Wirkung von Gi die von Py bei einer 1000-fachen Verdünnung um den Faktor 4,39<sup>13</sup>. Aufgrund des relativ konstant ansteigenden Quotienten  $Gi / (T6+DZ)$  mit abnehmender Konzentration scheint dies kein Meßartefakt zu sein. Es bleibt festzuhalten, daß die Attraktionswirkung von Gi diejenige von Py bei geringen Konzentrationen um ein Vielfaches übertrifft. Es ist von großer Bedeutung, dabei zu berücksichtigen, daß aufgrund der Kurzzeitkomponente der Giftdrüse der Unterschied noch erheblich größer ausfallen würde, wenn man das Meßintervall verkürzen würde. Wie in Abschnitt 3.1.4.3 beschrieben, übertraf die prozentuale Ablenkung der Giftspuren in den ersten 20 s diejenige in den darauffolgenden 40 s um mehr als das achtfache. Gegenüber dem gesamten Meßintervall von einer min war die Wirkung in den ersten 20 s um den Faktor 2,4 stärker. Bei einer Messung über 20 s in der Konzentration 0,001 wäre somit eine mehr als zehnfache Ablenkungswirkung von Gi gegenüber Py zu erwarten. Der Faktor steigt also nicht nur bei geringen Konzentrationen, sondern auch bei kürzerer Betrachtung. Bei stärkerer Motivation der Tiere, auf Beutespuren zu reagieren, könnte dieser Unterschied noch extremere Ausmaße annehmen.

<sup>13</sup> Bei dieser niedrigen Konzentration (und einer Frequenz von durchschnittlich 1,3 Ameisen pro min bei T6+DZ) muß ein großer Meßfehler einkalkuliert werden (vgl. Kapitel 2.5.2.4).

### 3.1.4.5 Wirkdauer der Pheromone

Die Testsubstanzen wurden mit Hilfe von S-Spur-Versuchen jeweils gegen das reine Lösungsmittel (Wasser) getestet. Es wurden auch natürliche Spuren (N) erstellt, indem Holzplatten in gut belaufene Straßen anderer Laborkolonien eingebracht wurden (N1 ca. 40 Ameisen / min; N2 ca. 100 Ameisen / min). Nach dem Auftragen der Spuren wurden die Versuchsplatten eine definierte Zeit an der Luft stehen gelassen. Bei Gift wurde mit einer Wartezeit von einer Minute begonnen, bei den anderen Spuren mit 5 min. Um den gleichen Betrag wurde die Abdampfzeit jeden Durchgang verlängert, bis die Spur so schwach geworden war, daß die Ameisen Orientierungsschwierigkeiten auf der Versuchsplatte hatten. Bis zu dieser Abdampfzeit wurde die Wirkung als eindeutig bezeichnet. Die Versuchstiere tasteten sich nun langsam auf der Spur vorwärts und kehrten oft um. Wenn sie es trotz dieser Schwierigkeiten bei weiterer Verlängerung der Wartezeit dennoch schafften, dem Verlauf der Testspur teilweise zu folgen, wurde die Wirkung als diffus bezeichnet. Die Abdampfzeit wurde solange verlängert, bis der Verlauf der Testspur von den Ameisen nicht mehr erkannt werden konnte. Die Ergebnisse sind in Abb. 33 dargestellt.



**Abb. 33:** Wirkdauer von Pheromonspuren bei *L. distinguenda* in S-Spur-Versuchen. Bei der Wirkung von Gi wurde zwischen E = Erregung und SF = Spurfolge unterschieden; N = natürliche Spuren.

Durch den Einsatz von (natürlichen) Pheromonspuren fremder Kolonien wurde die Versuchskolonie nicht erkennbar gestört.

Keine der Spuren wies unter den gegebenen Bedingungen eine Langzeitwirkung auf. Selbst N2, als Orientierungsspur einer großen Kolonie, vermochte nach 25 min kein eindeutiges Folgeverhalten mehr auszulösen. Das bedeutet nicht, daß einzelne Arbeiterinnen die Spur nicht wahrnehmen konnten, sondern daß die Führwirkung zu schwach war, um den Verlauf einer Ameisenstraße zu bestimmen. Die Wirkdauer lag mit ca. 10 bzw. 15 min bei T6 und T7 nicht weit auseinander, was wiederum darauf hindeutet, daß es sich um die gleiche Wirksubstanz handeln könnte. Für S5 wurden 5-10 min ermittelt. Die Wirkung ist zwar schwach, aber

verhältnismäßig lang andauernd. Stärker frequentierte, natürliche Spuren scheinen größere Pheromonkonzentrationen aufzuweisen als schwächere, weshalb sie etwas länger wirksam bleiben. Wenn es sich bei den natürlichen Spuren mit Wirkdauern von max. 20 bzw. 25 min ebenfalls um Pygidialdrüsensekret handelt, so weisen die künstlichen im Vergleich eine geringere Konzentration auf.

Bei Gi wurde eine wesentlich kürzere Dauer der Spurwirkung von bis zu 5 min festgestellt, weshalb eine geringere Bedeutung bei der Orientierung angenommen werden muß. Die erregende Wirkung war jedoch schon nach ca. 2 min nicht mehr festzustellen. In der Giftblase scheinen also zwei wirksame Komponenten vorzuliegen, eine sehr kurzfristige, erregende (1-2 min, je nach Konz.), sowie eine länger anhaltende (ca. 5 min) ebenfalls mit einer Orientierungsfunktion.

### 3.1.5 Experimente zur Orientierung

#### 3.1.5.1 Orientierung im Spursystem - Richtungsfindung

Ziel dieser Untersuchungen war es herauszufinden, auf welche Weise sich einzelne Arbeiterinnen in einem komplizierten Netzwerk von Pheromonspuren zurechtfinden können. Wie findet z.B. eine Arbeiterin mit Beute im Raubzugswarm, in dem eine Vielzahl von Pheromonspuren existiert, ihren Weg zurück zum Nest?

##### 3.1.5.1.1 Orientierung durch Nestgenossinnen?

In einer Raubzugstraße einzeln laufenden, Beute eintragenden Arbeiterinnen wurde vorsichtig ein Rollrand-Schnappdeckelglas übergestülpt. Nach ca. 10 Sekunden wurde es so gekippt, daß die Tiere es nur entgegengesetzt zu der Richtung, aus der sie gekommen waren, verlassen konnten. Es wurde beobachtet, welche Richtung sie beibehielten, nachdem sie sich 5 cm vom Punkt der Umlenkung entfernt hatten (Tab. 21). Weiterhin wurde festgehalten, wie viele Beute tragende oder nicht tragende Nestgenossinnen, die in Richtung Nest unterwegs waren, ihnen innerhalb dieser 5 cm begegneten. Der Versuch wurde nur dann gewertet, wenn durch das Glas keine erkennbare Erregung in der Ameisenstraße hervorgerufen wurde.

**Tab. 21:** Umlenkversuche mit einzelnen Arbeiterinnen in Raubzugstraßen. Es wurde beobachtet, ob umgelenkte Arbeiterinnen ihre Laufrichtung auf einer Strecke von 5 cm korrigierten.

<b>Laufrichtung nach 5 cm</b>	<b>richtig</b>	<b>falsch</b>
nach Begegnung mit Beute tragenden Arbeiterinnen	2	0
nach Begegnung mit nicht tragenden Arbeiterinnen	8	0
nach Begegnung mit Beute tragenden und nicht tragenden Arbeiterinnen	3	0
ohne Begegnung mit anderen Arbeiterinnen	8	0

Beim Verlassen des Glases bewegten sich die Versuchstiere wenige cm zögernd in die ihrer ursprünglichen Laufrichtung entgegengesetzten Richtung. Nach fünf cm hatten aber alle 21 Tiere ihre ursprüngliche Richtung wieder aufgenommen. Dies geschah unabhängig davon, ob ihnen Nestgenossinnen begegneten. Die Richtung zum Nest konnte in diesen Versuchen ohne Information von Nestgenossinnen sicher verfolgt werden.

### 3.1.5.1.2 Polarität von Pheromonspuren

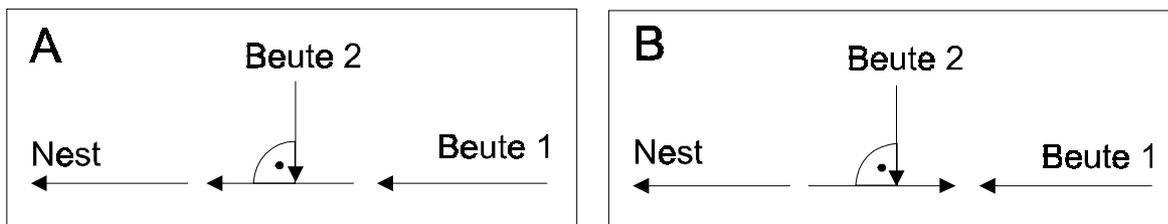
#### Gerade Spur

Eine Raubzugkolonne wurde über eine Brücke bestehend aus einem Pappstreifen (2x20 cm) geführt. Bei 20 Beute tragenden Tieren wurde die Laufrichtung aufgenommen. Nach 30 min wurde der Pappstreifen in einem Augenblick, in dem sich keine Ameise darauf befand, um 180° gedreht. Nun wurde beobachtet, in welche Richtung die ersten 20 Beute tragenden Arbeiterinnen auf dem Pappstreifen laufen.

Ergebnis: In fünf Experimenten liefen alle 100 Arbeiterinnen in die richtige Richtung (zum Nest), unabhängig davon in welcher Richtung das Spurstück in der Ameisenstraße lag. Die natürlichen Spursegmente von 20 cm Länge enthielten demnach keine Richtungsinformation, die Arbeiterinnen zum Umkehren bewegte.

#### 90°-Abzweigung

Die Versuchstiere wurden im 90°-Winkel auf den Pappstreifen geleitet, indem eine zweite Beute über eine rechtwinklig abzweigende Brücke angeboten wurde (Abb. 34 A). Nach 20 min wurde die Pappbrücke entnommen und a) in entgegengesetzter Richtung eingefügt oder b) durch einen Pappstreifen mit einer künstlichen Spur aus Pygidialdrüsensekret, die in entgegengesetzter Richtung aufgetragen wurde, ersetzt (Abb. 34 B). Es wurde pro Durchgang die Laufrichtung von den ersten 10 Beute tragenden Tieren ermittelt (Tab. 22). Im Gegensatz zu der Versuchsreihe mit dem um 180° gedrehten Spurstück, bei dem die Ameisen ihre Laufrichtung beibehalten oder ändern konnten, mußten die Tiere bei dieser Versuchsanordnung zwischen zwei Richtungen entscheiden.



**Abb. 34:** Versuchsaufbau zur Richtungsinformation der Spur. **A:** Spurstück in richtiger Richtung, **B:** Spurstück in entgegengesetzter Richtung.

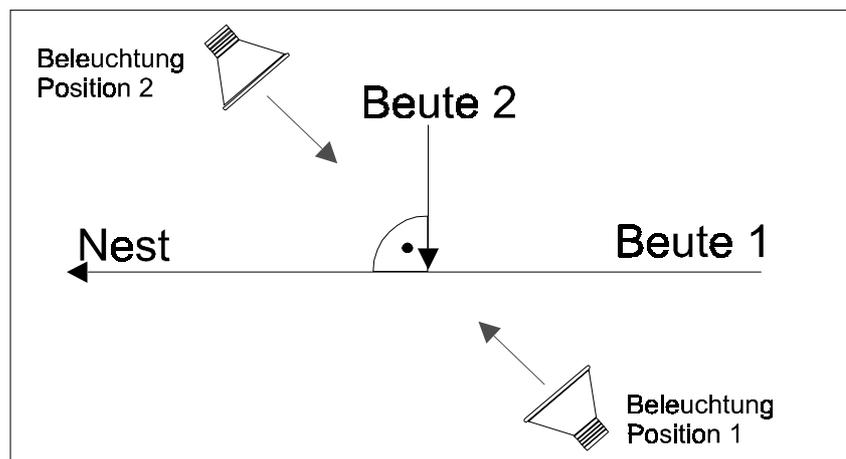
**Tab. 22:** Ergebnisse der Versuche mit variablem Spursegment zur Polarität von Pheromonspuren.

Spur	Anordnung des Spursegments	Laufrichtung		Durchgänge	Ø pro Durchgang	
		richtig	falsch		richtig	falsch
natürliche Spur	richtige Richtung (Abb. 34 A)	20	0	2	10	0
	entgegengesetzte Richtung (Abb. 34 B)	39	1	4	9,75	0,25
T6	entgegengesetzte Richtung (Abb. 34 B)	19	1	2	9,5	0,5

Sowohl künstliche als auch natürliche Spuren zeigten keine immanente Richtungskomponente. Die Mittel der Läufe pro Durchgang bei verdrehten und nicht verdrehten Spursegmenten sind statistisch nicht signifikant verschieden ( $p = 1,00$ ; Fisher-Test). In allen Fällen fand der weitaus größte Teil der Arbeiterinnen ohne Schwierigkeiten den richtigen Weg zum Nest. Es muß also eine andere Art der Richtungsfindung vorliegen.

### 3.1.5.1.3 Einfluß optischer Reize

Eine 90°-Verzweigung einer Raubzugkolonne wurde einseitig mit einer schwachen Lichtquelle bestrahlt (Karbidlampe). Nach 60 min wurde die Lichtquelle um 180° gedreht (Abb. 35). Die Laufrichtung von 100 an der Abzweigung eintreffenden, Beute tragenden Arbeiterinnen wurde vor und nach Verändern der Lichtquelle bestimmt (Tab. 23).

**Abb. 35:** Versuchsaufbau zum Einfluß optischer Reize auf die Orientierung innerhalb des Spursystems.

**Tab. 23:** Einfluß der Beleuchtungsrichtung auf die Orientierung Beute tragender Arbeiterinnen.

Läufe	zum Nest	vom Nest weg
Beleuchtung in Ausgangsposition	98	2
Beleuchtung um 180° gedreht	24	76

Unter unveränderten Bedingungen liefen 98 von 100 tragenden Arbeiterinnen von der Abzweigung kommend auf direktem Wege zum Nest. Nach Drehen der Beleuchtung um 180° wählten 76% den falschen Weg, nämlich vom Nest weg. Der Unterschied in der Richtungswahl ist nach dem Chi<sup>2</sup>-Test mit  $p = 7,52 \times 10^{-27}$  signifikant. Trotz eindeutigem Einfluß optischer Reize fand ein Viertel der Arbeiterinnen den richtigen Weg zum Nest. Dies mag auf eine zusätzliche kinästhetische Komponente bei der Orientierung zurückzuführen sein.

### 3.1.5.2 Orientierung im Spursystem - Spurdifferenzierung

#### 3.1.5.2.1 Nestfindung bei Raubzügen

In der Praxis läßt sich sowohl im Freiland als auch im Labor beobachten, daß Beute tragende Arbeiterinnen aus dem Raubzugschwarm zielstrebig zum Nest zurückkehren. Wie in Abschnitt 3.1.1 beschrieben, besteht ein Raubzugschwarm aus einem dynamischen Netzwerk verschieden stark belauener Straßen, die in unterschiedliche Richtungen führen. In diesem Abschnitt wird untersucht, wie Beute eintragende Tiere in der Lage sind, den Weg zurück zum Nest zu finden.

An eine Raubzugstraße im Labor wurden mindestens 10 cm lange, abzweigende Spuren aus Gift- (Gi) bzw. Pygidialdrüsensekret (T6+DZ) gelegt. Es wurde beobachtet, wie viele Beute tragende Arbeiterinnen auf dem Rückweg zum Nest die jeweiligen Spuren wählten. Zwischen den Versuchen wurde die Frequenz Beute tragender Arbeiterinnen bestimmt. Die Ergebnisse sind in Tab. 24 dargestellt.

**Tab. 24:** Ergebnisse von Abzweigungstests mit Beute eintragenden Arbeiterinnen an einer Raubzugstraße im Labor.

Läufe eintragender Arbeiterinnen auf Stammspur [1/min]	8	6	7	10	8	5	16	11	9	8
abgezweigt auf T6+DZ [1/min]	3	1	4	5	3	3	10	8	6	4
abgezweigt auf Gi [1/min]	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Nicht Beute tragende Arbeiterinnen reagierten auf beide Testspuren in der üblichen Weise. Beute tragende Arbeiterinnen auf dem Rückweg zum Nest hingegen, die bei diesen Versuchen beobachtet wurden, zweigten nur auf Pygidialsekretspuren ab. Keine einzige Beute eintragende Arbeiterin lief auf einer Giftspur. Der Unterschied in der Wirkung auf Beute eintragende Arbeiterinnen zwischen Gift- und Pygidialsekretspuren ist signifikant ( $p = 2,59 \times 10^{-5}$ , Mann-

Whitney U-Test, einseitig). Vorherige Experimente haben mit hoher Signifikanz die Wirksamkeit der Giftdrüse herausgestellt. Die Reaktionen nicht tragender Arbeiterinnen zeigte zudem die Wirksamkeit der hier verwendeten Testsubstanz. Es ist auszuschließen, daß Beute tragende Arbeiterinnen die Spur aus irgendwelchen Gründen nicht wahrnehmen können, da Reaktionen auf längs eingefügte Spursegmente beobachtet wurden (Abschnitt 3.1.4.3.3). Nach diesen Versuchen verhalten sich eintragende Arbeiterinnen anders als nicht eintragende, sie lassen sich durch Giftspuren nicht führen. Oder anders ausgedrückt; sie benutzen Giftspuren nicht zur Orientierung, sondern ignorieren sie.

### 3.1.5.2.2 Nestfindung bei Umzügen

In Abschnitt 3.1.3.3 wurde gezeigt, daß *L. distinguenda* in der Lage ist, Umzugspuren von Raubzugspuren zu unterscheiden. Dabei handelte es sich um Beobachtungen an natürlichen Spuren. In diesem Abschnitt wird die Spurdifferenzierung durch Versuche mit künstlichen Spuren weitergehend untersucht.

In einer ersten Versuchsreihe wurden verschiedene Substanzen in Form von abzweigenden Spuren angeboten. Dazu wurden künstliche Spuren von 10 cm Länge im 90°-Winkel abzweigend von einer Umzugstraße einer Laborkolonie aufgetragen. Es wurde in einem Intervall von 10 Sekunden festgehalten, ob vollständige Spurläufe erfolgten. Dabei wurde zwischen Brut tragenden (T) und nicht tragenden (NT) Arbeiterinnen unterschieden. Die Testsubstanzen wurden in doppelter Standardkonzentration verwendet. Tab. 25 stellt die Anzahl der Versuche pro Kategorie dar. Es wurde auch mit natürlichen Rekrutierungsspuren (NR) gearbeitet, die durch Beutepräsentation an den Umzugskolonnen erstellt wurden (Methodik in Abschnitt 2.5.2.3).

**Tab. 25:** Abzweigungstests an Umzugstraßen; Versuchsbeschreibung im Text, NT = nicht tragende Arbeiterinnen; T = tragende Arbeiterinnen, weitere Abkürzungen in Kapitel 7. Dargestellt ist die jeweilige Anzahl der Versuche mit den Ergebnissen T, NT und T+NT.

Substanz	nur T	nur NT	T+NT	n
<b>T6<sub>2</sub></b>	0	13	2	15
<b>T7<sub>2</sub></b>	0	0	11	11
<b>Gi<sub>2</sub></b>	0	11	0	11
<b>S5<sub>2</sub></b>	0	4	0	10
<b>NR</b>	0	10	0	10
<b>Kontrolle</b>	0	2	0	11

Auf nicht tragende Arbeiterinnen wurde eine spurführende Wirkung bei T6<sub>2</sub>, T7<sub>2</sub> und Gi<sub>2</sub> festgestellt (T6<sub>2</sub>:  $p = 3,63 \times 10^{-6}$ , T7<sub>2</sub> und Gi<sub>2</sub>:  $p = 1,42 \times 10^{-6}$ , Fisher-Test). T7<sub>2</sub> wirkte als einzige der Testsubstanzen auch auf Brut tragende Arbeiterinnen ( $p = 1,42 \times 10^{-6}$ , Fisher-Test). Keine

Substanz wirkte ausschließlich auf tragende Arbeiterinnen. Das Sekret der Giftdrüse führte zu starker Erregung und zum Abbruch der Umzugskolonie. Lediglich nicht Brut tragende Tiere folgten diesen Spuren. Der offensichtliche Unterschied in der Wirkung von T6<sub>2</sub> und T7<sub>2</sub> ist aller Wahrscheinlichkeit nach konzentrationsbedingt, da beide Tergite das Sekret der Pygidialdrüse enthalten. Wenn bei der Präparation von T6 nicht speziell darauf geachtet wird, die assoziierten Drüsenzellen zu entnehmen, so lösen sie sich zum Teil vom Tergit und bleiben zurück. Im Vergleich dazu ist die Ausbeute bei T7 nach vorhergehenden Ergebnissen deutlich größer. An diesem Tergit haften zwar keine Drüsenzellen, aber es enthält ein Reservoir in Form von Kanälen in der Kutikula (Abb. 1 auf Seite 17), welches das Sekret der Pygidialdrüse aufnimmt. Demnach werden umziehende Arbeiterinnen nur durch besonders hohe Konzentrationen von Pygidialdrüsensekret geführt. Diese Vermutung wird in den nachfolgend beschriebenen Experimenten geprüft (s.u.)

Die frisch erzeugten, natürlichen Rekrutierungsspuren zeigten erwartungsgemäß nur Wirkung auf nicht tragende Arbeiterinnen, nicht aber auf am Umzug teilnehmende Tiere. Im Gegenteil führten sie wie die Giftspuren durch die auftretende Erregung zu Fluchtreaktionen Brut tragender Arbeiterinnen und zum kurzfristigen Abbruch der Umzugskolonie.

S5-Spuren vermochten einzelne, nicht tragende Arbeiterinnen von der Stammspur abzulenken. Die Wirkung war jedoch nicht einheitlich und nicht statistisch signifikant. Eine Wirkung auf umziehende Tiere trat nicht auf.

In einer weiteren Versuchsreihe wurde die Funktion des Sekrets der Pygidialdrüse erneut untersucht. Es wurde wiederum mit dem 6. Tergit gearbeitet, dieses Mal jedoch mit größerer Pheromonausbeute, um die Konzentrationsabhängigkeit der Führwirkung auf umziehende Tiere zu untersuchen.

An einer Umzugstraße einer Kolonie im Labor wurden Abzweigungstests mit Pygidialdrüsensekret durchgeführt. Bei der Präparation wurde auf eine große Pheromonausbeute geachtet, indem möglichst viele der locker assoziierten Drüsenzellen entnommen wurden. Nachdem die Frequenz von Brut tragenden und nicht tragenden Arbeiterinnen auf der Stammspur bestimmt worden war, wurde eine frische, mind. 10 cm lange, abzweigende Spur gelegt. Nun wurden innerhalb 1 min alle kompletten Spurläufe von Brut tragenden und nicht tragenden Arbeiterinnen auf der Abzweigung gezählt (Tab. 26).

**Tab. 26:** Abzweigungstests an einer Umzugstraße mit natürlichen Spuren (n = 7), Pygidialdrüsensekret (T6 + DZ) und Kontrollspuren aus Wasser; NT = nicht tragende Arbeiterinnen; T = tragende Arbeiterinnen.

Spur		Anzahl der Läufe pro min							gesamt	Ø
Umzugstraße	T	17	43	25	36	73	40	47	281	<b>40</b>
	NT	93	75	43	64	49	78	65	467	<b>67</b>
T6+DZ -Spur	T	8	9	9	5	13	12	16	72	<b>10</b>
	NT	21	33	26	26	37	25	21	189	<b>27</b>
Kontrolle	T	0	0	0	0	0	0	0	0	<b>0</b>
	NT	3	1	1	0	0	2	0	7	<b>1</b>

Die Ergebnisse dieser Versuche belegen, daß sich Brut tragende Tiere auch mit T6 von einer Umzugskolonie ablenken lassen. Die Unterschiede gegenüber der Kontrolle sind nicht nur für nicht tragende, sondern auch für tragende Arbeiterinnen signifikant (nicht tragend  $p = 8,03 \times 10^{-4}$  Brut tragend:  $p = 4,08 \times 10^{-4}$ , Mann-Whitney U-Test). Während in den oben beschriebenen Versuchen T6 (ohne spezielle Präparation der Drüsenzellen) keine Wirkung auf umziehende Tiere ausübte, so zeigte sich nach der Präparation unter Einbeziehung der anliegenden Drüsenzellen eine eindeutige Wirkung. Das Sekret der Pygidialdrüse vermag demnach schon in niedrigen Konzentrationen (T6) nicht umziehende Arbeiterinnen zu führen, aber nur in größeren Konzentrationen wirkt es auch auf umziehende Arbeiterinnen.

Zusätzlich zu den Abzweigungstests wurden S-Spur-Versuche als weitere Methode zur Untersuchung der Spurfolge auf Umzügen herangezogen. Es wurden entweder Substanzen gegen ihre Kontrolle oder gegen eine zweite Substanz an Laborkolonien getestet. Auch wurden Substanzen in doppelter Konzentration verwendet, da sich in Abzweigungstests herausgestellt hatte, daß umziehende Arbeiterinnen stärker auf hohe Konzentrationen reagieren (s.o.). Zusätzlich wurden natürliche Spuren (N) erstellt, indem Holzplatten in gut belaufene Umzugs- (NU) (120-180 Tiere pro min) bzw. Raubzugkolonnen (NR) (250-300 Tiere pro min) anderer Laborkolonien gebracht wurden. Ein Versuchsergebnis galt als positiv, wenn die unterbrochene Umzugskolonie komplett über der Testspur geschlossen wurde. Spurläufe nicht Brut tragender Arbeiterinnen wurden bei diesen Versuchen, in denen es ausschließlich um die Wirkung auf umziehende Tiere ging, nicht berücksichtigt. Das Beobachtungsintervall wurde mit 2 min bewußt kurz gewählt, um den Einfluß spurender, nicht Brut tragender Arbeiterinnen zu minimieren. Tab. 27 faßt die Ergebnisse zusammen.

**Tab. 27:** S-Spur-Versuche in Umzugstraßen. Die Substanzen wurden gegen die Kontrolle (H<sub>2</sub>O) oder gegen eine andere Substanz getestet.

Spur 1	T6	T6+DZ	T6 <sub>2</sub>	T6	T6	Gi	Gi <sub>2</sub>	T7 <sub>2</sub>	NU	NR	K
Spur 2	K	K	K	T7	Gi	K	K	K	-	-	-
n	6	6	6	6	6	6	6	6	7	6	8
Spur 1 positiv	0	6	2	0	0	0	0	6	7	6	0
Spur 2 positiv	0	0	0	6	0	0	0	0	-	-	-
1 (und 2) negativ	4	0	0	0	3	6	6	0	0	0	8
nicht eindeutig	2	0	4	0	3	0	0	0	0	0	0

Unter den künstlichen Spuren zeigten T6+DZ, T7 und T7<sub>2</sub> eindeutige Führwirkungen auf die Umzugskolonie ( $p = 3,33 \times 10^{-4}$ , Fisher-Test). Alle diese Spuren enthalten das Sekret der Pygidialdrüse in verhältnismäßig hoher Konzentration. Geringer konzentrierte Pygidialsekretspuren (T6<sub>2</sub> und T6) zeigten keine eindeutige Wirkung ( $p > 0,16$ , Fisher-Test). Während nicht Beute tragende Arbeiterinnen dem Verlauf dieser Spuren über die Versuchsplatte hinweg folgten, sammelten sich Arbeiterinnen mit Puppen oder Larven orientierungslos am Anfang der Versuchsplatte. Erst nach 3-5 min überquerten auch sie die künstliche Spur. Dieses Verhalten wurde jedoch darauf zurückgeführt, daß nicht Brut tragende Arbeiterinnen, die inzwischen die Versuchsplatte überquert hatten, neue Spursubstanz abgegeben hatten.

Künstliche Spuren, die ausschließlich Giftdrüsensekret enthielten (Gi und Gi<sub>2</sub>), zeigten auch in doppelter Konzentration keine Führwirkung auf Brut tragende Tiere ( $p = 1,0$ ; Fisher-Test). Vielmehr riefen sie starke Erregung, gefolgt von Fluchtverhalten, bei diesen Arbeiterinnen hervor. Die Tiere sammelten sich nicht vor den Versuchsplatten, sondern kehrten erregt in Richtung zum alten Nest um. Ausschließlich nicht Brut tragende Tiere zeigten das zuvor beschriebene erregte Folgeverhalten. Wenn die Versuchsplatten nach 4-5 min dennoch von der Umzugskolonie überquert wurden, so folgten die Brut tragenden Ameisen nicht dem exakten Verlauf der Testspuren.

Natürliche Umzugspuren einer anderen Laborkolonie zeigten eindeutige Führwirkung auf Beute tragende Tiere ( $p = 1,55 \times 10^{-4}$ , Fisher-Test).

Natürliche Raubzugspuren einer anderen Laborkolonie zeigten ebenfalls signifikante Führwirkung auf Brut tragende Arbeiterinnen ( $p = 3,33 \times 10^{-4}$ , Fisher-Test). Dieses Ergebnis ist zunächst sehr überraschend, da zu erwarten gewesen wäre, daß Raubzugspuren Giftdrüsensekret enthalten (Abschnitt 3.1.4.3), welches zum Stocken der Umzugskolonie führen sollte. Bei genauerer Betrachtung der bisherigen Ergebnisse läßt sich dieses Verhalten jedoch widerspruchsfrei erklären.

Auch wenn die natürlichen Raubzugspuren Giftdrüsensekret enthielten, so läßt die erregende Wirkung wie in Abschnitt 3.1.4.5 gezeigt nach ein bis max. zwei min nach. Aus methodischen Gründen vergingen ca. zwei min vom Herausnehmen der Versuchsplatte bis zum eigentlichen

Versuchsbeginn<sup>14</sup>. Es ist daher wahrscheinlich, daß zu dem Zeitpunkt, an dem die ersten Arbeiterinnen die Versuchsplatte betraten, keine wirksame Konzentration der Erregungskomponente des Giftdrüsensekrets mehr vorhanden war.

### 3.1.5.3 Orientierung außerhalb des Spursystems

An der Front eines vorstoßenden Raubzugs müssen Arbeiterinnen ständig neues Terrain betreten. Es sollte untersucht werden, welche Reize dabei von den Tieren zur Orientierung herangezogen werden. Situationen, in denen sich Arbeiterinnen auf unbespurtem Terrain orientieren müssen, sind u.a. gegeben, wenn Teile des Straßensystems verlorengehen. Dies kann z.B. bei heftigen Regenfällen der Fall sein.

Eine ähnliche Situation wird experimentell durch S-Spur-Versuche simuliert, wenn auf den Versuchsplatten keine Spurpheromone vorliegen (vgl. Abschnitt 2.5.2.3.1). Dabei wird ein Spurstück entfernt und durch eine Versuchsplatte mit den zu testenden Substanzen ersetzt.

#### 3.1.5.3.1 Künstliche Spursegmente in Raubzügen

In mehreren Versuchsreihen wurden S-Spur-Versuche in Raubzugkolonnen an Laborkolonien durchgeführt. Die Methode sowie die Art und Weise der Auswertung sind in Abschnitt 2.5.2.3.1 beschrieben. Es wurde jeweils eine Spur mit einer Substanz belegt und gegen eine reine Lösungsmittelspur getestet. Tab. 28 faßt die Ergebnisse zusammen.

**Tab. 28:** S-Spur-Versuche in Raubzugstraßen. Die Substanzen wurden jeweils gegen die Kontrolle (H<sub>2</sub>O) getestet. Abkürzungen in Kapitel 7.

Substanz	D	R	T5	T6	T7	S5	S6	S7	Gi	B	Z	K
n	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	10
positiv	0	2	1	8	8	3	1	0	8	0	0	0
negativ	6	3	4	0	0	0	2	4	0	3	4	8
nicht eindeutig	2	3	3	0	0	5	5	4	0	5	4	2

<sup>14</sup> Nach dem Herausnehmen der zu bespurenden Versuchsplatte mußten zunächst die darauf befindlichen Ameisen abgeklopft werden. Als nächstes wurde eine zuvor eingefügte Platte aus der Umzugskolonie der Testkolonie entnommen und ebenfalls von den darauf befindlichen Arbeiterinnen befreit. Erst jetzt konnte die entstandene Lücke mit der eigentlichen Versuchsplatte geschlossen werden. Diese Prozedur dauerte mindestens 1 min. Bis sich die Ameisen in der unterbrochenen Umzugstraße der Versuchskolonie beruhigt hatten, verging wiederum eine halbe bis eine min.

Eindeutige Führwirkungen konnten wieder für T6, T7, und Gi nachgewiesen werden, diejenigen Substanzen, die sich auch in den vorhergehenden Spurversuchen als wirksam erwiesen hatten (jeweils  $p = 2,29 \times 10^{-5}$ , Fisher-Test<sup>15</sup>). S5 fällt mit  $p = 0,069$  nicht mehr in das Signifikanzniveau von 5 %. Außer den oben genannten zeigten alle anderen Substanzen keine signifikanten Unterschiede gegenüber der Kontrolle. Das bedeutet, das sich zwar Arbeiterinnen teilweise auf den Spuren fortbewegen konnten, die zuvor unterbrochene Spur aber nicht komplett über die Testspuren geschlossen wurde. Dieses Ergebnis wird so interpretiert, daß die Versuchstiere zwar in der Lage waren, die Substanzen wahrzunehmen, die Attraktionswirkung aber zu gering für eine signifikante Führwirkung war. Vielmehr zogen die Versuchstiere auf der ansonsten homogenen Versuchsplatte jeden möglichen Reiz zur Orientierung heran. Sogar fremde Duftspuren wie B oder Z zeigten in dieser Weise eine geringfügige Wirkung. Auch die Ränder der Platten wurden als mechanische Leitlinien bevorzugt verfolgt. Insgesamt erfolgte das Überqueren der Versuchsplatten bei den nicht eindeutig führenden Substanzen sehr zögerlich. Arbeiterinnen tasteten sich langsam nach vorne und kehrten nach wenigen cm zur Menge zurück. An Leitlinien (Kanten oder Duftspuren) zeigten einzelne Tiere eine größere Sicherheit, bewegten sich schneller, konstanter und weitere Strecken alleine vorwärts. Dennoch kehrten sie nach 5-20 cm zur Menge zurück.

Im Freiland konnten an der Front eines vorstoßenden Raubzugs sehr ähnliche Verhaltensweisen beobachtet werden (siehe Abschnitt 3.1.1).

#### **3.1.5.4 Zusammenfassung der Ergebnisse zur Orientierung**

Es läßt sich zusammenfassend festhalten, daß Raubzugkolonnen durch beides, Gift- und Pygidialdrüsensekret geführt werden können, während Umzugkolonnen nur über Pygidialdrüsensekret laufen. Giftdrüsensekret führt zu einer Störung und einem kurzfristigen Abbruch von Umzügen. Umziehende Tiere meiden demnach Giftspuren.

Arbeiterinnen, die Beute aus einem Raubzug ins Nest eintragen, orientieren sich ebenfalls nur durch Pygidialdrüsensekret. Sie meiden jedoch keine Giftspuren, sondern ignorieren sie.

Stehen keine Pheromonspuren zur Verfügung, so können verschiedenste olfaktorische sowie taktile Reize zur Orientierung herangezogen werden.

Die Sternaldrüse 5/6 spielt keine Rolle bei der Orientierung im Spursystem.

---

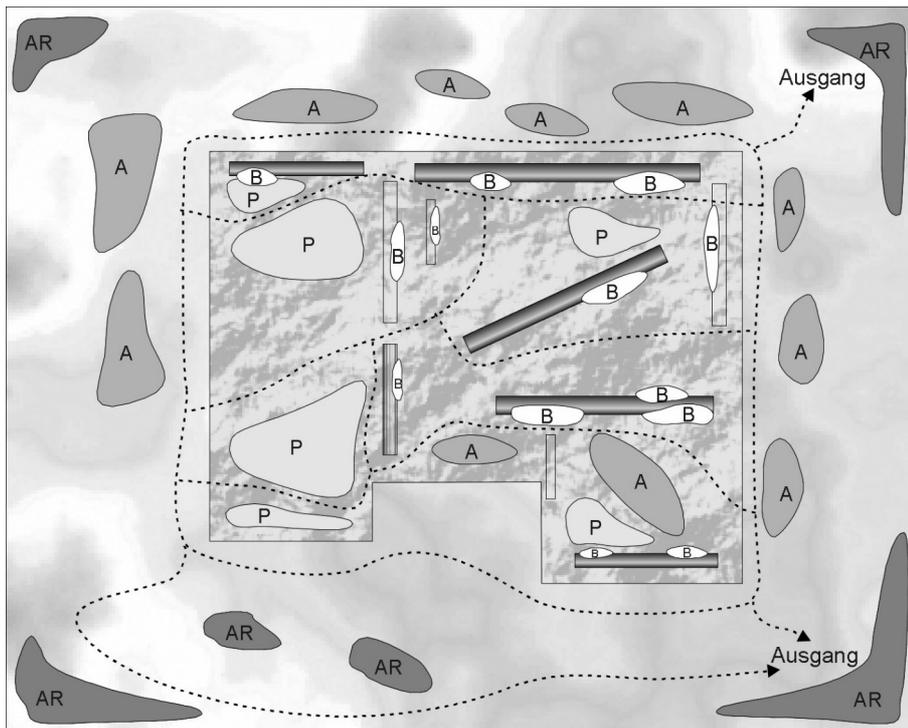
<sup>15</sup> Die Prüfkategorien für den Fisher-Test waren „Kolonne eindeutig über einer Spur geschlossen“ gegen „Kolonne über beiden oder keiner der beiden Spuren geschlossen oder nicht eindeutig“.

### 3.1.6 Koloniestruktur

#### 3.1.6.1 Neststruktur

Insgesamt wurde das Nestinnere von drei kompletten Laborkolonien und sechs künstlich auf ca. 1000 Arbeiterinnen reduzierten Laborkolonien durch Abdeckungen aus Plexiglas ausführlich beobachtet. Zusätzlich wurden zahlreiche Nester im Freiland aufgedeckt. Die Struktur eines Nests in einer Haltungswanne (150 x 120 x 30 cm) wurde bei einer Laborkolonie skizziert (Abb. 36).

Die gesamte Fläche des Haltungsbehälters wurde von den Ameisen ausgenutzt. Außerhalb der künstlichen, mit Plexiglas abgedeckten Höhle wurden v.a. ausgefärbte Arbeiterinnen stellenweise in dichten Ansammlungen unter Blättern gefunden und nur vereinzelt wenige Puppen (A). Innerhalb der Höhle waren stellenweise zahlreiche Puppen in Haufen auf dem Boden abgelegt (P). Arbeiterinnen, darunter zahlreiche junge, deren Kutikula noch nicht vollständig ausgefärbt war, hingen kopfabwärts in dichten Trauben von den als Raumteiler eingefügten Holzstücken herab und hielten dabei teilweise Eier und Larven in ihren Mandibeln (B). Die Königin wurde immer im Inneren der Höhle beobachtet ( $n > 25$ ). Die Anordnung im Nest wirkte insgesamt nicht stark zentralisiert. Zwischen den einzelnen, klar abgegrenzten Bereichen (z.B. Puppen oder Brut) konnten verhältnismäßig freie Flächen liegen. Zahlreiche mehr oder weniger stark belaufene Ameisenstraßen durchzogen das Nestinnere, sowie die peripheren Bereiche. In den äußersten Ecken des Behälters waren Flächen mit Abraum (Cuticulareste von Beuteobjekten, leere Puppenkokkone, sowie tote Ameisen) zu finden. Im Freiland untersuchte Nester zeigten den gleichen Aufbau. Im Zentrum wurden neben erwachsenen, zahlreiche junge, hell gefärbte Arbeiterinnen sowie Männchen und Brut und in der Peripherie große Mengen an ausgefärbten Arbeiterinnen und wenig Brut gefunden. Nester in der Laubstreu konnten bis zu sechs Quadratmeter Fläche einnehmen (Durchschnitt  $3 \text{ m}^2$ , Median  $2 \text{ m}^2$ ,  $n = 7$ ).



**Abb. 36:** Schemazeichnung eines Labornests von *L. distinguenda* (Aufsicht auf Nestwanne 150x120 cm). Der zentrale Bereich stellt das Nestinnere dar (mit Glasscheiben abgedeckt, 2-5 cm hoch mit einigen Holzstücken zur inneren Strukturierung). Der übrige Bereich in der Haltungswanne war mit Erde und loser Streu gefüllt. Stark frequentierte Straßen sind durch gestrichelte Linien gekennzeichnet. Ausgang = Brücke in andere Wannan, A = Arbeiterinnen, AR = Abraum, B = Brut (Jungarbeiterinnen, die Eier und Larven in den Mandibeln halten), P = Puppen.

### 3.1.6.2 Arbeitsteilung

#### 3.1.6.2.1 Markierungsversuche

Ein Raubzugschwarm wurde komplett mit Blankophor (ein Farbstoff, der unter UV -Licht fluoresziert) markiert. Dazu wurde der Farbstoff in Wasser emulgiert und mit einer Sprühpistole über den Ameisen zerstäubt. Nachdem sich der Raubzug eine Stunde weiterentwickelt hatte, wurden Zählungen im Schwarm und in der Raubzugstraße, 1 m vom Nest entfernt, unternommen. Vorversuche ergaben, daß die Farbe auf den Tieren innerhalb weniger Stunden stark abnimmt, so daß Zählungen nach längerem Zeitraum nicht mehr möglich sind. Im Schwarmbereich wurde die Anzahl der Tiere auf einer Fläche von 30 x 30 cm an verschiedenen Stellen ermittelt (Tab. 29). In der Raubzugstraße wurde jeweils über 1 min gezählt. Da bei UV-Bestrahlung nur die markierten und bei sichtbarem Licht alle Arbeiterinnen sichtbar waren, konnten die Zählungen nur getrennt, aber unmittelbar hintereinander erfolgen.

**Tab. 29:** Markierte und nicht markierte Arbeiterinnen im Raubzugschwarm sowie in der Raubzugstraße 1 h nach Behandlung mit Blankophor (jeweils n = 10).

Ort der Zählung	RZ-Schwarm	RZ-Straße
mittlere Anzahl von Arbeiterinnen	45	63
mittlere Anzahl markierter Arbeiterinnen	25	9
Anteil markierter Arbeiterinnen [%]	55,6	14,3

Markierte Tiere wurden nicht nur im Raubzugschwarm, sondern auch in der Straße unmittelbar vor dem Nest beobachtet. Es bestand also eine Fluktuation von Tieren zwischen Nest und Raubzug. Der Anteil markierter Arbeiterinnen war in der Raubzugstraße jedoch deutlich geringer als im Schwarm. Dies deutet darauf hin, daß die Tiere längere Zeit im Schwarm verweilen. Nach einer Stunde waren noch über 50% der markierten Tiere im Schwarm.

### 3.1.6.2.2 Koloniespaltung

Bei einer Laborkolonie wurden die Tiere, die an einem Raubzug teilnahmen, von denjenigen, die im Nest geblieben waren, getrennt. (Es wurde zuvor beobachtet, daß während der Raubzüge immer eine große Zahl von Arbeiterinnen im Nest verweilt.) Dazu wurde durch Beutepäsentation ein Raubzug über eine Brücke in einen separaten Behälter ausgelöst. Durch wiederholtes Anbieten von Beute wurde eine ständige Rekrutierung aufrechterhalten, die einen dauerhaften Zustrom von Arbeiterinnen bewirkte. Die am Raubzug teilnehmenden Arbeiterinnen wurden gezählt. Erst nachdem trotz Rekrutierung der Zustrom abriß, wurde die Brücke entfernt und der Raubzug somit separiert. Auf diese Weise wurden ca. 1000 „Raubzugtiere“ isoliert.

Die Tiere im Nest wurden mit Ethrane betäubt. Es wurden ca. 200 Puppen, sowie Larven und Eier entnommen und zu den Raubzugtieren gegeben. Außerdem wurden ca. 1000 Arbeiterinnen aus dem Nest ebenfalls mit ca. 200 Puppen sowie Larven und Eiern separiert. Auf diese Weise wurden zwei gleich große Teilkolonien (beide ohne Königin) erstellt, die aber Arbeiterinnen aus unterschiedlichen „Einsatzbereichen“ enthielten. Die beiden Teilkolonien wurden unter identischen Bedingungen gehalten und standardisierten Experimenten unterzogen. Es wurden täglich neue, gleichermaßen gestaltete Nester angeboten, bestehend aus einer mit Laubstreu gefüllten Erdmulde, die mit einer Glasscheibe bedeckt und zusätzlich abgedunkelt wurde. Folgende Aspekte wurden untersucht:

- Werden Raubzüge unternommen?
- Wird Beute attackiert?
- Wird Brutpflege betrieben?
- Werden Umzüge durchgeführt?

Um die aufgelisteten Fragestellungen zu untersuchen, wurde täglich eine Serie standardisierter Experimente an beiden Teilkolonien durchgeführt:

An die isolierte Nestwanne (Durchmesser 80 cm, Höhe 30 cm) wurde nach Beginn der Aktivitätsphase eine Brücke zu einer zweiten, gleichartigen Wanne, die ein frisches Nest enthielt, angelegt. Durch Frequenzzählungen auf der Brücke wurde festgestellt, ob eine Rekrutierung auf Freiraum erfolgte. Nach einer Stunde ohne Fütterung wurde die Frequenz erneut ermittelt (als Vergleich zur Rekrutierungsfrequenz) und festgestellt, ob ein Umzug erfolgt war (Umzug vor Fütterung). Dann wurde den Arbeiterinnen eine Standardbeute (Rindfleisch, Durchmesser 2 cm) angeboten, indem diese mit einer Pinzette 1 min lang gleichmäßig hin und her bewegt wurde. Dabei wurde das Verhalten der Arbeiterinnen beobachtet (Angriff, Rekrutierung, Flucht). Nach einer Minute wurde das Fleischstück samt der sich darin festgebissenen Arbeiterinnen (=Angreifer) in einen separaten Behälter überführt und die Frequenz der Raubzugspur wurde wiederum ermittelt, um zu überprüfen, ob eine Beuterekrutierung stattgefunden hatte. Die Arbeiterinnen, die mit der Beute separiert worden waren (Angreifer), wurden gezählt und anschließend wieder zurückgesetzt. Die Versuchstiere wurden bewußt wenig gefüttert (täglich ein Stück Rindfleisch, Durchmesser ca. 1 cm), um die Aktivität nicht herabzusetzen (vgl. Überfütterungsexperimente in Abschnitt 3.1.3.4). Am nächsten Tag wurde überprüft, ob später ein Umzug stattgefunden hatte (Umzug nach Fütterung).

Koloniespaltungen wurden mit L. dist. H97L2 über einen Zeitraum von sechs Tagen (a) und mit L. dist. F98L1 über einen Zeitraum 21 Tagen durchgeführt (b).

Eine Rekrutierung auf unbewegte Beute wurde bei den Nesttieren von Kolonie L. dist. H97L2 gesondert untersucht (Begründung siehe unten). Dazu wurde täglich ein Stück Rindfleisch (Durchmesser ca. 1 cm) angeboten, ohne es zu bewegen, und nach 1 min die Lauffrequenz auf der Straße ermittelt. Diese wurde mit der Frequenz auf der Straße vor der Fütterung verglichen.

**a) Die Ergebnisse der Standardexperimente von Kolonie L. dist. H97L2** sind in Tab. 30 und Tab. 31 zusammengefaßt, diejenigen der Rekrutierung auf unbewegte Beute in Tab. 32.

Die Raubzugtiere sammelten unverzüglich die zugegebene Brut ein und bezogen das angebotene Nest. Die Nesttiere bezogen nach dem Erwachen aus der Betäubung ebenfalls samt ihrer Brut ein neues Nest. Beide Teilkolonien zeigten Brutpflegeverhalten (Putzen, Füttern).

**Tab. 30:** Ergebnisse der Standardexperimente nach Koloniespaltung bei Nesttieren (genaue Beschreibung im Text).

Tag	1	2	3	4	5	6	ges.	Ø
Rekrutierung auf Freiraum; Frequenz der Spur [Anzahl/min]	0	26	17	18	0	37	98	16
Umzug vor Fütterung	nein	nein	nein	nein	nein	nein	0	0
Frequenz der Spur [Anzahl/min] unbeeinflusst	12	17	23	15	9	7	83	14
Frequenz der Spur [Anzahl/min] nach Fütterung	5	62	8	6	1	6	88	15
Verhalten bei Beutepräsentation (Angriff, Rekrutierung Flucht)	F	A, R, F	F, A	F	F	F	6F, 2A, 1R	
Anzahl der Angreifer	0	4	1	0	0	0	5	1
Umzug nach Fütterung	nein	nein	nein	ja	ja	nein	2	0,3

**Tab. 31:** Ergebnisse der Standardexperimente nach Koloniespaltung bei Raubzugtieren (genaue Beschreibung im Text).

Tag	1	2	3	4	5	6	ges.	Ø
Rekrutierung auf Freiraum; Frequenz der Spur [Anzahl/min]	161	155	128	144	143	150	881	147
Umzug vor Fütterung	ja	ja	ja	nein	nein	ja	4	0,7
Frequenz der Spur [Anzahl/min] unbeeinflusst	36	17	26	29	22	25	155	26
Frequenz der Spur [Anzahl/min] nach Fütterung	160	191	82	131	140	116	820	137
Verhalten bei Beutepräsentation (Angriff, Rekrutierung Flucht)	A, R	6A, 6R						
Anzahl der Angreifer	20	26	38	29	29	9	151	25
Umzug nach Fütterung	nein	nein	nein	nein	nein	nein	0	0

**Tab. 32:** Rekrutierung der Nesttiere einer gespaltenen Kolonie auf unbewegte Beute.

Zählung	1	2	3	4	5	6	ges.	Ø
Frequenz vor Fütterung [Anzahl/min]	8	2	7	13	11	8	49	8
Frequenz nach Fütterung mit unbewegter Beute [Anzahl/min]	24	56	47	57	31	28	243	40

Die beiden Teilkolonien zeigten erhebliche Unterschiede im Verhalten, die aufgrund gleicher Versuchsbedingungen auf eine Verschiedenartigkeit der Versuchstiere zurückgeführt werden müssen. Die Nesttiere zeigten in den sechs Versuchstagen keine signifikanten Unterschiede in den Frequenzen der unbeeinflussten Spuren zu denjenigen mit Angebot von Beute oder Freiraum ( $p > 0,57$ , Mann-Whitney U-Test, zweiseitig). Im Vergleich zu den Raubzugtieren war die Ruhfrequenz deutlich geringer. Eine Rekrutierung auf Freiraum oder auf bewegte Beute, die sich in einer signifikanten Erhöhung der entsprechenden Spurfrequenzen auswirken sollte, konnte statistisch nicht nachgewiesen werden, obwohl ein einziges Mal auf das angebotene, bewegte Fleisch rekrutiert wurde (am zweiten Tag). An allen Tagen wurden bei der Beutepräsentation fliehende Arbeiterinnen beobachtet und viermal nahm die Lauffrequenz auf der Spur nach Zugabe der Beute sogar deutlich ab (Tag 1, 3, 4 und 5). Nur an zwei von sechs Tagen wurde die „mobile“ Beute überhaupt attackiert. Insgesamt wurden bei den Raubzugtieren 30 mal mehr Angreifer festgestellt als bei den Nesttieren. Eine Flucht wurde bei den Raubzugtieren nie beobachtet. Eine Rekrutierung auf Freiraum war bei diesen Tieren deutlich erkennbar ( $p = 0,002$ ; Mann-Whitney U-Test, einseitig). Die Lauffrequenz der Straße stieg bei diesem Versuch durchschnittlich um über das fünffache. Das gleiche war bei der Rekrutierung auf bewegte Beute festzustellen ( $p = 0,002$ ; Mann-Whitney U-Test, einseitig). Die Zerkleinerung und der Abtransport von unbewegter Beute geschah bei beiden Teilkolonien gleichermaßen. Bei den Nesttieren befanden sich 40-60 , bei den Raubzugtieren 70-100 Arbeiterinnen an den Fleischstücken. Bei beiden Kolonien wurden Ketten gebildet. Obwohl die Nesttiere auf bewegte Beute nicht signifikant rekrutierten, zeigte sich bei unbewegter Beute, daß sie dazu sehr wohl in der Lage waren (Tab. 32).

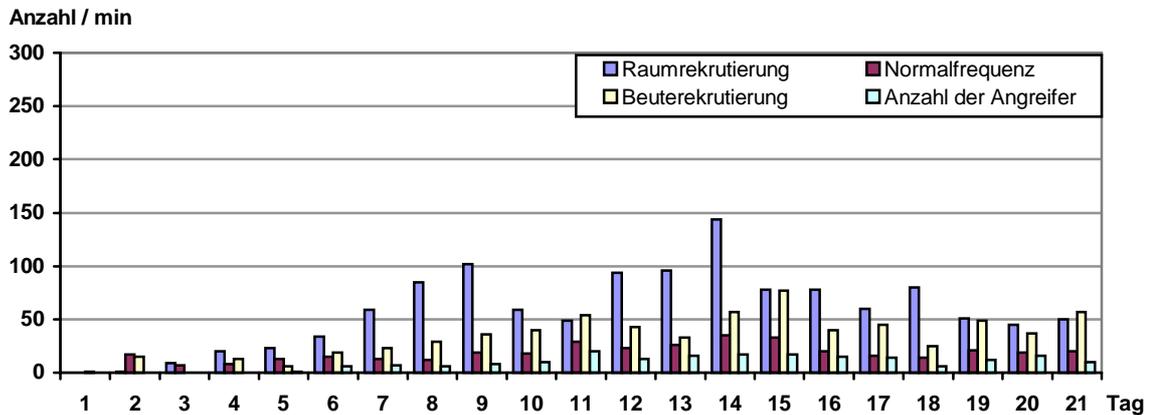
Die durchschnittliche Umzugsfrequenz der Raubzugtiere lag mit 1,5 Tagen exakt bei dem im Freiland ermittelten Wert. Die Nesttiere zogen durchschnittlich nur jeden dritten Tag um. Dies geschah in beiden Fällen lange nach der Fütterung. Alle Umzüge der Raubzugtiere erfolgten hingegen vor der Fütterung.

Zusammenfassend läßt sich festhalten, daß die Raubzugtiere alle Verhaltensweisen ausführten, die aus bisherigen Untersuchungen bekannt waren. Die Nesttiere hingegen zeigten eine geringere Außenaktivität, geringe Tendenz, auf Freiraum oder bewegte Beute zu rekrutieren, sowie wenig aggressives, defensives Verhalten. Die seltener aufgetretenen Umzüge lassen sich aus der geringeren Schwarmaktivität erklären (vgl. Abschnitt 3.1.3.4). Damit steht auch die Tatsache in Einklang, daß die beiden Umzüge nach Fütterung stattfanden, welche eine Erhöhung der Außenaktivität bewirkte. Bei den Raubzugtieren fanden Umzüge jedoch unabhängig von einer Fütterung statt.

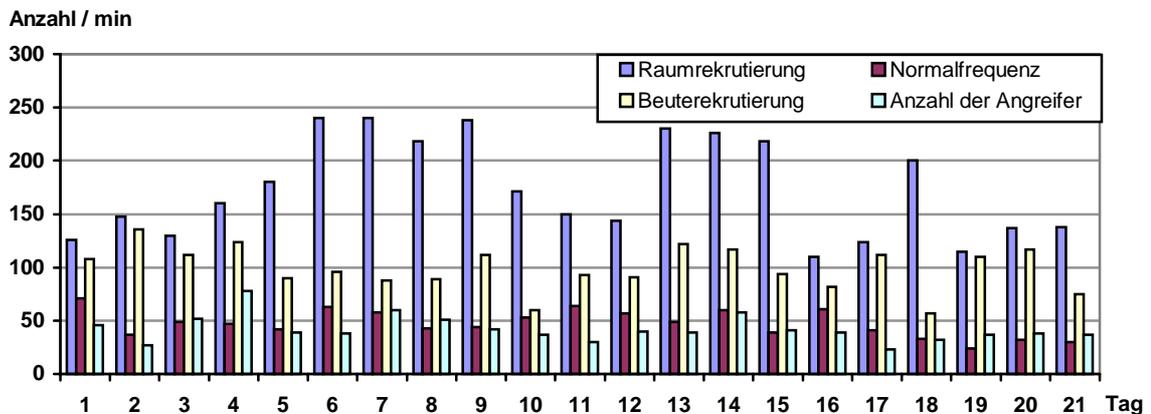
**b) Ergebnisse von Kolonie L. dist. F98L1:** Eine Übersicht der verschiedenen Spurfrequenzen sowie der Anzahl angreifender Arbeiterinnen an der Beute über die gesamte Versuchsdauer von drei Wochen ist in Abb. 37 (Nesttiere) und Abb. 38 (Raubzugtiere) zu finden. Die Aktivität der Nesttiere lag während der gesamten Zeit deutlich unter der der Raubzugtiere ( $p = 5,5 \times 10^{-8}$ ; Mann-Whitney U-Test, einseitig)

Wie bei Kolonie L. dist. H97L2 zeigten die beiden Teilkolonien in der ersten Woche deutliche Verhaltensunterschiede. Die Nesttiere rekrutierten weder auf Freiraum noch auf bewegte Beute ( $p > 30,6$ ; Mann-Whitney U-Test, einseitig). Im Verhältnis zu den Raubzugtieren lag die Anzahl der angreifenden Tiere nur bei 4,1 %. Die Umzugsfrequenzen waren bei beiden Teilkolonien niedrig (Nesttiere einen, Raubzugtiere zwei Umzüge pro Woche). Bei den Raubzugtieren wurden signifikante Zunahmen der Spurfrequenzen nach Anbieten von Beute oder Freiraum festgestellt ( $p < 8,7 \times 10^{-4}$ ; Mann-Whitney U-Test, einseitig).

In der zweiten und dritten Woche war auch bei den Nesttieren eine Zunahme der Spurfrequenzen nach dem Anbieten von Beute oder Freiraum signifikant ( $p < 2,5 \times 10^{-3}$ ; Mann-Whitney U-Test, einseitig), wenn auch immer noch deutlich geringer als bei den Raubzugtieren. Die Anzahl angreifender Arbeiterinnen bei bewegter Beute stieg ab der zweiten Woche (gegenüber der ersten) signifikant ( $p = 1,5 \times 10^{-3}$ ; Mann-Whitney U-Test, einseitig), während sich die zweite und dritte Woche nicht voneinander unterschieden



**Abb. 37:** Ergebnisse der Standardexperimente nach Koloniespaltung bei den Nesttieren, genaue Erläuterungen im Text.



**Abb. 38:** Ergebnisse der Standardexperimente nach Koloniespaltung bei den Raubzugtieren, genaue Erläuterungen im Text.

In beiden Versuchsreihen zeigten Tiere aus dem Nestinneren deutliche Verhaltensunterschiede gegenüber Tieren, die am Raubzug teilgenommen hatten. Dies deutet auf eine klare Arbeitsteilung innerhalb der Kolonie hin. An der Färbung der Kutikula ist zu erkennen, daß im Nest der Anteil an jungen (hellen) Arbeiterinnen stets groß ist, während im Raubzug ausschließlich ältere (dunkel ausgefärbte) Arbeiterinnen zu finden sind. Die nachgewiesene Arbeitsteilung scheint also mit der Ausprägung eines altersabhängigen Polyethismus einherzugehen.

Zusätzlich zeigten die Versuche, daß Raubzugaktivitäten unabhängig von Beute stattfinden. An allen Versuchstagen wurden Raubzüge vor der Fütterung beobachtet. Weiterhin fanden auch Umzüge (primär) unabhängig vom Nahrungsangebot statt. Diese waren lediglich an eine gute Außenaktivität gekoppelt. Da die Schwarmaktivität natürlich vom Beutevorkommen beeinflusst wird, ist ein (sekundärer) Zusammenhang von Umzugshäufigkeit und Nahrungsangebot gegeben. Dies war besonders bei den Nesttieren zu beobachten (Tab. 30).

### **3.1.7 Chemische Analyse der Pheromonkomponenten**

Sowohl bei der Pygidialdrüse als auch bei der Giftblase konnte beim Test der Fraktionen aus der Gaschromatographie keine spurführende Wirkung festgestellt werden. Da die Proben in gleicher Weise wie für die Biotests erstellt wurden, müssen die wirksamen Substanzen im Laufe der Analyse zerfallen oder diffundiert sein. In den Pygidialdrüsen wurden sehr viele großmolekulare Inhaltsstoffe gefunden, deren exakte Strukturaufklärung und Synthese überaus aufwendig gewesen wäre (Abb. 39). Da ein Eingrenzen der wirksamen Komponenten anhand der Fraktionen nicht möglich war, konnte(n) die Pheromonkomponente(n) nicht identifiziert werden. In den Giftblasen wurden weniger Inhaltsstoffe gefunden, so daß in Frage kommende Substanzen gekauft bzw. synthetisiert und im Biotest geprüft werden konnten (Abb. 40). Dabei wurde 4-Methyl-3-heptanon eindeutig als Erregungskomponente identifiziert. Mit einer Verdünnung von weniger als  $10^{-6}$  der Reinsubstanz konnten signifikante Rekrutierungen im Labor sowie im Freiland ausgelöst werden ( $n > 30$ ). Weitere wirksame Komponenten in der Giftblase wurden nicht identifiziert.

Inhaltsstoffe: Feststoffproben 10 **Pygidialdrüsen** *Leptogenys distinguenda*  
 (präpariert mit Tergit, Auswertung von 5 Messungen)

Nr	Scanzahl	Verbindung	Tergit-Nr.	Tergit-scan
P1	1128	Kohlenwasserstoff (stark verzweigt)	TA	1131
P2	1153	Kohlenwasserstoff (stark verzweigt)	tr	1159
P3	1171	Tetradecansäure (C <sub>14</sub> -säure)	TB	1169
P4	1176	? Indolderivat (unsaubere Spektren)		
P5	1181	Alken (verzweigt)		
P6	1195	Octadecan (C <sub>18</sub> -alkan)	tr	1194
P7	1203	Kohlenwasserstoff (verzweigt)	tr	1202
P8	1220	? Kohlenwasserstoff	TC	1221
P9	1256	Pentadecansäure (C <sub>15</sub> -säure)	TD	1254
P10	1267	Nonadecan (C <sub>19</sub> -alkan)	tr	1266
P11	1280	Nonadecan (C <sub>19</sub> -alken)	tr	1280
P12	1284	Eicosen (C <sub>20</sub> -alken)	tr	1285
P13	1300	? Kohlenwasserstoff	tr	1305
P14	1304	Hexadecansäuremethylester (C <sub>16</sub> säuremethylester)		
P15	1315	? Kohlenwasserstoff		
P16	1321	Hexadecansäure (C <sub>16</sub> -ensäure)	TE	1321
P17	1342	Hexadecansäure (C <sub>16</sub> -säure)	TF	1344
P18	1346	Octansäuredecylester (C <sub>8</sub> -säure-C <sub>10</sub> ester)		
P19	1362	Eicosan (C <sub>20</sub> -alkan)	TG	1361
P20	1384	Hexadecansäureisopropylester (C <sub>16</sub> -säureisopr.ester) (Fettgewebe?)		
P21	1440	Heneicosen (C <sub>21</sub> -alken)	TI	1440
P22	1444	Octadecansäuremethylester (C <sub>18</sub> -ensäuremethylester) (Fettgewebe?)		
P23	1463	Octadecansäuremethylester (C <sub>18</sub> -säuremethylester) (Fettgewebe?)		
P24	1474	AMID einer langkettigen Carbonsäure		
P25	1477	Octadecansäure (C <sub>18</sub> -ensäure)	TJ	1483
P26	1487	Kohlenwasserstoff (verzweigt) (MW 310)		
P27	1498	Decansäuredecylester (C <sub>10</sub> -säure-C <sub>10</sub> ester)		
P28	1506	AMID einer langkettigen Carbonsäure	tr	1510
P29	1516	Docosan (C <sub>22</sub> -alkan)	TL	1515
P30	1561	Kohlenwasserstoff (vrezweigt) (MW 324)		
P31	1569	Tricosen (C <sub>23</sub> -alken)	TM	1568
P32	1574	Tricosen (C <sub>23</sub> -alken) (Isomeres zu P30)	tr	1573
P33	1591	Tricosan (C <sub>23</sub> -alkan)	TN	1588
P34	1601	AMID einer langkettigen Carbonsäure (ungesättigt) (MW 305)		
P35	1605	AMID einer langkettigen Carbonsäure (gesättigt) (MW 307)		
P36	1622	AMID einer langkettigen Carbonsäure		
P37	1637	Tetracosadien (C <sub>24</sub> -alkadien)		
P38	1642	Tetracosen (C <sub>24</sub> -alken)		
P39	1648	Tetracosen (C <sub>24</sub> -alken) (Isomeres zu P37)		
P40	1657	Tetracosan (C <sub>24</sub> -alkan)	TO	1656
P41	1708	Pentacosadien (C <sub>25</sub> -alkadien)	TP	1705
P42	1711-1715	Pentacosen (C <sub>25</sub> -alken)	TQ	1708
P43	1721	Pentacosen (C <sub>25</sub> -alken) (Isomeres)		
P44	1725	Pentacosan (C <sub>25</sub> -alkan)	TR	1723
P45	1736	Alkadien (verzweigt)		
P46	1746	Kohlenwasserstoff (verzweigt)	tr.	1745
P47	1774	Hexacosen (C <sub>26</sub> -alken)		
P48	1780	AMID Octadecansäurepyrrolidinid (1-(1-Oxoocetadecyl)-pyrrolidin)		
P49	1842	Heptacosen (C <sub>27</sub> -alken)	TS	1838
P50	1965	Terpenoid	TT	1962
P51	2014	Nonacosen (C <sub>29</sub> -alken)	TU	2007

tr = traces, MW = molecular weight

Abb. 39: GC-MS Analyse der Pygidialdrüse (T6) von *L. distinguenda*.

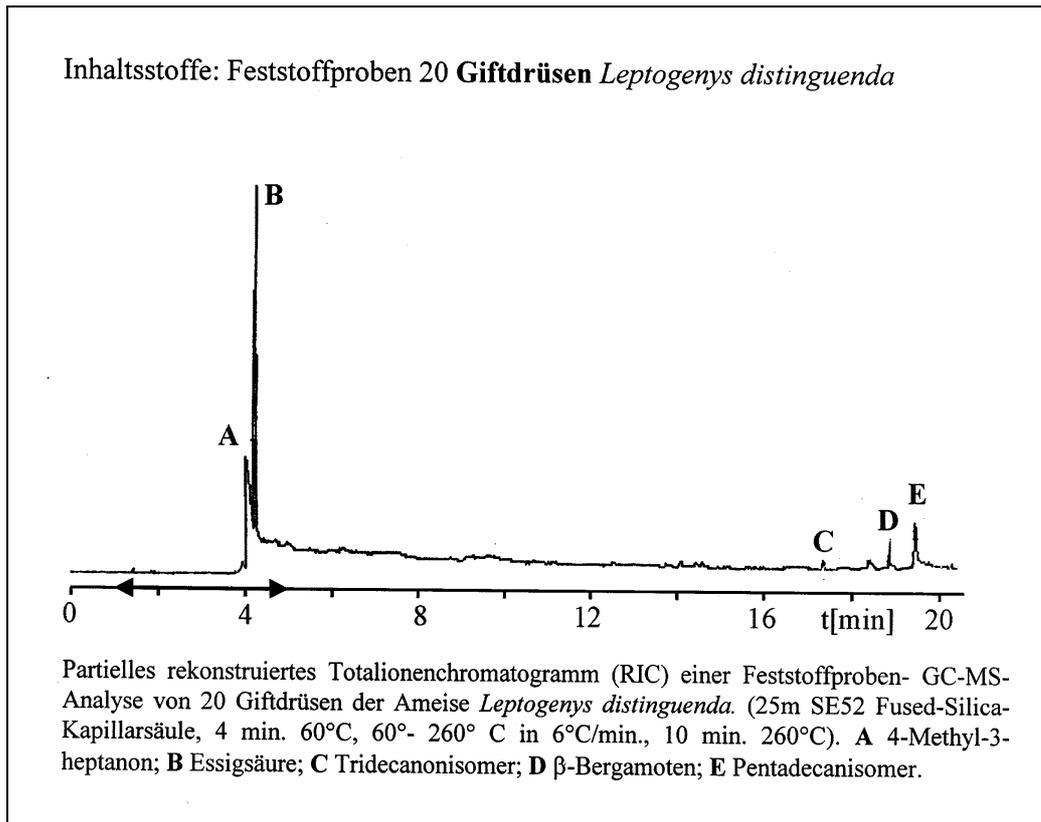


Abb. 40: Chromatogramm der Giftdrüse von *L. distinguenda*.

### 3.1.8 Integration von Ameisengästen

Mit *L. distinguenda* assoziierte Myrmekophile wurden im Freiland und im Labor auf Raub- bzw. Umzügen beobachtet. Im Labor konnte das Verhalten der Gäste durch die Glasabdeckung zusätzlich innerhalb des Nests beobachtet werden. Um die Integration der Myrmekophilen in das Kommunikationssystem von *L. distinguenda* zu untersuchen, wurden Tiere aus Umzugskolonnen im Labor oder im Freiland gesammelt und Experimenten mit Pheromonextrakten unterzogen. Die teilweise sehr empfindlichen Tiere wurden entweder in einen mit Watte gepolsterten Exhauster eingesaugen oder mit feinen Pinseln vorsichtig in ein Gefäß gekehrt. Nach dem Einfangen wurden die Tiere in Schnappdeckelgläsern aufbewahrt und nach Beendigung des Umzugs unmittelbar in die Experimente gebracht. Die verwendeten Testsubstanzen waren wenige Stunden zuvor hergestellt und im Eisfach aufbewahrt worden. Um die Wahrnehmung von Pheromonspuren zu untersuchen, kam der Vielecktest zum Einsatz (Abschnitt 2.5.2.3.1). Wenn keine Wahrnehmung zu erkennen war, wurde dies mit dem Ausschlußtest überprüft. Die Wirksamkeit der verwendeten Testsubstanzen wurde anschließend bei *L. distinguenda* durch Abzweigungstests nachgewiesen. Im folgenden werden alle mit *L. distinguenda* assoziierten Myrmekophilen einzeln vorgestellt, wobei wichtige Beobachtungen bezüglich der Ethoökologie und die Ergebnisse der Vielecktests geschildert werden. Einige Arten konnten taxonomisch noch nicht eindeutig eingeordnet werden.

### 3.1.8.1 Chelicerata; Arachnida; Araneae

In Kolonien von *L. distinguenda* wurden im Median 7 Oonopiden der Art *Gamasomorpha maschwitzi* (Wunderlich 1994) gefunden (Spannweite 0-13, n = 8). Die Spinnen wurden innerhalb des Nests meistens auf Ansammlungen von *L. distinguenda* Arbeiterinnen, die Brut in ihren Mandibeln hielten, beobachtet (n > 50). Dort kletterten die Tiere frei auf den Körpern der Ameisen umher, ohne daß dadurch eine Störung ausgelöst wurde. Seltener liefen Spinnen, einer Arbeiterin unmittelbar folgend, im Nest umher (n > 6). Die Nahrungsaufnahme von *G. maschwitzi* wurde trotz zahlreicher Fütterungsexperimente nur selten beobachtet. Isolierte Spinnen nahmen über Tage keine angebotene Nahrung (Fleisch, Ameisenbeute, Arbeiterinnen, Eier, Larven Puppen, Collembolen) zu sich. Im Labornest wurde dreimal beobachtet, wie Spinnen eine bis drei Sekunden lang an frisch eingetragener Beute fraßen. Dies ist verhältnismäßig selten verglichen mit den Gelegenheiten, die sich den Spinnen im Beobachtungszeitraum boten, an frei liegende Beute heranzukommen. In Umzugskolonnen liefen die Spinnen selbständig meist unmittelbar hinter einer Arbeiterin. Von Zeit zu Zeit berührten die Spinnen mit den Vorderbeinen den Hinterleib der voraus laufenden Arbeiterinnen, woraufhin sie sich 3-10 cm zurück fallen ließen. Es wurden auch Spinnen beobachtet, die über Strecken von bis zu 20 cm ohne Führung einer Ameise exakt auf der Umzugspur liefen. Spinnen, die aus Umzugskolonnen entnommen und wieder zurückgesetzt wurden, folgten den Spuren selbständig in der beschriebenen Weise (n > 10). In einem einzigen Fall wurde eine zurückgesetztes Exemplar von einer Arbeiterin mit den Mandibeln festgehalten und, obwohl die Spinne zu flüchten versuchte, aufgenommen und fortgetragen.

Die Zahl der gefundenen Spinnen pro Kolonie lag zwischen 0 und 13 (Median = 7, n = 6)

In zahlreichen Vielecktests zeigte *G. maschwitzi* kein Spurfolgeverhalten (5 Versuchstiere, je 8 Versuche auf Gi und auf T6). Aufgrund des oft beobachteten Folgeverhaltens hinter Arbeiterinnen wurden Tandemexperimente<sup>16</sup> durchgeführt.

Dazu wurden Spinnen aus Umzugskolonnen isoliert und in eine Kunststoffarena (20 x 30 x 8 cm) überführt. Mit einer spitzen Pinzette wurden verschiedene Ameisenteile (Kopf, Thorax, Gaster) frontal mit den Versuchstieren in Kontakt gebracht und dann in gleichmäßiger Geschwindigkeit in s-förmigen Linien von den Spinnen weg bewegt. Zusätzlich wurde auch mit leicht gequetschten Gastern gearbeitet, um Spurpheromone aus dem Inneren herauszudrücken (An der Oberfläche von toten Ameisen abgetrennter Gaster befindet sich evtl. nur wenig oder gar kein Spurpheromon). Es wurde beobachtet ob die Spinnen den angebotenen Teilen folgten (Tab. 33).

---

<sup>16</sup> Ausführliche Methodiken zur Untersuchung des Tandemlaufs findet man z.B. bei (Maschwitz et al. 1974, Maschwitz et al. 1975).

**Tab. 33:** Ergebnisse von Tandemexperimenten mit *G. maschwitzi* in einer Arena (20 x 30 x 8 cm). Einzelne Köpfe, Thoraxe und Gaster von *L. distinguenda* wurden vor den Spinnen her geführt. Folgeverhalten = positiver Test, kein Folgeverhalten = negativer Test.

Getestetes Teil	Kopf	Thorax	Gaster	Gaster (gequetscht)
Zahl der getesteten Teile	10	10	10	11
Zahl der Versuchstiere	4	4	4	4
Wiederholungen pro getestetem Teil	6	6	6	6
Zahl der positiv getesteten Teile	0	0	0	10
Zahl der negativ getesteten Teile	10	10	10	1

Alleine die gequetschten Gaster riefen bei den Spinnen Folgeverhalten hervor. Im Gegensatz zu den anderen getesteten Teilen ist dieses Verhalten signifikant ( $p = 3,12 \times 10^{-5}$ ; Fisher-Test).

In einer zweiten Serie von Experimenten wurden 5 isolierte Spinnen in eine Arena gebracht. Mit feinen Pinseln wurden nun Spuren aus frisch präparierten Testsubstanzen (T6 und Gi) unmittelbar vor den Versuchstieren appliziert. Dazu wurde die mit Pheromon getränkte Pinselspitze ca. 1 cm vor dem Prosoma einer sich bewegenden Spinne auf den Boden aufgesetzt und unter Vermeidung direkten Kontaktes vor dieser her geführt. Das Auftragen der Spuren erfolgte dabei in Schlangenlinien und in weiten Kurven mit Richtungswechseln größer als 180°. Es wurde beobachtet, ob die Versuchstiere der Pinselführung folgten, und die dabei zurückgelegte Strecke wurde gegebenenfalls anschließend bestimmt (Tab. 34).

**Tab. 34:** Folgeverhalten von *Gamasomorpha maschwitzi* auf frischen, künstlichen Spuren von *L. distinguenda*.

Testsubstanz	T6 <sub>1</sub>	Gi	H <sub>2</sub> O
Anzahl der Versuchstiere	5	5	5
Anzahl der getesteten Spuren	15	15	15
positive Ergebnisse	15	15	0
negative Ergebnisse	0	0	15
Spurfolge über	10-25 cm	5-6 cm	0 cm

Sowohl Gift- als auch Pygidialsekretspuren lösten Folgeverhalten bei den Spinnen aus ( $p = 6,45 \times 10^{-9}$ ; Fisher-Test gegen Kontrolle). Die Giftspuren wurden aber früher verlassen als Pygidialsekretspuren.

Zusammenfassend läßt sich festhalten, daß *G. maschwitzi* in der Lage ist, sowohl Gift- als auch Pygidialdrüsensekret von *L. distinguenda* wahrzunehmen. Wenn die Spuren sehr frisch sind (hohe Konzentration), können sich die Spinnen darauf orientieren. Verbessert wird das Folgeverhalten durch einen locker assoziierten Tandemlauf, bei dem auch taktile Reize eine Rolle spielen.

### 3.1.8.2 Chelicerata; Arachnida; Acari

Alle untersuchten *L. distinguenda* Kolonien enthielten eine große Anzahl an Milben, die sich morphologisch glichen. Auf Umzügen wurden die Milben ausschließlich auf den Puppen von *L. distinguenda* beobachtet. Nie wurde bei Umzügen oder im Nest eine einzeln laufende Milbe entdeckt. Milben, die aus Umzügen gefangen, von den Puppen getrennt und zurück in die Umzugskolonie gebracht wurden, verließen nach kurzer Zeit die Ameisenstraße in verschiedene Richtungen (n = 8). Sie wurden von den Ameisen nicht beachtet. Die Milben versuchten nicht auf Puppen aufzuspringen und folgten nicht selbständig der Umzugstraße. Nach einem Umzug blieben regelmäßig zahlreiche Milben im alten Nest zurück, die keine Anzeichen machten, der Umzugspur selbständig zu folgen.

Milben wurden aus Umzugskolonien von *L. distinguenda* isoliert und in Vielecktests auf die Fähigkeit, den Pheromonspuren ihrer Wirte zu folgen, untersucht (Tab. 35).

**Tab. 35:** Spurversuche mit isolierten Milben aus *L. distinguenda* Laborkolonien. Angegeben ist die Anzahl der Entscheidungen gegen die künstlichen Spuren.

Versuchstier	T6 Vielecktest	T6 Ausschlußtest	Gi Vielecktest	Gi Ausschlußtest
1	keine Spur	7 x keine Spur	keine Spur	7 x keine Spur
2	keine Spur	7 x keine Spur	keine Spur	7 x keine Spur
3	keine Spur	7 x keine Spur	keine Spur	7 x keine Spur
4	keine Spur	7 x keine Spur	keine Spur	7 x keine Spur
5	keine Spur	7 x keine Spur	keine Spur	7 x keine Spur

In keinem der zahlreichen Versuchen zeigten Milben irgend ein Folgeverhalten auf künstlichen Spuren. Da die Tiere auch in natura niemals selbständiges Spurfolgeverhalten zeigten, kann man davon ausgehen, daß sie die Pheromone ihrer Wirtstiere nicht wahrnehmen können.

### 3.1.8.3 Crustacea; Isopoda; Oniscoida

Kolonien von *L. distinguenda* enthielten im Median 16 Asseln (Spannweite 0-24, n = 5) der Art *Exalloniscus maschwitzi* (Ferrara et al. 1987). Innerhalb des Nests hielten sich die Asseln meistens in den Bereichen abgelegter Puppen auf (n = 22). Nur fünfmal wurden einzeln im Nest umherlaufende Asseln beobachtet. Diese wurden von Arbeiterinnen mehrfach mit den Mandibeln in einer nicht aggressiven Weise versucht aufzunehmen. Die Asseln versuchten ihrerseits der Manipulation durch die Ameisen zu entgehen, indem sie sich dicht auf den Untergrund preßten. Nach wenigen Sekunden bis zwei Minuten ließen die Arbeiterinnen von den Asseln ab.

Bei Umzügen wurden die Asseln ausschließlich seitlich am distalen Ende der Puppen sitzend beobachtet. Dort wurden sie von den Ameisen nicht weiter beachtet. Wenn sie von den Puppen getrennt und einzeln in die Umzugstraße gebracht wurden, folgte *E. maschwitzi* den Umzugspuren nicht selbständig. Immer wieder versuchten Arbeiterinnen die Asseln mit den Mandibeln hochzuheben (n = 10). Die Asseln kauerten sich auf den Untergrund. Die Versuche der Ameisen, die Asseln aufzunehmen, wurden nach ca. 1 min immer energischer. Teilweise wurden die Asseln von den Ameisen umgedreht und dabei verletzt, so daß sie wenig später starben (n = 3). Die aufgenommenen Asseln wurden von den Arbeiterinnen zum neuen Nest getragen.

*E. maschwitzi* wurde aus Umzugskolonnen von *L. distinguenda* isoliert und in Vielecktests auf die Fähigkeit, den Pheromonspuren ihrer Wirte zu folgen, untersucht (Tab. 36).

**Tab. 36:** Spurversuche mit isolierten Isopoden aus *L. distinguenda* Laborkolonien. Angegeben ist die Anzahl der Entscheidungen gegen die künstlichen Spuren.

Versuchstier	Py Vielecktest	Py Ausschlußtest	Gi Vielecktest	Gi Ausschlußtest
1	keine Spur	14 x keine Spur	keine Spur	14 x keine Spur
2	keine Spur	14 x keine Spur	keine Spur	14 x keine Spur

In keinem der Versuche folgte *E. maschwitzi* den künstlichen Spuren. Da die Tiere auch in natürlichen Umzugspuren kein Folgeverhalten zeigten, kann man davon ausgehen, daß sie die Pheromone ihrer Wirtstiere nicht wahrnehmen können.

### 3.1.8.4 Insecta; Collembola; Arthropleona

Alle untersuchten *L. distinguenda* Kolonien ( $n > 20$ ) enthielten Collembolen. Diese wurden in großer Zahl überall im Nest umherlaufend beobachtet. Die gesammelten Exemplare zeigten große morphologische Ähnlichkeit. An den abgelegten Puppen wurden Arbeiterinnen mit geöffneten Mandibeln beobachtet, die nach Collembolen schnappten, jedoch wurde nie eines dieser schnellen Tiere erbeutet. Bei Umzügen saßen die Collembolen meistens auf den Puppen ( $n > 200$ ), wobei bis zu drei Exemplare auf einer Puppe entdeckt wurden. Seltener liefen Collembolen selbständig in Umzugskolonnen ( $n > 30$ ). Von Puppen getrennte Collembolen waren in der Lage, der Umzugstraße selbständig zu folgen oder erneut auf eine Puppe aufzuspringen ( $n = 14$ ).

In Raubzugkolonnen wurden regelmäßig Collembolen (bis zu 23 m vom Nest entfernt) beobachtet. Sie bewegten sich selbständig in beiden Richtungen fort. 20 cm neben einem Umzug im Labor wurde rohes Hühnerfleisch angeboten und so ein kurzer Raubzug ausgelöst. Außer den Ameisen fand sich innerhalb einer Stunde eine große Zahl von Collembolen auf dem Beutestück ein.

Mit isolierten Collembolen wurden Vielecktests durchgeführt, um zu untersuchen, ob die Tiere in der Lage sind, die Pheromonspuren von *L. distinguenda* wahrzunehmen. Die Ergebnisse sind in Tab. 37 zusammengefaßt.

**Tab. 37:** Vielecktests mit isolierten Collembolen aus *L. distinguenda* Laborkolonien. Angegeben ist die Anzahl der Entscheidungen für bzw. gegen die jeweiligen Spuren.

Versuchstier	T6	H <sub>2</sub> O	keine Spur	Gi	H <sub>2</sub> O	keine Spur
1	13	8	4	16	11	3
2	14	3	11	5	4	15
3	24	2	4	23	3	0
4	26	1	0	30	3	2
5	34	4	1	11	2	0
6	0	0	12	0	0	9
7	15	1	2	19	3	3
8	8	0	0	8	0	0
9	12	0	0	10	0	0
10	11	0	0	8	0	0
11	13	0	0	15	1	0
12	10	0	0	11	0	0
<b>Summe</b>	<b>180</b>	<b>19</b>	<b>34</b>	<b>156</b>	<b>27</b>	<b>32</b>

Die Versuchstiere zeigten bei beiden Spurdrüsen von *L. distinguenda* signifikantes Spurfolgeverhalten (T6:  $p = 2,15 \times 10^{-3}$ , Gi:  $p = 3,49 \times 10^{-3}$ , Mann-Whitney U-Test<sup>17</sup>, einseitig). Diese Ergebnisse passen zu den Beobachtungen im Freiland und Labor und zeigen, daß die mit *L. distinguenda* assoziierten Collembolen in der Lage sind, die Pheromonspuren ihrer Wirte wahrzunehmen und ihnen zu folgen.

### 3.1.8.5 Insecta; Dicondylia; Lepismatidae

In *L. distinguenda* Kolonien wurden regelmäßig Silberfische beobachtet. In fünf untersuchten Kolonien wurden im Median fünf Silberfische gefunden (Spannweite 3-10). Im Nest bewegten sich diese Tiere frei umher, ohne von den Ameisen beachtet zu werden. Zweimal konnte beobachtet werden, wie Silberfische von der Unterseite an eingetragenen Beutestücken fraßen, die gleichzeitig von mehreren Arbeiterinnen verzehrt wurde. Bei Umzügen wurden Silberfische meist seitlich an den Puppen sitzend beobachtet ( $n > 40$ ) oder, seltener, selbständig in der Kolonne laufend ( $n > 25$ ). Ebenso wurde in natürlichen Umzügen beobachtet, wie frei laufende Silberfische auf eine Puppe aufsprangen ( $n = 4$ ). In Raubzügen wurde niemals ein Silberfisch beobachtet.

Silberfische wurden aus Umzugskolonnen von *L. distinguenda* isoliert und in Vielecktests auf die Fähigkeit, den Pheromonspuren ihrer Wirte zu folgen, untersucht (Tab. 38).

**Tab. 38:** Vielecktests mit isolierten Silberfischen aus *L. distinguenda* Laborkolonien. Angegeben ist die Anzahl der Entscheidungen für bzw. gegen die jeweiligen Spuren.

Versuchstier	T6	H <sub>2</sub> O	keine Spur	Gi	H <sub>2</sub> O	Keine Spur
1	47	10	0	40	6	0
2	19	1	0	24	2	0
3	24	0	0	12	0	0
4	21	2	0	16	1	0
5	13	0	0	12	0	0
6	17	1	0	14	0	0
7	12	1	0	20	3	0
8	14	2	0	16	1	0
9	9	0	0	17	2	0
<b>Summe</b>	<b>176</b>	<b>17</b>	<b>0</b>	<b>171</b>	<b>15</b>	<b>0</b>

<sup>17</sup> Zur Auswertung wurden die Kategorien „auf H<sub>2</sub>O gelaufen“ und „keine Spur“ zusammengefaßt zu „Entscheidung gegen Pheromonspur“ und gegen „Entscheidung für Pheromonspur“ getestet.

In Vielecktests zeigten die Silberfische sehr eindeutiges Spurfolgeverhalten sowohl auf Pygidialsekretspuren ( $p = 2,29 \times 10^{-4}$ ; Mann-Whitney U-Test, einseitig) als auch auf Giftspuren ( $p = 1,65 \times 10^{-4}$ ; Mann-Whitney U-Test, einseitig). Im Gegensatz zu der Reaktion auf Pygidialdrüsensekret verwundert die Reaktion auf Giftdrüsensekret, da dieses nach vorhergehenden Ergebnissen in Umzugspuren nicht enthalten ist (Abschnitt 3.1.5.4).

#### **3.1.8.6 Insecta; Coleoptera; Nitidulidae**

Alle *L. distinguenda* Kolonien, die auf Glanzkäfer untersucht wurden ( $n = 12$ ), enthielten eine große Zahl dieser Gäste. Zwei morphologische Formen konnten anhand ihrer Größe unterschieden werden. Die Käfer wurden fast ausschließlich auf der Brut (Eier, Larven und Puppen) aufsitzend beobachtet, sowohl innerhalb des Nests als auch auf Umzügen. Einzeln in die Umzugstraße gebrachte Käfer waren in der Lage, erneut auf Brut aufzuspringen. Nach einem Umzug im Labor wurden regelmäßig zahlreiche, im alten Nest zurückgebliebene Nitiduliden entdeckt. Diese waren in der Lage der Umzugsspur selbständig ganz oder teilweise zu folgen, auch wenn keine Ameisen mehr darauf liefen. Aufgrund ihrer geringen Größe und Fortbewegungsgeschwindigkeit erreichten sie jedoch das neue Nest nicht immer. Versuchsergebnisse zur Spurkommunikation sind in Tab. 39 zusammengefaßt.

**Tab. 39:** Ergebnisse der Spurversuche mit Nitiduliden aus *L. distinguenda* Kolonien. Angegeben ist die Anzahl der Entscheidungen für bzw. gegen die jeweiligen Spuren. \* = freiwillig aus Exhauster gelaufen.

Versuchstier	Py Vielecktest	Py Ausschlußtest	Gi Vielecktest	Gi Ausschlußtest
Morphospezies 1	keine Spur	7 x keine Spur	keine Spur	7 x keine Spur
Morphospezies 1	keine Spur	14 x keine Spur	keine Spur	7 x keine Spur
Morphospezies 1	keine Spur	14 x keine Spur	keine Spur	14 x keine Spur
Morphospezies 1	keine Spur	7 x keine Spur	keine Spur	14 x keine Spur
Morphospezies 1	keine Spur	14 x keine Spur	keine Spur	14 x keine Spur
Morphospezies 1	keine Spur	14 x keine Spur	keine Spur	14 x keine Spur
Morphospezies 1	keine Spur	14 x keine Spur	keine Spur	14 x keine Spur
Morphospezies 1*	17 x T6	-	keine Spur	7 x keine Spur
Morphospezies 2	keine Spur	7 x keine Spur	keine Spur	7 x keine Spur
Morphospezies 2	keine Spur	7 x keine Spur	keine Spur	7 x keine Spur
Morphospezies 2	keine Spur	7 x keine Spur	keine Spur	7 x keine Spur
Morphospezies 2	keine Spur	7 x keine Spur	keine Spur	7 x keine Spur
Morphospezies 2	keine Spur	7 x keine Spur	keine Spur	7 x keine Spur
Morphospezies 2	keine Spur	7 x keine Spur	keine Spur	7 x keine Spur

Nur ein einziges Versuchstier (Spezies 1) zeigte Folgeverhalten auf Pygidialsekretspuren ( $p = 4,29 \times 10^{-10}$ ; Fisher-Test). Dieses Tier wurde aus einem Exhauster auslaufen gelassen, in dem es sich ca. 1,5 h lang befunden hatte. Es wäre vorstellbar, daß dieses Tier im Gegensatz zu den anderen getesteten eine entsprechende Motivation besessen hatte. Dennoch ist es verwunderlich, daß keine weiteren Anzeichen für eine Spurfolge trotz der zahlreichen Tests bei anderen Tieren gefunden wurden. Aufgrund der Beobachtungen muß man davon ausgehen, daß die Tiere in der Lage sind, irgendeine Komponente in den Umzugsspuren wahrzunehmen und dieser selbständig zu folgen. Giftdrüsensekret scheint nicht wahrgenommen zu werden.

### 3.1.8.7 Insecta; Coleoptera; Staphylinidae

Proben dieser Gäste wurden zur Artbestimmung an Prof. D. H. Kistner (Chicago State University, USA) gesendet. Es handelte sich um zwei morphologisch unterscheidbare Formen, eine Determination steht aber noch aus.

Die Staphyliniden wurden in Labornestern sowie auf Raub- und Umzügen im Freiland und im Labor beobachtet. Sie hielten sich ausschließlich in peripheren Nestbereichen auf, an denen leere Puppenhüllen und Chitinreste verzehrter Beute deponiert worden war. Die Käfer wurden bei Begegnung von den Arbeiterinnen attackiert. In diesen Fällen krümmten sie das Hinterende ihres Abdomens dorsal nach vorne, was die Angriffe der Ameisen abwehrte. Auf Raubzügen liefen Staphyliniden selbständig in Abständen von 1-4 cm neben den Kolonnen. Auch hier wurde der direkte Kontakt mit den Ameisen vermieden. Sie wurden bis zu 22 m weit vom Nest

entfernt entdeckt. Auf Umzügen wurden einige Tiere ebenfalls neben den Kolonnen laufend beobachtet (n = 7). Die weitaus größte Zahl folgte jedoch dem exakten Verlauf der Umzugspuren 0-300 cm hinter den letzten Arbeiterinnen. Wurde nach dem Ende der Ameisenkolonne die Umzugspur über eine Strecke von 30 cm verwischt, so zeigten die Staphyliniden erhebliche Orientierungsschwierigkeiten und fanden größtenteils den Anschluß an den Umzug nicht.

In Abzweigungstests (Py und Gi) mit vier Staphyliniden an Umzugspuren im Labor trat kein Folgeverhalten auf. Zusätzlich wurden sechs Staphyliniden eingefangen und ihr Folgeverhalten auf künstlichen Spuren per Vielecktest untersucht, ebenfalls mit negativem Ergebnis. Schließlich wurden Versuche unternommen, bei denen Spurstücke in natürlichen Umzügen durch künstliche Pheromonspuren (T6+DZ, Gi, R und T) ersetzt wurden, jedoch folgte nur einer von neun getesteten Staphyliniden ein einziges Mal einer T6+DZ-Spur (Pygidialdrüsensekret). Es war somit trotz wiederholter Versuche nicht möglich, das in natura beobachtete Spurfolgeverhalten von mit *L. distinguenda* assoziierten Staphyliniden experimentell eindeutig zu reproduzieren<sup>18</sup>.

#### 3.1.8.8 Insecta; Diptera; Phoridae

Zwei Arten, *Rhynchomicropteron necaphidiforme* und *Puliciphora rosei*, bestimmt von Dr. H. Disney (University Museum of Zoology, Cambridge, GB), wurden regelmäßig in Kolonien von *L. distinguenda* gefunden. Beide Arten werden auch in Kolonien anderer *Leptogenys*-Arten gefunden (Disney 1994). Wie die Staphyliniden hielten sich auch die Phoriden vorzugsweise in peripheren Nestbereichen an Abfalldepots auf und mieden in den Kolonnen durch abseitiges Laufen und flinke Ausweichmanöver ebenfalls den direkten Kontakt mit Arbeiterinnen. Auch sie wurden sowohl auf Raub- als auch auf Umzügen beobachtet. Einmal wurde beobachtet, wie eine Phoride auf ein Beutestück, welches ins Nest eingetragen wurde, aufsprang. Bei Umzügen folgten Phoriden selbständig der Umzugskolonie sowohl (seltener) neben und in den Kolonnen laufend als auch (meistens), zusammen mit den Staphyliniden, kurz nach dem Ende. Um die Orientierung der Phoriden auf chemischen Spuren zu untersuchen, wurden die gleichen Experimente, wie in Abschnitt 3.1.8.7 beschrieben, durchgeführt. Obwohl Phoriden im Freiland den Pheromonspuren der Ameisen selbständig folgten, konnte dieses Verhalten mit künstlichen Spuren im Experiment nicht ausgelöst werden<sup>19</sup> (n = 21).

---

<sup>18</sup> Spurfolgeverhalten wurde bei Staphyliniden von *L. diminuta* nachgewiesen (Abschnitt 3.5.6).

<sup>19</sup> Spurfolgeverhalten wurde bei Phoriden von *L. diminuta* nachgewiesen (Abschnitt 3.5.6).

### 3.1.8.9 Gastropoda, Pulmonata, Subulinidae

In Kolonien von *L. distinguenda* wurden Pulmonaten einer bislang unbekanntenen Art gefunden, die von Dr. R. Janssen (Senckenberg Museum, Frankfurt/Main) als *Allopeas myrmecophilos* neu beschrieben wurde. Drei von fünf explizit darauf untersuchten Kolonien enthielten Schnecken (mind. 1, 3 bzw. 8 Exemplare). Diese befanden sich stets innerhalb der Nester und wurden auf Umzügen von Arbeiterinnen getragen. Die Schneckengehäuse sind weiß und ähneln in Größe und Form den Larven von *L. distinguenda*. Aus diesem Grunde ist es leicht möglich, Schnecken bei Umzügen im Freiland zu übersehen. Um das außergewöhnliche, bislang unbekanntene Vorkommen von Mollusken in Ameisenkolonien genauer zu untersuchen, wurden Experimente zu verschiedenen Fragestellungen durchgeführt.



**Abb. 41:** Bei einem Umzug von *L. distinguenda* wird *Allopeas myrmecophilos*, die eine schaumige Substanz abgesondert hat, von einer Arbeiterin getragen.

#### 3.1.8.9.1 Versuche zur Ökologie: Verhalten im Nest und Nahrungsaufnahme

- a) 14 Schnecken wurden aus Freilandumzügen von *L. distinguenda* mit der Hand abgesammelt und in eine künstlich verkleinerte Laborkolonie mit etwa 1000 Arbeiterinnen und Brut überführt. Die Nester dieser Kolonie wurden mit Plexiglasplatten abgedeckt und das Geschehen im Inneren über zwei Wochen regelmäßig beobachtet.
- b) Daraufhin wurden zehn Schnecken isoliert und zehn Tage lang in Glasbehältern (10 x 3 cm) aufbewahrt. Den Versuchstieren wurde jeden zweiten Tag unterschiedliches Material zum Fressen angeboten: frische und verrottete Blätter, Moos, Gras, Larven und Puppen von *L. distinguenda*, leere Puppenhüllen, von den Ameisen eingetragene Beute und rohes Rindfleisch.

Ergebnisse:

- a) Die Schnecken wurden ausschließlich im Inneren des Nests beobachtet. Dort krochen sie teilweise von den Arbeiterinnen unbeachtet umher ( $n > 30$ ). Im Unterschied dazu wurde aber auch beobachtet, daß eine starke Attraktion von den Schnecken ausging und sich ein bis fünf Arbeiterinnen um ein Tier scharten ( $n > 20$ ). Die Ameisen bissen und zogen mit den Mandibeln an den Gehäusen der zurückgezogenen Schnecken wie sie es sonst an Beutestücken zu tun pflegten. An der Öffnung des Gehäuses trat eine schaumige Substanz aus. Es wurde nie beobachtet, welche Nahrung die Schnecken im Nest zu sich nehmen.
- b) Bei den Fütterungsversuchen zeigten die Schnecken kein Interesse an pflanzlichem Material sowie an der Ameisenbrut. Die Tiere krochen meist lebhaft in dem Aufbewahrungsbehälter herum. An rohem Rindfleisch sowie an der Beute der Ameisen fanden sich in allen fünf Fällen nach wenigen Minuten ein bis fünf Schnecken ein, die deutlich sichtbare Freißbewegungen ausführten.

#### 3.1.8.9.2 Versuche zur Interaktion zwischen Schnecken und Ameisen

- a) **Einsetzversuche:** Fünf der bei *L. distinguenda* gesammelten Schnecken wurden jeweils achtmal mit Pinzetten vorsichtig in Raubzugschwärme und -straßen einer *L. distinguenda* Laborkolonie gebracht und das Verhalten der mit den Schnecken in Kontakt tretenden Arbeiterinnen wurde beobachtet. Daraufhin wurden die Schnecken wieder entnommen. In gleicher Weise wurden andere pulmonate Schneckenarten aus verschiedenen Familien getestet, die *A. myrmecophilos* in Größe und Morphologie z.T. sehr ähnlich waren (*A. gracile* and *Subulina octona*). Diese Tiere wurden in der Laubstreu des Waldes sowie unter Gegenständen, die auf Wiesen ausgelegt worden waren, gesammelt.
- b) **Schäumversuche:** Aus *L. distinguenda* Kolonien gesammelte Schnecken wurden auf den Boden eines 8 cm breiten Glasgefäßes gebracht. Dann wurden zwei *L. distinguenda* Arbeiterinnen hinzugesetzt und beobachtet, ob die Schnecken Schaum abgeben. In gleicher Weise wurde mit Kontrollschnecken der Gattungen *Subulina* und *Allopeas* verfahren. Abgegebener Schaum wurde gesammelt und Ponerinen der Gattungen *Odontoponera* sowie *Diacamma* angeboten. Ameisen dieser Gattungen wurden außerdem zu den Schnecken gesetzt, um eine Schaumabgabe auszulösen.
- c) **Umzugsversuche:** Nestschnecken und Kontrollschnecken wurden in eine künstlich verkleinerte Laborkolonie mit etwa 1000 Arbeiterinnen und Brut eingesetzt. Durch Störung am Nest (Entfernen der Abdeckung) und Anbieten einer neuen Nistgelegenheit in einem anderen Haltungsbehälter wurden bei der Laborkolonie Umzüge ausgelöst, die über eine Holzbrücke verliefen. Während des Umzugs wurde das Verhalten der Ameisen gegenüber den Schnecken beobachtet.

## Ergebnisse:

- a) Bei den Einsatzversuchen reagierten die Ameisen je nach Größe der Schnecken unterschiedlich. Alle Schnecken, die eine angemessene Größe hatten (2-8 mm), wurden von den Arbeiterinnen mit den Mandibeln aufgenommen und einige cm weit getragen. Dabei gab es keine signifikanten Unterschiede zwischen den aus *L. distinguenda* -Kolonien stammenden und den im Freiland gesammelten Schnecken. Große Schnecken (max. 8 cm Gehäuselänge) wurden wie Beute attackiert und gestochen. Daraufhin sonderten die angegriffenen Tiere Schleim ab, der in allen Fällen die Attacken der Ameisen ausklingen ließ (n = 9). Eine 7 cm lange *Achatina fulica* und eine 6 mm lange *Allopeas gracile* wurden getötet und mit zertrümmertem Gehäuse angeboten. Beide Schnecken wurden von den Ameisen gleichermaßen wie Beute behandelt und eingetragen bzw. zerkleinert und eingetragen. Da zusätzlich im Freiland mehrfach beobachtet wurde, wie Nacktschnecken angegriffen wurden, kann man davon ausgehen, daß prinzipiell jede Schnecke als Beute in Frage kommt.
- b) Ergebnisse der Schäumversuche sind in Tab. 40 dargestellt. Das Verhalten der Nestschnecken war signifikant unterschiedlich von dem der Kontrollschnecken ( $p = 1,44 \times 10^{-9}$ ,  $\chi^2$ -Test). Das erste Schäumen einer Nestschnecke trat schon 20 s nach Zugabe der *L. distinguenda* Arbeiterinnen auf, neun Schnecken schäumten schon innerhalb der ersten min. Als Auslöser reichte die Berührung einer Arbeiterin. Der Schaum übte große Attraktion auf die Arbeiterinnen aus. Schnecken wurden entweder mitsamt des abgesonderten, klebrigen Schaums umher getragen (n = 5), oder der Schaum löste sich und wurde von einer Arbeiterin aufgenommen (n = 8). Auch nachdem sich der Schaum (teilweise) gelöst hatte, blieben die Schnecken attraktiv für *L. distinguenda* Arbeiterinnen. Der gleiche Schaum zeigte keinerlei Wirkung auf *Odontoponera* und *Diacamma* Arbeiterinnen (n = 6). Auch war keine Abgabe von Schaum zu beobachten, wenn diese Ameisen zu den Schnecken gesetzt wurden (n = 10).

**Tab. 40:** Anzahl Schaum absondernder Schnecken nach 5 minütiger Inkubation mit 2 *L. distinguenda* Arbeiterinnen; NS = Nestschnecken, KS = Kontrollschnecken.

Versuchstiere	10 NS	6 NS	5 NS	10 KS	11 KS	7 KS	5 KS	10 KS
Anzahl schäumender Schnecken	7	5	3	0	1	0	0	0

Von den Kontrollschnecken schäumte nur eine einzige von 43 nach 4,5 min. Dieser Schaum war schwach attraktiv für *L. distinguenda* Arbeiterinnen. Er wurde einige Sekunden betrillert, dann aufgenommen und umher getragen. Die Schnecke haftete am Schaum und wurde mitgetragen. Eine weitere Kontrollschnecke schäumte erst nach 8 min. Dieser Schaum wurde nach 10 min aufgenommen, die Schnecke blieb nicht haften.

- c) **Umzugsversuche:** Die Ergebnisse der Umzugsexperimente sind in Tab. 41 zusammengefaßt.

**Tab. 41:** Umzugsexperimente mit Schnecken in einer Laborkolonie von *L. distinguenda*; NS = Nestschnecken, KS = Kontrollschnecken, \*<sup>1</sup> = 2 NS waren seit 4 Tagen in der Laborkolonie und 12 KS zuvor 30 h mit 37 Puppen in einem Schnappdeckelglas; \*<sup>2</sup> = Alle Schnecken waren 24 h vor dem Umzug im Labornest. \*<sup>3</sup> = Eine KS wurde außerhalb des Behälters gefunden, zwei wurden nicht wiedergefunden.

Umzug	1	2	3* <sup>1</sup>	4* <sup>2</sup>	gesamt
Gesamtzahl der NS	3	2	2	10	17
Gesamtzahl der KS	8	8	12	12	40
NS im Ursprungsnest	0	0	0	0	0
KS im Ursprungsnest	8	8	12	9* <sup>3</sup>	37
NS im neuen Nest	2	2	2	10	16
KS im neuen Nest	0	0	0	0	0

Von 17 getesteten Nestschnecken<sup>20</sup> wurden 16 von den Ameisen in das neue Nest transportiert, eine wurde nicht mehr wiedergefunden. Im Gegensatz dazu wurde von 40 (verschiedenen) Kontrollschnecken keine einzige in das neue Nest befördert. Der Unterschied ist hoch signifikant ( $p = 2,40 \times 10^{-14}$ , Fisher-Test). Bei diesen Experimenten wurde wiederum beobachtet, daß die Schnecken Schaum absonderten, der auf die Ameisen attraktiv wirkte. Der Transport der Nestschnecken erfolgte in allen vier Fällen erst, nachdem die Brut bereits ins neue Nest gebracht worden war. Es ist jedoch fraglich, ob diese künstlichen Umzüge einen natürlichen Verlauf widerspiegeln, da sie unter Zwang entstanden waren. In zwei Fällen wurde noch Beute in den alten Behälter eingetragen, obwohl das gesamte Nest samt Brut schon in die neue Wanne verlagert war. Bei Umzügen im Freiland sowie bei freiwillig ablaufenden Umzügen im Labor wurden Schnecken zeitgleich mit Brut transportiert ( $n = 7$ ). Die Kontrollschnecken blieben während der Umzüge allesamt von den Ameisen unbeachtet. Bis auf drei Exemplare wurden alle im Behälter mit dem Ursprungsnest zurückgelassen. Eine Kontrollschnecke wurde außerhalb des Behälters gefunden. Es ist anzunehmen, daß auch die anderen beiden das Behältnis selbständig verlassen hatten. Eine Kontrollschnecke sonderte während eines Umzugs Schaum ab, wurde aber dennoch von den Arbeiterinnen nicht aufgenommen und transportiert.

<sup>20</sup> Aufgrund der geringen Zahl der zur Verfügung stehenden Versuchstiere wurden einige mehrmals getestet. Insgesamt handelte sich um 11 verschiedene Exemplare.

### 3.1.9 Interaktionen mit anderen Ameisen

#### 3.1.9.1 Intraspezifische Wechselwirkungen

Im Freiland wurde zweimal beobachtet, wie Raubzüge von *L. distinguenda* aufeinander trafen. In beiden Fällen traten nur wenige Auseinandersetzungen zwischen den verschiedenen Kolonien auf. An den Kontaktzonen war eine sehr starke Erregung zu erkennen. Arbeiterinnen liefen mit großer Geschwindigkeit hektisch umher. Dabei gerieten sie auch weit in den Schwarmbereich der fremden Kolonie, wo sie immer wieder mit den Mandibeln festgehalten wurden. Die Erregung der Ameisen in der Kontaktzone breitete sich rasch nach hinten aus, so daß nach wenigen Minuten die gesamte Schwarmfront zurückwich. Bei je einer Kolonie wurde in der Folge der komplette Raubzug abgebrochen, bei der anderen etablierte sich eine andere Vorstoßrichtung. Es wurden keine toten Arbeiterinnen nach den Zusammenstößen gefunden.

Im Labor wurden die Haltungsbehälter zweier Kolonien über eine Holzbrücke miteinander verbunden. Beim Aufeinandertreffen auf der Brücke kam es in geringem Maße zu Kämpfen zwischen den verschiedenen Kolonien. Nach 10-15 min hatten sich zwei stabile Fronten gebildet, an denen sich die Ameisen mit geöffneten Mandibeln gegenüber standen. Diese Front blieb die gesamte Nacht lang bestehen. Am nächsten Tag waren beide Kolonien wieder in ihre Nester zurückgekehrt.

Einzelne Arbeiterinnen, die zu fremden Laborkolonien zugesetzt wurden, bewegten sich auf den Pheromonspuren der fremden Kolonie fort, wo sie ununterbrochen auf fremde Arbeiterinnen stießen, die versuchten sie mit den Mandibeln festzuhalten. Nachdem sich die erregten Tiere wiederholt losgerissen hatten, gelang es irgendwann mehreren Arbeiterinnen, die fremden Ameisen festzuhalten. Es bildete sich eine kleine Traube um das koloniefremde Tier, wobei keine eindeutigen Angriffe mit dem Giftstachel beobachtet wurden. Wurde die Traube nach einigen Minuten entfernt, konnte die fremde Arbeiterin lebendig geborgen werden. Zu einer verkleinerten Laborkolonie (ca. 1000 Adulte) wurden einmal ca. 50 fremde Arbeiterinnen zugesetzt. Die anfänglich starke Erregung legte sich allmählich und nach zwei Stunden war keine Unruhe mehr festzustellen. Am folgenden Tag wurde nicht, wie vielleicht zu erwarten gewesen wäre, eine große Anzahl toter Ameisen entdeckt. Offensichtlich waren die fremden Arbeiterinnen in die Kolonie aufgenommen worden.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß *L. distinguenda* koloniefremde Tiere als solche erkennt und angreift. Die Aggressionen gegenüber Artgenossinnen sind aber vergleichsweise schwach und führen kaum zu Verletzungen der Tiere.

### 3.1.9.2 Interspezifische Wechselwirkungen (*Leptogenys*, *Aenictus*, *Pheidologeton*, *Pheidole*, *Anoplolepis*)

Zusammenstöße von *L. distinguenda* mit anderen Arten der gleichen Gattung verliefen ähnlich wie solche innerhalb der Art. Es wurden Raubzüge beobachtet, bei denen der gesamte Schwarm über ein Biwaknest von *L. borneensis* oder *L. diminuta* hinweg zog. Während der *L. distinguenda* Schwarm unbeeinflusst vorstieß, zogen sich die weitaus kleineren Kolonien in ihre Nester zurück und verteidigten die Eingänge. Nach dem Verschwinden des Schwarms setzten die anderen Kolonien ihre Jagdaktivität wie gewohnt fort.

Kontakte mit verschiedenen *Aenictus*-Spezies sind recht häufig und verlaufen ohne starke Auseinandersetzungen und ohne Verluste auf beiden Seiten, obwohl die im Untersuchungsgebiet vorkommenden *Aenictus*-Arten auf andere Ameisen spezialisierte Jäger sind. Einmal wurde beobachtet wie eine Raubzugstraße von *Aenictus* sp. quer durch den Raubzugswarm von *L. distinguenda* verlief. Beide Raubzüge blieben weitgehend unbeeinflusst voneinander.

Auch *Pheidologeton* sp. und *L. distinguenda* treffen im Untersuchungsgebiet regelmäßig aufeinander, beeinflussen sich aber nicht maßgeblich. Wenn sich Raubzüge kreuzen, werden die Fronten mit Wächtern gesichert. Lediglich einmal, als beiden Arten experimentell ein und dieselbe Beute angeboten wurde, kam es zu heftigen Kämpfen unter Einsatz der Stachel. Dabei zeigte sich *L. distinguenda* defensiver und trat schnell den Rückzug an.

*L. distinguenda* Laborkolonien wurden oft von sehr territorialen *Pheidole*-Arten und *Anoplolepis longipes* angegriffen. Nur große Kolonien mit vielen tausend Tieren waren in der Lage, sich gegen diese aggressiven Ameisen zu verteidigen. Kleinere oder kümmernde Kolonien konnten komplett ausgerottet werden. Auch im Freiland wurden andere *Leptogenys*-Arten (*L. mutabilis* und *L. diminuta*) von *A. longipes* erfolgreich aus deren Territorium oder von Beute vertrieben. Dabei waren die Verluste bei *Leptogenys* groß.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß *L. distinguenda* Auseinandersetzungen mit anderen Ameisenarten meidet. Die meisten Ameisenarten meiden *L. distinguenda* ebenso, darunter auch aggressive und wehrhafte Arten (*Aenictus* sp.). Bei Angriffen von territorialen Ameisenarten tendiert *L. distinguenda* zum Rückzug, auch wenn dabei Beute aufgegeben werden muß.

## 3.2 *Leptogenys mutabilis*

Diese verhältnismäßig abundante Art wurde viele Male im Freiland aufgespürt. Aufgrund ihrer versteckten Lebensweise (s.u.) konnten aber immer nur Teilaktivitäten beobachtet werden. Vier Kolonien konnten teilweise eingefangen werden, eine davon mit Königin.

### 3.2.1 Kurzbeschreibung der Ethologie

- **Aktivität:** Die Tiere sind vorwiegend unter der Laubstreu oder unterirdisch aktiv. An freien Stellen können Raub- oder Umzüge über kurze Strecken oberflächlich verlaufen. Dies wurde vor allem nachts beobachtet. Am Tage wurden in späten Nachmittagsstunden wenige Male Oberflächenaktivitäten vorgefunden ( $n = 4$ ). Unterhalb der schützenden Laubstreu konnten Aktivitäten ganztägig stattfinden. Insgesamt ist die Art als lichtscheu und vorwiegend nachtaktiv einzustufen. Dieser Befund konnte auch durch Laborhaltung bestätigt werden.
- **Raubzugverhalten und Beutespektrum:** Die natürlichen Raubzüge waren aufgrund der versteckten Lebensweise schwer zu verfolgen und in ihrem gesamten Ausmaß nicht zu erfassen. Dennoch konnte festgestellt werden, daß der größte Teil der Raubzüge aus einem sich verzweigenden Netz von Kolonnen bestand, während kleinere Schwärme von 0,5-2 m<sup>2</sup> regelmäßig am Ende der Kolonnen, an der vorstoßenden Raubzugfront auftraten. Als Beute wurden verschiedenste angebotene Arthropoden (verschiedene Arten von Feld- und Laubheuschrecken, Schaben, Käfer) sowie kleine Vertebraten (1 Frosch und 1 Agame) und rohes Rindfleisch akzeptiert. Des weiteren wurde beobachtet, wie Termitennester überfallen ( $n = 2$ ) und Regenwürmer ( $n = 5$ ) erbeutet wurden. Dabei wurde flüchtenden Beutetieren hinterher gegraben. Die Tiere waren ähnlich wie *L. distinguenda* zu einer sehr schnellen Rekrutierung befähigt (ca. 100-400 Tiere pro min).
- **Nist- und Umzugverhalten:** Bezüglich der Nistweise dieser *Leptogenys* Art gibt es nur wenige Indizien. Die Nester waren in allen Fällen unterirdisch angelegt ( $n > 8$ ). Zweimal gelang es, Nester teilweise auszugraben und einzufangen. Die Brut war wenig zentralisiert und über unüberschaubar große Bereiche in Form von Teilnestern verteilt. Stellenweise konnte der Transport von Brut zwischen den Teilnestern sichtbar sein. Bei der Laborhaltung wurde die Brut ebenfalls weit verteilt. Alle angebotenen Wannen wurden teilweise okkupiert, so daß die Teilnester am Tage voneinander getrennt waren, da die Verbindungsbrücken bei Helligkeit nicht belaufen wurden. Während der Aktivitätsphase fand selten ein Transport von Brut zwischen den Teilnestern statt ( $n = 3$ ). Über Umzüge gesamter Kolonien ist nichts bekannt. Aufgrund der dezentralisierten Nester und der versteckt ablaufenden, weitverzweigten Raubzüge sind Aussagen über die Koloniegröße nur schwer möglich. Da die Tiere jedoch stellenweise sehr zahlreich auftreten, sind Koloniegrößen von vielen Tausend bis Zehntausenden von Arbeiterinnen anzunehmen.

### 3.2.2 Experimentelle Untersuchungen zur Kommunikation

#### 3.2.2.1 Lokalisation der Spurpheromone

Es wurden Testsubstanzen wie in Abschnitt 2.5.2.2 beschrieben, erstellt. Dabei wurden nur diejenigen Drüsen verwendet, die in den Experimenten mit *L. distinguenda* Pheromonwirkung gezeigt hatten. Testsubstanzen der Pygidial- und Giftdrüse, sowie synthetisch gewonnenes 4-Methyl-3-Heptanon (auf  $10^{-6}$  verdünnt) wurden durch Abzweigungsexperimente getestet. Dazu wurden mit feinen Pinseln künstliche, 10 cm lange Spuren im 90°-Winkel abzweigend von einer Raubzugstraße ohne Störung der Tiere aufgetragen. Alle kompletten Spurläufe wurden in den ersten 20 s und in den darauffolgenden 40 s gezählt (Tab. 42). Zwischen den einzelnen Experimenten wurde wiederholt die Normalfrequenz der Raubzugspur ermittelt. Als Kontrolle zu den Testsubstanzen dienten Spuren aus Wasser, auf denen die Läufe in 60 s Intervallen gezählt wurden.

**Tab. 42:** Abzweigungstest an einer Raubzugstraße von *L. mutabilis*; Erläuterungen im Text. 4M3H = 4-Methyl-3-heptanon, weitere Abkürzungen in Kapitel 7.

Spur Intervall [s]	T6+DZ		Gi		4M3H		H <sub>2</sub> O	RZ-Straße
	20	40	20	40	20	40	60	60
1	8	19	15	20	10	8	0	25
2	10	9	21	25	6	1	1	36
3	4	7	17	2	15	9	5	26
4	5	7	11	11	19	3	0	38
5	10	14	12	13	15	6	2	45
6	10	22	6	10	8	5	3	45
7	4	5	13	8	8	0	0	30
8	3	14	19	7	14	8	1	15
gesamt	54	81	114	96	95	40	12	260
Ø	6,8	10,1	14,3	12,0	11,9	5,0	1,5	32,5
% von RZ-Straße	62,3	46,7	131,5	55,4	109,6	23,1	4,6	100

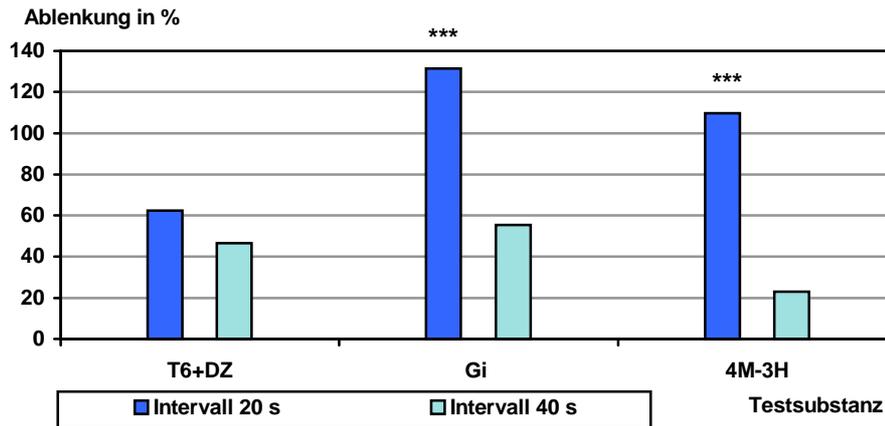


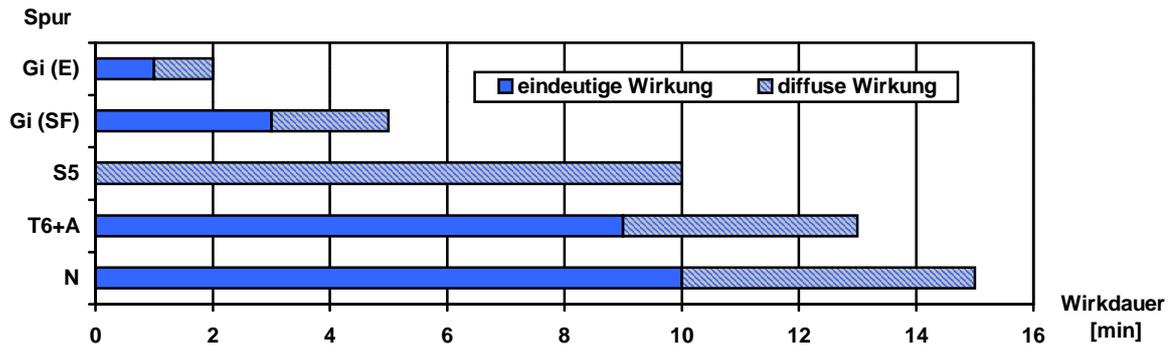
Abb. 42: Graphische Darstellung der Ergebnisse aus Tab. 42.

Signifikante Führwirkung gegen die Kontrolle zeigten T6+DZ sowie Gi mit  $p = 3,72 \times 10^{-4}$  und 4M-3H mit  $p = 3,68 \times 10^{-4}$  (Mann-Whitney U-Test, einseitig). Unterschiede in der prozentualen Ablenkung zwischen den Intervallen waren nur für Gi mit  $p = 2,28 \times 10^{-3}$  und für 4M-3H mit  $p = 3,78 \times 10^{-4}$  signifikant (Mann-Whitney U-Test, einseitig).

Das Verhalten der Tiere auf den Testspuren war identisch mit den Beobachtungen bei *L. distinguenda*. Die Pygidialdrüse löste kontrollierte, starke Spurfolge aus, während bei der Giftdrüse starke Erregung und Beschleunigung, sowie weniger exakter Spurlauf zu beobachten war. Die durch die Giftdrüse hervorgerufene Erregung läßt innerhalb einer Minute stark nach (Abb. 42).

### 3.2.2.2 Wirkdauer der Pheromone

Die Wirkdauer der Pheromone wurde anhand von S-Spur-Versuchen ermittelt. Neben den künstlichen Spuren wurden auch natürliche Spuren (N) erstellt, indem Holzplatten in Ameisenstraßen (Frequenz 28 Tiere/min;  $n = 8$ ) anderer Laborkolonien eingebracht wurden. Nach dem Aufbringen der Testspuren wurden die Versuchsplatten eine Zeit lang an der Luft stehen gelassen. Bei Gift wurde mit einer Wartezeit von 1 min begonnen, bei den anderen Spuren mit 5 min. Um denselben Betrag wurde die Abdampfzeit jeden Durchgang verlängert (außer wenn ein genaueres Eingrenzen sinnvoll erschien), bis die Spur so schwach geworden war, daß die Ameisen Orientierungsschwierigkeiten auf der Versuchsplatte hatten. Bis zu dieser Abdampfzeit wurde die Wirkung als eindeutig bezeichnet. Die Versuchstiere tasteten sich nun langsam auf der Spur vorwärts und kehrten oft um. Wenn sie es trotz dieser Schwierigkeiten bei weiterer Verlängerung der Wartezeit dennoch schafften, dem Verlauf der Testspur teilweise zu folgen, wurde die Wirkung als diffus bezeichnet. Die Abdampfzeit wurde solange verlängert, bis der Verlauf der Testspur von den Ameisen nicht wiedererkannt werden konnte. Die Ergebnisse sind in Abb. 43 dargestellt.



**Abb. 43:** Wirkdauer von Pheromonspuren bei *L. mutabilis* in S-Spur-Versuchen. Bei der Wirkung von Gi wurde zwischen E = Erregung und SF = Spurfolge unterschieden.

Die Wirkdauer künstlicher Spuren aus Giftdrüsensekret war mit 1-2 min für die Erregungskomponente und mit bis zu 5 min identisch mit den Befunden bei *L. distinguenda* (Abschnitt 3.1.4.5). Auch die Ergebnisse bezüglich des Sternaldrüsen- sowie Pygidialdrüsensekrets entsprechen den Verhältnissen bei *L. distinguenda*. Diese Experimente, sowie Versuche zu interspezifischen Pheromonwirkungen (Abschnitt 3.6) weisen stark darauf hin, daß es sich um die gleichen Substanzen handeln könnte.

### 3.2.2.3 Alarmverhalten

Mandibeldrüsensekret wurde in Standardkonzentration via Papierkugelttest (Abschnitt 2.5.2.3.1) auf eine Alarmwirkung hin überprüft. Zur Kontrolle wurden mit Wasser getränkte Kugeln verwendet. Die Kugeln wurden exakt in den Verlauf einer Raubzugstraße im Freiland gebracht, wenn eine Lücke von mehr als 15 cm in der Kolonne auftrat.

In zehn Versuchsdurchgängen trat bei Mandibeldrüsensekret im Vergleich zur Kontrolle einheitliches Fluchtverhalten auf ( $p = 5,41 \times 10^{-6}$ ; Fisher-Test). Die Straße wurde unterbrochen, indem alle eintreffenden Arbeiterinnen erregt umkehrten. Nach 3 min ließ die Wirkung nach und einzelne Arbeiterinnen tasteten sich langsam an die Kugeln heran. Nach 5 min wurde die Straße wieder geschlossen. Wenige Arbeiterinnen blieben mit geöffneten Mandibeln vor den Kugeln stehen.

### 3.3 *Leptogenys borneensis*

Diese seltene Art wurde sechsmal im Freiland gefunden. In zwei Fällen gelang es, große Teile der Nester zu erbeuten.

#### 3.3.1 Kurzbeschreibung der Ethologie

- **Aktivität:** Die Tiere waren ausschließlich nachtaktiv. Es wurden sechs Kolonien gefunden, von denen eine über einen Zeitraum von drei Wochen im Freiland beobachtet werden konnte. Die Daten zur Ökologie entstammen diesen Beobachtungen.
- **Raubzugverhalten und Beutespektrum:** *L. borneensis* führte Raubzüge vom Schwarmtyp auf und in der Laubstreu aus, die sich jedoch deutlich von *L. distinguenda* unterschieden (vgl. Abschnitt 3.1.1 und Tab. 43). Bei *L. borneensis* betrug die maximal gemessene Länge eines Raubzugs 11 m (Median = 3,75; n = 15) und der Raubzugswarm erreichte nur eine Größe von max. 4 m<sup>2</sup> (Median = 1,5; n = 14). Mit 105 min (Median) war die Jagddauer vergleichsweise kurz (n = 13). Zwischen den Raubzügen konnten längere Phasen ohne Außenaktivität liegen (Spannweite 0-190 min, Median 0 min, Durchschnitt 34 min, n = 14). Die durchschnittliche Vorstoßgeschwindigkeit der Raubzüge lag zwischen 1,5 und 5,4 m/h (Median = 2,25 m/h; n = 14). Die Tiere bewegten sich phasenweise ausgesprochen langsam. Oft wurden dichte Schwärme stillstehender Arbeiterinnen beobachtet, die bei kleinsten mechanischen Störungen in der Umgebung explosionsartig ausschärmten. Dieser außergewöhnlich schnelle Schwarm beruhigte sich innerhalb einer Minute. Wenn aber Beute gefangen wurde, blieb die Erregung länger erhalten. Innerhalb weniger Sekunden stürzten sich Arbeiterinnen aus der näheren Umgebung (ca. 10 cm) auf das Beutetier. Nach 20-40 s starteten Rekrutierungsläufe von der Beute, die teilweise zurück in die Raubzugstraße und bis zum Nest führten. Es wurden vorwiegend schnell laufende Arthropoden wie Schaben (v.a. *Rhabdoblatta* sp.), Scolopender und verschiedene Spinnen aus der Laubstreu erbeutet. Die Beute wurde im Unterschied zu *L. distinguenda* und *mutabilis* kaum zerkleinert und am Stück eingetragen.

**Tab. 43:** Distanz und Dauer von 15 Raubzügen einer *L. borneensis* Kolonie. Die Fläche des Schwarms wurde einmal pro Raubzug bestimmt.

<b>Länge [m]</b>	3	3	4	6	1,5	10	3,5	3	3,5	5	3	8	9	11	7
<b>Dauer [min]</b>	80	60	120	?	40	180	80	120	110	160	80	200	100	140	?
<b>Schwarm [m<sup>2</sup>]</b>	1,5	1,5	1	?	1	4	2	1,5	1	1,5	1,5	2,5	1	2	2

- **Nist- und Umzugverhalten:** Die Nester von *L. borneensis* befanden sich ausschließlich in unterirdischen Höhlungen unter Wurzeln oder Steinen (n > 15). Teile der Nester (vor allem Arbeiterinnen, aber auch etwas Brut) konnten oberflächlich in der Laubstreu liegen. Ein Umzug trat durchschnittlich jeden zweiten Tag auf und reichte über Distanzen von 1,5 bis 37 m (Median = 8,25;  $\xi$  = 11,8) (siehe Tab. 44). Umzüge verliefen immer über zuvor etablierte

Raubzugstraßen, wobei einige Umzüge die maximal gemessene Länge der Raubzüge (Tab. 43) deutlich übertrafen. Solche langen Umzüge wurden in Etappen durchgeführt. Während der ersten Etappe wurde synchron ein Raubzug in verlängerter Richtung ausgeführt. Nach dem Auffinden einer geeigneten Nistgelegenheit wurde der Umzug über die Raubzugstraße fortgesetzt. Insgesamt konnten bis zu fünf unmittelbar aufeinander folgende Etappen beobachtet werden. Die Etappenumzüge verliefen sehr rasch (20-35 min) und konnten stellenweise eine Breite von 10-15 nebeneinander laufenden Arbeiterinnen erreichen. Auf offener Strecke wurde oft Brut abgelegt. An solchen Depots und an einsichtigen Stellen der Nester konnte eine mechanische Umzugsstimulation ähnlich zu *L. distinguenda* beobachtet werden. Dabei klopften stimulierende Tiere mit geöffneten Mandibeln und nach oben gekrümmter Körperhaltung (abgesenkte Gaster) zuckend auf den Untergrund.

**Tab. 44:** Umzugsrhythmik und -distanzen von *L. borneensis* innerhalb innerhalb von drei Wochen.

Tag	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
Umzug [m]	11	-	1,5	-	-	1,5	-	5,5	3	-	37	-	-	24	-	-	18	-	14	2,5	-

### 3.3.2 Experimentelle Untersuchungen zum Raubzugverhalten

#### 3.3.2.1 Rekrutierung einzelner Arbeiterinnen

Im Labor wurde die Frequenz einer Raubzugstraße gemessen. Dann wurde einzelnen Ameisen aus der Straße mit einer Pinzette ein Beuteobjekt (tote Laubheuschrecke) angeboten. Nachdem eine Arbeiterin attackiert hatte, wurde diese mit der Beute entnommen und an anderer Stelle in ca. 10 cm Entfernung zur Raubzugstraße abgesetzt. Nachdem die Arbeiterin zurück zur Stammspur gefunden hatte, wurde die Beute entfernt und eine Minute lang gezählt, wie viele Ameisen an dieser Stelle von der Raubzugspur abzweigten.

In acht Versuchen zweigte nicht eine einzige Arbeiterin von der Stammspur ab. Obwohl die Beute von den einzelnen Arbeiterinnen attackiert worden war, erfolgte in keinem der Fälle eine Rekrutierung durch eine Pheromonspur. Nachdem die angreifenden Arbeiterinnen die Beute verlassen und die Stammspur wiedergefunden hatten, reihten sie sich zwischen ihre Nestgenossinnen, ohne eine erkennbare Reaktion auszulösen. Zur Kontrolle, ob die angebotene Beute tatsächlich attackiert wurde, wurden Beuteobjekte mit darin verbissenen Arbeiterinnen ca. 5 cm an die Stammspur gebracht. Unter diesen Bedingungen verließen Ameisen sofort die Spur und attackierten ebenfalls. Dies deutet darauf hin, daß beim Angriff eine flüchtige Substanz abgegeben wird, die von den Arbeiterinnen in der näheren Umgebung (5-10 cm) wahrgenommen wird und zu einer Rekrutierung führt. Im Rahmen dieser Versuche erfolgte jedoch keine Rekrutierung durch das Legen von Spuren.

### 3.3.2.2 Rekrutierung auf Freiraum

- **Rekrutierung auf Freiraum**

Ein Haltungsverbehälter, in dem sich das Nest befand, wurde über eine Holzbrücke mit einem zweiten Behälter verbunden, in dem Futter (rohes Rindfleisch) angeboten wurde. Nach einer Stunde wurde die Frequenz der Raubzugstraße auf der Brücke bestimmt. Daraufhin wurde ein dritter Behälter über eine Brücke mit dem Behälter, in dem sich das Futter befand, verbunden. Nach 10 Minuten wurde die Frequenz der Raubzugstraße an der gleichen Stelle erneut bestimmt (Tab. 45).

**Tab. 45:** Frequenzmessungen bei einer Rekrutierung auf Freiraum bei *L. borneensis*.

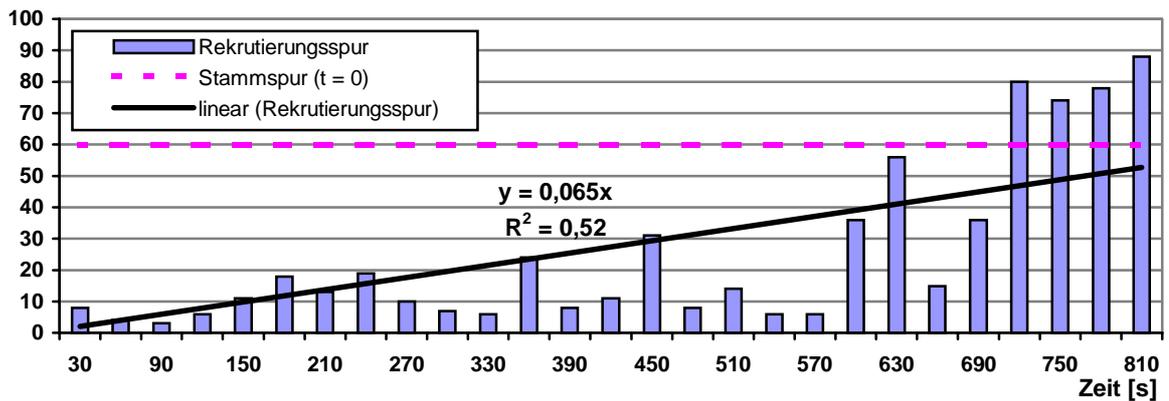
	1	2	3	4	5	6	7	8	ges.	x
Frequenzen der Raubzugstraße ohne neues Terrain	63	50	55	59	41	68	61	48	445	56
Frequenzen nach Anbieten von neuem Terrain	190	226	284	310	286	302	240	178	2016	252

Die Frequenzen vor und nach Anbieten von neuem Terrain, die an der gleichen Stelle gemessen wurden, unterscheiden sich signifikant ( $p = 3,89 \times 10^{-4}$ ; Mann-Whitney U-Test). Es hatte folglich eine Rekrutierung auf freien Raum stattgefunden.

- **Zeitverlauf einer Rekrutierung auf Freiraum**

Die Frequenz einer unbeeinflussten Raubzugspur auf einer Holzbrücke im Labor wurde über 3 min bestimmt. Dann wurde im rechten Winkel eine abzweigende Brücke angelegt. Es wurde abgewartet, bis Arbeiterinnen begannen, die neue Brücke zu erkunden. Ab dem Zeitpunkt, an dem die erste Arbeiterin von der abzweigenden Brücke zur Stammspur zurückkehrte, wurde in Intervallen von 30 s die Frequenz auf der Abzweigung ermittelt (Abb. 44).

## Spurfrequenz



**Abb. 44:** Graphische Darstellung des Zeitverlaufs einer Rekrutierung auf Freiraum bei *L. borneensis*, ausgelöst durch eine einzelne Arbeiterin. Rekrutierungsspur im rechten Winkel zur Stammspur (Die ursprüngliche Frequenz zu Beginn der Zählung ist angegeben); Abstand vom Nest ca. 2,5 m.

Die Zunahme der Frequenz auf der Abzweigung erfolgte sehr langsam und unregelmäßig. Bei der Rekrutierung auf freien Raum handelte es sich um eine langsame Rekrutierungsform, die der entsprechenden Rekrutierung bei *L. distinguenda* stark ähnelt (Abschnitt 3.1.2.7.2).

### 3.3.3 Experimentelle Untersuchungen zur Kommunikation

#### 3.3.3.1 Lokalisation der Sppheromone

Es wurden Testsubstanzen wie in Abschnitt 2.5.2.2 beschrieben erstellt. Die Substanzen wurden durch Abzweigungsexperimente im Labor getestet. Dazu wurden mit feinen Pinseln künstliche, 10 cm lange Spuren im 90°-Winkel abzweigend von einer Raubzugstraße ohne Störung der Tiere aufgetragen. Alle kompletten Spurläufe wurden innerhalb 60 s bzw. 20 s (bei Gi) gezählt. Zwischen den einzelnen Experimenten wurde wiederholt die Normalfrequenz der Raubzugspur ermittelt. Als Kontrolle zu den Testsubstanzen dienten Spuren aus Wasser. Die Ergebnisse sind in Tab. 46 zusammengefaßt. Zusätzlich wurden Abzweigungsexperimente im Freiland durchgeführt, bei denen u.a. auch synthetisches 4-Methyl-3-Heptanon, welches bei *L. distinguenda* Wirkung gezeigt hatte, getestet wurde. Tab. 47 stellt die Ergebnisse dar.

**Tab. 46:** Zusammengefaßte Ergebnisse aus je sieben Abzweigungsexperimenten mit künstlichen Spuren im Labor bei *L. borneensis*. Die Zeitintervalle für die Zählungen auf den Testspuren sind angegeben. \* Die prozentuale Ablenkung bezieht sich auf die im 20 s Intervall durchschnittlich auf der Stammspur laufenden Arbeiterinnen (= 12 Tiere).

Testsubstanz	T6+DZ	Gi	S5	D	H <sub>2</sub> O
Zählintervall [s]	60	20	60	60	60
Stammspur [Läufe/min]	50	35	25	25	50
Testspur [Läufe/Intervall]	31	5	0	0	0
Ablenkung in %	62	43*	0	0	0

Spuren aus Giftdrüsensekret lösten starke Erregung aus und veranlaßten Arbeiterinnen, in beliebige Richtungen zu eilen. Arbeiterinnen kehrten auf der Stammspur um oder verließen die Spuren, wodurch die Zählwerte auf der Testspur klein ausfielen. Es ist aber zu betonen, daß praktisch alle eintreffenden Arbeiterinnen auf das Giftdrüsensekret reagierten. Im Unterschied zu *L. distinguenda* trat auch bei Testspuren aus Pygidialdrüsensekret unter einzelnen Arbeiterinnen Erregung auf, die durch beschleunigten und ungenauen Spurlauf sichtbar war.

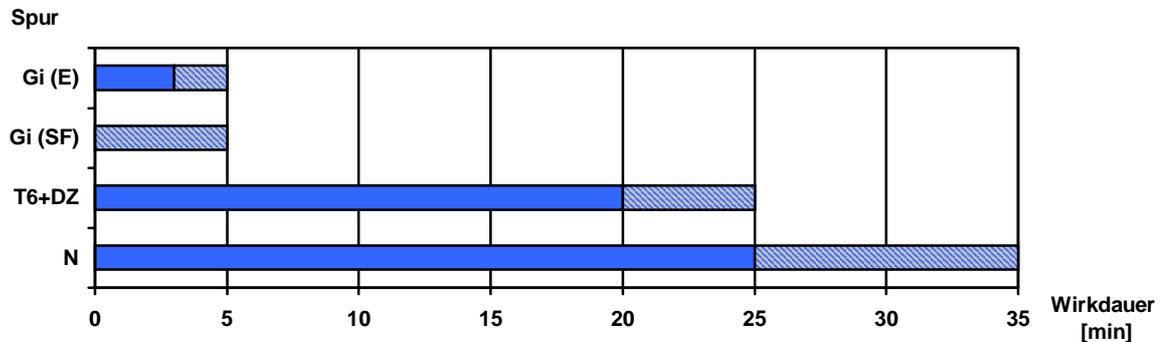
**Tab. 47:** Wirkungen von Testsubstanzen im Abzweigungstest bei *L. borneensis* im Freiland; 10 Versuche pro Substanz, Länge der Testspuren > 10 cm, Beobachtungsintervall je 60 s.

Wirkung:	exakte Spurfolge	ungenauere Spurfolge	Erregung	Vermeidung
T6	n = 10			
T6+DZ	n = 10		n = 10	
Gi		n = 10	n = 10	
4M3H				n = 10

Pygidial- und Giftdrüsensekret zeigten im Freiland die gleichen Wirkungen wie im Labor. Pygidialdrüsensekret rief aber nur in größerer Konzentrationen (T6+DZ) Erregung hervor. Synthetisches 4-Methyl-3-Heptanon, welches bei *L. distinguenda* als Rekrutierungskomponente identifiziert worden war, wurde von *L. borneensis* gemieden. Diese Substanz führte zu kurzfristigen Störungen und Unterbrechungen in der Stammspur und fungiert bei dieser Art somit nicht als Pheromon.

### 3.3.3.2 Wirkdauer der Spurpheromone

Die Versuche zur Spuralterung wurden in gleicher Weise wie bereits bei *L. distinguenda* beschrieben durchgeführt (Abschnitt 3.1.4.5). Natürliche Spuren, die in Straßen mit der Frequenz von 44 Tieren pro Minute ( $n = 6$ ) erstellt worden waren, wurden ebenfalls getestet (Abb. 45).



**Abb. 45:** Wirkdauer von Spurpheromonen bei *L. borneensis* in S-Spur-Tests. Die Wirkung von Gi wurde differenziert in E = Erregung und SF = Spurfolge, weitere Abkürzungen siehe Abkürzungsverzeichnis (Kapitel 7).

Die Wirkdauer der Pheromonkomponenten in der Giftdrüse ist vergleichbar mit der von *L. distinguenda* (vgl. Abschnitt 3.1.4.5). Einen Unterschied stellt die geringere Spurführung dar, die zwar 5 min lang feststellbar war, aber nicht ausreichte, um ein eindeutiges Ergebnis zu erzielen. Die Erregungskomponente wirkte mit bis zu 3 min geringfügig länger als bei *L. distinguenda*. Spuren, die Pygidialdrüsensekret enthielten, behielten ihre Wirkung 20-25 min (künstliche Spur in Standardkonzentration) bzw. 25-35 Minuten (natürliche Spuren der Frequenz 44).

### 3.3.3.3 Alarmverhalten

Um zu prüfen, ob die Mandibeldrüse Alarmverhalten auslöst, wurde eine Testsubstanz aus ganzen Köpfen von *L. borneensis* hergestellt. Diese Substanz wurde mit einem feinen Pinsel in eine Raubzugstraße einer Laborkolonie getupft, wenn eine ausreichend große Lücke (mind. 15 cm) in der Kolonne vorhanden war. Es wurde beobachtet, ob eintreffende Arbeiterinnen beim Erreichen der markierten Stelle flüchteten.

Von zehn Versuchen trat bei keinem einzigen eindeutiges Alarmverhalten auf. Zwar liefen einzelne Arbeiterinnen aufgeregt umher, doch kam es nicht zu einer Unterbrechung der Raubzugspur. Die Mandibeldrüse scheint bei dieser Art keinen Alarm auszulösen.

### 3.4 *Leptogenys myops*

Diese Art wurde mehrmals im Freiland aufgespürt. Ihre Beobachtung war jedoch äußerst schwierig, da die Tiere fast ausschließlich unterirdisch lebten. Im Freiland konnten zweimal oberirdische Ausschnitte von Raubzügen beobachtet werden. Eine Kolonie, die in der obersten Bodenschicht unter der Laubstreu genistet hatte, konnte zumindest teilweise mit Königin eingefangen werden. Sie wurde drei Wochen lang erfolgreich im Labor gehalten. Die vorgestellten Ergebnisse basieren größtenteils auf dieser Kolonie (ca. 2000 adulte Tiere).

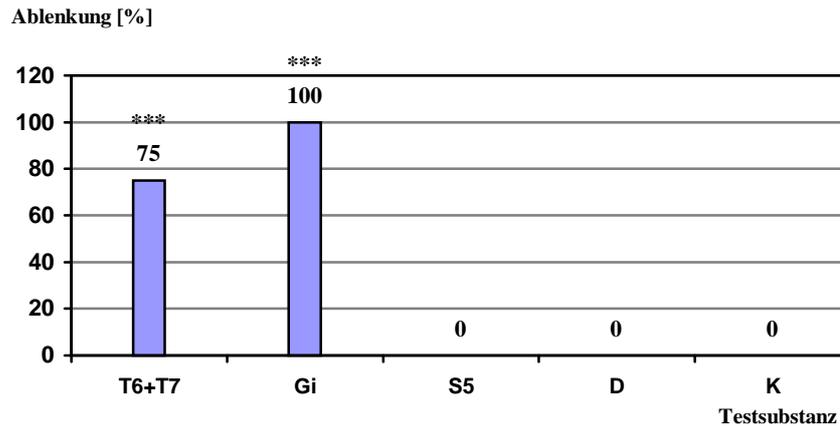
#### 3.4.1 Kurzbeschreibung der Ethologie

- **Aktivität:** Die Art war streng nachtaktiv oder tagsüber nur unterirdisch aktiv. Bei starker Beleuchtung wurde die Außenaktivität auch nachts eingestellt. Die Beobachtungen und Experimente mußten unter Rotlicht durchgeführt werden.
- **Nistverhalten:** Nester wurden im Erdreich angelegt (im Freiland einmal oberflächlich unter der Laubstreu und einmal mind. 0,5 m tief unter einem Stein). Die Laborkolonie grub selbständig unter Blättern oder unter Plexiglasscheiben Nester in Form von Gängen und Kammern. Die Ränder der Abdeckung wurden mit Erdwällen abgedichtet. Umzüge erfolgten freiwillig ( $n = 2$ ), wenn neue Nistmöglichkeiten angeboten wurden, in Kolonnen mit einer Breite von ein bis drei Tieren.
- **Jagdverhalten:** Es wurden Raubzüge in Kolonnen und vereinzelt kleine Schwärme (Durchmesser 5-10 cm) beobachtet. Als Beute wurden Regenwürmer ( $n > 20$ , auch im Freiland beobachtet), Feldheuschrecken ( $n > 6$ ), Blatthornkäfer ( $n = 2$ ), Raupen ( $n = 2$ ), Termiten ( $n > 6$ ) und Rindfleisch ( $n > 10$ ) akzeptiert. Auf lebende Objekte erfolgte eine sehr schnelle Rekrutierung (50-100 Tiere/min, Median = 72,  $n = 10$ ). Die Beute wurde durch Stiche gelähmt und wenn möglich am Stück eingetragen. Größere Regenwürmer wurden manchmal auch in Teile zerlegt. Die Beute wurde immer mit Erdpartikeln bedeckt. Wenn ein Eintragen nicht möglich war, so wurde sie komplett eingegraben oder unter einen nahen Unterschlupf gezogen. Ein Umzug zur Beute erfolgte nicht, auch wenn diese bei Tage wegen Lichteinfall aufgegeben werden mußte. Regenwürmer, die ins Nest transportiert worden waren, bewegten sich noch nach Stunden.

#### 3.4.2 Experimentelle Untersuchungen zur Kommunikation

##### 3.4.2.1 Spurpheromone

Die Substanzen wurden in Standardkonzentration in Abzweigungsversuchen (Abschnitt 2.5.2.3.1) an Raubzugstraßen im Labor getestet. Pygidialdrüsen wurden zusammen mit dem sechsten und siebten Tergit präpariert. Bei Testsubstanzen aus Pygidial-, Sternal- sowie Dufourdrüsen wurde in Messintervallen von 60 Sekunden gezählt. Giftdrüsensekret wurde in gleicher Weise getestet. Die Messintervalle betragen jedoch nur 20 Sekunden, um die Kurzzeitwirkung zu berücksichtigen. In Abb. 46 sind die Ergebnisse aus jeweils sieben Versuchen zusammengefaßt.



**Abb. 46:** Ablenkwirkungen verschiedener Testsubstanzen bei *L. myops* aus jeweils sieben Abzweigungstests; Messintervalle 60 s, bei Gi 20 s; Abkürzungen in Kapitel 7.

Signifikante Spurfolge trat bei Pygidial und bei Giftdrüsensekret auf ( $p < 4,08 \times 10^{-4}$ ; Mann-Whitney U-Test, einseitig). Bei der Giftdrüse waren zusätzlich Erregung und Beschleunigung deutlich erkennbar, die innerhalb von 2 min nachließen. Die Sternaldrüse zwischen dem fünften und sechsten Sternit sowie die Dufourdrüse zeigten keine Wirkung.

### 3.4.2.2 Alarmverhalten

Mit einer Testsubstanz aus Mandibeldrüsen wurden Pinseltupfer in Raubzugstraßen gebracht. Dies geschah in größeren Lücken, so daß durch den Pinsel keine Störung bei den Ameisen hervorgerufen wurde. Es wurde beobachtet, wie viele Arbeiterinnen an der markierten Stelle eintrafen und wie viele von diesen mit Flucht reagierten.

In sechs Versuchen kehrten alle Tiere um und flüchteten ( $n = 207$ ). Die Alarmwirkung, die das Sekret der Mandibeldrüse bewirkte, war äußerst stark. Schon im Abstand von 5-10 cm kehrten Tiere erregt um. Erst nach 3-4 Minuten wurden die mit Mandibeldrüsensekret markierten Stellen wieder passiert.

## ***Leptogenys* sp. 2 (nahe *mutabilis*)**

Diese Art wurde nur ein einziges Mal gefunden. Die komplette Kolonie wurde sofort mit Königin, Brut und Gästen eingefangen. Alle Beobachtungen stammen daher aus dem Labor. Die Haltung war sehr erfolgreich. Innerhalb von drei Monaten konnte eine deutliche Vermehrung festgestellt werden. Aufgrund der geringen Koloniegröße (2000-5000 Arbeiterinnen) konnten Raub- und Umzüge ohne gravierende Beeinträchtigung durch das begrenzte Platzangebot im Labor ausgeführt werden.

### **3.4.3 Kurzbeschreibung der Ethologie**

- **Aktivität:** Die Art war im Labor streng nachtaktiv, obwohl sie bei einem tagsüber stattfindenden Umzug entdeckt wurde. Auch im Labor wurde unter besonderen Bedingungen eine Aktivität am Tage beobachtet, wenn die Ruhe der Tiere, z.B. durch Sonneneinstrahlung und damit einhergehender Aufheizung des Nests, gestört wurde. Aufgrund der unter ungestörten Bedingungen beobachteten Aktivitätsrhythmik kann davon ausgegangen werden, daß der Umzug im Freiland auf ähnliche Weise zustande gekommen war.
- **Nistverhalten:** Das einzige im Freiland gefundene Nest befand sich oberflächlich unter der Laubstreu. Im Labor wurden mit Plexiglas abgedeckte und zusätzlich verdunkelte, flache Erdmulden (30 x 30 cm) mit einigen dünnen Zweigen zur inneren Strukturierung bereitwillig akzeptiert. Die Tiere paßten das vorgefertigte Nest durch Grabtätigkeiten an ihre Bedürfnisse an. Umzüge erfolgten meist freiwillig ( $n > 15$ ) in Form von einer zusammenhängenden Kolonne, wenn neue Nistmöglichkeiten angeboten wurden. Im Nestinneren konnte dann eine mechanische Aufforderung der Nestgenossinnen durch Vorschnellen mit geöffneten Mandibeln beobachtet werden.
- **Jagdverhalten:** In der Dämmerung wurden Raubzüge über Brücken in andere Wannen gestartet. Dies war auch der Fall, wenn keine Beute angeboten wurde (Raumrekrutierung). Die Tiere bildeten dabei wie *L. distinguenda* einen Raubzugschwarm und eine Straße, die mit dem Nest in Verbindung stand. Als Beute wurden Regenwürmer ( $n > 30$ ), Feldheuschrecken ( $n > 30$ ), Grillen ( $n = 3$ ), Blatthornkäfer ( $n = 1$ ), Raupen ( $n > 4$ ) etc. angenommen, während Rindfleisch nur ungern akzeptiert wurde. Schaben wurden gerne verzehrt, waren aber zu flink, um von den Tieren selbständig erbeutet zu werden. Regenwürmer wurden bei Flucht auch unterirdisch weiter verfolgt und erbeutet. Wenn Regenwürmer verfüttert wurden, war im Raubzugschwarm immer verstärkte Grabtätigkeit sichtbar ( $n > 10$ ). Auf lebende Objekte erfolgte eine starke Rekrutierung. Kleinere Beute (z.B. Regenwürmer) wurde von mehreren Arbeiterinnen, wie bei *L. diminuta*, koordiniert und am Stück eingetragen, während große Stücke in der bei *L. distinguenda* beschriebenen Weise unter Bildung von Ketten zerkleinert wurde. Bei der Zerkleinerung wurde die Beute mit Partikeln (Blattstücke, Erde etc.) belegt. Nach 30-60 Minuten war sie meist komplett eingegraben oder unter einen nahen Unterschlupf gezogen.

- **Gäste:** Im Nest wurden zwei Silberfische und zahlreiche Collembolen beobachtet. Umzügen folgten sie in der bei *L. distinguenda* beschriebenen Weise.

### 3.4.4 Experimentelle Untersuchungen zur Kommunikation

An einer Raubzugstraße im Labor wurden Abzweigungstests mit Testsubstanzen aus der Pygidial- (T6) und der Giftdrüse (Gi) jeweils in Standardkonzentration durchgeführt. Es wurde in zehn Durchgängen über je 1 min gezählt. Die Ergebnisse sind in Tab. 48 aufgeführt.

**Tab. 48:** Abzweigungstests an einer Raubzugstraße von *L. sp. 2* im Labor; Durchschnitt aus jeweils zehn Versuchen.

Läufe auf Stammspur	45
abgezweigt auf T6 <sub>1</sub>	14
abgezweigt auf Gi <sub>1</sub>	16
K (H <sub>2</sub> O)	1
Ablenkung T6 <sub>1</sub>	31,42 %
Ablenkung Gi <sub>1</sub>	36,28 %

Sowohl Pygidial- (T6) als auch Giftdrüsensekret lösten signifikante Spurfolge aus (T6:  $p = 2,59 \times 10^{-5}$ , Gi:  $p = 2,44 \times 10^{-5}$ , jeweils gegen K; Mann-Whitney U-Test, einseitig). Dabei zeigten die Arbeiterinnen auf T6-Spuren keine Verhaltensänderung gegenüber natürlichen Spuren. Giftspuren führten im Gegensatz dazu wie bei *L. distinguenda* zu einer starken Erregung und einer Beschleunigung des Laufs, wie sie auch bei Rekrutierungen auf Beute beobachtet wurde. Die Spurtreue war dabei geringer als bei Pygidialsekretspuren. Die Erregung war von kurzer Dauer (1-2 min). Sowohl Pygidialdrüsen- als auch Giftdrüsensekrete waren zwischen *L. sp. 2* und *L. distinguenda* ohne erkennbare Unterschiede in den Wirkungen austauschbar.

### 3.5 *Leptogenys diminuta*

Obwohl *L. diminuta* kein echtes Treiberameisenverhalten zeigt, wurde sie in die Untersuchungen einbezogen, da sie als Wanderjäger einen wertvollen Vergleich zu den anderen *Leptogenys*-Arten liefern kann. Sieben Kolonien wurden eingefangen und im Labor bis zu acht Wochen lang erfolgreich gehalten. Auch im Freiland waren Beobachtungen an dieser abundanten Art zur Genüge möglich.

#### 3.5.1 Kurzbeschreibung der Ethologie

- **Aktivität:** Die Art war sowohl tagsüber als auch nachts aktiv.
- **Raubzugverhalten und Beutespektrum:** *L. diminuta* zeigte keine für Treiberameisen charakteristische Gruppenjagd. Arbeiterinnen (Scouts) verließen das Nest und suchten einzeln nach Beute. Dabei entfernten sie sich bis zu 7,5 m vom Nest (Median = 2,6 m; n = 19). In unregelmäßigen Abständen tupften die suchenden Arbeiterinnen ihre Gasterspitze auf den Untergrund. Meist benutzten verschiedene Scouts vom Nest ausgehend auf den ersten 1-3 m exakt den gleichen Weg und schlugen erst danach verschiedene Richtungen ein. Wenn ein Scout auf lebende Beute stieß, die im gleichen Moment zu fliehen versuchte, wurde sie sofort attackiert, gestochen und mit den Mandibeln festgehalten bis keine Regung mehr erfolgte (n > 20). Dann erst trat der Scout den Rückweg zum Nest an. Wenn das Beuteobjekt nicht zu fliehen versuchte, tasteten Scouts es wenige Sekunden lang mit den Fühlern ab und kehrten sofort zum Nest um. Kleine Beutestücke wurden meist von der Finderin direkt eingetragen. Bei größeren Objekten folgte ein typischer, erregter Rekrutierungslauf zum Nest mit gesenkter Gaster. Noch während das rekrutierende Tier im Nest erregt umherlief, setzte sich eine Raubzuggruppe von 20-150 Tieren (Median = 66, n = 20) auf der markierten Spur zur Beute in Bewegung. Der Scout eilte mit größerer Geschwindigkeit nach und setzte sich nach einer Strecke von 0,5 bis 2 m an die Spitze des Raubzugs<sup>21</sup>. In der Gruppe wurden Beutetiere angegriffen, überwältigt und eingetragen. Sobald die ersten Arbeiterinnen das Beuteobjekt stachen, löste dies eine Erregung und beschleunigtes Angreifen bei Arbeiterinnen in der unmittelbaren Umgebung (Umkreis von ca. 5 cm) aus. Verschiedenste Arthropoden wurden als Beute akzeptiert, aber nicht alle konnten erbeutet werden. Vor allem schnell beweglichen Tieren, wie z.B. Spinnen, Schaben (*Rhabdoblatta* sp.) oder Feldheuschrecken, gelang meistens die Flucht (n > 30). Das Eintragen der Beute erfolgte exakt über denselben Weg, über den die Raubzuggruppe rekrutiert worden war. Einige Arbeiterinnen eilten der Beute tragenden Gruppe stets 10-30 cm voraus und kehrten daraufhin mit stark gekrümmter Gaster wieder um. Dieser Vorgang wiederholte sich ständig, bis das Nest erreicht war.

---

<sup>21</sup> Rekrutierende Scouts konnten problemlos auf dem Weg zum Nest sowie auf dem Weg zurück zur Beute anhand ihres erregten, schnellen Laufs identifiziert werden. Im Labor wurde der komplette Verlauf der Rekrutierung von der Beute zum Nest und zurück zur Beute inklusive des Verhaltens im Nest vielfach beobachtet

- **Nist- und Umzugverhalten:** Nester von *L. diminuta* wurden in der Laubstreu (n = 11), in unterirdischen Höhlungen (n = 2) sowie in hohlen Aststücken und Bambus (n = 5) gefunden. In Labornestern befand sich die Brut stets in Haufen auf dem Untergrund, wobei Eier und Larven oft auf den Puppen lagen. Umzüge erfolgten freiwillig, wenn neue Nistgelegenheiten angeboten wurden. Wenn das alte Nest aufgedeckt wurde, schwärmten Arbeiterinnen aus, um einen neuen Unterschlupf zu suchen. Die ersten Arbeiterinnen, die eine neue Nistmöglichkeit entdeckt hatten, kehrten zum alten Nest um. Es wurde dabei aber keine Gruppenrekrutierung wie bei einem Raubzug ausgelöst, sondern die Aktivität auf der Spur zwischen altem und neuem Nest nahm innerhalb 0,5 bis 3 min kontinuierlich zu. Dann setzte sich plötzlich eine zusammenhängende Umzugskolonie aus Brut tragenden Arbeiterinnen zum neuen Nest in Bewegung. Die im Labor beobachteten Umzüge über Distanzen von 60-80 cm dauerten 2-7 min (Median = 4 min; n = 12).

### 3.5.2 Rekrutierung auf Freiraum

Vor dem Anbieten eines neuen Behälters wurde zuerst die Außenaktivität in dem Behälter, der das Nest enthielt, bestimmt. Dann wurde über eine Brücke Zugang in den neuen Behälter gewährt. Nach 5, 10 und 15 min wurde die Anzahl der Arbeiterinnen in dem neuen Behälter ermittelt. Es wurden vierzehn Experimente durchgeführt, deren Ergebnisse in Abb. 47 zusammengefaßt dargestellt sind.

Die Unterschiede in der Aktivität vor dem Anbieten von neuem Terrain sowie danach sind nicht signifikant. Bei den Arbeiterinnen in der neuen Wanne war kein Verhalten sichtbar, welches auf eine Rekrutierung hindeutet. Eine Rekrutierung auf freien Raum hat bei *L. diminuta* im Rahmen dieser Versuche nicht stattgefunden.

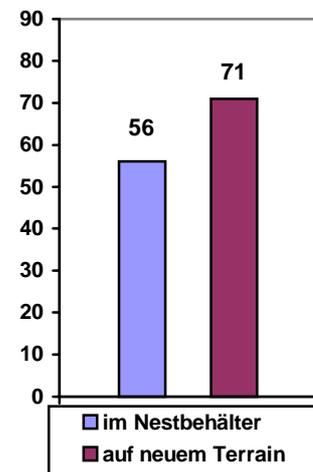


Abb. 47: Mittlere Aktivität von *L. diminuta* (n = 14).

### 3.5.3 Recruitment Overrun

Bei der täglichen Fütterung der Versuchstiere wurde eine große Zahl von Raubzügen beobachtet (n > 60). Dabei beteiligte sich immer die gesamte Raubzuggruppe an der Überwältigung und dem Eintragen des Beutestücks. Ein Recruitment Overrun, der über die Beute hinausgeht, wurde nie beobachtet. Freilandbeobachtungen bestätigen diesen Befund (n > 20). Selbst wenn eine Rekrutierung ausgelöst und das Beuteobjekt vor dem Eintreffen der Ameisen entfernt wurde, endete der Raubzug an der Stelle, an der die Rekrutierung begonnen hatte. Nachdem die Arbeiterinnen etwa 1 min lang im Umkreis von 5 -10 cm nach der Beute gesucht hatten, begaben sie sich auf direktem Wege zurück zum Nest. Auch wenn die Beute liegen gelassen wurde, kehrten mit dem Eintragevorgang alle am Raubzug beteiligten Arbeiterinnen zum Nest zurück. Die Beobachtungen verdeutlichen, daß ein Recruitment Overrun bei *L. diminuta* nicht vorkommt.

### 3.5.4 Experimentelle Untersuchungen zur Kommunikation

#### 3.5.4.1 Lokalisation der Spurpheromone

Um festzustellen, welche Pheromondrüsen bei *L. diminuta* spurwirksame Komponenten enthalten, wurden Auslauftests durchgeführt. Auf spitz zulaufenden Pappstreifen (20 x 5 cm) wurden dazu mit einem Bleistift zwei s-förmige Linien aufgezeichnet, eine gestrichelte für die Testspur und eine durchgezogene zur Kontrolle. Auf der gestrichelten Linie wurde mit frisch präparierten Testsubstanzen in Standardkonzentration eine künstliche Spur aufgebracht. Der so behandelte Teststreifen wurde ohne Wartezeit mit der spitzen Seite vorsichtig an den Eingang eines Labornests angelegt. In den folgenden 60 s wurden alle Ausläufe aus dem Nest gezählt, die der s-förmigen Testspur (gestrichelte Linie) folgten (Tab. 49). Es wurden nur die zuvor bei *Leptogenys* als wirksam erkannten Drüsensekrete getestet.

**Tab. 49:** Auslaufexperimente mit künstlichen Spuren an einer *L. diminuta* Kolonie im Labor.

Testspur	Gi	T6	T7	H <sub>2</sub> O
1	5	40	120	0
2	2	15	90	0
3	7	20	100	0
4	9	35	110	0
5	7	20	100	0
6	3	10	120	0
7	3	15	120	0
ges.	36	155	760	0
Durchschnitt	5,1	22,1	108,6	0

Alle Testsubstanzen lösten signifikantes Spurfolgeverhalten aus (Gi und T6:  $p = 4,02 \times 10^{-4}$ , T7:  $p = 3,84 \times 10^{-4}$ , jeweils gegen die Kontrolle, Mann-Whitney U-Test, einseitig).

Die Pygidialdrüse (T6 bzw. T7) zeigte eine spurführende und eine auffordernde Wirkung. Die Substanz motivierte eine große Anzahl Tiere zum Verlassen des Nests und zur Spurfolge, ohne dabei eine Erregung zu erzeugen. Die Testsubstanz aus dem siebten Tergit erzeugte eine deutlich größere Wirkung als die des sechsten. Vermutlich wurde bei der Präparation von T7 eine bessere Ausbeute des Pheromons erhalten (vgl. Abschnitt 2.5.2.2). Die Giftdrüse löste in den ersten Sekunden eine Erregung unter den Versuchstieren aus. Einige Arbeiterinnen verließen dabei das Nest. Eine anhaltende, spurführende Wirkung war deutlich zu erkennen, auch nachdem die Erregung nachgelassen hatte. Zwar verließen insgesamt nicht viele Tiere das Nest, aber alle, die auf die Spur trafen, folgten ihrem Verlauf. Bei Kontrolleexperimenten mit Wasserspuren verließen ebenfalls wenige Tiere aufgeregt das Nest, doch dabei wurde nicht die Spur verfolgt. In diesen Fällen wurde der Nestauslauf offensichtlich durch die Störung am

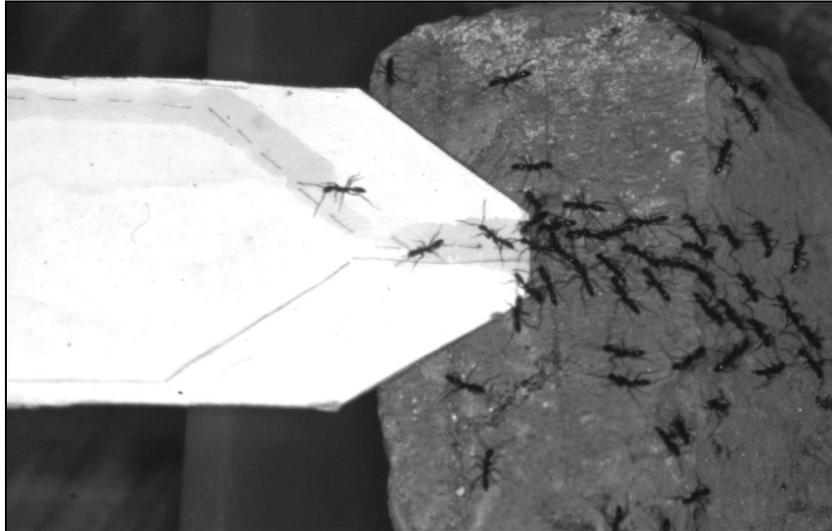
Nesteingang beim Anbringen des Pappstreifens verursacht und hatte nichts mit der darauf befindlichen Spur zu tun.

### 3.5.4.2 Wirkung der Pheromone

#### 3.5.4.2.1 Vergleich konkurrierender Spuren in Raubzügen

Im Gegensatz zu den gruppenjagenden Arten steht bei *L. diminuta* keine kontinuierliche Ameisenstraße zur Verfügung, an der Spurversuche durchgeführt werden können. Bei den Auslauftests läßt sich eine Störung der Tiere durch das Anbringen des Teststreifens am Nestausgang kaum vermeiden. Daher wurde eine Methode entwickelt, bei der auch *L. diminuta* Arbeiterinnen störungsfrei und in natürlicher Verfassung in ein Experiment gebracht werden können. Hierzu wurde der Haltungsbehälter, in dem sich das Nest befand, mit einem Fütterungsbehälter durch einen Pappstreifen (20 x 5 cm) verbunden, der ausgetauscht werden konnte. In dem Fütterungsbehälter wurde einzelnen Scouts mit einer Pinzette Beute (tote Laubheuschrecke) angeboten, so daß diese einen Rekrutierungslauf zum Nest ausführten. Nach dem Passieren der Brücke wurde der Pappstreifen entnommen und gegen einen künstlich bespurten ersetzt. Auf dem neuen Pappstreifen war ein y-förmiges Spursystem aufgetragen mit verschiedenen Testsubstanzen auf jedem Schenkel, wobei die beiden Einzelspuren nach 20 cm wieder zu einer Spur zusammenliefen. Eine rekrutierte Raubzuggruppe wurde so auf natürliche Weise an die Testspuren, die sich im 120°-Winkel gabelten, herangeführt. Es wurde gewertet, ob und wenn auf welchem Schenkel der Y-Spur, die Brücke überquert wurde. Bevor die Raubzuggruppe zurückkehrte, wurde die Brücke erneut gegen ein künstliches Y-Spur-System ausgetauscht. So konnten die Tiere auf dem Rückweg ein zweites Mal getestet werden. Die Beute wurde vor dem Eintreffen der Ameisen entfernt. Jede Testreihe bestand aus zehn Versuchen. Die Seite der Spuren wurden jedes Mal vertauscht. Es wurden unterschiedliche Konzentrationen der Testsubstanzen verwendet; Tab. 50 bis Tab. 53 stellen die Ergebnisse dar. Folgende Wirkungen der künstlichen Spuren wurden beobachtet:

- Eine Spur führte eine rekrutierte Raubzuggruppe ohne Zögern und ohne Führung des Scouts zur Beute (Abb. 49).
- Eine rekrutierte Raubzuggruppe zögerte auf dem Weg zur Beute beim Erreichen der Spur (Abb. 48). Der Scout überholte die Gruppe und folgte sicher der künstlichen Spur über die Brücke. Die Raubzuggruppe folgte dem Scout.
- Der Raubzug stockte auf dem Weg zur Beute beim Erreichen der künstlichen Spur und brach kurz darauf ab.
- Eine einzige der beiden Spuren führte eine rekrutierte Raubzuggruppe zurück zum Nest.
- Beide Spuren wurden bei der Rückkehr zum Nest gleichermaßen belaufen.



**Abb. 48:** Eine frisch rekrutierte Raubzuggruppe zögert vor der Überquerung der Testbrücke; Gestrichelte Linie =  $T7_{0,1}$ , durchgezogene Linie =  $Gi_{0,1}$ .



**Abb. 49:** Eine frisch rekrutierte Raubzuggruppe überquert die Testbrücke ohne zu zögern ohne Führtier; Gestrichelte Linie =  $T6_1$ , durchgezogene Linie =  $Gi_1$ .

**Tab. 50:** Ergebnisse von Y-Spur-Versuchen mit  $T7_1$  gegen  $Gi_1$ .

<b>Spur</b>	<b><math>T7_1</math></b>	<b><math>Gi_1</math></b>	<b>beide</b>
führt RZ -Gruppe ohne Scout zur Beute	10	0	0
führt RZ -Gruppe nur mit Scout zur Beute	0	0	0
führt RZ -Gruppe zurück zum Nest	8	0	2

**Tab. 51:** Ergebnisse von Y-Spur-Versuchen mit  $T6_1$  gegen  $Gi_1$ .

<b>Spur</b>	<b><math>T6_1</math></b>	<b><math>Gi_1</math></b>	<b>beide</b>
führt RZ -Gruppe ohne Scout zur Beute	0	10	0
führt RZ -Gruppe nur mit Scout zur Beute	0	0	0
führt RZ -Gruppe zurück zum Nest	4	6	2

**Tab. 52:** Ergebnisse von Y-Spur-Versuchen mit  $T6_{0,6}$  gegen  $Gi_{0,3}$ .

<b>Spur</b>	<b><math>T6_{0,6}</math></b>	<b><math>Gi_{0,3}</math></b>	<b>beide</b>
führt RZ -Gruppe ohne Scout zur Beute	0	10	0
führt RZ -Gruppe nur mit Scout zur Beute	0	0	0
führt RZ -Gruppe zurück zum Nest	2	0	8

**Tab. 53:** Ergebnisse von Y-Spur-Versuchen mit  $T7_{0,1}$  gegen  $Gi_{0,1}$ .

<b>Spur</b>	<b><math>T7_{0,1}</math></b>	<b><math>Gi_{0,1}</math></b>	<b>beide</b>
führt RZ -Gruppe ohne Scout zur Beute	0	0	0
führt RZ -Gruppe nur mit Scout zur Beute	0	10	0
führt RZ -Gruppe zurück zum Nest	0	0	10

In Standardkonzentration führte T7 stärker als Gi, während T6 schwächer führte ( $p = 5,41 \times 10^{-6}$ , Fisher-Test). Bei der Präparation wurde offensichtlich mit T7 mehr Pygidialdrüsensekret erbeutet als mit T6 (vgl. Abschnitt 2.5.2.2). Während in „hoher“ Konzentration die Wirkung von Py diejenige von Gi übertraf ( $T7_1$  gegen  $Gi_1$  in Tab. 50) war dies bei niedrigerer Konzentration genau umgekehrt ( $T6_1$  gegen  $Gi_1$  in Tab. 51 und v.a.  $T6_{0,6}$  gegen  $Gi_{0,3}$  in Tab. 52). Wie auch bei *L. distinguenda* scheint die Giftdrüse in geringen Konzentrationen stärker zu wirken als die Pygidialdrüse. Bei zehnfacher Verdünnung der Testsubstanzen führte keine der Spuren die Raubzuggruppe zur Beute (Tab. 53). Nur mit Hilfe des Scouts, der die Führung der vor der Brücke zögernden Gruppe übernahm, fand der Raubzug die Beute. Der Scout benutzte zur Orientierung in allen zehn Fällen die Giftspur.

Betrachtet man nun die Führwirkung auf dem Rückweg, so sind die Ergebnisse aus Tab. 52 und Tab. 53 interessant. Während die Spuren aus  $T6_{0,6}$ ,  $T7_{0,1}$  und  $Gi_{0,1}$  auf dem Hinweg zu schwach waren, um die Gruppe zur Beute zu führen, so wurden sie auf dem Weg zurück zum Nest zur Orientierung benutzt. Dabei ist zu berücksichtigen, daß es sich bei Hin- und Rückweg nicht um die gleichen Brücken handelte, d.h. die Pappstreifen konnten nicht bespurt werden.

### **Papierkugelttest**

In Giftdrüsensekret getauchte, unbewegte Papierkugeln, die in die Spur der Raubzuggruppe gelegt worden waren, wurden im Gegensatz zu Kontrollkugeln spontan attackiert ( $n = 8$ ). An den Nesteingang gelegte Kugeln mit Giftdrüsensekret lösten leichte Erregung aber keinen kollektiven Angriff aus ( $n = 10$ )

### **3.5.4.2.2 Spurführung bei Umzügen**

In der Anfangsphase eines Umzugs im Labor wurde im 90°-Winkel abzweigend je eine 10 cm lange Spur aus Pygidial- und Giftdrüsensekret sowie eine Kontrollspur aufgetragen. Über die gesamte Dauer des Umzugs wurde gezählt, wie viele Brut tragende und nicht Brut tragende Ameisen diese Spuren bis zum Ende beliefen (Tab. 54).

**Tab. 54:** Spurläufe bei Abzweigungstests an Umzugskolonnen von *L. diminuta* im Labor; NT = nicht Brut tragend, T = Brut tragend.

Spur Arbeiterinnen	T7 <sub>1</sub>		Gi <sub>1</sub>		H <sub>2</sub> O	
	T	NT	T	NT	T	NT
Umzug 1	33	60	0	46	0	0
Umzug 2	52	78	0	35	0	0
Umzug 3	20	31	0	27	0	1
Umzug 4	34	48	0	29	0	2
Umzug 5	25	56	0	44	0	1
Umzug 6	19	28	0	25	0	0
Umzug 7	14	21	0	18	0	1
<b>gesamt</b>	<b>197</b>	<b>322</b>	<b>0</b>	<b>224</b>	<b>0</b>	<b>5</b>

Sowohl auf Gi als auch auf T7-Spuren zweigten nicht tragende Arbeiterinnen von einer Umzugstraße ab ( $p = 7,93 \times 10^{-4}$ , jeweils gegen die Kontrolle, Mann-Whitney U-Test, einseitig), aber nur T7-Spuren riefen auch bei Brut tragenden Tieren Folgeverhalten hervor ( $p = 7,93 \times 10^{-4}$ , gegen K, Mann-Whitney U-Test, einseitig). Nach diesen Experimenten werden Umzüge wie auch bei *L. distinguenda* nur durch die Pygidialdrüse geführt. Ein Abbruch der Umzugskolonne aufgrund von Giftdrüsensekret wurde aber bei *L. diminuta* nicht beobachtet.

### 3.5.4.2.3 Vergleich konkurrierender Spuren in Umzügen

In einem Behälter, der über eine Brücke aus einem austauschbaren Pappstreifen (20 x 5 cm) mit dem Nestbehälter verbunden war, wurde eine neues Nest angeboten. Sobald der Umzug begonnen hatte, wurde der Pappstreifen durch einen neuen, mit einem y-förmigen Spursystem versehenen Streifen ersetzt. Ein Schenkel bestand aus Pygidialdrüsensekret [(T6+T7)<sub>1</sub>], der andere aus Giftdrüsensekret (Gi<sub>1</sub>). Es wurde beobachtet, über welchen Schenkel sich die Umzugskolonne fortsetzte. Die Ausrichtung der Spuren wurde bei jedem Versuch vertauscht.

Von zehn Umzügen setzten sich alle über die Spuren aus Pygidialdrüsensekret fort. Obwohl die Giftdrüsenspur von einigen nicht Brut tragenden Tieren belaufen wurde, führte sie in keinem der zehn Versuche die Umzugskolonne. Die Führwirkung von Pygidialdrüsensekret auf Umzugskolonnen ist auf dem 5% Niveau signifikant (Sequenzanalyse nach Bross). Die Y-Spur-Versuche bestätigten somit die Ergebnisse der Abzweigungstests aus dem vorhergehenden Abschnitt.

#### 3.5.4.2.4 Künstliches Auslösen von Umzügen

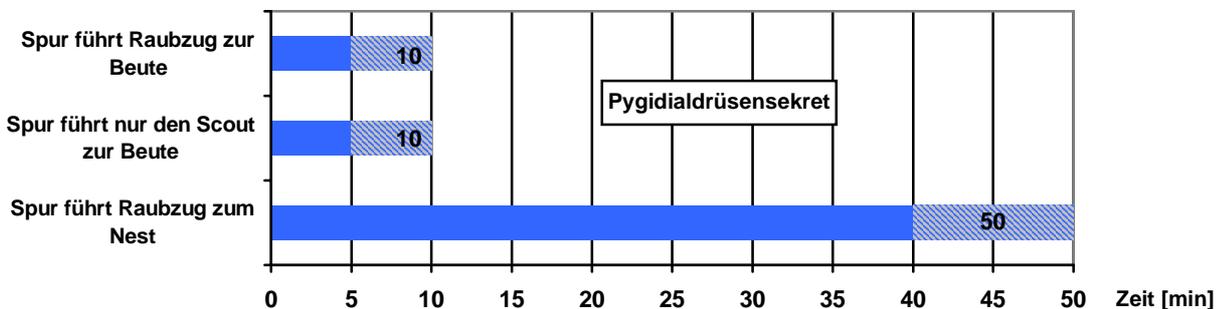
Ein Labornest von *L. diminuta* wurde aufgedeckt. Den aufgeregten umherlaufenden Tieren wurden nun einzelne, s-förmige Spuren aus Pygidial- oder Giftdrüsensekret, die frisch auf einem Pappstreifen (20 x 5 cm) aufgetragen waren, angeboten. Die Streifen wurden mit dem Ende an eine Brücke angelegt, die in einen Behälter mit einem neuen Nest führte.

Die künstlichen Gi-Spuren rief in vier von fünf Versuchen starkes Folgeverhalten hervor. Etwa 50 Arbeiterinnen ohne Brut liefen jeweils erregt auf der s-förmige Spur hin und her, jedoch nicht weiter bis in den zweiten Behälter.

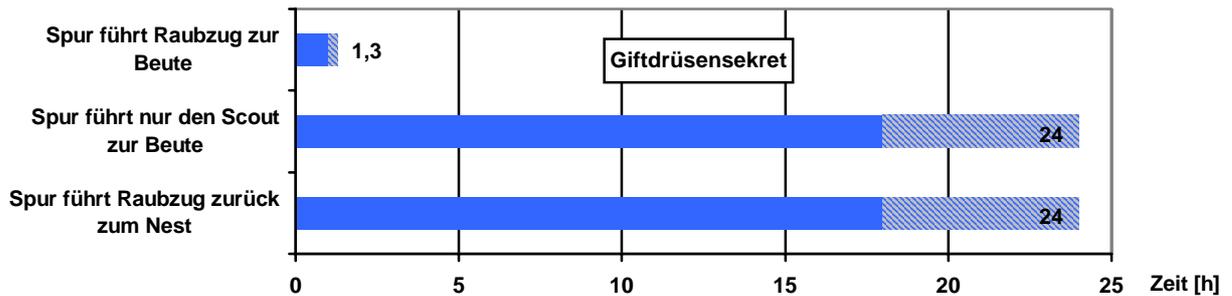
Die Py-Spuren lösten in zwei von fünf Versuchen einen kurzen Umzug aus. Es setzte sich eine zusammenhängende Kolonne von ca. 70 Brut tragenden Arbeiterinnen bis zum Ende der Spur in Bewegung. Dort stauten sich die Tiere kurz und kehrten daraufhin wieder um. In den anderen drei Versuchen liefen nur einige nicht tragende Arbeiterinnen auf den Spuren. Die beobachteten Ergebnisse sind durch die reine Führwirkung von Pygidialdrüsensekret auf Brut tragende Arbeiterinnen erklärbar, die ja aufgrund der Störung auf der Suche nach einem sicheren Unterschlupf waren. Die Versuche zeigen, daß ein Umzug auch bei *L. diminuta* nur entsteht, wenn bereits eine Spur zum neuen Nest existiert. Eine starke, künstliche Pygidialsekretspur vermag diese Funktion kurzfristig zu erfüllen.

#### 3.5.4.3 Wirkdauer der Pheromone

Es wurde die gleiche Versuchsdurchführung wie im Abschnitt 3.5.4.2.1 gewählt, mit dem Unterschied, daß die Teststreifen nur mit einer Substanz und ihrer Kontrolle in Form einer S-Spur versehen waren und erst nach einer Wartezeit ins Experiment kamen. Die Wartezeiten wurden anfänglich um 5 min, später in größeren Schritten erhöht. Die Ergebnisse sind in Abb. 50 und Abb. 51 dargestellt.



**Abb. 50:** Wirkdauer von Pygidialdrüsensekret bei *L. diminuta*; 5 min Spuralterungsintervalle bis 30 min, danach 10 min Intervalle.



**Abb. 51:** Wirkdauer von Giftdrüsensekret bei *L. diminuta*; 10 min Spuralterungsintervalle bis 110 min, danach 2 h Intervalle.

Wie in den im vorherigen Abschnitt beschriebenen Experimenten führten sowohl Pygidial- als auch Giftspuren die Raubzuggruppen auch ohne Scout zur Beute. Diese Wirkung ließ bei Pygidialdrüsensekret nach 5-10 min und bei Giftdrüsensekret nach ca. 80 min Abdampfzeit nach. Bei weiterer Spuralterung über diese Grenzwerte hinaus unterschieden sich die Wirkungen der beiden Pheromondrüsen erheblich.

Pygidialsekretspuren, die älter als 10 min waren, führten auch den Scout nicht zur Beute. Der Raubzug brach ab, nachdem die rekrutierte Gruppe 1-2 min vor der Brücke aus dem Teststreifen zögerte. Nur wenige Tiere überquerten selbständig den Pappstreifen ohne dem Verlauf der Testspur zu folgen.

Giftspuren führten noch nach bis zu 24 Stunden Abdampfzeit den Scout (der die Raubzuggruppe hinter sich führte) sicher über die Brücke. Ebenso folgten zum Nest zurückkehrende Arbeiterinnen dem Verlauf dieser gealterten Spuren. Obwohl Giftspuren nach diesen Ergebnissen ganz offensichtlich von den Arbeiterinnen bis zu 24 Stunden lang wahrgenommen werden konnten, führten sie rekrutierte Raubzuggruppen nach einer Abdampfzeit von über 80 min ohne Scout nicht zur Beute ( $n = 11$ ).

### 3.5.5 Zusammenfassung der Ergebnisse zur Kommunikation

Offensichtlich wird sowohl die Gift-, als auch die Pygidialdrüse bei der Rekrutierung eingesetzt. Dem Sekret der Pygidialdrüse kommt eine stark auffordernde Wirkung zu, während das Giftdrüsensekret eine langfristige Orientierung gewährleistet. Zudem scheint eine zweite, schnell flüchtige Komponente der Giftdrüse bei Arbeiterinnen, die an einem Raubzug teilnehmen (und zur Jagd motiviert sind), den Angriff auszulösen.

Rekrutierende Scouts orientieren sich auf andere Weise als rekrutierte Arbeiterinnen. Auf dem Weg zur Beute orientieren sich Raubzuggruppen anders als auf dem Rückweg zum Nest. Eine ausführliche Diskussion dieser Befunde erfolgt in Abschnitt 4.11.

Umzüge werden mit dem Sekret der Pygidialdrüse koordiniert. Die Giftdrüse spielt dabei keine Rolle.

### 3.5.6 Integration von Myrmekophilen

In Kolonien von *L. diminuta* wurden bis zu vier Phoriden der Art *Puliciphora rosei* (Median 2, n = 5) und max. zwei Staphyliniden, die noch nicht bestimmt worden sind, (Median 1, n = 5) gefunden. Die Tiere hielten sich in den Nestern stets peripher an den Überresten verzehrter Beutetiere auf. Kontakte mit den Wirtstieren wurden vermieden. Beide Gäste folgten den Umzügen der Laborkolonien selbständig. Je ein Exemplar konnte gefangen und per Biotest auf Spurfolgeverhalten untersucht werden.

Dazu wurde ein s-förmiges Spursystem auf einer Plattform aus Karton (DIN A4) bestehend aus einer Sekretspur in Standardkonzentration und einer Kontrollspur (Wasser) verwendet. Die Tiere verblieben solange im Experiment, bis sie die Plattform selbständig verließen. Es wurde beobachtet, wie oft die komplette Sekretspur (ca. 40 cm!) in dieser Zeit belaufen wurde (Tab. 55).

**Tab. 55:** S-Spur-Versuche mit Myrmekophilen von *L. diminuta* auf einer Plattform aus Karton. \* Das Versuchstier zeigte erst nach 20 min Folgeverhalten.

Versuchstier	Sekretspur	Läufe	Versuchsdauer [min]
Staphylinide	Gi	4*	35
	Py	6	5
Phoride	Gi	12	25
	Py	2	6

Sowohl Staphylinide als auch Phoride (*Puliciphora rosei*) zeigten eindeutiges Folgeverhalten auf Pygidial- und Giftdrüsensekret im Gegensatz zu den Kontrollspuren. Der Staphylinide begann erst nach 20 min der Giftspur zu folgen, zeigte in den folgenden 10 min aber eine große Spurtreue. Die Tiere verweilten zeitweise auch auf den Sekretspuren, ohne sich fortzubewegen.

### 3.6 *Leptogenys* sp. 3 (nahe *diminuta*)

Von dieser Art wurde trotz gezielter Suche nur eine einzige Kolonie am Ufer des Gombak gefunden. Morphologisch zeigt sie starke Ähnlichkeit mit *L. diminuta*, sie fiel jedoch durch ihr spezielles Raubzugverhalten ins Auge. Nachdem das Verhalten einer Kolonie im Freiland ca. drei Stunden beobachtet worden war, konnte diese eingefangen und ins Labor überführt werden. Es wurden dabei schätzungsweise 40-60% der Arbeiterinnen (ca. 800 Tiere) und der Brut, aber keine Königin erbeutet.

#### 3.6.1 Kurzbeschreibung der Ethologie

- **Aktivität:** Die Art war im Labor sowohl tagsüber als auch nachts aktiv.
- **Raubzugverhalten und Beutespektrum:** Im Freiland wurden fünf Raubzüge von 70-140 cm Länge (Median = 110) beobachtet, die 10-25 min dauerten (Median = 20 min). Es handelte sich um kleine „Massenraubzüge“ von 500-600 Arbeiterinnen mit einem dichten Schwarm von ca. 0,3 m<sup>2</sup> und einer Raubzugstraße zum Nest. Die Raubzüge formierten sich ohne vorherige Beuterekrutierung. Mehrere Beutekontakte wurden im Verlauf der Raubzüge beobachtet. Drei Schaben der Gattung *Rhabdoblatta*, die an Gewässern überaus häufig war, wurden unter Steinen aufgescheucht und blitzschnell erbeutet. Sie wurden am Stück ins Nest eingetragen. Zwischen den Raubzügen lagen Phasen ohne erkennbare Außenaktivität.

Im Labor konnten nur zwei spontane „Massenraubzüge“ beobachtet werden. Es gab lange Phasen ohne Außenaktivität. Oft waren einzeln laufende Arbeiterinnen zu sehen, die sich weit vom Nest entfernten. Diese Scouts attackierten ohne zu zögern lebende Schaben der Gattung *Rhabdoblatta*, die auch im Freiland erbeutet worden waren, zeigten aber nicht den für *L. diminuta* typischen Rekrutierungslauf zurück zum Nest. Dieselbe Art Schaben konnte von *L. diminuta* unter gleichen Haltungsbedingungen nur in seltenen Fällen erbeutet werden, da die Tiere beim Herannahen der Scouts so schnell flüchteten, daß sie gar nicht wahrgenommen wurden. Wenn mehrere Arbeiterinnen von *L. sp. 3* eine Beute angegriffen hatten, begannen einzelne Tiere mit gesenkter Gaster zurück zum Nest zu laufen. Daraufhin bildete sich allmählich eine stark belaufene Straße zwischen Beute und Nest, über die ständig nachrekrutiert und die Beute schließlich abtransportiert wurde. Rekrutierungsläufe einzelner Arbeiterinnen lösten keinen kompletten Raubzug wie bei *L. diminuta* aus (vgl. Abschnitt 3.5.1). Andere Beutetiere wie etwa eine Spinne oder verschiedene Feldheuschrecken wurden von *L. sp. 3*, selbst wenn sie tot angeboten wurden, über lange Zeiträume nicht beachtet. Wenn jedoch eine Arbeiterin in der Umgebung anderer attackierte, so löste dies unverzüglich einen kollektiven Angriff gefolgt von einem Raubzug aus, an dem 50-100 Tieren teilnahmen. Daraufhin wurde die zuvor lange verschmähte Beute eingetragen und verzehrt. Dieses Verhalten läßt auf eine Markierung der Beuteobjekte schließen, die den Angriff auslöst. Des weiteren scheint eine Spezialisierung auf Beuteobjekte zu existieren, die bevorzugt attackiert werden (*Rhabdoblatta* sp., n > 15).

- **Nist- und Umzugverhalten:** Das Nest lag unter Steinen am unbewachsenen, sandigen Ufer eines Flusses (Gombak). Beim Umdrehen des Steines war kein Nistmaterial und kein Erdaushub erkennbar. Die Koloniegröße betrug ca. 2000 Arbeiterinnen. Im Labor bezogen die Tiere bereitwillig neue Nester, die aus Mulden in feuchtem Sand, welche mit Plexiglasscheiben abgedeckt waren, bestanden. Das Umzugverhalten stimmte mit dem von *L. diminuta* überein (vgl. Abschnitt 3.5.1).

### 3.6.2 Experimentelle Untersuchungen zur Kommunikation

Es wurden die von den anderen *Leptogenys*-Arten bekannten Spurdrüsen und das synthetische Rekrutierungspheromon von *L. distinguenda* 4-Methyl-3-Heptanon getestet. Abzweigungstests wurden auf einer Holzbrücke, auf der eine Raubzugstraße verlief, durchgeführt. In Auslauftests wurden Pappstreifen an den Nesteingang gelegt und nach Beruhigung der Tiere mit einer Testspur versehen. Des Weiteren wurden Papierkugeltests durchgeführt. Die Methoden zu den verschiedenen Testverfahren können im Abschnitt 2.5.2.3.1 nachgeschlagen werden. Die Ergebnisse sind in Tab. 56 zusammengefaßt.

**Tab. 56:** Zusammengefaßte Ergebnisse von Laborversuchen zur chemischen Kommunikation von *L. sp. 3*.

Substanz	T6+DZ	T6+DZ	Gi	Gi	4M3H	4M3H
<b>Testform</b>	Abzweigung	Nestauslauf	Abzweigung	Nestauslauf	Abzweigung	Papierkugel
<b>Testanzahl</b>	10	10	8	10	10	10
<b>Ergebnis</b>	deutliche Spurfolge, keine Erregung	A: Massenauslauf ohne Erregung B: Spurfolge ohne Erregung	Spurfolge, schwache Erregung	Spurfolge, schwache Erregung	keine Wirkung	keine Wirkung
<b>Zahl der Ergebnisse</b>	10	3A, 7B	8	10	10	10

Das Sekret der Pygidialdrüse bewirkte eine gute Führwirkung und es konnten geordnete Massenausläufe aus dem Nest damit ausgelöst werden. Das Giftdrüsensekret bewirkte ebenfalls gute Führwirkung und rief zusätzlich eine schwache Erregung hervor. 4-Methyl-3-Heptanon spielt offensichtlich im Pheromonsystem von *L. sp. 3* keine Rolle. Die Ergebnisse zu den Wirkungen der Pheromone gleichen denen bei *L. diminuta* in hohem Maße.

### 3.7 Interspezifische Pheromonwirkungen von 6 *Leptogenys* Arten

Es wurden Testsubstanzen, wie in Abschnitt 2.5.2.2 beschrieben, von verschiedenen *Leptogenys*-Arten hergestellt. Dabei wurden nur die zuvor als wirksam erkannten Spurdrüsen verwendet (Py und Gi). Die Testsubstanzen einer Art wurden dann bei allen zur Verfügung stehenden anderen Arten per Biotest auf ihre Wirksamkeit hin überprüft. Als Testform wurde an den Ameisenstraßen großer Kolonien der Abzweigungstest und bei kleinen Kolonien (*L. diminuta* und *L. sp. 3*) der Auslaufstest gewählt. Die kompletten Spurläufe innerhalb einer Minute wurden auf der Testspur und auf einer Kontrollspur aus dem Lösungsmittel (H<sub>2</sub>O) in mindestens acht Durchgängen gezählt. Zusätzlich wurde beobachtet, wie sich die Versuchstiere auf den Pheromonspuren verhielten.

- **S = Spurfolge:** Die Arbeiterinnen bewegten sich auf den künstlichen Spuren in gleicher Weise wie auf natürlichen Spuren.
- **E = Erregung:** Die Arbeiterinnen verhielten sich auf den Testspuren wie bei einer Beuterekrutierung (erregter, beschleunigter Lauf).
- **MA = Massenauslauf:** Bei Auslauftests verließen ca. 30-60% aller Arbeiterinnen das Nest.
- **W = Wahrnehmung:** Arbeiterinnen folgten nicht dem kompletten Verlauf der Testspuren, sondern nur teilweise, oder sie verharrten und betrillerten die Spuren mit den Fühlern.
- **KR = keine Reaktion:** Die Versuchstiere zeigten keine Reaktion und überquerten die Testspur ohne Verhaltensänderung.

Die Ergebnisse zu Pygidialdrüsensekret sind in Tab. 57 und zu Giftdrüsensekret in Tab. 58 zusammengefaßt.

**Tab. 57:** Interspezifische Tests mit Pygidialdrüsensekret bei sechs *Leptogenys* Arten; Daten auf dem 5%-Niveau abgesichert durch Mann-Whitney U-Test bzw. Fisher-Test mit jeweils n = 8. E = Erregung, KR = keine Reaktion, MA = Massenauslauf, S = Spurfolge, W = Wahrnehmung, ? = kein Test möglich, da Arten nicht gleichzeitig verfügbar waren; Weitere Erläuterungen im Text.

		<b>Pygidialdrüsensekret</b>					
<b>Spender-Art</b>		<b>L. dist</b>	<b>L. mut</b>	<b>L. myo</b>	<b>L. born</b>	<b>L. sp. 3</b>	<b>L. dim</b>
	<b>L. dist</b>	S	S	S	S	KR	KR
	<b>L. mut</b>	S	S	?	S	?	KR
<b>Test-Art</b>	<b>L. myo</b>	S	?	S	?	?	KR
	<b>L. born</b>	S(E)	S(E)	?	S(E)	S	S
	<b>L. sp. 3</b>	W	?	?	W	MA	MA
	<b>L. dim</b>	W	W	KR	S	S	MA

*L. distinguenda* folgte nicht nur Spuren aus arteigenem Pygidialdrüsensekret, sondern auch dem von *L. mutabilis*, *L. myops* und *L. borneensis*, nicht aber dem von *L. diminuta* oder *L. sp. 3*.

*L. mutabilis* folgte außer ihrem eigenen Drüsenextrakt auch dem von *L. distinguenda* und dem von *L. myops*, nicht aber dem von *L. diminuta*.

*L. myops* folgte neben arteigenen Spuren auch denen von *L. distinguenda*, nicht aber denen von *L. diminuta*.

*L. borneensis* folgte allen getesteten Spuren, aber nur bei den arteigenen sowie bei denen von *L. distinguenda* und *L. mutabilis* war zusätzlich zur Spurfolge eine leichte Erregung erkennbar.

*L. sp. 3* reagierte in Auslauftests nur auf arteigene Spuren und auf Spuren von *L. diminuta* mit einem signifikanten Auslauf aus dem Nest. Spuren von *L. distinguenda* und *L. borneensis* wurden zwar wahrgenommen (Fühlertrillern), aber nicht verfolgt.

*L. diminuta* reagierte nur auf arteigenes Pygidialdrüsensekret mit einem Auslauf aus dem Nest. Spuren von *L. borneensis* und von *L. sp. 3* wurden verfolgt, während Spuren von *L. distinguenda* und *L. mutabilis* nur wahrgenommen wurden. Pygidialsekretspuren von *L. myops* zeigten keine Wirkung.

**Tab. 58:** Interspezifische Tests mit Giftdrüsensekret bei sechs *Leptogenys* Arten; Daten auf dem 5%-Niveau abgesichert durch Mann-Whitney U-Test bzw. Fisher-Test mit jeweils n = 8. E = Erregung, KR = keine Reaktion, S = Spurfolge, W = Wahrnehmung, ? = kein Test möglich, da Arten nicht gleichzeitig verfügbar waren; Weitere Erläuterungen im Text.

		Giftdrüsensekret					
Spender-Art		L. dist	L. mut	L. myo	L. born	L. sp. 3	L. dim
Test-Art	L. dist	E+S	E+S	E+S	E+S	S	E+S
	L. mut	E+S	E+S	?	E+S	?	E+S
	L. myo	E+S	?	E+S	?	?	E+S
	L. born	E+S	E+S	?	E+S	E+S	E+S
	L. sp. 3	W	?	?	E	E+S	E+S
	L. dim	E	E	E	E	S	E+S

Giftdrüsensekret wirkte bei den meisten Arten interspezifisch einheitlich mit Erregung und Spurfolge. Ausnahmen traten bei *L. sp. 3* und bei *L. diminuta* auf.

Bei *L. sp. 3* löste nur arteigenes Giftdrüsensekret und das von *L. diminuta* Erregung und Spurfolge aus, während das von *L. borneensis* nur Erregung auslöste und das von *L. distinguenda* wahrgenommen wurde, aber keine andere Wirkung hervorrief.

Bei *L. diminuta* trat Erregung und Spurfolge nur bei arteigenen Spuren auf. Auf Spuren von *L. distinguenda*, *L. mutabilis*, *L. myops* und *L. borneensis* reagierten die Versuchstiere nur erregt, folgten deren Verlauf aber nicht. Im Gegensatz dazu zeigten die Tiere bei Spuren von *L. sp. 3* Folgeverhalten aber keine Erregung.

### 3.8 Theoretische Analyse des Zeitverlaufs von Rekrutierungen

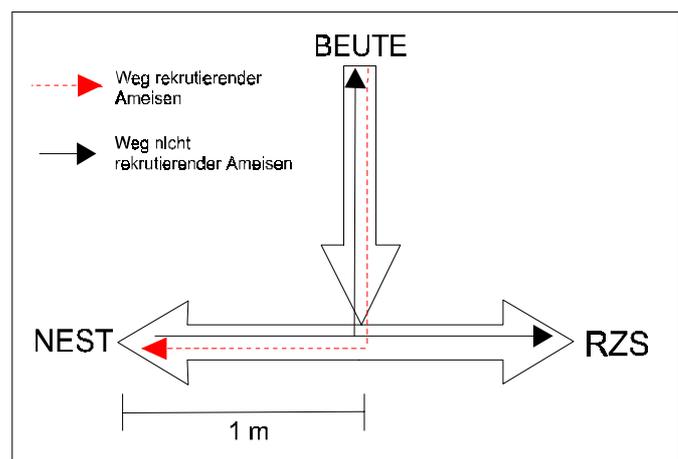
In Abschnitt 3.1.2.7 wurde dargelegt, daß Rekrutierungen bei *L. distinguenda* auf sehr unterschiedliche Weise ablaufen können. Im folgenden wird ein Modell entwickelt, welches die Ergebnisse zur chemischen Kommunikation aufgreift und zusammenfügt, um einen theoretischen Hintergrund für die Koordination der verschiedenen Rekrutierungsformen zu liefern.

#### 3.8.1 Prinzip der Modellbetrachtung

Die Anordnung der Spuren, die in die Berechnung eingehen, zeigt Abb. 52. Sie ist unmittelbar an den experimentellen Aufbau der Rekrutierungsversuche in Abschnitt 3.1.2.7 angelehnt. Eine Raubzugstraße verbindet das Nest mit dem Raubzugschwarm. Eine Rekrutierungsspur entsteht abzweigend von dieser Stammspur. Von dem Raubzugschwarm kommen während der Betrachtung keine Rekrutierungen!

Einige Anfangsbedingungen des Modells müssen vorgegeben werden [die Anfangsfrequenz auf der Stammspur, die Rekrutierungsfaktoren von Pheromon 1 (P1) und Pheromon 2 (P2) und die Diffusionsfaktoren von P1 und P2]. Aus der Startfrequenz und dem Diffusionsfaktor P1 läßt sich unter der Annahme, daß alle Ameisen eine Konzentration  $K_1$  von P1 abgeben (s.u.), eine Startkonzentration der Stammspur errechnen. Die absolute Konzentration spielt dabei keine Rolle, da es nur auf die Konzentrationsverhältnisse zwischen den Spuren ankommt. Die Startkonzentration der Rekrutierungsspur ergibt sich aus dem bzw. den Rekrutierungsfaktoren.

Analog zum Experiment werden die „Beobachtungen“ jeweils in Zeitintervallen (30 s) gemacht. Aus den Konzentrationen einzelner Spurstücke wird die entsprechende Anzahl der Läufe ermittelt. Bei ihren Läufen verändern die Ameisen durch Pheromonabgabe die Konzentrationen der Spursegmente erneut, was im nächsten Intervall, nachdem alle Läufe des vorherigen Intervalls beendet sind, berücksichtigt wird. Dann werden neue Spurkonzentrationen errechnet, aus denen wiederum andere Anzahlen von Läufen folgen usw. Es ist wichtig, die Fortbewegungsgeschwindigkeit der Ameisen bei der Berechnung der Spurkonzentrationen zu beachten, um abzuschätzen, zu welcher Zeit sich ein Spureffekt an einer bestimmten Stelle bemerkbar macht (vgl. Abb. 52).



**Abb. 52:** Schemazeichnung zur Modellbetrachtung von Rekrutierungen: In einer Minute legen die Ameisen durchschnittlich eine Strecke von 2 m zurück; RZS = Raubzugschwarm.

### 3.8.2 Annahmen

- Normale Fortbewegungsgeschwindigkeit der Ameisen: ca. 2 m pro min (experimentell ermittelt, Abschnitt 3.1.2.4)
- Geschwindigkeit rekrutierender Ameisen: ca. 3,5 m pro min (experimentell ermittelt, Abschnitt 3.1.2.4)
- Nicht rekrutierende Ameisen geben ein Pheromon (P1) in der Konzentration  $K_1$  ab. (Es wurde experimentell festgestellt, daß die Ameisen immer Spuren legen; vgl. Abschnitt 3.1.4.1.)
- Rekrutierende Ameisen können die Konzentration um einen Faktor  $X_1$  erhöhen ( $=K_{X_1}$ ). (Dies ist Voraussetzung um unter Verwendung eines einzigen Pheromons zu rekrutieren.) Der Rekrutierungsfaktor kann frei gewählt werden.
- Rekrutierende Ameisen können optional ein zweites Pheromon mit der  $X_2$ -fachen Konzentration der Ruhekonzentration von Pheromon 1 abgeben, bzw. mit der  $X_2$ -fachen Wirkung. Der zweite Rekrutierungsfaktor kann frei gewählt werden.
- Ein Anteil  $A$  der Ameisen, die auf Beute stoßen, kehrt unmittelbar zum Nest um und rekrutiert (zahlreiche Beobachtungen).
- Die Spurfolge ist direkt proportional zur Konzentration der Spur. An einer Spurverzweigung mit einem Konzentrationsverhältnis der Spuren von 1:4 ist das Verhältnis der Spurläufe aller eintreffenden Ameisen ebenfalls 1:4 (experimentell ermittelt, Abschnitt 3.1.4.4).
- Pheromon 1 und 2 diffundieren unterschiedlich schnell, der jeweilige Diffusionsfaktor kann so angepaßt werden, daß natürliche Bedingungen simuliert werden (vgl. Abschnitt 3.1.4.5).

Die Startkonzentration der Stammspur ergibt sich aus ihrer Frequenz, welche dem zu vergleichenden Experiment angepaßt wird, und dem Diffusionsfaktor.

### 3.8.3 Bedingungen

- Entfernung der Beute von der Stammspur: 1m (wie Experimente in Abschnitt 3.1.2.7)
- Entfernung der Beute vom Nest: 2 m (wie Experimente in Abschnitt 3.1.2.7)
- Intervall-Länge 30 s (wie Experimente in Abschnitt 3.1.2.7)

### 3.8.4 Zeitlicher Ablauf (Beispiel)

#### Intervall 1 (0-30 s)

Die Rekrutin läuft von der Abzweigung bis zum Nest (1m), rekrutierte Arbeiterinnen zweigen von der Stammspur auf die Raubzugspur ab und erreichen maximal die Beute (1m).

#### Intervall 2 (30-60 s)

Arbeiterinnen an der Beute kehren (sofort) um, rekrutieren und erreichen maximal den Abzweigungspunkt (1m). Am Nest rekrutierte A erreichen maximal den Abzweigungspunkt, zweigen aber noch nicht ab.

#### Intervall 3 (60-90 s)

Jetzt erst wird die Pheromonkonzentration am Abzweigungspunkt durch spurlegende Arbeiterinnen, die zwei Intervalle zuvor abgezweigten und nun zurückkehren, erhöht. Diese Arbeiterinnen erreichen nun maximal das Nest.

Die im vorherigen Intervall am Nest rekrutierten Ameisen zweigen jetzt auf die Rekrutierungsspur ab. Sie erreichen maximal die Beute.

Am Nest werden weitere Ameisen rekrutiert, die maximal den Abzweigungspunkt erreichen.

#### Intervall 4 (90-120 s)

Der Kreis schließt sich:

Die Arbeiterinnen, die von der Beute kommend das Nest erreichen, rekrutieren neue Ameisen.

Die Ameisen, welche die Beute erreichen, kehren um und rekrutieren.

Rekrutierte Arbeiterinnen, die im vorherigen Intervall den Abzweigungspunkt erreichten, gelangen in diesem Intervall bis zur Beute.

### 3.8.5 Berechnungsmodus

Frequenz:	<b>F</b>	[Ameisen / Intervall]
Konzentration:	<b>K</b>	[beliebige Konstante]
Stammspur nach Abzweigung:	<b>Sa</b>	
Stammspur am Nest:	<b>Sn</b>	
Rekrutierungsspur:	<b>R</b>	

Rekrutierungsfaktor:	<b>X</b>	[Zahl als Multiplikator der Attraktion]
Anteil rekrutierender Ameisen:	<b>A</b>	[Zahl zwischen 0 und 1]
Grenzwert:	<b>Gw</b>	[ganze Zahl als maximal mögliche Frequenz auf der Stammspur]
Pheromon 1 bzw. 2	<b>P1 bzw. 2</b>	

Aus dem zeitlichen Verlauf ergeben sich für die Berechnung der Spurkonzentrationen folgende Zusammenhänge (zunächst ohne Diffusion!):

**Konzentration der Rekrutierungsspur (Anteil P1):** Endkonzentration (P1) aus dem vorherigen Intervall + abzweigende Läufe aus dem vorherigen<sup>22</sup> Intervall + Anteil rekrutierender Arbeiterinnen von den vor zwei Intervallen abzweigenden x Rekrutierungsfaktor (P1)

$$K_{Rn} = \sum_{i=1}^n K_{R(n-1)} + F_{R(n-1)} + F_{R(n-2)} \cdot A \cdot X1$$

**Konzentration der Rekrutierungsspur (Anteil P2):** Endkonzentration (P2) aus dem vorherigen Intervall + Anteil rekrutierender Arbeiterinnen von den vor zwei Intervallen abzweigenden x Rekrutierungsfaktor (P2)

$$K_{Rn} = \sum_{i=1}^n K_{R(n-1)} + F_{R(n-2)} \cdot A \cdot X2$$

**Konzentration der Stammspur am Nest (Anteil P1):** Endkonzentration (P1) der Stammspur aus dem vorherigen Intervall + Anteil rekrutierender Arbeiterinnen von den vor drei Intervallen abzweigenden x Rekrutierungsfaktor (P1) + aktuelle Frequenz auf der Stammspur

$$K_{Sn} = \sum_{i=1}^n K_{Sn(n-1)} + F_{R(n-3)} \cdot A \cdot X1 + F_{Sn(n-1)}$$

---

<sup>22</sup> Abzweigende Läufe aus demselben Intervall können nicht sofort berücksichtigt werden, da diese erst am Ende des Intervalls berechnet werden. Ihre Auswirkung auf die Konzentration geht im nächsten Intervall in die Berechnung ein.

**Konzentration der Stammspur am Nest (Anteil P2):** Endkonzentration (P2) der Stammspur aus dem vorherigen Intervall + Anteil rekrutierender Arbeiterinnen von den vor **drei** Intervallen abgezweigten x Rekrutierungsfaktor (P2)

$$K_{Sn\ n} = \sum_{i=1}^n K_{Sn\ (n-1)} + F_{R\ (n-3)} \cdot A \cdot X2$$

**Konzentration der Stammspur nach der Abzweigung:** (Konzentration der Stammspur aus dem vorherigen Intervall) + (Restläufe auf der Stammspur aus dem vorherigen Intervall)

$$K_{Sa\ n} = \sum_{i=1}^n K_{Sa\ (n-1)} + F_{Sa\ (n-1)}$$

Für die Pheromonkomponenten jeder Spur wird zudem die Alterung berücksichtigt, indem ein pheromonspezifischer **Diffusionsfaktor** gewählt werden kann (s.o.). Mit diesem Faktor wird dann eine **aktuelle Konzentration** im jeweiligen Intervall berechnet (= durchschnittliche Konzentration in der Mitte des Intervalls), die für die Reaktionen der Tiere im jeweiligen Intervall entscheidend ist. Außerdem wird die **Endkonzentration** (am Ende des Intervalls) berechnet (Alterung über das volle Intervall), um einen Wert für darauffolgende Intervalle zu liefern.

**Abzweigende Läufe auf die Rekrutierungsspur** errechnen sich dann wie folgt: [Aktuelle Konzentration der Rekrutierungsspur (gesamt) / (aktuelle Konzentration der Rekrutierungsspur (gesamt) + aktuelle Konzentration der Stammspur nach der Abzweigung)] x aktuelle Frequenz auf der Stammspur am Nest

$$F_{R\ n} = \sum_{i=n}^1 \left( \frac{K_R}{K_R + K_{Sa}} \right) \cdot F_{S_n}$$

Die **aktuelle Frequenz auf der Stammspur am Nest** wird folgendermaßen ermittelt: Ursprüngliche Frequenz der Stammspur x aktuelle Konzentration der Stammspur am Nest aus dem vorherigen Intervall / ursprüngliche Konzentration der Stammspur<sup>23</sup>.

<sup>23</sup> Dadurch ergibt sich eine Änderung der Lauffrequenz gegenüber der ursprünglichen Frequenz um den gleichen Faktor, um den sich die Spurkonzentration gegenüber der Ausgangskonzentration ändert.

$$F_{S_n n} = \sum_{i=1}^n \frac{F_{(Start)S_n} \cdot K_{S_n (n-1)}}{K_{(Start)}}$$

Die Frequenz auf der Stammspur kann nicht unendlich groß werden. In natura wird das Fortkommen der Tiere mit zunehmender Dichte mechanisch behindert. Zudem wird die Kommunikation erschwert. Auch bei starken Rekrutierungen erreichen natürliche Spuren maximal eine Frequenz von 300-500 Ameisen pro Minute. Im Modell wird entsprechend ein oberer Grenzwert für die Spurfrequenz gewählt. Mit folgendem einfachen, mathematischen Trick läßt sich erreichen, daß die Werte mit zunehmender Annäherung an den Grenzwert (Gw) angepaßt werden, während kleine Werte kaum beeinflußt werden.

$$\frac{Gw}{1 + \frac{Gw}{F_{S_n}}}$$

**Restläufe auf Stammspur:** (Aktuelle Frequenz auf Stammspur) - (abzweigende Läufe auf Rekrutierungsspur)

$$F_{Sa_n} = \sum_{i=1}^n F_{S_n n} - F_{R_n}$$

### 3.8.6 Berücksichtigung der Beschleunigung bei Rekrutierung

Bei der Betrachtung des zeitlichen Ablaufs wurde bisher nicht berücksichtigt, daß rekrutierende Arbeiterinnen ihre Geschwindigkeit verdoppeln. Für das Modell bedeutet das eine Beschleunigung des Informationsflusses. Rekrutierende Tiere erreichen Schlüsselstellen wie die Abzweigung der Rekrutierungsspur oder das Nest früher. Im Modell werden bei Berücksichtigung der Beschleunigung Konzentrationsveränderungen, die durch von der Beute zurückkehrende (rekrutierende) Arbeiterinnen hervorgerufen werden, ein Intervall früher berücksichtigt. Da eine Beschleunigung anderer Ameisen nicht berücksichtigt wird, ist der Effekt deutlich geringer als in natura.

### 3.8.7 Berücksichtigung der Motivation rekrutierter Tiere

Tiere, die am Nest durch ein qualitativ distinktes Pheromon rekrutiert wurden, könnten dieses Pheromon an Spurgabelungen gegen ein anderes bevorzugen. Als Resultat folgen alle in dieser Weise aufgeforderten Ameisen der Rekrutierungsspur. Im Modell besteht die Möglichkeit, eine Motivation in dieser Art und Weise wahlweise ein- oder auszuschalten. Dies wird erreicht, indem der in der Spur (am Nest) vorliegenden Giftkonzentration entsprechend ein äquivalenter Anteil der Ameisen komplett zur Beute abzweigt. Dieser Anteil soll diejenigen Ameisen widerspiegeln, die (am Nest) auf Gift reagiert haben und dementsprechend motiviert sind. Selbstverständlich könnte eine generell größere Motivation unter den Ameisen im Nest bestehen, auf die Rekrutierungskomponente zu reagieren, wodurch der Effekt der Motivation erheblich stärker ausfallen würde. Um dies zu berücksichtigen, müßte jedoch ein weiterer Faktor eingeführt werden, der den Anteil potenziell motivierbarer Arbeiterinnen wiedergibt.

Nach obigem Berechnungsmodus wurden mit dem Computer Rekrutierungsexperimente simuliert. Als Ergebnis wurden Kurven erstellt mit den Frequenzen der Beutespur pro Zeitintervall, analog zu den Ergebniskurven der realen Experimente (Abschnitt 3.1.2.7). Die Anfangsfrequenzen der Stammspuren wurden den zu vergleichenden, realen Experimenten angepaßt. Die Diffusionsfaktoren wurden so gewählt, daß die Wirkdauer der jeweiligen Spuren ähnlich ist wie die experimentell ermittelten (Pheromon 1 < 20 min = Pygidialdrüsensekret und Pheromon 2 < 2 min = Erregungskomponente aus Giftdrüse, Abschnitt 3.1.4.5). Nun konnte mit den Rekrutierungsfaktoren so lange experimentiert werden, bis die Ergebnisse den real gemessenen ähnelten. Als Vergleich zwischen den Experimenten und den Simulationen diente die Steigung der Regressionsgeraden.

Weiterhin konnte die Berücksichtigung der Beschleunigung bzw. der Motivation wahlweise zugeschaltet und die jeweiligen Auswirkungen auf das Ergebnis beobachtet werden.

Da die Rekrutierungskurven im Modell ungebremst ansteigen würden, mußte ein Grenzwert eingefügt werden, an den sich die Spurfrequenz asymptotisch annähert. Diese zunächst willkürlich erscheinende, mathematische Korrektur hat einen realen Hintergrund. Wie bereits erwähnt können Spuren in natura nicht beliebig frequentiert werden, sondern mit zunehmender Laufaktivität treten Faktoren auf, die ein weiteres Anwachsen bremsen (begrenzt Reservoir an Tieren, mechanische Störung der Tiere untereinander etc.).

### 3.8.8 Ergebnisdarstellung

Um eine Abnahme der Konzentration von 1 (von einer Ameise abgegebene Menge) unter  $0,01^{24}$  innerhalb von 15 min zu erhalten, wurde für P1 ein Diffusionsfaktor von 0,75 verwendet

---

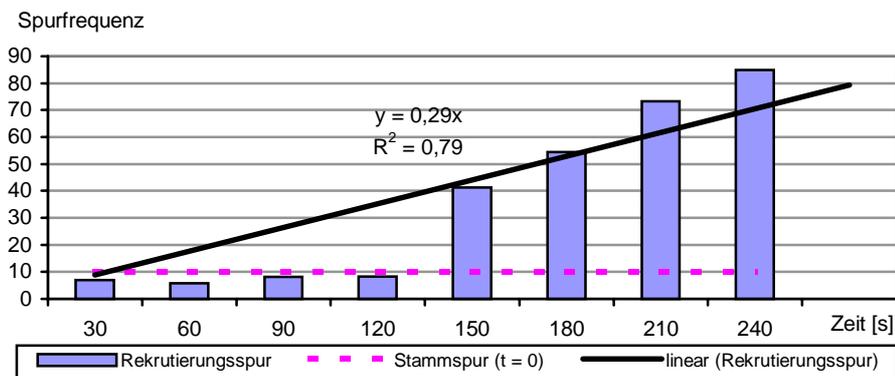
<sup>24</sup> In Verdünnungsexperimenten reagierten die Tiere bis zu einer Konzentration von 0,001 der Standardkonzentration auf künstliche Spuren (Abschnitt 3.1.4.4). Da die Standardkonzentration einer Spur mit der Frequenz von ca. 91 Tieren pro min entspricht (Abschnitt 3.1.4.4) liegt die Schwellenkonzentration in dieser Größenordnung.

(entspricht einer Abnahme von 25 % pro Zeitintervall). Um die gleiche Abnahme für P2 innerhalb von 1,5 min zu erhalten, wurde der Diffusionsfaktor auf 0,2 gesetzt.

### Ein-Pheromon-System

Mit diesen Einstellungen wurden zuerst Rekrutierungen mit einem einzigen Pheromon (P1) simuliert. Die besten Näherungen an die simulierten Rekrutierungsverläufe, egal ob langsame oder schnelle Rekrutierungen, waren immer durch exponentielle Regression zu erzielen. Dieser Unterschied zu den experimentell gemessenen Zeitverläufen ist sicher durch die Vereinfachungen des Modellansatzes bedingt. Dennoch waren exponentielle Regressionen auch bei den meisten experimentellen Daten möglich und in einem Fall (Beuterekrutierung 3) war das Bestimmtheitsmaß der exponentiellen Regression sogar größer. Unter den erwähnten Vorbehalten sollte ein Vergleich zwischen den Modell- und den experimentellen Kurven gerechtfertigt sein.

Um schnelle Rekrutierungen (Beuterekrutierungen) mit nur einem einzigen Pheromon zu simulieren, mußte der Rekrutierungsfaktor auf ca. 70 gesetzt werden. Dies würde bedeuten, daß rekrutierende Ameisen die Abgabe des Spurpheromons um mindestens das 70-fache verstärken müssen, um einen Effekt, wie er experimentell festgestellt wurde, zu erzielen. Unter diesen Bedingungen wurden Kurven simuliert, die mit 0,36 die gleiche durchschnittliche Steigung wie die experimentellen Kurven aufwiesen. Bei drei Simulationen wurden die Parameter im Modell nicht mehr verändert, lediglich die Startfrequenzen der Stammspuren wurden an die der entsprechenden Experimente angepaßt (Abb. 53 bis Abb. 55).



**Abb. 53:** Modellkurve 1: Schnelle Rekrutierung mit einem Pheromon bei einer Ausgangsfrequenz der Stammspur von 10 Ameisen / 30s. Parameter: Rekrutierungsfaktor (Pheromon1) = 70; Diffusionsfaktor (Pheromon1) = 0,75; ohne Beschleunigung; ohne Motivation. Die lineare Regression der Rekrutierungsspur ist eingezeichnet.

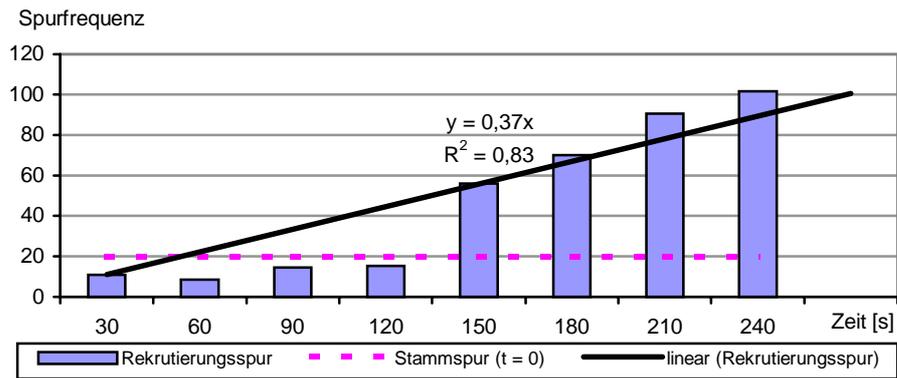


Abb. 54: Modellkurve 2: Schnelle Rekrutierung mit einem Pheromon bei einer Ausgangsfrequenz der Stammspur von 20 Ameisen / 30s. Parameter: Rekrutierungsfaktor (Pheromon1) = 70; Diffusionsfaktor (Pheromon1) = 0,75; ohne Beschleunigung; ohne Motivation. Die lineare Regression der Rekrutierungsspur ist eingezeichnet.

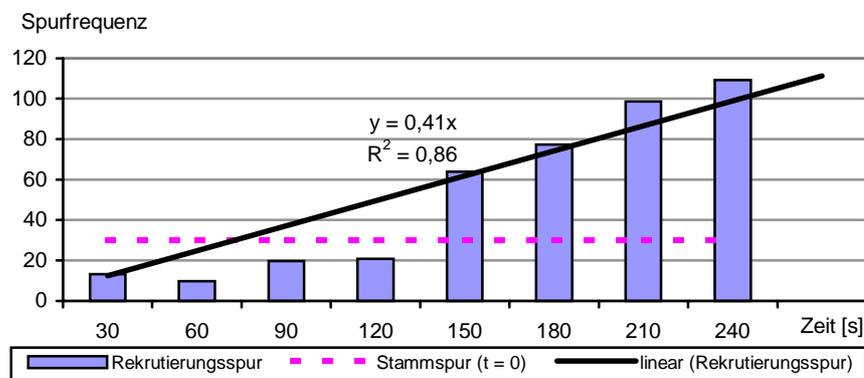
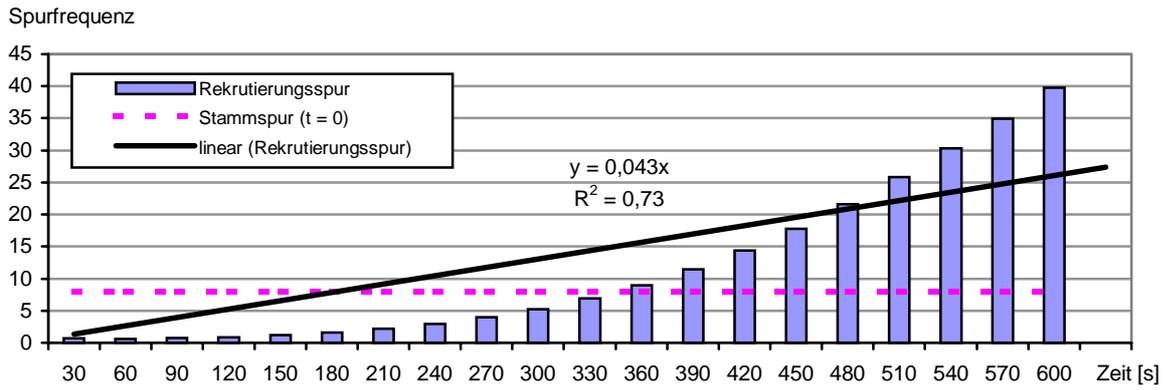
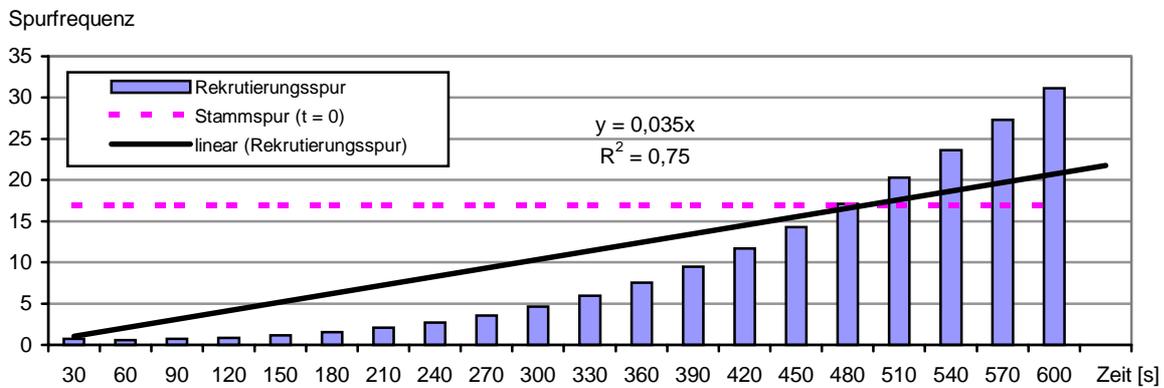


Abb. 55: Modellkurve 3: Schnelle Rekrutierung mit einem Pheromon bei einer Ausgangsfrequenz der Stammspur von 30 Ameisen / 30s. Parameter: Rekrutierungsfaktor (Pheromon1) = 70; Diffusionsfaktor (Pheromon1) = 0,75; ohne Beschleunigung; ohne Motivation. Die lineare Regression der Rekrutierungsspur ist eingezeichnet.

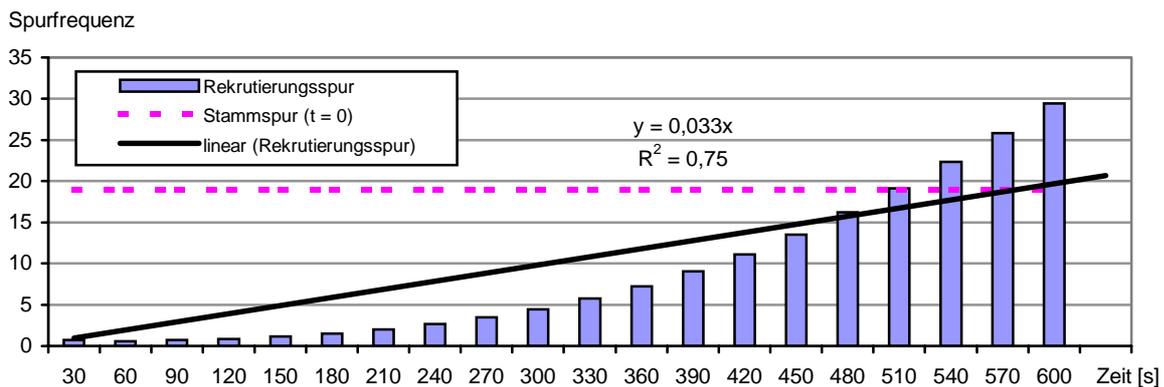
Zur Simulation langsamer Rekrutierungen (durchschnittliche Steigung 0,037) reichte ein Rekrutierungsfaktor von 2,2. Außer dem Anpassen der Startfrequenzen der Stammspur an die Experimente wurden keine weiteren Parameter verändert (Abb. 56 bis Abb. 58). Bei der Interpretation ist zu berücksichtigen, daß der experimentelle Ansatz der Raumrekrutierung ein anderer ist. Im Gegensatz zur Beute, die sich räumlich nicht verschiebt, wird neues Terrain mit dem Betreten von Arbeiterinnen markiert, wodurch sich die Grenze zu unmarkierten Bereichen immer weiter von der Stammspur wegschiebt. Zwangsläufig stoßen immer weniger der abgezweigten Arbeiterinnen tatsächlich auf neues Terrain, so daß der Rekrutierungsprozeß gebremst wird. In der Modellbetrachtung werden Beute- und Raumrekrutierungen auf gleiche Weise behandelt, nämlich mit stationärem Objekt, auf das rekrutiert wird, im Experiment laufen sie jedoch verschieden ab.



**Abb. 56:** Modellkurve 4: Langsame Rekrutierung mit einem Pheromon bei einer Ausgangsfrequenz der Stammspur von 8 Ameisen / 30s. Parameter: Rekrutierungsfaktor (Pheromon1) = 2,2; Diffusionsfaktor (Pheromon1) = 0,75; ohne Beschleunigung; ohne Motivation. Die lineare Regression der Rekrutierungsspur ist eingezeichnet.



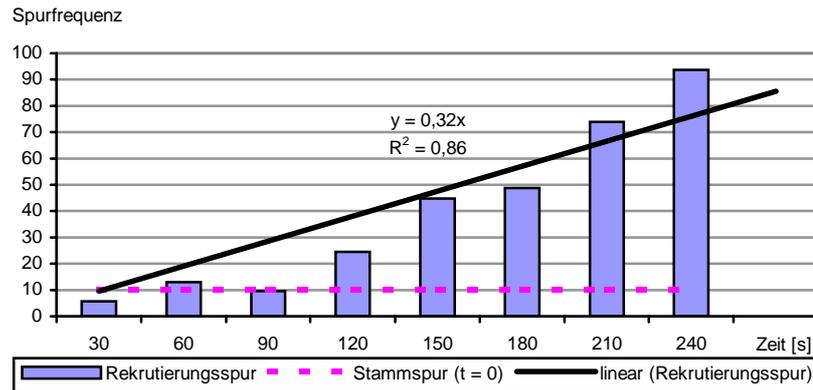
**Abb. 57:** Modellkurve 5: Langsame Rekrutierung mit einem Pheromon bei einer Ausgangsfrequenz der Stammspur von 17 Ameisen / 30s. Parameter: Rekrutierungsfaktor (Pheromon1) = 2,2; Diffusionsfaktor (Pheromon1) = 0,75; ohne Beschleunigung; ohne Motivation. Die lineare Regression der Rekrutierungsspur ist eingezeichnet.



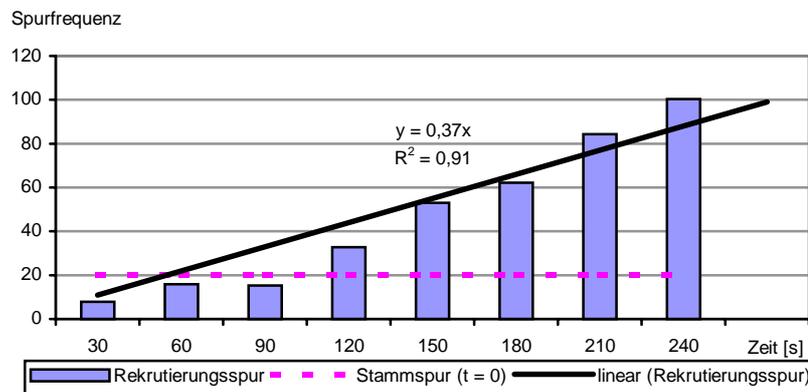
**Abb. 58:** Modellkurve 6: Langsame Rekrutierung mit einem Pheromon bei einer Ausgangsfrequenz der Stammspur von 19 Ameisen / 30s. Parameter: Rekrutierungsfaktor (Pheromon1) = 2,2; Diffusionsfaktor (Pheromon1) = 0,75; ohne Beschleunigung; ohne Motivation. Die lineare Regression der Rekrutierungsspur ist eingezeichnet.

## Zwei-Pheromon-System

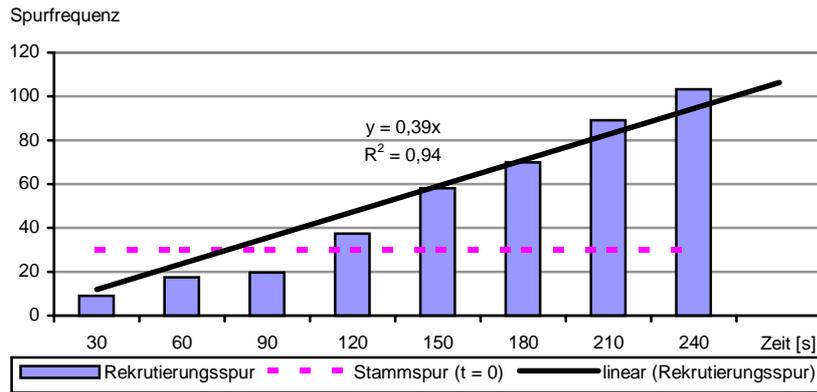
Im nächsten Schritt wurden schnelle Rekrutierungen simuliert, bei denen zwei Pheromone beteiligt sind. Der Rekrutierungsfaktor von Pheromon 2 wurde auf den Wert 70 gesetzt, um Kurven zu erzeugen, die eine durchschnittliche Steigung (0,36) wie die experimentell ermittelten aufwiesen. Für das zweite Pheromon wurde die Beschleunigung der Ameisen aktiviert. Alle Parameter blieben konstant, lediglich die Spurfrequenzen der Stammspur wurden den Experimenten angepaßt (Abb. 59 bis 61).



**Abb. 59:** Modellkurve 7: Schnelle Rekrutierung mit zwei Pheromon bei einer Ausgangsfrequenz der Stammspur von 10 Ameisen / 30s. Parameter: Rekrutierungsfaktor (Pheromon1) = 2,2; Diffusionsfaktor (Pheromon1) = 0,75; Rekrutierungsfaktor (Pheromon2) = 70; Diffusionsfaktor (Pheromon2) = 0,2; mit Beschleunigung; ohne Motivation. Die lineare Regression der Rekrutierungsspur ist eingezeichnet.



**Abb. 60:** Modellkurve 8: Schnelle Rekrutierung mit zwei Pheromon bei einer Ausgangsfrequenz der Stammspur von 20 Ameisen / 30s. Parameter: Rekrutierungsfaktor (Pheromon1) = 2,2; Diffusionsfaktor (Pheromon1) = 0,75; Rekrutierungsfaktor (Pheromon2) = 70; Diffusionsfaktor (Pheromon2) = 0,2; mit Beschleunigung; ohne Motivation. Die lineare Regression der Rekrutierungsspur ist eingezeichnet.



**Abb. 61:** Modellkurve 9: Schnelle Rekrutierung mit zwei Pheromon bei einer Ausgangsfrequenz der Stammspur von 30 Ameisen / 30s. Parameter: Rekrutierungsfaktor (Pheromon1) = 2,2; Diffusionsfaktor (Pheromon1) = 0,75; Rekrutierungsfaktor (Pheromon2) = 70; Diffusionsfaktor (Pheromon2) = 0,2; mit Beschleunigung; ohne Motivation. Die lineare Regression der Rekrutierungsspur ist eingezeichnet.

### Einfluß der Diffusionsgeschwindigkeit

Um den Einfluß der Diffusionsgeschwindigkeit von Pheromon 1 zu untersuchen, wurde der Diffusionsfaktor auf 0,6 gesetzt, was einer Halbierung der Spurpersistenz von 15 auf 7,5 min entspricht. Mit diesen Einstellungen wurden drei schnelle Rekrutierungen mit einem Pheromon simuliert, wobei die sonstigen Parameter denen vorheriger schneller Rekrutierungen mit einem Pheromon entsprachen (Rekrutierungsfaktor 70; keine Beschleunigung; Spurfrequenz wie oben 10, 20 und 30 Arbeiterinnen / 30 s). Die durchschnittliche Steigung betrug 0,45, im Gegensatz zu 0,36 bei einer Spurpersistenz von 15 min (s.o.). Um wieder eine Steigung von 0,36 zu erhalten, mußte der Rekrutierungsfaktor auf 36 reduziert werden. Eine schnellere Diffusion führt somit bei Pheromon 1 zu einer effektiveren Rekrutierung. Eine Halbierung der Wirkdauer des Pheromons entspricht etwa einer Verdopplung des Rekrutierungsfaktors.

Um den Einfluß der Diffusionsgeschwindigkeit auf Pheromon 2 zu untersuchen, wurde der Diffusionsfaktor auf 0,4 gesetzt, was einer Verdoppelung der Spurpersistenz von 1,5 min auf 3 min gleich kommt. Es wurden drei schnelle Rekrutierungen mit zwei Pheromonen simuliert, wobei die Einstellungen voriger Rekrutierungen mit zwei Pheromonen beibehalten wurden (Rekrutierungsfaktor Pheromon 1: 2,2; Diffusionsfaktor Pheromon 1: 0,75; Rekrutierungsfaktor Pheromon 2: 70; mit Beschleunigung; Spurfrequenz wie oben 10, 20 und 30 Arbeiterinnen / 30 s). Die durchschnittliche Steigung stieg bei dieser Einstellung auf 0,46. Durch eine Verkleinerung des Rekrutierungsfaktors von Pheromon 2 auf 45 konnte die durchschnittliche Steigung wieder auf 0,36 gebracht werden. Danach führt bei Pheromon 2 eine langsamere Diffusion zu einer effektiveren Rekrutierung.

### **Einfluß der Beschleunigung**

Um den Einfluß der Beschleunigung auf die Effizienz der Rekrutierung zu untersuchen, wurden Rekrutierungen mit zwei Pheromonen simuliert, bei denen keine Beschleunigung durch Pheromon 2 stattfand. Alle sonstigen Einstellungen wurden beibehalten wie bei den schnellen Rekrutierungen mit zwei Pheromonen (Rekrutierungsfaktor Pheromon 1: 2,2; Diffusionsfaktor Pheromon 1: 0,75; Rekrutierungsfaktor Pheromon 2: 70; Spurfrequenz wie oben 10, 20 und 30 Arbeiterinnen / 30 s). Die durchschnittliche Steigung sank bei diesen Einstellungen auf 0,22. Es sei darauf hingewiesen, daß die Beschleunigung im Modell geringer ausfällt als in natura (siehe Abschnitt 3.8.6). Um wieder eine Steigung von 0,36 unter diesen Bedingungen zu erhalten, mußte der Rekrutierungsfaktor von Pheromon 2 auf 150 gesetzt werden. Die Beschleunigung der Ameisen durch Pheromon 2 entspricht somit etwa einer Verdopplung des Rekrutierungsfaktors.

### **Einfluß der Motivation**

Es wurde untersucht, welcher Effekt sich ergeben würde, falls Arbeiterinnen, die durch Pheromon 2 rekrutiert wurden, eine gesteigerte Motivation hätten, derartige Rekrutierungsspuren qualitativ zu bevorzugen (vgl. Abschnitt 3.8.7). Dazu wurden Kurven mit den Einstellungen für schnelle Rekrutierungen mit zwei Pheromonen simuliert (Rekrutierungsfaktor Pheromon 1: 2,2; Diffusionsfaktor Pheromon 1: 0,75; Rekrutierungsfaktor Pheromon 2: 70; Diffusionsfaktor Pheromon 2: 0,2; mit Beschleunigung; Spurfrequenz wie oben 10, 20 und 30 Arbeiterinnen / 30 s), wobei zusätzlich die Motivation aktiviert wurde. Die durchschnittliche Steigung stieg hierdurch auf 0,40. Durch Verkleinern des Rekrutierungsfaktors von Pheromon 2 auf 58 konnte wieder eine durchschnittliche Steigung von 0,36 erzeugt werden. Die Effektivität der Rekrutierung wird somit durch eine Motivation, auf ein distinktes Signal zu reagieren, erhöht.

### **Zusammenfassung**

Bei der Anwendung des Rekrutierungsmodells blieben die Parameter des Kommunikationssystems innerhalb einer Serie von Simulationen konstant. Die verschiedenen Startfrequenzen der Stammspuren wurden den experimentellen Bedingungen angepaßt. Im Anschluß wurden die Rekrutierungsfaktoren ermittelt, die dazu nötig waren, die experimentellen Ergebnisse möglichst gut zu reproduzieren. Unter Einsatz eines einzigen Pheromons konnten Rekrutierungen simuliert werden, die den experimentellen Befunden aus Abschnitt 3.1.2.7 ähnelten. Für die langsamen Rekrutierung reichte es den Rekrutierungsfaktor auf 2,2 zu setzen, für die schnellen Rekrutierung war hingegen ein Rekrutierungsfaktor von 70 nötig. Schnelle Rekrutierungen konnten außerdem mit einem System aus zwei Pheromonen simuliert werden. Dazu wurde der Rekrutierungsfaktor von Pheromon 1 auf 2,2 und von Pheromon 2 auf 70 gesetzt. Eine Diskussion über die Bedeutung der ermittelten Rekrutierungsfaktoren für das Kommunikationssystem erfolgt in Abschnitt 4.8. Der Einfluß der Diffusionsgeschwindigkeit, der Beschleunigungswirkung und einer hypothetischen Motivation wird ebenfalls berücksichtigt.



## 4 Diskussion

Hauptziel dieses Kapitels ist es, Schritt für Schritt eine Modellvorstellung von der Koordination des Schwarmverhaltens bei Treiberameisen zu entwickeln. Dabei wird immer wieder auf das Datenmaterial zu *L. distinguenda* zurückgegriffen, denn über diese Art ist nach den Untersuchungen im Rahmen der vorliegenden Arbeit bei weitem am meisten bekannt. In diesem Sinne dient sie als Basisart bei der Herleitung der Koordinationsmechanismen. Im Vordergrund der Diskussion steht die chemische Kommunikation und deren Einfluß auf die Koordination des Verhaltens. Im weiteren Verlauf werden alle anderen *Leptogenys*-Arten, die in dieser Arbeit untersucht wurden, berücksichtigt. Es werden Gemeinsamkeiten und Unterschiede in der Kommunikation und der Ökologie der Arten herausgearbeitet, um ihre Bedeutung für die Koordination des Verhaltens beurteilen zu können. Zusätzlich werden auch *Leptogenys*-Arten, die nicht im Rahmen dieser Arbeit untersucht worden sind, in die Diskussion einbezogen, sofern genügend Datenmaterial zur Verfügung steht. Schließlich werden Treiberameisen anderer Taxa sowie Ameisen, deren Lebensweisen sinnvolle Vergleiche liefern können, im gleichen Kontext diskutiert.

Nach der Bearbeitung der empirischen Daten folgt eine Diskussion des theoretischen Rekrutierungsmodells und seiner Bedeutung für die Koordination des Treiberameisenverhaltens. Sechs weitere Modelle, die zu vergleichbaren Fragestellungen veröffentlicht wurden, werden im gleichen Kontext diskutiert.

Die empirischen und theoretischen Erkenntnisse dienen dann als Grundlage für die Herleitung der kompletten Schwarmkoordination von *L. distinguenda*. Um von diesem Beispiel auf das Verhalten von Treiberameisen weiter zu verallgemeinern, werden einige ökologisch mehr oder weniger verwandte *Leptogenys*-Arten diskutiert. Zudem wird die Bedeutung der Rekrutierung für Treiberameisen genauer untersucht. Schließlich werden alle Erkenntnisse zusammengefaßt und die für Treiberameisen bedeutsamen Eigenschaften herausgearbeitet. Ziel ist es, eine auf das wesentliche reduzierte, allgemeine Darstellung zu finden, die das Treiberameisen-Syndrom als komplexes adaptives System beschreibt.

### 4.1 Die Koloniestruktur von *Leptogenys distinguenda*

#### 4.1.1 Nistweise

Wenn in der Literatur von Biwaknestern die Rede ist, dann wird mit dieser Bezeichnung fast immer die von Schneirla (1934, 1956, 1971) beschriebene Nistweise von *Eciton hamatum* oder *Eciton burchelli* impliziert (z.B. Wilson 1971, Hölldobler und Wilson 1990, Dumpert 1994). Diese Ameisen formen in Höhlungen oder von Ästen herabhängend dichte Nestkugeln, bestehend aus den Körpern sich aneinander klammernder Arbeiterinnen. Im Zentrum befindet sich gut geschützt die Königin sowie die Brut. Bei *L. distinguenda* wurde im Rahmen dieser Untersuchungen eine andere Nistweise vorgefunden (Abschnitt 3.1.1 und 3.1.6.1). Zwar waren junge Arbeiterinnen sowie die Brut stets im Zentrum des Nests zu finden, doch war die Dichte der Tiere weitaus geringer. So bildete *L. distinguenda* keine zusammenhängende Masse aus

den Körpern der Arbeiterinnen, sondern verteilte sich flächig über mehrere Quadratmeter. Einzig die dichten Cluster von Arbeiterinnen, die Eier und Larven in ihren Mandibeln halten, erinnern an den Aufbau eines Biwaknests, wie es z.B. bei *Eciton burchelli* zu finden ist. Obwohl diese Nistweise oft typisch für Treiberameisen beschrieben wird, ist zu berücksichtigen, daß es viele Arten gibt, auch unter den Ecitoninen, die andere Nester bilden. So gibt es sehr viele unterirdisch nistende Arten, die keinen zusammenhängenden Nester aus den Körpern der Ameisen ausbilden, z.B. *Eciton vagans* (Schneirla 1947), *Eciton dulcius*, *Labidus praedator*, *Neivamyrmex nigrescens* u.a. (Rettenmeyer 1963b). Nester von *Dorylus nigricans* sind in viele verschiedene Kammern aufgeteilt, die in 2-4 m Tiefe unter der Erde liegen (Raignier und van Boven 1955). Diese Art verweilt zudem über sehr lange Zeiträume in einem Nest (bis zu 125 Tage). Unter Berücksichtigung dieser Verhältnisse ist es fraglich, ob der Begriff Biwak noch treffend zu verwenden ist, denn Mobilität ist eine der Eigenschaften, die mit diesem Begriff impliziert wird.

Nester von *L. distinguenda* hingegen können in diesem Sinne durchaus als Biwaknester bezeichnet werden. Die Häufigkeit von Umzügen (im Median alle zwei Tage) ist größer als bei vielen anderen Treiberameisen [z.B. acht Tage bei *Dorylus nigricans* (Leroux 1982), 13,4 Tage bei *Dorylus molestus* (Gotwald 1995)]. Lediglich einige Ecitoninen erreichen in der mobilen Phase Migrationsraten von ein bis zwei Tagen [z.B. 1,2 Tage bei *Neivamyrmex nigrescens* und 1,3 Tage bei *Eciton burchelli* (Topoff 1984)], doch ist zu berücksichtigen, daß in den stationären Phasen keine Umzüge erfolgen. Eine ebenfalls hochmobile Lebensweise findet man außerdem bei den Wanderhirten der Gattung *Dolichoderus*. Die temporären Nester dieser Ameisen, die aus den Körpern sich aneinander klammernder Arbeiterinnen bestehen, können im Boden, in der Laubstreu oder in der Vegetation angelegt werden (Maschwitz und Hänel 1985). Damit weisen die Nester der Wanderhirten in vielerlei Hinsicht mehr Gemeinsamkeiten mit den Biwaknestern von *E. burchelli* bzw. *hamatum* auf, als die Nester manch anderer Treiberameisenarten.

Aus diesem Abriss über die Nistweise verschiedener Treiberameisen oder anderer, mobiler Ameisen, wird ersichtlich, daß es eine einheitliche und charakteristische Neststruktur bei Treiberameisen nicht gibt. Angesichts der polyphyletischen Entstehung von Treiberameisen sollte es nicht verwundern, eine große ökologische Vielfalt auch in dieser Hinsicht vorzufinden. Für den weiteren Verlauf der Diskussion ist diese Erkenntnis von Bedeutung, denn es wird sich immer wieder zeigen, daß einheitliche Eigenschaften und charakterisierende Merkmale schwierig zu finden sind.

Innerhalb der Gattung *Leptogenys* ähnelt sich die Nistweise stärker. Alle im Rahmen dieser Arbeit untersuchten Arten errichteten ihre Nester am oder im Boden. Unterschiede gab es v.a. im Ausmaß eigener Grabaktivitäten. Keine Art bildete einen einzelnen, zusammenhängenden Nestklumpen aus den Körpern der Arbeiterinnen. Hinweise in der Literatur decken sich mit diesen Befunden. So berichten Duncan und Crewe (1994) von oberflächlichen, wenig zentralisierten Nestern bei *L. nitida*. Während der Jagdaktivitäten werden sogar Puppen aus dem Nesteingang getragen und auf der Laubstreu abgelegt. Eine vergleichende Darstellung der Nistweisen von fünf *Leptogenys*-Arten findet man bei Steghaus-Kovac (1994).

### 4.1.2 Kasten und Arbeitsteilung

Eine morphologische Kastendifferenzierung gibt es in der Gattung *Leptogenys* nicht. Da junge Arbeiterinnen jedoch leicht an ihrer helleren Färbung zu erkennen sind, fällt sofort auf, daß diese nicht an Raubzügen teilnehmen. In Abschnitt 3.1.6.2 wurde untersucht, ob ein altersabhängiger Polyethismus, wie er bei zahlreichen sozialen Insekten auftritt (Hölldobler und Wilson 1990, Oster und Wilson 1978, Page und Mitchell 1998, Wilson 1971), bei *L. distinguenda* ausgebildet ist. Eine Markierung von Tieren im Raubzugschwarm ergab, daß die gleichen Tiere im gesamten Bereich zwischen Raubzugfront und Nest verkehrten (Abschnitt 3.1.6.2.1). Mit dieser Methode konnte jedoch nicht geklärt werden, ob unter den erwachsenen (ausgefärbten) Tieren evtl. ein Teil permanent im Nest verbleibt, und ob Tiere im Außendienst bestimmte Tätigkeiten im Nestinneren nicht ausführen<sup>25</sup>. Durch Teilungsexperimente von Kolonien konnten jedoch genau diese Fragestellungen untersucht werden (Abschnitt 3.1.6.2.2). Dazu wurden Kolonien in Tiere, die an einem Raubzug teilgenommen hatten, und Tiere, die im Nest geblieben waren, getrennt. In darauffolgenden Langzeituntersuchungen zeigte sich mit Signifikanz, daß „Raubzugtiere“ eine starke Außenaktivität an den Tag legten, sich aggressiv gegenüber bewegter Beute verhielten und starke Rekrutierungen auf freien Raum sowie auf bewegte Beute ausführten. Alle Tätigkeiten im Nest wie Füttern und Pflegen der Brut sowie das Umziehen in neue Nester wurden von diesen Tieren ebenso ausgeführt. „Nesttiere“ hingegen zeigten wenig Außenaktivität, flüchteten bei Kontakt mit bewegter Beute und rekrutierten nicht auf freien Raum sowie auf bewegte Beute. Eine signifikante Rekrutierung auf unbewegte Beute zeigte jedoch, daß die Nesttiere diese Fähigkeit besaßen. Der Unterschied im Verhalten ist demnach eher durch altersabhängige Motivation bedingt als durch mangelndes Verhaltensrepertoire (s.u.). Dies wird unter anderem dadurch unterstrichen, daß sich das Verhalten der Nesttiere im Verlauf von drei Wochen mehr an das der Raubzugtiere angleich. Immer mehr Tiere wechselten in den Außendienst und zeigten Angriffsverhalten, welches für eine erfolgreiche Jagd Voraussetzung ist. Dieser Vorgang, der in natura langsam mit dem Heranwachsen der Arbeiterinnen abläuft, wurde durch die experimentelle Manipulation und den Wegfall des gesamten Außendienstes beschleunigt. Eine flexible Aufgabenverteilung innerhalb einer Kolonie, die sich schnell an die jeweilig herrschenden Bedürfnisse anpassen kann, ist bei Bienen bereits sehr gut untersucht (z.B. Fahrbach 1997, Lindauer 1952, Robinson 1992, Rösch 1925, Rösch 1930) und auch von einigen Ameisenarten bekannt (z.B. Corbara et al. 1987, Fresneau et al. 1987). So kann sich die Aufgabenverteilung unter äußerem Zwang auch schneller als unter Normalbedingungen umorganisieren. Eine derartige Plastizität des Verhaltens ist sogar bei Ameisenarten mit morphologischen Kasten möglich (Calabi und Traniello 1987).

Während Jungtiere bei *L. distinguenda* generell im Nest verweilen und primär für die Pflege der Brut zuständig sind (großer Anteil hell gefärbter Arbeiterinnen), werden gefährlichere Tätigkeiten im Außendienst von älteren Tieren übernommen. Da die Aufzucht von

---

<sup>25</sup> Interessanter Weise fanden Dejean und Nghuan (1987) heraus, daß bei *Odontomachus troglodytes* Arbeiterinnen einer bestimmten Altersstufe zwar foragierten, aber nie Futter eintrugen. Zudem gab es Arbeiterinnen (immerhin 10%), die ihr gesamtes Leben lang inaktiv blieben!

Nachkommen viel Energie benötigt, wären Verluste von Jungtieren, die ihrerseits noch keine oder wenig Arbeit in die Kolonie investiert haben, ungünstiger als von älteren Tieren (Traniello 1989). Ein Ansatzpunkt, der solches Verhalten erklären könnte, wäre in einem altersabhängigem Wandel der Motivation zu sehen. Jungtiere könnten stärker von der Komponente des Koloniezusammenhalts beeinflusst sein (vgl. Abschnitt 4.9 und 4.10.1.1). Je mehr die entgegengesetzte Komponente (Ausschwärmen, Loslösen vom Spursystem) an Einfluß gewinnt, desto eher beteiligen sich die heranwachsenden Arbeiterinnen an Außenaktivitäten. Bei Untersuchungen an *Neivamyrmex nigrescens* stellten Topoff et al. (1972) tatsächlich eine signifikant stärkere Spurfolge bei jungen Arbeiterinnen als bei ausgewachsenen fest. Auch bei dieser Art bleiben Jungarbeiterinnen im Nest und nehmen nicht an Raubzügen teil. Die Autoren erklärten dieses Verhalten durch stärkere Abhängigkeit junger Arbeiterinnen von chemischen sowie taktilen Einflüssen, beides Komponenten, die im Nest dominieren. Führt man den Gedanken weiter, so stehen auch die Bedingungen, die bei einem Umzug von *L. distinguenda* herrschen, damit in Einklang. Die mechanische Aufforderung durch die „Außendiensttiere“ dient dazu, derartigen Druck auf die „Nesttiere“ auszuüben, daß diese den Koloniezusammenhalt überwinden und das Nest verlassen. Um dies zu erleichtern wird die Pheromonkonzentration der Umzugsspur möglichst hoch gehalten.

## 4.2 Allgemeines zur experimentellen Untersuchung von Spurpheromonen

Ein großer Teil der folgenden Verhaltensanalyse basiert auf den zuvor ausführlich beschriebenen, experimentellen Befunden. Bevor diese Befunde nun zur Diskussion gestellt werden, seien einige theoretische Überlegungen über die Aussagekraft biologischer Experimente vorangeschickt. In allen geschilderten Biotests wurden die Versuchstiere in eine experimentell manipulierte Situation versetzt (Frage) und das resultierende Verhalten wurde beobachtet (Antwort). Für die Interpretation ist es von entscheidender Bedeutung, daß die Ergebnisse genau im Hinblick auf die gestellte Frage diskutiert werden. Dabei treten verschiedene Schwierigkeiten auf.

Zum einen ist die situationsabhängige Motivation der Versuchstiere zu berücksichtigen. Tiere könnten je nach „Stimmung“ in verschiedenen Situationen unterschiedlich reagieren. Gegensätzliche Motivationen wären z.B. bei hungrigen bzw. satten Tieren oder bei ruhigen bzw. aufgeschreckten Tieren zu erwarten. Bei allen Untersuchungen wurde im Rahmen des Möglichen versucht, eventuelle Unterschiede in der Motivation zu berücksichtigen. Um eine hohe Aussagekraft der Versuche zu erzielen, wurden die meisten Experimente nach Möglichkeit an ungestörten Tieren in natürlicher Umgebung durchgeführt. Die Versuchstiere wurden bei den meisten Experimenten nicht isoliert in den Test gebracht und dadurch unter Streß gesetzt, sondern entweder im Freiland getestet oder unter den Haltungsbedingungen im Labor, die möglichst naturnah gewählt wurden (siehe Abschnitt 2.4).

Die Frage, die im Experiment tatsächlich an das Versuchstier gestellt wird, kann eine andere sein als vom Experimentator geplant. Es scheint fast unmöglich, alle wirkenden Parameter in einem Versuch zu kennen und zu werten. Dennoch sollte größte Mühe darauf verwendet werden, die durch das Versuchsdesign an ein Tier gestellte Frage exakt zu beurteilen. Dies gilt insbesondere auch für Spurversuche. Was in der Beobachtung z.B. als das Folgen einer Spur erscheint, läßt sich von Seiten des Versuchstiers als eine von dieser Spur ausgehende Attraktion auffassen. Doch diese Attraktion kann sehr unterschiedliche Ausmaße annehmen, angefangen von der reinen Wahrnehmung einer Substanz bis hin zur Rekrutierungswirkung. Die Reaktion des Tieres hängt stark von konkurrierenden Reizen ab, so daß das Verhalten je nach Versuchsaufbau auch bei der gleichen Substanz unterschiedlich ausfallen kann. Zusätzlich zur Spurfolge können bei einer Substanz weitere Wirkungen hinzutreten. Nach welchen Kriterien soll der Experimentator Testsubstanzen nun bewerten?

Aufgrund der genannten Schwierigkeiten lege ich die von mir verwendeten Bewertungskriterien im Detail dar. Die Wirkungen von Testsubstanzen wurden wie folgt bewertet und kategorisiert:

- **Wahrnehmung:** Die Versuchstiere sind in der Lage, eine Substanz wahrzunehmen. Kriterium war das teilweise auftretende Folgeverhalten der Untersuchungstiere auf einer Testspur in einer duftneutralen Umgebung, in der keine alternativen Reize zur Verfügung stehen (S-Spur-Versuche). Sind gleichzeitig Attraktionssubstanzen vorhanden, zeigen Substanzen, die nur wahrgenommen werden, keine spurführende Wirkung. Daher ist in Abzweigungstests nur eine schwache oder keine Wirkung zu erwarten.

- **Attraktion:** Eine Substanz zieht Versuchstiere mehr oder weniger stark an, auch wenn konkurrierende Düfte, die ihrerseits eine Attraktionswirkung besitzen, zur Verfügung stehen. Die Attraktion ist stärker als die reine Wahrnehmung und resultiert in einer deutlichen Spurfolge, sowohl bei S-Spur-Versuchen als auch bei Abzweigungstests. Die Stärke der Attraktion kann nur im Vergleich mit anderen Attraktionssubstanzen beurteilt werden. Um verschieden attraktive Spurpheromone nach ihren Wirkungen zu differenzieren, wurde versucht, Parallelen zwischen dem Verhalten auf künstlichen Spuren und natürlichen Spuren zu finden.
- **Spurpheromon:** Eine Substanz mit guter Attraktionswirkung, die von den Ameisen in winzigen Mengen in Form von Spuren appliziert wird. Eine Testsubstanz wurde in der vorliegenden Arbeit als Spurpheromon bezeichnet, wenn sie den Versuchstieren entstammte und wenn sie zudem in Abzweigungstests an natürlichen Spuren eine signifikante Menge von Tieren ablenkte, wobei deren Verhalten dem auf einer natürlichen Spur entsprechen mußte. Weil mehrere Spurpheromone bei den Arten vorhanden waren, wurde eine funktionelle Unterscheidung vorgenommen.
- **Orientierungspheromon:** Ein Orientierungspheromon wird bei der Fortbewegung von Arbeiterinnen abgegeben, um dem abgebenden Tier und/oder anderen (nachfolgenden) Tieren die Orientierung zur Gruppe bzw. zum Nest zu ermöglichen (Koloniezusammenhalt). Es wird demnach auch abgegeben, wenn keine Beute aufgespürt wurde. Das Verhalten auf Orientierungsspuren ist ruhig, nicht erregt und ohne beschleunigten Lauf.
- **Rekrutierungspheromon:** Ein Rekrutierungspheromon wird abgegeben, wenn Nestgenossinnen an einen bestimmten Ort, an dem Bedarf besteht, geführt werden sollen, z.B. wenn Beute gefunden wurde. Das Rekrutierungspheromon übertrifft im Idealfall das Orientierungspheromon in der Wirkung, damit einzelne oder wenige Tiere in der Lage sind, Nestgenossinnen schnell und in großer Zahl von einem bestehenden System aus Orientierungsspuren abzulenken.
- **Alarmpheromon:** Ein Alarmpheromon löst bei Nestgenossinnen Flucht aus. Eine Testsubstanz, die den Ameisen entstammt und die in einer gut frequentierten Ameisenstraße ohne direkte Störung der Tiere appliziert zu einer Unterbrechung verbunden mit Fluchtverhalten führt, erfüllt diese Bedingung.
- **Repellant:** Eine Substanz, die ähnliche Wirkung wie ein Alarmpheromon zeigt (evtl. auch schwächer), jedoch nicht von den Ameisen stammt.

Man erkennt nach diesen Ausführungen leicht die Problematik bei der Aufklärung der Funktionen von Pheromonen. Eine in ausreichender Menge applizierte Substanz mit leichter Attraktionswirkung kann ein Verhalten zur Folge haben, welches einer Rekrutierung in natura gleicht. Dabei muß jedoch berücksichtigt werden, ob diese Substanz unter natürlichen Bedingungen von einem oder von mehreren Tieren überhaupt in der entsprechenden Menge abgegeben werden kann oder ob es sich um ein Artefakt der Methodik handelt. Die in der

vorliegenden Arbeit verwendeten Konzentrationen der Testsubstanzen wurden aus diesem Grund mit den Pheromonkonzentrationen in natürlichen Spuren verglichen (Abschnitt 3.1.4.4).

In der vorliegenden Arbeit wurde außerdem versucht, den oben diskutierten Schwierigkeiten zu begegnen, indem mehrere verschiedene Experimente zu einem Themenkomplex durchgeführt wurden. Dadurch sollten feine Unterschiede bezüglich der Pheromonwirkungen oder in der Motivation der Versuchstiere besser zu Tage treten. So wurde z.B. über die Führwirkung hinausgehend auch nach weiteren Pheromonwirkungen gesucht (Papierkugelttest). Weiterhin lieferten Abzweigungstests mit derselben Substanz an Raubzugstraßen andere Ergebnisse als an Umzugstraßen oder lösten bei transportierenden Tieren anderes Verhalten aus als bei nicht transportierenden Tieren. Daraus wird ersichtlich, daß systematische Fehler in der Methodik oder Einflüsse durch Motivationsunterschiede der Versuchstiere durch möglichst vielfältige Versuchsansätze minimiert werden können. Sogar der Vergleich mit einer anderen Art, die ähnliches Verhalten unter gleichen Bedingungen vielleicht deutlicher zeigt, kann den Erkenntnisprozeß erleichtern. Diese Überlegungen sollten dem Leser bewußt sein, der sich an mancher Stelle eine größere Zahl an Wiederholungen des gleichen Experimentes wünschte.

### 4.3 Allgemeines zur Spurkommunikation bei Ameisen

Die Kommunikation durch Spurpheromone ist bei Formiciden ein weit verbreitetes Phänomen (Hölldobler 1978). Als erster identifizierte Wilson (1959) bei der Myrmicine *Solenopsis saevissima* die Dufourdrüse als Quelle eines Spurpheromons. Mit fortschreitender Untersuchung der Spurkommunikation bei verschiedenen Ameisenarten wurden zahlreiche andere Pheromonquellen lokalisiert. Ausführliche Übersichten findet man z.B. bei Parry und Morgan (1979) und Hölldobler und Wilson (1990). In zunehmendem Maße wurden Drüseninhalte auch chemisch analysiert, wobei sich eine Vielfalt an Verbindungen, die in die Spurkommunikation involviert sind, offenbarte (Attygalle und Morgan 1985). Einzelne Drüsen können nur eine Substanz oder aber, wie in den meisten Fällen, ein Gemisch aus diversen Komponenten enthalten. Ein und dieselbe Substanz kann in unterschiedlichen Drüsen bei verschiedenen Unterfamilien vorkommen. So entdeckte man das in dieser Arbeit bei *L. distinguenda* als Rekrutierungskomponente in der Giftblase identifizierte 4-Methyl-3-heptanon auch in Giftblasen von *L. diminuta*, wo es keine Wirkung entfaltete (Attygalle et al. 1988). Des weiteren kommt die Substanz auch in Mandibeldrüsen von *Aenictus rotundatus* (Oldham et al. 1994b), von *Pachycondyla villosa* (Duffield und Blum 1973), Vertretern der Gattung *Pogonomyrmex* (McGurk et al. 1966) und von einigen Myrmicinen (Crewe und Blum 1972, Fales et al. 1972, Moser et al. 1968) vor.

So vielfältig die aktiven Substanzen sind, so verschiedenartig sind auch ihre physikalischen Eigenschaften. Es liegt auf der Hand, wie unterschiedlich Pheromonspuren z.B. in ihrer Wirksamkeit, ihrer Widerstandsfähigkeit gegen äußere Einflüsse oder in ihrer Haltbarkeit sein können. Grundlegende Eigenschaften von Pheromonspuren wurden von Wilson und Bossert (1963) dargelegt. Die Autoren beschreiben anschaulich, daß sich über einer auf den Untergrund applizierten Substanz durch Diffusion ein Dufttunnel bildet, durch den sich die Ameisen fortbewegen. Form, Ausdehnung und Persistenz dieses Tunnels hängen natürlich von den zugrundeliegenden Substanzen ab. Andererseits wird die Duftspur aber auch in hohem Maße von dem Substrat beeinflusst, auf welchem die aktiven Komponenten appliziert wurden. So variierte in Experimenten von Torgerson und Akre (1970) die durchschnittliche Wirkdauer von Spuren bei *Eciton hamatum* je nach Substrat um ca. 81%, bei *E. vagans* aber nur um ca. 20%. Spuren, die vor äußeren Einflüssen abgeschirmt worden waren, hielten bei *E. hamatum* durchschnittlich 30% länger als ungeschützte Spuren. Wenn in den Spuren Pheromongemische vorliegen, so können sich je nach Persistenz der einzelnen Komponenten unterschiedliche Wirkungen zeitversetzt entfalten. Durch die unterschiedlich ablaufende Diffusion der Komponenten ändert sich zudem die Zusammensetzung einer Spur mit der Zeit, so daß eine Unterscheidung von frischen und älteren Spuren möglich ist (Blum 1974).

Doch nicht nur die physikalischen Eigenschaften von Spuren, sondern auch die Reaktionen der Ameisen auf Spurkomponenten unterscheidet sich erheblich. So reagiert *Neivamyrmex nigrescens* nicht nur auf das relativ dauerhafte Spurpheromon (Abschnitt 4.7), sondern auch auf andere, flüchtige Komponenten, die aus der Spur oder von der Oberfläche der Ameisen stammen (Topoff und Miranda 1975). Während *L. diminuta* auf nur ein einziges Stereoisomer einer einzigen Komponente der Giftdrüse reagiert (Steghaus-Kovac et al. 1992), sind bei *L. pequeti* 14 Drüseninhaltsstoffe wirksam, wobei sich die Attraktionen der Einzelkomponenten

aufsummieren (Janssen et al. 1997). Wieder andere Verhältnisse findet man bei *Aenictus* sp.. Die Tiere reagieren noch nach Stunden heftig auf eine bestimmte Drüsenkomponente, aber nur wenn sie durch eine andere Komponente derselben Drüse „getriggert“ worden sind (Abschnitt 4.7). Auch die Reaktion auf unterschiedliche Konzentrationen ein und derselben Pheromonkomponente muß nicht einheitlich sein. Im extremsten Fall unterscheidet sich das Verhalten bei hohen Konzentrationen komplett von dem bei niedrigen Konzentrationen (Moser et al. 1968).

Zahlreiche Untersuchungen an verschiedenen Ameisenarten ergaben, daß die Tiere generell in der Lage sind, Rekrutierungsspuren derart zu regulieren, daß die Anzahl rekrutierter Tiere an die jeweiligen Bedürfnisse angepaßt wird. Dabei spielt die Gesamtkonzentration des entsprechenden Pheromons in der Spur eine entscheidende Rolle. So ermittelte Wilson (1962) bei *S. saevissima* einen linearen Zusammenhang zwischen der Attraktion des Spurpheromons und seiner Konzentration. Auch bei *L. distinguenda* wurde eine direkte Proportionalität der Spurfolge zur Konzentration des Pygidialdrüsensekrets festgestellt (Abschnitt 3.1.4.4). Wie aber modulieren die Tiere in natura die Spurkonzentration? Etliche Befunde zeigten, daß Ameisen ihr Spurpheromon in Sequenzen unterschiedlicher Länge aufbringen (Aron et al. 1989, Aron et al. 1993, Beckers et al. 1993, Hangartner 1969, Wilson 1962). Dies trifft auch für *L. distinguenda* zu (Abschnitt 3.1.4.1). Durch die Länge der Segmente sowie den Abständen dazwischen kann die Pheromonkonzentration einer Spur vom Individuum moduliert werden. Zusätzlich gibt es Hinweise darauf, daß einzelne Tiere auch die Menge abgegebenen Pheromons variieren können (Hangartner 1969, 1970). Ein exakter Nachweis, in welchem Umfang dies geschehen könnte, scheint jedoch äußerst schwierig. Insofern liegen diesbezüglich keine Informationen vor. Zuletzt kann die Spurkonzentration selbstverständlich auf kollektiver Ebene erheblich moduliert werden, durch die Frequenz der Ameisen auf der Spur, sowie durch den Anteil Pheromon applizierender Tiere. Eine Regulation der Rekrutierung auf dieser Ebene wurde mehrfach nachgewiesen und einige Autoren halten diese Art der Modulation für die bedeutendere (Aron et al. 1993, Beckers et al. 1993, Simon und Hefetz 1992, Wilson 1962).

Die obigen Ausführungen machen deutlich, wie viele Aspekte bei der Spurkommunikation von Ameisen Beachtung finden müssen. Um ein zusammenhängendes Bild der chemischen Kommunikation einer Art zu erhalten, ist es notwendig, möglichst umfangreiche Informationen einzuholen. Im folgenden werden daher die verfügbaren Daten zu den Pheromonsystemen verschiedener Arten zusammengestellt, bevor versucht wird, ein Modell der eigentlichen Kommunikation zu entwerfen.

#### 4.4 Das Pheromonsystem von *Leptogenys distinguenda*

In zahlreichen Experimenten wurden aktive Substanzen bei *L. distinguenda* aufgespürt und auf ihre genaue biologische Wirkung untersucht. Im Vordergrund standen dabei Wirkstoffe, die eine Rolle bei der Koordination des Schwarmverhaltens spielen. Im folgenden werden alle Drüsen, die eine oder mehrere Komponenten mit Pheromonwirkung enthalten, aufgelistet, und die Eigenschaften der entsprechenden Substanzen werden kurz charakterisiert. In Tab. 59 befindet sich außerdem eine Gegenüberstellung der wichtigsten Pheromoneigenschaften.

- **Pygidialdrüse:** Extrakte der Pygidialdrüse zeigten in Abzweigungstests eine starke Attraktionswirkung. Diese betrug in Standardkonzentration 81,2 % von der Ablenkung der Giftdrüse in Einminuten-Intervallen, errechnet aus Abzweigungstests der Abschnitte 3.1.4.2, 3.1.4.3 und 3.1.4.4. Die Attraktionswirkung liegt damit an zweiter Stelle aller getesteten Substanzen. Beim Wechsel von natürlichen Ruhespuren auf künstliche Pygidialsekretspuren war keine Änderung im Verhalten der Ameisen sowie in der Laufgeschwindigkeit erkennbar. Das Sekret der Pygidialdrüse war weiterhin die einzige Substanz, die Brut tragende Tiere von Umzugskolonnen (Abschnitt 3.1.5.2.2) sowie Beute tragende Arbeiterinnen auf dem Weg zum Nest (Abschnitt 3.1.5.2.1) ablenkte. Künstliche Spuren aus Pygidialdrüsensekret in Standardkonzentration wirkten bis zu 15 min lang (Abschnitt 3.1.4.5).
- **Giftdrüse:** Da die Giftdrüse in Verhaltenstests zwei unterschiedliche Wirkungen zeigte, kann davon ausgegangen werden, daß sie verschiedene chemische Komponenten enthält (Abschnitt 3.1.4.3.2).
  - a) **Erregungskomponente:** Diese Komponente bewirkte eine maximal 2 min andauernde, starke Erregung gekoppelt mit Angriffsverhalten (Abschnitt 3.1.4.3.5). In den ersten 20-30 Sekunden löste dieses Pheromon außerdem eine extrem starke Attraktion aus, die zwar schnell abnahm, aber in der ersten Minute immer noch 23,2% stärker war als bei Pygidialdrüsensekret (Standardkonzentration, Abzweigungstests aus den Abschnitten 3.1.4.2, 3.1.4.3 und 3.1.4.4). Die Flüchtigkeit der Erregungskomponente hat eine kurze Wirkdauer zur Folge (1-2 min, vgl. Abschnitt 3.1.4.5). Sie sorgt für eine ausgedehnte Gaswolke, schnelle Informationsübertragung über kurze Strecken und weniger exaktes Folgeverhalten auf Giftspuren im Vergleich zu Pygidialdrüsensekret (Abschnitt 3.1.4.3.2). Erregte Arbeiterinnen beschleunigten erheblich und eilten teils über den exakten Spurverlauf hinaus. Das Beschleunigen von Arbeiterinnen trat nur bei dieser Substanz und bei dem Sekret der Mandibeldrüse auf. Vereinzelt kam es vor, daß Arbeiterinnen umkehrten und flüchteten. Beute eintragende Arbeiterinnen reagierten nicht auf Giftdrüsensekret und Umzüge wurden durch diese Substanz unterbrochen. Die Erregungskomponente wurde chemisch als 4-Methyl-3-Heptanon identifiziert (Abschnitt 3.1.7).
  - b) **Spurführungskomponente:** Diese Komponente sorgte dafür, daß Giftspuren auch nach dem Abklingen der Erregung weitere drei Minuten eine spurführende Wirkung behielten. Diese Wirkung war stark genug, um Arbeiterinnen und ganze Ameisenstraßen exakt

einem künstlichen Spurverlauf folgen zu lassen. Umziehende und Beute eintragende Tiere orientierten sich nicht durch diese Komponente.

- **Mandibeldrüse:** Das Sekret der Mandibeldrüsen führte zu eindeutigem Fluchtverhalten und totaler Unterbrechung des Spurverkehrs (Abschnitt 3.1.4.3.5 und 3.1.4.3.6). Das experimentell hervorgerufene Verhalten war identisch mit dem in natura beobachteten Feindalarm (Abschnitt 3.1.2.3, Versuche 7 und 8). Funktionen der Mandibeldrüsen in der Feindalarmierung und/oder Feindabwehr sind bei Formiciden sehr verbreitet (Hölldobler und Wilson 1990), so auch bei *L. processionalis* (Fales et al. 1992).
- **Sternaldrüse5/6:** Die Sternaldrüse zwischen den Sterniten fünf und sechs zeigte in Ablenkversuchen eine schwache Attraktion (24,6% von Py bzw. 19,7% von Gi, einminütige Intervalle in Abzweigungstests aus den Abschnitten 3.1.4.2 und 3.1.4.3). Eine spurführende Wirkung war ebenfalls nur sehr schwach vorhanden (Abschnitt 3.1.5.3.1). Arbeiterinnen auf künstlichen S-Spuren aus Sternaldrüsensekret zeigten nur zögerliches Folgeverhalten und offensichtliche Orientierungsschwierigkeiten. Das Folgeverhalten der Versuchstiere entsprach nicht dem in natura beobachteten Verhalten auf Pheromonspuren, womit die in Abschnitt 4.2 aufgestellten Kriterien für ein Spurpheromon nicht erfüllt sind. Des weiteren wäre, wie bei entsprechenden Ameisenarten, charakteristisches Spurlegeverhalten zu beobachten gewesen, wenn diese Pheromondrüse tatsächlich in die Spurkommunikation involviert wäre. Bei vielen Dolichoderinen sowie bei *Paltothyreus tarsatus*, *Onychomyrmex*- und wahrscheinlich bei *Leptanilla*-Arten enthalten Sternaldrüsen Spurpheromone (Hölldobler 1984, Hölldobler et al. 1982, Hölldobler et al. 1989, Wilson und Pavan 1959). Diese Ameisenarten senken die Ventralseite der Gaster beim Legen von Pheromonspuren auf das Substrat. Im Gegensatz dazu krümmen Ameisenarten, die mit Tergaldrüsen spuren, ihre Gaster in einer Weise, daß die Dorsalseite der Gasterspitze Kontakt zum Substrat bekommt. Dies ist bei *L. distinguenda* der Fall (Abschnitt 3.1.4.1). Es stellt sich die Frage, welche Funktion der Sternaldrüse bei *L. distinguenda* zuzuschreiben ist. In Papierkugeltests (Abschnitt 3.1.4.3.5) war ein nicht aggressives Kauen und Beißen als einziges Verhalten signifikant für diese Substanz. Dies führte zunächst zu der Vermutung, die Sternaldrüse könne eine Rolle bei der kollektiven Zerkleinerung von großen Beuteobjekten spielen (Kettenbildung), was aber experimentell trotz mehrfacher Ansätze nicht nachgewiesen werden konnte. Diese These ist demnach abzulehnen oder es sind komplexere Reizkombinationen zu unterstellen. Als wahrscheinlichste Alternative kommt eine Funktion bei der Feindabwehr in Frage, welche bei *L. processionalis* und anderen Ameisen für die Sternaldrüse bereits angenommen wurde (Buschinger und Maschwitz 1984, Jessen et al. 1979). Der Feindalarm ist deutlich vom Beutealarm zu trennen, da dabei andere Verhaltensweisen auftreten. Bei *L. distinguenda* konnten zwar Nahrungskonkurrenten aber praktisch keine natürlichen Feinde festgestellt werden (Abschnitte 3.1.1 und 3.1.9), weshalb eine abgeschwächte, rudimentäre Funktion eines in der Phylogenie einstmals stärker ausgeprägten Feindalarms denkbar wäre. Neben dem Auslösen von Beiß- und Kauverhalten spricht vor allem die Tatsache, daß Sternaldrüsensekret bei (mechanischer) Störung abgegeben wird, für diese These.

**Tab. 59:** Vergleich der Wirkungen aller wichtigen Pheromonkomponenten bei *L. distinguenda*; E = Erregungskomponente, SF = Spurführungskomponente, weitere Abkürzungen in Kapitel 7.

<b>Substanz</b>	<b>Py</b>	<b>Gi (E)</b>	<b>Gi (SF)</b>	<b>S5/6</b>	<b>M</b>
Wahrnehmung	ja	ja	ja	ja	ja
Attraktion	stark	stark	mittel	schwach	nein
Spurführung	exakt	grob	exakt	schwach	nein
Erregung	nein	ja	nein	nein	ja
Beschleunigung	nein	ja	nein	nein	ja
Angriffsverhalten	nein	ja	nein	nein	nein
Fluchtverhalten	nein	teils	nein	nein	ja
max. Wirkdauer (in Standardkonz.)	15 min	2 min	5 min	10 min	3 min
führt umziehende Arbeiterinnen	ja	nein	nein	nein	nein
führt Beute eintragende Arbeiterinnen	ja	nein	nein	nein	nein

## 4.5 Pheromonsysteme verschiedener *Leptogenys*-Arten

Nachdem die Pheromonquellen und deren Wirkungen bei *L. distinguenda* ausführlich beschrieben wurden, werden die Ergebnisse nun mit anderen *Leptogenys*-Arten verglichen. Bei allen im Rahmen dieser Arbeit untersuchten *Leptogenys*-Arten waren die gleichen Pheromondrüsen aktiv. Die Ergebnisse zu den verschiedenen Arten werden im folgenden dargestellt.

- ***L. mutabilis*:** Bei dieser Art handelt es sich im Unterschied zu *L. distinguenda* um eine vorwiegend kolonnenjagende Treiberameise. Weitere ökologische Unterschiede zu *L. distinguenda* finden sich im Beutespektrum, in der Nistweise und in der versteckteren, teils unterirdischen Lebensweise (Abschnitt 3.2.1). Die Wirkungen der Pygidial- und der Giftdrüse waren identisch mit den bei *L. distinguenda* festgestellten Wirkungen. Die Giftdrüse enthielt ebenfalls eine Kurzzeit-Komponente, die starke Erregung auslöste (Abschnitt 3.2.2.1). Wie Biotests mit der synthetischen Reinsubstanz zeigten, handelte es sich dabei ebenfalls um 4-Methyl-3-heptanon (Abschnitt 3.2.2.1). Auch die Persistenz der Pheromonspuren ist vergleichbar mit den entsprechenden Spuren von *L. distinguenda* (Abschnitt 3.2.2.2). Interessanterweise ließen sich die Pheromone von *L. distinguenda* und *L. mutabilis* wechselseitig, interspezifisch einsetzen, und zwar ohne erkennbare Unterschiede in der Wirkung (Abschnitt 3.6). Da keine Unterschiede in den Pheromonwirkungen zwischen *L. mutabilis* und *L. distinguenda* ausgemacht werden konnten, müssen Unterschiede in der Ökologie anders begründet sein (Abschnitt 4.11).
- ***L. borneensis*:** Bei dieser Art handelt es sich um eine schwarmjagende Treiberameise, die geringfügige Unterschiede zur Ökologie von *L. distinguenda* aufweist. Vor allem unterscheiden sich die Struktur der Raubzüge sowie das Nahrungsspektrum. (Abschnitt 3.3.1). Bei *L. borneensis* wurden wie bei *L. distinguenda* aktive Spurpheromone in der Pygidialdrüse und in der Giftdrüse lokalisiert (Abschnitt 3.3.3.1). Bei den Wirkungen der Pheromone waren jedoch Unterschiede gegenüber *L. distinguenda* auszumachen. Die Pygidialdrüse löste eine starke Spurfolge und in großen Konzentrationen zusätzlich eine leichte Erregung aus. Die Giftdrüse rief starke Erregung hervor und bewirkte eine viel schwächere Spurfolge als bei *L. distinguenda*. Die wirksame Rekrutierungskomponente in der Giftblase muß eine andere als 4-Methyl-3-heptanon sein, da diese Substanz bei *L. borneensis* Fluchtverhalten hervorrief. Unter Berücksichtigung der Ökologie von *L. borneensis* lassen sich die Unterschiede in den Pheromonwirkungen gegenüber *L. distinguenda* plausibel erklären (Abschnitt 4.11).
- ***L. myops*:** Die unterirdisch lebende Art zeigt Treiberameisenverhalten (Abschnitt 3.4.1) und eine im wesentlichen mit *L. distinguenda* vergleichbare chemische Kommunikation. Das Sekret der Pygidialdrüse bewirkte eine starke Spurfolge, während das der Giftdrüse kurzfristige Erregung und Beschleunigen, sowie Spurfolge der Arbeiterinnen hervorrief (Abschnitt 3.4.2.1).
- ***L. sp. 2 (nahe mutabilis)*:** Sowohl die Ökologie (Abschnitt 3.4.3) als auch die chemische Kommunikation (Abschnitt 3.4.4) dieser Art glich in wesentlichen Punkten der von *L. distinguenda*. Die Pygidialdrüse enthielt ein Pheromon, welches gute Spurfolge bewirkte,

und die Giftdrüse löste sowohl eine geringe Spurfolge als auch eine kurzfristige Erregung einhergehend mit einer Beschleunigung der Fortbewegung aus.

- ***L. diminuta*:** Auch bei *L. diminuta*, einer Art, die sich in ihrer Ökologie sehr deutlich von *L. distinguenda* unterscheidet (Abschnitt 3.5.1), wurden aktive Spursubstanzen in der Pygidial- und der Giftdrüse lokalisiert. Deren Eigenschaften unterschieden sich jedoch erheblich von den bei *L. distinguenda* festgestellten. Das Sekret der Pygidialdrüse zeigte nicht nur spurführende, sondern auch auffordernde Wirkung (Abschnitt 3.5.4.1). Bei der Rekrutierung einer Raubzuggruppe scheint dieses Pheromon eingesetzt zu werden (Attygalle et al. 1987, Attygalle et al. 1988). Das Sekret der Giftdrüse löste eine kurze, schwache Erregung aus und zeigte weiterhin eine sehr gut spurführende Wirkung, die in niedrigen Konzentrationen die des Pygidialdrüsensekrets übertraf (Abschnitt 3.5.4.2). Raubzuggruppen konnten mit beiden Pheromonen geführt werden, während sich Umzugskolonnen nur nach Pygidialdrüsensekret orientierten. Die Persistenz des Gifts war mit bis zu 24 Stunden deutlich größer als die von Pygidialdrüsensekret mit max. 50 Minuten. Bei der Orientierung waren deutliche Unterschiede zwischen den Scouts und den Raubzuggruppen festzustellen (Abschnitt 3.5.4.2.1). Raubzuggruppen, die sich ohne Führung des Scouts vom Nest in Richtung Beute bewegten, waren nur mit hohen Konzentrationen beider Pheromone zu führen. Der Scout jedoch, der zuvor die Raubzuggruppe rekrutiert hatte, orientierte sich auch sicher auf schwächeren bzw. älteren Spuren. In umgekehrter Richtung, auf dem Weg zurück ins Nest, reichten schwache Spurkonzentrationen bzw. ältere Spuren zum Führen aller Ameisen. Diese Art der Orientierung ist im Hinblick auf die Ökologie von *L. diminuta* äußerst plausibel (Abschnitt 4.11). Die Erregungskomponente in der Giftblase wurde bisher in der Literatur nicht erwähnt. Sie erfüllt keine Spurwirkung sondern dient vermutlich dem synchronisierten, kollektiven Angriff von Beuteobjekten (Abschnitt 3.5.5). Die Reaktion von *L. diminuta* auf Pheromonkomponenten erwies sich als hoch spezifisch. Obwohl in den Drüsen jeweils Gemische vieler Substanzen entdeckt wurden, reagierten die Tiere nur auf jeweils eine einzige Drüsenkomponente in einer einzigen chiralen Konfiguration. Diese aktiven Komponenten sind Cis-Isogeraniol in der Pygidialdrüse (Attygalle et al. 1991) und (3R, 4S)-4-Methyl-3-heptanol in der Giftdrüse (Attygalle et al. 1988, Steghaus-Kovac et al. 1992).
- ***L. sp. 3 (nahe diminuta)*:** Diese Art ähnelte in ihrer Morphologie *L. diminuta*, ihr Verhalten entsprach jedoch dem einer Treiberameise (Abschnitt 3.6.1). Die Wirkung der Pheromondrüsen entsprach wiederum im wesentlichen den Befunden bei *L. diminuta* (Abschnitt 3.6.2). Die Pygidialdrüse bewirkte gute Spurfolge und einen Gruppenauslauf aus dem Nest. Die Giftdrüse löste eine schwache Erregung aus und besaß ebenfalls gute Führwirkung.

Zusätzlich zu den in dieser Arbeit untersuchten Arten liegt in unterschiedlichem Umfang Datenmaterial über weitere *Leptogenys* Arten in der Literatur vor.

- ***L. processionalis*:** Bei dieser Art, die zu einer schnellen Beuterekrutierung befähigt ist (Maschwitz 1981), wurde die verantwortliche Substanz in der Giftdrüse lokalisiert (Maschwitz und Mühlenberg 1975). Die Attraktion der Spuren nahm innerhalb von wenigen Minuten ab. Aus Beobachtungen ging hervor, daß es zudem Langzeitspuren gibt, die bis zu

fünf Stunden lang wirkten. Die zugehörigen Substanzen konnten nicht lokalisiert werden. Mögliche Quelle für derartige Spuren wäre die Pygidialdrüse, die ebenfalls spurführende Wirkung besitzt (Maschwitz, unveröffentlicht).

- ***L. chinensis***: Obwohl sich diese Art von Macrotermiten ernährt, ist ihre Futterkommunikation mit *L. diminuta* vergleichbar (Maschwitz und Hänel 1984). Einzelne foragierende Scouts legen Orientierungsspuren mit der Giftdrüse. Nach dem Auffinden von Beute wird mit der Pygidialdrüse rekrutiert (Maschwitz und Schönege 1977). Giftspuren bleiben ca. 180 Minuten aktiv und Pygidialsekretspuren 30 Minuten (Maschwitz und Schönege 1983). Des Weiteren enthält die Giftdrüse zwei Komponenten, eine sehr kurzfristig und eine langfristig wirksame. Die Autoren vermuteten eine Bedeutung bei der Unterscheidung verschieden alter Spuren. Nach den Erkenntnissen an *L. diminuta* könnte die Komponente auch bei dieser Art ein Signal zum kollektiven Angriff setzen. Dies wäre insbesondere für eine effektive Jagd auf Macrotermiten sinnvoll.
- ***L. peuqueti***: Diese vorwiegend auf Asseln spezialisierte Art jagt meist solitär, ist aber auch zu einer Scout induzierten Gruppenjagd befähigt (Maschwitz und Steghaus Kovac 1991, Steghaus-Kovac 1994). Janssen et al. (1997) wiesen eine Vielzahl von aktiven Spurpheromonen in der Giftblase nach. Die Pygidialdrüse wurde nicht untersucht.
- ***L. nitida***: Diese Art führt kleine Raubzüge (30-100 Tiere) ohne Führtier und ohne vorhergehende Rekrutierung aus und ist somit ökologisch mit *L. sp. 3* vergleichbar (Duncan 1992). Dabei erbeuten die Tiere ein weites Spektrum an Arthropoden aus der Laubstreu. Fletcher (1971) entdeckte u.a. bei dieser Art die erste Spurpheromondrüse (Giftdrüse) innerhalb der Gattung *Leptogenys*. Duncan und Crewe (1994) konnten dies experimentell bestätigen und der Pygidialdrüse ebenfalls eine Spurwirkung zuweisen. Sie löste einen Nestauslauf aus und die Spurfolge auf Pygidialdrüsensekret war exakter als auf Giftdrüsensekret. Die Attraktion der Giftspuren war kurzfristig (keine exakte Angabe).
- ***L. attenuata***: Zu dieser Art liegen nur wenige Informationen vor (Fletcher 1971). Die Tiere ernähren sich bevorzugt von Isopoden und terrestrischen Amphipoden. In seltenen Fällen werden auch Asseln oder Spinnen attackiert. In der Jagdstrategie gleicht sie *L. diminuta* und die Giftdrüse enthält spuraktive Komponenten. Untersuchungen zur Pygidialdrüse existieren nicht.

## 4.6 Interspezifische Pheromonwirkungen in der Gattung *Leptogenys*

Bei der Beurteilung interspezifischer Experimente mit Pheromonspuren muß eine Vielzahl von Faktoren, wie sie in Abschnitt 4.3 diskutiert wurden, berücksichtigt werden. Unter den geschilderten Einschränkungen können solche Versuche Aussagen darüber zulassen, ob dieselben Pheromonkomponenten bei verschiedenen Arten vorkommen oder nicht, ohne aufwendige Analysen durchführen zu müssen. Des weiteren sind vorsichtige Spekulationen über etwaige Verwandtschaftsverhältnisse möglich, unter der Annahme, daß sich die chemische Zusammensetzung von Drüseninhalten um so mehr ähnelt, je taxonomisch näher sich die entsprechenden Arten stehen (Blum et al. 1990).

Werden mehrere *Leptogenys*-Arten miteinander verglichen, so zeigt sich kein grundsätzlich einheitliches Bild (Abschnitt 3.6). Bezüglich bestimmter Drüsen sind die Spuren einiger Arten uneingeschränkt austauschbar, andere wirken nur bedingt und wieder andere entfalten keine Wirkung. Zudem bedeutet die positive Reaktion einer Art nicht, daß die Spenderart in gleicher Weise auch auf die Pheromonspuren der Testart reagiert. Dies war z.B. bei *L. diminuta* und *L. sp. 3* der Fall. Ein vergleichbar vielschichtiges Bild präsentierte sich auch bei interspezifischen Spurversuchen mit Ecitoninen (Torgerson und Akre 1970a).

Bei manchen Arten waren Pheromonspuren interspezifisch ohne Einschränkungen wirksam. So konnte sowohl Pygidial- als auch Giftdrüsensekret besonders bei *L. distinguenda* und *L. mutabilis*, aber wahrscheinlich auch bei *L. myops* und *L. sp. 2* (es waren nicht alle Tests möglich) ohne Einschränkungen wechselseitig eingesetzt werden. Diese Arten gehören der *Processionalis*-Gruppe an und stehen sich damit phylogenetisch besonders nahe. Etwas anderes Verhalten zeigte *L. borneensis* bei Pygidialdrüsensekret, doch dies konsequent bei allen getesteten Spenderarten. Giftdrüsensekret wirkte wie in der *Processionalis*-Gruppe, bei Tests mit 4-Methyl-3-heptanon zeigte sich jedoch, daß Unterschiede in den aktiven Komponenten existieren müssen (Abschnitt 3.3.3.1). Dennoch scheint die Komposition der Drüsenkomponenten in der Summe so ähnlich zu sein, daß die Gesamtwirkung übereinstimmt. Die Arten *L. diminuta* und *L. sp. 3* fielen bei den interspezifischen Spurversuchen am stärksten aus der Reihe. Giftdrüsensekrete der *Processionalis*-Gruppe lösten bei *L. diminuta* schwache Erregung aus und wurden von *L. sp. 3* zumindest wahrgenommen, ohne jedoch eine besondere Wirkung auszulösen. Pygidialdrüsensekrete aus der *Processionalis*-Gruppe wirkten bei diesen beiden Arten nicht. Zwischen *L. diminuta* und *L. sp. 3* war jedoch bessere Übereinstimmung gegeben. So führte die Pygidialdrüse hier zu einem Auslauf aus dem Nest und/oder bewirkte gute Spurfolge. Interessanterweise lösten Pygidialsekrete von *L. diminuta* und *L. sp. 3* auch Spurfolge bei *L. borneensis* aus, womit diese zwischen der *Diminuta*- und der *Processionalis*-Gruppe steht.

Somit ergibt sich aus den vorgelegten Befunden ein Gesamtbild der chemischen Kommunikation, bei dem auf der einen Seite die vier Arten der *Processionalis*-Gruppe stehen und auf der anderen zwei Arten aus der *Diminuta*-Gruppe. Dazwischen wäre *L. borneensis* anzusiedeln. Es sei angemerkt, daß diese Befunde sehr genau mit den morphologischen Eigenschaften der Arten übereinstimmen.

## 4.7 Pheromonsysteme verschiedener Gruppenjäger

Um ein umfassendes Bild von der chemischen Kommunikation und der damit verbundenen Koordination von kollektivem Verhalten bei Treiberameisen zu erhalten, werden Daten über weitere Pheromonsysteme anderer Taxa hinzugezogen. Dabei werden Arten berücksichtigt, die aufgrund ihrer Ökologie einen sinnvollen Vergleich mit den untersuchten Arten ermöglichen. Da das verfügbare Material bezüglich der chemischen Kommunikation der „klassischen“ Treiberameisen äußerst begrenzt ist, werden auch Ameisenarten aus anderen Unterfamilien mit vergleichbarer Jagdweise berücksichtigt.

- **Ecitoninae:** Über aktive Spursubstanzen, die aus dem Rectum stammen sollten, wurde erstmalig bei *Neivamyrmex nigrescens* und *N. opacithorax* (Watkins 1964) sowie bei *Eciton hamatum* (Blum und Portocarrero 1964) berichtet. Dies konnten Hölldobler und Engel (1978) nicht bestätigen. In ihren „Pilotversuchen“ bevorzugte *E. hamatum* Pygidial- gegenüber Rectalspuren. Schließlich wurde von Billen (1992)<sup>26</sup> mit einem Drüsenepithel am siebten Sternit, welches starke Spurfolge bei *E. burchelli* bewirkte, eine dritte Pheromonquelle ins Spiel gebracht. Bei umfassenden Spuralterungsversuchen von Torgerson und Akre (1970) mit natürlichen Raubzug- und Umzugsspuren bei acht verschiedenen Ecitoninen lag die durchschnittliche Wirkdauer immer im Bereich von Tagen (1,5 Tage bei Raubzugspuren von *E. dulcius* bis 9,5 Tage bei Umzugsspuren von *E. vagans*). Beobachtungen von Rettenmeyer (1963b), daß Ecitoninen ihre Spuren noch nach Wochen wiedererkennen können, wurden experimentell nicht bestätigt. Es fällt auf, wie unvollständig und widersprüchlich die spärlichen Berichte zu den Spurpheromonen dieser klassischen Treiberameisen sind. Keine einzige Art wurde umfassend und lückenlos auf ihre chemische Kommunikation hin untersucht. Dies verwundert um so mehr, da das Interesse am Verhalten dieser Ameisen offensichtlich groß ist. Es wird in zahlreichen Veröffentlichungen und sogar in umfangreichen Büchern beschrieben.
- **Aenictinae:** Der Kenntnisstand zur Pheromonkommunikation ist in dieser Unterfamilie keinesfalls besser als bei den Ecitoninae. Ein Hinweis auf Spurpheromone stammt von Oldham et al. (1994a). Die Autoren fanden in den Postpygidialdrüsen von *Aenictus* sp. (nahe *laeviceps*) zwei wirksame Komponenten, eine spurführende Substanz in großer Menge (Methylantranilat), deren Wirkung in Kombination mit einer zweiten (Methylnicotinat) um ein Vielfaches verstärkt wurde. Dieselbe Substanz wirkte aber bei *A. rotundatus* nicht (Oldham et al. 1994b). In dieser chemotaxonomischen Untersuchung werden zwar keine Spurversuche beschrieben, aber in einem Nebensatz wird erwähnt, daß bei *A. rotundatus* die Giftblase und eine Sternaldrüse Spurfolge auslösten. Ein ebenso spärlicher Hinweis auf diesen Sachverhalt findet sich bei Billen und Gobin (1996).
- **Dorylinae:** Zu Treiberameisen aus dieser Unterfamilie liegen äußerst wenige Informationen über Spurpheromone vor. *D. molestus* folgte Spuren aus Giftdrüsensekret, die bis zu 45 min lang ihre Wirkung behielten (Billen und Gobin 1996). Getestet wurden Recta, Sternal-

<sup>26</sup> Es wird nur über Dufour-, Giftdrüse und das siebte Sternit berichtet. Ob andere Drüsen getestet wurden, bleibt unklar. Zudem wurde nur mit einem unpolaren Lösungsmittel (Hexan) gearbeitet.

Postpygidial-, Dufour- und Giftdrüsen sowie die Hinterbeine, aber keine Pygidialdrüsen. Bei *D. molestus* und *D. nigricans* wurden Dufourdrüsen chemisch analysiert und chemotaxonomisch diskutiert (Bagnères et al. 1991). Spurversuche wurden nicht durchgeführt.

- ***Pheidologeton diversus***: Diese Myrmicine zeigt in ihrer Jagdtechnik echtes Treiberameisenverhalten (Moffett 1984). Neben einem Orientierungspheromon, welches der Dufourdrüse entstammt, existiert eine Rekrutierungs- und eine Orientierungskomponente in der Giftblase (Moffett 1987b zitiert in Hölldobler und Wilson 1990).

Die obigen Ausführungen zeigen, daß über die chemische Kommunikation von Ameisen mit echtem Treiberameisenverhalten immer noch wenig bekannt ist. Dies gilt nicht nur für die Chemie der Drüseninhaltsstoffe, sondern besonders auch für ihre Bedeutung bei der Steuerung des Verhaltens. Überraschenderweise ist das Wissen bezüglich derjenigen Arten, die nicht zu den „klassischen“ Treiberameisen gehören, in dieser Beziehung weitaus umfangreicher. In der Gattung *Leptogenys* kann man, auch wenn die Untersuchungen bei einigen Arten noch lückenhaft sind, davon ausgehen, daß sowohl die Pygidialdrüse als auch die Giftdrüse durchweg Spursubstanzen enthalten. Unabhängig davon, ob pro Drüse nur eine einzige Komponente (*L. diminuta*) oder eine Vielzahl von Substanzen (*L. peuqueti*) Wirkungen entfalten, scheint bei allen Arten mindestens ein Zwei-Pheromon-System realisiert zu sein. Die Eigenschaften der verschiedenen Wirkkomponenten können dabei höchst unterschiedlich sein. Auch die Myrmicine *P. diversus* benutzt zwei Pheromondrüsen zur Spurkommunikation. Wie bei *L. distinguenda* produziert die Giftdrüse zwei unterschiedlich wirksame Komponenten. Ob Vertreter der Unterfamilie Ecitoninae ebenfalls mehr als ein Spurpheromon pro Art besitzen, kann aufgrund mangelnder Daten nicht festgestellt werden. Dennoch ist dies nicht unwahrscheinlich, da immerhin drei verschiedene Pheromonquellen in Frage kämen. Um dies zu klären, sind genauere Untersuchungen nötig. Bei *Aenictus* sp. wurden zwar zwei Pheromonkomponenten gefunden, doch ist dies nicht mit einem System bestehend aus zwei distinkten Signalen vergleichbar, da die Komponenten einer Drüse nicht unabhängig voneinander eingesetzt werden können (Abschnitt 4.8). Mit dem Hinweis auf wirksame Komponenten in der Giftdrüse bei *A. rotundatus* kommt eine zweite Pheromonquelle in Frage. Es bleibt festzuhalten, daß in den Fällen, in denen umfangreiche Untersuchungen vorliegen, mindestens zwei Pheromonkomponenten in meist zwei separaten Drüsen bei gruppenjagenden Arten lokalisiert wurden. Bei den unvollständig untersuchten Arten gibt es zumindest Hinweise darauf, daß dies ebenso der Fall sein könnte.

## 4.8 Diskussion des Rekrutierungsmodells

Das im Rahmen dieser Arbeit entwickelte Modell bietet die Möglichkeit, Rekrutierungsverläufe wahlweise mit einem einzigen oder mit zwei distinkten Spurpheromonen zu simulieren. Dabei werden Lauffrequenzen auf einer Stammspur und einer davon abzweigenden Rekrutierungsspur verglichen. Das zentrale Thema des Modells ist damit zum einen die Effizienz von Rekrutierungen (In welcher Zeit sind wie viele Ameisen an der Beute?) und zum anderen die Flexibilität von Spuren (Wie lange dauert es, bis sich eine Abzweigung gegen die Stammspur durchgesetzt hat?). In Abschnitt 4.9 werden vier verschiedene Modelle diskutiert, die ebenfalls Aussagen über Effizienz und Dynamik von Spursystemen machen. Im Gegensatz zu diesen ist das folgende Modell das einzige, welches eine Kommunikation mit zwei Pheromonen zuläßt.

Durch geeignete Wahl der Parameter war es möglich, mit dem Modellansatz Rekrutierungsverläufe zu simulieren, die den experimentellen Ergebnissen äußerst nahe kommen. Ein Teil der Einstellungen wurde aus vorherigen Beobachtungen und Ergebnissen zu *L. distinguenda* abgeleitet. So wurden die Diffusionsfaktoren derart gewählt, daß die Alterung der Spuren der Realität nahe kommt [Pheromon 1 (= Pygidialdrüsensekret) ca. 15 min, Pheromon 2 (= Giftdrüsensekret) ca. 1,5 min (vgl. Abschnitt 3.8.8)]. Nachdem die Grundeinstellungen an die experimentellen Befunde zu *L. distinguenda* angepaßt worden waren, wurden andere Parameter variiert und die damit einhergehenden Auswirkungen untersucht. Experimentiert wurde mit den Rekrutierungsfaktoren der verschiedenen Pheromone sowie der Beschleunigung bzw. der Motivation. Die Spurfrequenz der Stammspur, die ebenfalls frei gewählt werden konnte, wurde den jeweiligen Experimenten angepaßt, die simuliert werden sollten.

Eine schnelle Rekrutierung konnte sowohl mit einem System aus einem als auch aus zwei Pheromonen simuliert werden. Bei der Simulation mit nur einem Pheromon mußte angenommen werden, daß rekrutierende Arbeiterinnen die Abgabe des Spurpheromons um das 70-fache steigern können (Rekrutierungsfaktor 70 in Abschnitt 3.8.8). Dies ist theoretisch vorstellbar unter der Annahme, daß die abgegebene Menge unter Normalbedingungen sehr gering und die Reaktionsschwelle der Tiere dementsprechend niedrig ist. Wenn man jedoch berücksichtigt, über welche großen Distanzen rekrutiert wird, so erscheint diese Hypothese dennoch unwahrscheinlich. Es wurde geschildert, daß Rekrutierungen aus dem Raubzugschwarm bis zurück zum Nest ablaufen können (Abschnitt 3.1.2.4). Die längste Rekrutierung wurde im Labor über eine Distanz von 12 m beobachtet. Es ist aber anzunehmen, daß im Freiland weitaus größere Strecken zurückgelegt werden. Ob Einzeltiere über derart lange Strecken ein 70-faches der normalen Pheromonmengen abgeben können, erscheint fragwürdig. Ein wichtigerer Faktor als die Pheromonquantität ist aber der qualitative Unterschied einer Rekrutierungsspur. Niedrige Konzentrationen müßten ruhiges Verhalten (entsprechend einer Ruhespur) auslösen, während hohe Konzentrationen desgleichen Pheromons Erregung, Beschleunigung und Aggression (entsprechend einer Rekrutierungsspur) auslösen müßten. Obwohl es generell schwieriger erscheint, verschiedenes Verhalten mit einem Pheromon durch unterschiedliche Konzentrationen auszulösen, als mit zwei distinkten Pheromonensignalen, ist

diese Möglichkeit nicht ausgeschlossen (Abschnitt 4.3). So lösten z.B. starke Konzentrationsänderungen bei *L. borneensis* Erregung aus (Abschnitt 4.5).

Im Gegensatz zur schnellen Rekrutierung reicht es für eine langsame Rekrutierung, die Pheromonabgabe lediglich um das ca. 2,2-fache zu steigern. Diese Verhältnisse erscheinen leicht realisierbar.

Unter der Annahme eines Zwei-Pheromon-Systems (Abschnitt 3.8.8) konnten ebenfalls schnelle Rekrutierungen simuliert werden. In Übereinstimmung mit den experimentellen Befunden zur chemischen Kommunikation von *L. distinguenda* wurde dem zweiten Pheromon eine beschleunigende Wirkung zugeordnet. Der Rekrutierungsfaktor von Pheromon 2 wurde auf 70 gesetzt. In diesem Fall muß der Rekrutierungsfaktor aber nicht bedeuten, daß die tatsächliche Menge des zweiten Pheromons 70 mal größer ist als die des ersten. Vielmehr können sich zwei Pheromone in ihrer Wirkung unterscheiden, so daß der Rekrutierungsfaktor ebenso bedeuten kann, daß das zweite Pheromon 70 mal stärker als das erste wirkt. Außerdem können beide Interpretationen kombiniert werden, so daß das zweite Pheromon z.B. 10 mal stärker wirkt als das erste und 7 mal soviel davon abgegeben wird. Rechnerisch spielt es keine Rolle, welche Annahme zu Grunde liegt, aber für die biologische Interpretation ist es von großer Bedeutung. Man erkennt leicht, daß mit dem zweiten Pheromon ein Potential in der Rekrutierung steckt, welches mit einer Komponente nicht gegeben wäre. So ist es zum Beispiel möglich, die Attraktion einer Spur nicht alleine über die Pheromonkonzentration zu steuern, sondern durch zeitlich und räumlich gezielte Beimischung einer Komponente mit anderer Attraktivität. Zusätzlich ist es möglich, durch ein weiteres Pheromon spezifisches Verhalten (z.B. die Beschleunigung oder eine spezielle Motivation) auszulösen, was mit einer einzigen Komponente nicht so eindeutig zu realisieren wäre. Bei der Beschreibung des Modells wurde bereits darauf hingewiesen, daß der Einfluß der Parameter Beschleunigung und Motivation bei der Berechnung wahrscheinlich eher unterbewertet wurde (Abschnitte 3.8.6 und 3.8.7). In natura könnte dieser Einfluß weitaus größer sein. Zudem wurden die Simulationen in Abschnitt 3.8.8 ohne das Mitwirken einer Motivation durchgeführt, da eine solche nicht sicher unterstellt werden kann. Es ist aber anzunehmen, daß beiden Faktoren in der Realität eine große Bedeutung zukommt.

Trotz aller Vereinfachungen gegenüber realen Verhältnissen veranschaulicht das Rekrutierungsmodell, welches Potential in einem Rekrutierungssystem durch ein zweites Pheromon dazu gewonnen werden kann. Durch das Verändern von Parametern ist es zudem möglich, Einblicke in das Zusammenwirken der verschiedenen Komponenten zu erlangen. So zeigt das Modell, daß eine schnellere Diffusion von Pheromon 1 zu einer stärkeren Rekrutierungswirkung führte (Abschnitt 3.8.8). Dies ist der Fall, wenn eine Rekrutierungsspur sich gegen qualitativ gleichartige Spuren durchsetzen muß (Bedingung 1). Da alle Spuren gleichermaßen der Alterung unterliegen, setzt sich diejenige am schnellsten durch, die am stärksten erneuert wird, während die Konzentration der anderen schnell abnimmt. In diesem Sinne zeigt das Modell, auf welche Art und Weise die Flüchtigkeit eines Pheromons die Dynamik des Spursystems beeinflusst. Wenn allerdings eine Rekrutierungsspur nicht mit gleichartigen, sondern mit anderen Spuren konkurriert (Bedingung 2), so macht sich die Diffusion gegenteilig bemerkbar. Im Modell war dies bei Pheromon 2 der Fall. Eine langsamere

Diffusion führte in diesem Fall zu einer stärkeren Rekrutierungswirkung. Dies scheint auf den ersten Blick der plausible Effekt zu sein, doch wird in natura der andere (Bedingung 1) eine wesentlich größere Rolle spielen, da in einem ausgedehnten Raubzug permanent Beute entdeckt wird und somit ständig konkurrierende Beutespuren existieren. In den Annahmen des Modells wurden lediglich zur Vereinfachung konkurrierende Rekrutierungen mit Pheromon 2 auf der Stammspur ausgeschlossen. Pheromon 1 spiegelt somit die natürlichen Verhältnisse in dieser Fragestellung besser wider. Die im Experiment festgestellte kurze Wirkdauer der Giftspuren (vgl. Abschnitt 4.4) paßt insofern perfekt zu den Aussagen des Modells.

Es wurde bereits betont, daß zusätzlich zu der Attraktionswirkung mit einem zweiten Pheromon weitere Wirkungen eingeführt werden können. Welch starken Effekt dies bewirken kann, zeigt die Berücksichtigung der Beschleunigung durch Pheromon 2. Obwohl die Beschleunigung, wie in Abschnitt 3.8.6 beschrieben, nicht in vollem Ausmaß in dem Modell berücksichtigt wurde, sorgte der etwas schnellere Informationsfluß bei sonst gleichen Parametern bereits für eine Zunahme der Rekrutierungseffektivität um 40% (Steigung der Regressionsgeraden 0,36 im Gegensatz zu 0,22 ohne Beschleunigung; vgl. Abschnitt 3.8.8 – Einfluß der Beschleunigung). Um den gleichen Effekt durch Erhöhen des Rekrutierungsfaktors zu erreichen, mußte dieser mehr als verdoppelt werden (von 70 auf 150). Der starke Zugewinn an Effizienz durch die Beschleunigung ist durch einen schnelleren Informationsfluß zwischen den Individuen gegeben. Damit übereinstimmend hoben Bonabeau et al. (1998) die Bedeutung der Kontaktrate von Individuen einer Kolonie in Bezug auf die Rekrutierung besonders hervor.

Auch eine eventuelle Motivation, Rekrutierungsspuren, die Pheromon 2 enthalten, zu folgen, brachte einen Effektivitätsgewinn, jedoch nicht in vergleichbarem Ausmaß. Die durchschnittliche Steigung stieg in diesem Fall um 11% von 0,36 auf 0,40. Gleiches war durch eine Vergrößerung des Rekrutierungsfaktors um ca. 20% zu erreichen (von 70 auf 85). Hier ist erneut zu berücksichtigen, daß eine entsprechende Motivation auch einen wesentlich stärkeren Einfluß ausüben könnte (s.o.). Wenn die beschriebenen Zusammenhänge auch nicht ohne weiteres quantitativ in die Realität übertragbar sind, so geben sie dennoch interessante Einblicke in die Dynamik eines Spurpheromonsystems. Durch Experimentieren mit Parametern lassen sich Schlüsselmechanismen finden, die besonders starke Änderungen des gesamten Systems bewirken. Solche Mechanismen bieten bevorzugte Ansatzpunkte für einen evolutiven Wandel (Edelstein-Keshet et al. 1995).

Ein effizientes und dynamisches Rekrutierungssystem, wie es bei Treiberameisen vorliegt, wird in dem vorgestellten Modell am besten durch ein Zwei-Pheromon-System erklärt. Zwar könnte durch rasche Diffusion eines einzigen Pheromons in Verbindung mit einer erheblichen, individuellen Modulation der abgegebenen Pheromonmenge ähnliche Effekte erzielt werden<sup>27</sup>, doch wäre der Schwarmzusammenhalt bei flüchtiger Substanz nicht mehr gewährleistet (Abschnitt 4.9). Über das Ausmaß, mit dem Ameisen auf individueller Ebene die Spurkonzentration modulieren können, ist wenig bekannt (Abschnitt 4.3). Es ist fraglich, ob dies

---

<sup>27</sup> Dies steht in Einklang mit Ergebnissen von de Biseau et al. (1992), die in Abschnitt 4.9 vorgestellt werden.

in dem geforderten Rahmen überhaupt möglich ist. Die einfachere und vielseitigere Lösung ist nach obigen Ausführungen diejenige mit mehreren Signalen. Somit wird die Forderung von Chadab und Rettenmeyer (1975) und Topoff et al. (1980) nach einem distinkten Pheromon bei Treiberameisen, welches schnelle und starke Effekte ermöglicht, durch dieses Modell gestützt.

Es stellt sich die Frage, ob ein derartiges Signalsystem aus zwei Komponenten sowohl in Form einer einzigen als auch in zwei getrennten Pheromonquellen realisiert sein kann. Theoretisch kann das Schwarmverhalten von Treiberameisen mit einer Drüse, die zwei Komponenten enthält, koordiniert werden, doch treten dabei einige Schwierigkeiten auf. Es müßte sowohl eine effiziente Rekrutierung als auch eine große Flexibilität des Spursystems gewährleistet sein. Demnach müßte eine flüchtige Komponente äußerst attraktiv wirken und auf diese Weise die schnelle Rekrutierung ermöglichen, während die andere, weniger flüchtige, die Funktion des Schwarmzusammenhalts längerfristig erfüllen könnte. Frische Spuren würden zunächst stark rekrutieren und sich in Orientierungsspuren verwandeln, sobald die flüchtige Komponente abgedampft ist. Ein Problem bestünde jedoch in der Tatsache, daß bei einer Pheromonmischung stets beide Komponenten gleichzeitig appliziert werden. Die stetige Spurkommunikation auch ohne Beutereiz ist eine Eigenschaft der Treiberameisen, welche die Ausbildung von Schwarmformationen zum Zwecke der Jagd ermöglicht (Abschnitt 4.10.1.1). Es muß dem Individuum also möglich sein zu spüren, ohne eine extreme Rekrutierung auszulösen. Mit anderen Worten müssen zwei Signale (Spurkommunikation in Ruhe und Beutekommunikation) zeitlich getrennt einsetzbar sein. Dies ist bei dem Ein-Drüsen-System nur vorstellbar, wenn die kurzfristig wirkende Attraktionskomponente lediglich in hohen Konzentrationen ihre Attraktion entfaltet und in niedrigen Konzentrationen mehr oder weniger wirkungslos bleibt. Nur so kann eine frische Spur (in geringer Konzentration) ohne Schnellrekrutierung produziert werden. Ein konzentrationsbedingter Verhaltenswechsel ist nach Abschnitt 4.3 zwar möglich, doch erscheint die Variante, zwei distinkte Drüsen zu benutzen, weitaus einfacher. Zudem beinhaltet die Variante mit zwei Pheromonquellen zusätzlich die Möglichkeit, auf verschiedene Weise zu rekrutieren (schnelle bzw. langsame Rekrutierung) und dadurch das Verhalten exakter an äußere Bedingungen anpassen zu können (Abschnitt 3.1.2.7.3).

Während das Rekrutierungsmodell also ein Mehrkomponenten-Signalsystem aus mindestens zwei Spurpheromonen fordert, führen weitergehende Überlegungen dazu, daß die beiden Komponenten am günstigsten in getrennten Drüsen vorliegen. Bei *L. distinguenda* und einigen anderen *Leptogenys*-Arten ist beides der Fall (Abschnitte 4.4 und 4.5). Darüber hinaus existiert sogar zusätzlich die Variante mit zwei Komponenten in einer Drüse. Das Kommunikationspotential ist bei diesen Tieren bestens ausgeschöpft. Im folgenden Abschnitt wird die Diskussion um das theoretische Potential von Kommunikationssystemen auf weitere Modellvorstellungen ausgeweitet.

## 4.9 Vergleich verschiedener Modelle zum Schwarmverhalten von Ameisen

In der Literatur wurden Modellvorstellungen nach verschiedensten Ansätzen entwickelt, um das Verständnis des kollektiven Verhaltens von Ameisen zu erleichtern. Einige für die Fragestellung dieser Arbeit relevante Modelle werden im folgenden vergleichend diskutiert.

- 1) **(Spur versus Schwarm)** Ein Modell, in dem sich stabile Spuren aus einer diffusen Menge Pheromon applizierender Ameisen entwickeln können, wurde von Edelstein-Keshet et al. (1995) vorgestellt. Die selbstorganisierte Entstehung von kollektiven Spuren funktioniert nur unter geeigneter Wahl der Parameter. Besonders wichtig ist dabei die Attraktion des Spurpheromons bzw. die Bindung der Individuen an das Pheromon. Ist die Bindung gering, so entstehen keine konstanten Kolonnen, sondern die Tiere bleiben diffus in Form eines Schwarms. Diese Erkenntnis ist bei der Diskussion des Schwarmverhaltens in mehrfacher Hinsicht von Bedeutung (Abschnitte 4.10.1.1 und 4.11). Natürlich entwickeln sich in natura niemals Kolonnen spontan aus einer diffusen Menge von Ameisen, sondern das Umgekehrte ist der Fall. Dennoch sollten die Aussagen des Modells für die gegensätzliche Richtung die gleichen sein. (Zur Bildung von Kolonnen siehe auch Modell 6). Das hier angesprochene Modell kann keine Aussagen über eine räumliche Entwicklung von Spursystemen machen.
- 2) **Räumliche Aspekte** wurden in einem Modell von Deneubourg et al. (1989), welches speziell zur Simulation von Treiberameisenschwärmen entworfen wurde, untersucht. Es basiert auf einem einzigen Pheromon und einfachen Verhaltensregeln wie dem Legen und Folgen von Spuren. Eine Simulation erzeugt selbstorganisierende Raubzugformationen, die realen Schwärmen von Treiberameisen ähneln und zudem eine gewisse Abhängigkeit von äußeren Bedingungen (Beutevorkommen) aufweisen. Raubzüge vom Schwarmtyp entstehen, wenn Beute gleichmäßig verteilt ist, während verzweigtere Systeme (Kolonnentyp) bei geklumpt vorliegender Beute zustandekommen. Versuche von Franks et al. (1991) mit künstlicher Verteilung von Beute bestätigten den Einfluß der Nahrungsverteilung auf die Raubzugformation von *E. burchelli*. Gebündeltes Anbieten von Beute führte dazu, daß sich zusammenhängende Schwärme in Unterschwärme aufzweigten. Das Modell vermittelt eine gute Vorstellung bezüglich der Entstehung von Raubzugformationen, koordiniert durch ein Pheromon. Wenn man anstelle von Beute andere äußere Einflüsse annimmt, die das Spurverhalten der Ameisen beeinflussen, kann es die Formation von Raubzugschwärmen erklären, die bei *L. distinguenda* auch ohne Beutevorkommen entstehen (Abschnitt 3.1.6.2.2). In Bezug auf die Rückkopplung mit der Umgebung bleibt es aber verhältnismäßig statisch. So kann das Modell die spontane Reaktion der Raubzugschwärme auf die Verteilung der Beute und die extrem flexiblen Aktivitätsänderungen, welche bei Ablenkversuchen in Abschnitt 3.1.2.3 festgestellt wurden, nicht erklären.
- 3) (

- 4) **Dynamik versus Effizienz)** Bezüglich der Dynamik von Spursystemen soll zunächst ein anderes Modell betrachtet werden. Beckers et al. (1990) untersuchten die Fähigkeit von Ameisen, auf wechselnde Bedingungen umzuschalten, experimentell und entwickelten dazu ein theoretisches Fundament. Während massenrekrutierende Arten wie *Iridomyrmex humilis*, *Lasius niger* und *Pheidole pallidula* eine später angebotene, qualitativ bessere Futterquelle nicht adäquat ausschöpfen konnten, bewies *Tetramorium caespitum*, die zwischen Gruppen- und Massenrekrutierung umschalten kann, diese Fähigkeit. Die Begründung wurde in der Bindung an die Spur gesehen, die bei der Massenrekrutierung sehr groß werden kann, bei der Gruppenrekrutierung aber eine geringere Rolle spielt. Der zwangsläufige Schluß daraus ist, daß Massenrekrutierer zwar effizient bezüglich einer Ressource sind, aber dafür die Dynamik einbüßen, sich variabel auf wechselnde Bedingungen einzustellen. Dies trifft allerdings insbesondere auf Treiberameisen keineswegs zu und so erklären die Autoren deren außergewöhnliche Dynamik mit der obligaten Verwendung zusätzlicher, mechanischer Aufforderung bei der Rekrutierung. Es gibt jedoch nur einen einzigen Hinweis darauf, daß mechanische Aufforderung bei Treiberameisen überhaupt auftritt (Chadab und Rettenmeyer 1975). Bei den in dieser Arbeit untersuchten *Leptogenys*-Arten mit Treiberameisenverhalten spielten mechanische Reize bei der Beuterekrutierung keine Rolle. Andere Autoren formulierten das Problem der Flexibilität bei massenrekrutierenden Ameisen noch drastischer: „However, they (*Lasius niger*) can become prisoners of their trail system in the sense that once one trail is well-established, a new trail is unable to compete with it and develop, even if it leads to a richer source“ (Deneubourg und Goss 1989). „Ih (*Iridomyrmex humilis*) is unable to adapt to new environment and remains trapped in the first trail (the same is also true for *Lasius niger*, a species resorting to mass recruitment). This is so because mass recruitment is too efficient“ (Bonabeau 1997). Das beschriebene Phänomen scheint auf einige Ameisenarten (s.o.) tatsächlich zuzutreffen, bei Treiberameisen ist jedoch das Gegenteil der Fall. Wie das Rekrutierungsmodell in Abschnitt 4.8 zeigt, ergibt sich das Problem mangelnder Flexibilität bei hoher Effizienz mit einem zusätzlichen, flüchtigen Pheromon nicht.
- 5) **(Dynamik versus Effizienz)** Die Argumentation soll nun mit der Betrachtung einer weiteren Ameisenart fortgeführt werden. De Biseau et al. (1992) untersuchten die Futterkommunikation von *Myrmica sabuleti* auf sehr ähnliche Weise wie Beckers et al. (1990) und stellten eine gute Fähigkeit, auf neue Bedingungen zu reagieren, fest, obwohl diese Art zu den Massenrekrutierern gerechnet wird. Auch hier wurde ein mathematisches Modell, basierend auf einem einzigen Pheromon, hinzugezogen, welches aussagte, daß die Flexibilität mit zunehmender Menge abgegebenen Pheromons pro Ameise und mit zunehmendem Anteil spurender Tiere abnimmt aber mit größerer Flüchtigkeit der Substanz zunimmt. Als Begründung für die beobachtete Flexibilität bei *M. sabuleti* wurde angeführt, daß die Tiere das Pheromonsignal besonders gut modulieren können und/oder die Spursubstanz besonders schnell diffundiert. Eine (meiner Meinung nach) weitaus wichtigere Information wurde nicht berücksichtigt: Die Art benutzt multiple Signale bei der Futterkommunikation. Neben einer Spurkomponente in der Giftdrüse existiert eine kurzfristig wirksame Attraktionssubstanz in der Dufourdrüse, zusätzlich kommt mechanische

Aufforderung zum Einsatz (Cammaerts und Cammaerts 1980). Nach dem in dieser Arbeit vorgestellten Modell sind damit alle Voraussetzungen für große Flexibilität gegeben.

- 6) **(Dynamik versus Effizienz)** Eine weitere Möglichkeit, den Gegensatz zwischen Effizienz und Flexibilität zu entschärfen, wäre durch eine maximale Regulation der Kontaktraten gegeben (Bonabeau et al. 1998). Dafür gibt es aber gerade bei massenrekrutierenden Arten nach Meinung der Autoren keine plausible Möglichkeit. Demnach kommen auch Bonabeau et al. (1998) in ihrem Modell, dem nur ein Pheromon zugrunde liegt, zu dem Schluß, daß Massenrekrutierung bei großen Kolonien keine Flexibilität zuläßt. Bei *L. distinguenda* kann die Kontaktrate durch eine schnellere Fortbewegung in gewissem Umfang variiert werden (Abschnitt 4.8).
- 7) **(Spur versus Schwarm und Dynamik)** Ein äußerst theoretischer Modellansatz stammt von Rauch et al. (1995). Darin wird die Bewegung von Partikeln in einem Feld beschrieben. Auf der einen Seite beeinflusst die Feldstärke die Bewegung der Partikel, auf der anderen beeinflussen die Partikel mit ihrer Anwesenheit die Feldstärke. Nach Aussage der Autoren eignet sich das Modell u.a. zur Beschreibung von Ameisenschwärmen, wobei die Partikel als Individuen angesehen werden und die Feldstärke als Pheromonkonzentration. Auch eine Diffusion des Pheromons wird berücksichtigt. Wie in Modell 1 (s.o.) ergeben sich diffuse Schwärme, wenn die osmotropotaktische Sensitivität (Affinität zum Pheromon, Spurtreue) und/oder die Feldstärke (Pheromonkonzentration) gering sind, während sich mit zunehmender Stärke dieser Parameter vermehrt Kolonnen formen. Bei besonders großer Pheromonkonzentration und Affinität zu Pheromon bündeln sich die Individuen und bilden Cluster. Darüber hinaus werden aber noch weitere interessante Eigenschaften abgeleitet. Die Organismus-Partikel-Schwärme reagieren bei der Simulation wie ein Verstärker im Feld. Wenn geringste Feld-Inhomogenitäten vorgegeben werden, die zunächst zu schwach sind, um einen beobachtbaren Effekt zu bewirken, so können nach vielen Durchläufen durch Amplifikation bevorzugt an solchen Stellen Kolonnen entstehen („Bootstrapping“). In diesem Zusammenhang ist der Vergleich mit natürlichen Treiberameisenschwärmen interessant, in denen sich Kolonnen bevorzugt an taktilen oder olfaktorischen Leitlinien entwickeln können. Das Modell sagt weiterhin aus, daß ein gewisser „Memory-Effekt“ auftritt, der von der Halbwertszeit des Feldes (Pheromons) abhängt. Wenn zunächst stabile Kolonnen durch Variieren der Parameter in diffuse Schwärme verwandelt werden, und nach einer gewissen Zeit die Parameter wieder derart angepaßt werden, so daß erneut Kolonnen entstehen, dann ist zu beobachten, daß ein unterschiedlich großer Teil des ursprünglichen Kolonnensystems mit dem vorherigen übereinstimmt. Aufgrund der zuvor erwähnten Amplifikation ist das auch der Fall, wenn die Inhomogenitäten im Feld auf ein kaum feststellbares Minimum geschrumpft sind. Auf Ameisenschwärme übertragen bedeutet dieser Memory-Effekt eine geringe Dynamik, da alte und schwache, nicht mehr aktuelle Spuren wieder aufgefrischt werden und damit in Konkurrenz zu aktuelleren Spuren stehen. Mit kürzerer Halbwertszeit des Pheromons wird der Memory-Effekt schwächer. So zeigt auch dieses Modell, daß flüchtige Pheromone eine größere Flexibilität erlauben.

Aus den diskutierten Modellen können wichtige Erkenntnisse gewonnen werden, die für das Schwarmverhalten von (Treiber-) Ameisen eine Rolle spielen könnten. In Modell 1 und 6 wird

das Zustandekommen von Schwärmen bzw. Kolonnen behandelt. In beiden Modellen wirken u.a. jeweils zwei Faktoren in entgegengesetzter Weise. Zum einen existiert eine Komponente, welche die Ameisen an Pheromonspuren bindet, zum anderen besteht aber auch eine Tendenz, Spuren zu verlassen. Je nachdem, wie das Gleichgewicht zwischen diesen Faktoren ausfällt, können Schwärme, Kolonnen oder Klumpen entstehen. Die zugrundeliegende Erkenntnis wird als Basis bei der Modellierung der Schwarmkoordination von *L. distinguenda* aufgegriffen (Abschnitt 4.10.1.1).

Eine andere Erkenntnis kann aus den Modellen 3, 4, 5 und 6 gewonnen werden. In allen Modellen geht (bei massenrekrutierenden Arten) mit stärkerer Bindung an das Spurpheromon ein Verlust an Flexibilität einher. Eine starke Wirkung des Pheromons ist aber auf der anderen Seite Voraussetzung für eine effiziente Rekrutierung. Einige Effekte können zwar die Dynamik verbessern, doch ziehen diese wiederum Auswirkungen nach sich, die für die Ameisen und deren Schwarmverhalten nachteilig sind. So wirkt sich eine große Flüchtigkeit des Pheromons (Modell 4) negativ auf den Schwarmzusammenhalt aus. Der Zusammenhalt des Schwarms und die Anbindung an die gesamte Kolonie ist aber gerade bei den Jagdformationen der Treiberameisen von großer Bedeutung (Abschnitt 4.10.1.1). Eine individuelle Modulation der Spursubstanz (Modell 4) müßte erhebliche Ausmaße annehmen, um nennenswerte Effekte zu liefern (Abschnitt 4.8). Dadurch wäre dann zwar eine effiziente Rekrutierung gewährleistet, aber das Problem, schnell auf neue Bedingungen umzuschalten (Dynamik), nicht gelöst. Im Gegenteil, je stärker rekrutiert würde, desto statischer wären die Spuren (Modell 4). Eine individuelle Modulation bei der Abgabe eines Spurpheromons kann für langsame Rekrutierungen bzw. langsam rekrutierende Arten wie *Lasius niger* (Beckers et al. 1993) ausreichend sein, das Rekrutierungsverhalten von Treiberameisen wird dadurch aber nicht ausreichend erklärt. Eine Modulation der Kontaktraten (Modell 5) könnte in einem Schwarm den Informationsfluß nennenswert beeinflussen, in einer Kolonne ist dies aber nur sehr viel eingeschränkter möglich. So verstärkt die Beschleunigung rekrutierender und rekrutierter Ameisen bei *L. distinguenda* zwar die Effizienz der Rekrutierung, aber der Effekt alleine wäre nicht ausreichend, um das beobachtete Ausmaß zu erreichen (Abschnitt 4.8). Mit der mechanischen Aufforderung (Modell 3) kommt ein zusätzliches Signal hinzu, welches aber im Vergleich zur chemischen Massenrekrutierung äußerst zeitaufwendig ist. Es verliert bei zunehmender Anzahl von Ameisen an Effizienz und kann insofern bei der Rekrutierung von Treiberameisen nur unterstützende Funktion einnehmen. Gerade bei Treiberameisen beobachtet man eine außergewöhnliche Dynamik in der räumlichen Entwicklung der Raubzugformationen. Dies läßt sich durch Modelle, die auf nur einem Pheromon beruhen, nicht zufriedenstellend erklären. Benutzt man allerdings ein System aus zwei Pheromonen, so läßt sich der scheinbare Widerspruch „Effizienz versus Flexibilität“ auf elegante Weise aus der Welt schaffen (Abschnitt 4.8). In der Gattung *Leptogenys* sind stets zwei Pheromondrüsen aktiv, so daß das Zwei-Pheromon-Modell auf diese Ameisen zutreffen dürfte (Abschnitte 4.4 und 4.5). Obwohl die verfügbaren Daten zu anderen Treiberameisen sehr begrenzt sind, deutet alles darauf hin, daß auch dort potentiell mehrere Pheromonquellen zur Verfügung stehen (Abschnitt 4.7). Zusätzlich gibt es andere Ameisenarten, deren Furagierverhalten vergleichbar dynamisch ist und bei denen ebenfalls ein Kommunikationssystem aus (mindestens) zwei Pheromonen

existiert, z.B. *Myrmica sabuleti* (s.o.) oder *Megaponera foetens*<sup>28</sup> (Longhurst et al. 1979). Daher sollte konsequenterweise ein Signalsystem aus mindestens zwei Komponenten als minimale Voraussetzung bei Treiberameisen im allgemeinen und evtl. sogar bei allen Ameisenarten mit vergleichbar dynamischen Spursystemen angenommen werden.

In diesem Sinne stützt auch der Vergleich anderer Modelle die Schlußthese aus Abschnitt 4.8: Für Spursysteme mit großer Dynamik ist eine Kommunikation, die mindestens zwei distinkte Signale einschließt, die beste Voraussetzung.

---

<sup>28</sup> Interessanterweise berichten (Longhurst und Howse 1979) von einer Gruppenrekrutierung durch Scouts, während (Lévieux 1966) echte Gruppenjagd ohne Führtiere beschreiben. Anscheinend beherrscht *Megaponera foetens* beide Jagdtechniken.

## 4.10 Koordination des Schwarmverhaltens bei *Leptogenys distinguenda*

Die in Abschnitt 4.4 zusammengefaßten Erkenntnisse über die Pheromonquellen und deren Wirkungen bei *L. distinguenda* sollen nun unter Berücksichtigung des Verhaltens zu einem Gesamtkontext zusammengefügt werden, indem ein Kommunikationssystem konstruiert wird, welches mit allen ethoökologischen Befunden in Einklang steht. Die allgemeinen Überlegungen zur chemischen Kommunikation von Ameisen (Abschnitte 4.2 und 4.3) sowie die theoretische Analyse von Spursystemen (Abschnitte 4.8 und 4.9) sollen dabei ebenfalls berücksichtigt werden.

### 4.10.1 Koordination von Raubzügen

#### 4.10.1.1 Einleitung und Aufrechterhaltung von Raubzügen

Raubzugschwärme entstehen ausgehend vom Nest zu Beginn der Aktivitätsphase, wenn Arbeiterinnen aus dem räumlich begrenzten Biwak herausströmen. Dabei spielt zunächst die Raumrekrutierung eine Rolle, solange keine anderen Reize zur Verfügung stehen. Dies ließ sich gut an Laborkolonien beobachten, die tagsüber keine Aktivität zeigten, aber nach Einbruch der Dämmerung auf bereitgestellte Furagierflächen rekrutierten (Abschnitte 3.1.2.6.1 und 3.1.2.7.2). Eine Raumrekrutierung erfolgt, wenn ein Individuum von der Erkundung neuen Terrains unter Abgabe von Spurpheromon zurückkehrt, wodurch die Wahrscheinlichkeit steigt, daß weitere Ameisen folgen. Der Vorstoß auf nicht markierte Flächen erfolgt ständig aufs Neue von verschiedenen Arbeiterinnen. Die Stärke der Raumrekrutierung kann dabei, wie in Abschnitt 4.3 beschrieben, zunächst auf individueller Ebene variiert werden. In bezug auf die räumliche Entwicklung wären im Prinzip alle Richtungen gleichberechtigt, wenn die umgebenden Reize einheitlich wären. Dies ist in einer natürlichen Umgebung aber nicht der Fall. Wie in S-Spur-Versuchen deutlich wurde (Abschnitt 3.1.5.3.1), nutzen Tiere, die auf unbespurtes Terrain vorstoßen, alle zur Verfügung stehenden Orientierungshilfen taktiler oder olfaktorischer Natur. Topoff und Lawson (1979) zeigten bei *Neivamyrmex nigrescens*, daß bei Abwesenheit von Pheromonspuren (so auch an der Grenze des Spursystems) zunehmend auch mechanische Reize als Orientierungshilfe benutzt werden. Zusätzlich können bei der Orientierung von Treiberameisen alle Gerüche eine Rolle spielen, die keine abstoßende Wirkung besitzen (Torgerson und Akre 1970b). Aufgrund dieser Eigenschaft müssen in einer inhomogenen Umgebung bereits Richtungspräferenzen entstehen. Dabei tritt eine Amplifikation auf, wie sie von Modell 6 in Abschnitt 4.9 beschrieben wird. Wenn in der Umgebung bestimmte Bereiche gegenüber anderen qualitativ oder quantitativ weniger attraktive Reize bieten, werden weniger Ameisen dorthin strömen. Beim Betreten neuen Terrains wird ständig Spurpheromon auf den Untergrund appliziert, was in vielerlei Hinsicht für die Koordination eines Raubzugs von Bedeutung ist. So hinterließen erkundende Arbeiterinnen Kratzspuren von Borsten auf dünn berußten Glasplatten (Abschnitt 2.5.2.1). Damit ist der Raum für nachfolgende Ameisen markiert. Außerdem nutzen die über die Schwarmgrenze hinaus vorstoßenden Arbeiterinnen diese Markierungen beim Zurückkehren zum Schwarm. Der Hinweg wird in seinem Verlauf

immer exakt zurückverfolgt. Das zugehörige Pheromon entstammt bei *L. distinguenda* der Pygidialdrüse, welches, wie in Abschnitt 4.1 beschrieben, als einziges die Kriterien eines Orientierungspheromons exakt erfüllt. Die zunächst nur durch eine Pheromondrüse koordinierte Raubzugformation läßt sich auf verschiedene Weise theoretisch modellieren (Abschnitt 4.9). An der Basis des sich entwickelnden Raubzugschwarms ist aufgrund zahlreicher Ausläufe aus dem Nest die Pheromonkonzentration besonders hoch. Hier etabliert sich eine sehr stark belaufene Straße mit festem Verlauf (Modell 1 in Abschnitt 4.9). In der Peripherie des Schwarms nimmt die Ameisendichte und damit die Pheromonkonzentration immer mehr ab. Damit ist die Basis für einen Raubzug bestehend aus Raubzugstraße und Raubzugschwarm geschaffen. Wie zahlreiche Spurversuche zeigten (Abschnitte 3.1.4.2, 3.1.4.3 und 3.1.4.4), werden die Ameisen von Pygidialdrüsensekret auf Spuren geführt, wenn diese eine ausreichende Konzentration besitzen. Wie in Abschnitt 3.1.4.4 beschrieben, ist die Spurfolge proportional zur Spurkonzentration. Auf stark konzentrierten Spuren ist die Tendenz zum Verlassen der Spur demnach gering, so daß aus dem Nest auslaufende Arbeiterinnen auf einer Straße bis zum Raubzugschwarm geführt werden. Dort verästelt sich die Hauptspur in viele schwächere Einzelspuren (Abschnitt 3.1.1, Abb. 6), die von ausschwärmenden Arbeiterinnen gelegt wurden. Je weiter sich die untergeordneten Spuren verzweigen, desto weniger Arbeiterinnen sind zuvor darauf gelaufen und desto geringer ist ihre Konzentration, bis die Ameisen schließlich keinen Spuren mehr folgen und sich flächig verteilen. Nach diesem Prinzip läßt sich die Formation eines Schwarms am Ende der Raubzugstraße erklären, doch muß eine dem entgegen gerichtete Tendenz zum Zusammenhalt des Schwarms existieren, damit sich dieser nicht völlig zerstreut. Die Erklärung ist in der Affinität der Arbeiterinnen zum Spursystem zu suchen. Der Schwarmzusammenhalt ist durch die konzentrationsabhängige Attraktion des Pygidialdrüsensekrets gewährleistet. In Abschnitt 3.1.1 wurde beschrieben, daß sich Arbeiterinnen niemals weit von der Masse entfernen. Vorstoßende Arbeiterinnen oder Gruppen von Arbeiterinnen kehren nach kurzer Zeit auf den von ihnen gelegten Spuren zum Schwarm zurück, so daß die Anbindung an die Masse stets gewährleistet ist. Zurückkehrende Arbeiterinnen können nun durch Modulieren der abgegebenen Pheromonmenge mehr oder weniger starken Einfluß auf das Nachrücken weiterer Arbeiterinnen nehmen (Raumrekrutierung). Die Fronten in den verschiedenen Richtungen stehen bei einem Raubzugschwarm in Konkurrenz zueinander, ob der Vormarsch dort weiter ausgebaut wird oder nicht. Auf diese Weise werden Gebiete, die für einen Raubzug geeigneter sind, bevorzugt gegenüber weniger geeigneten. Im Freiland wurde niemals ein Raubzug beobachtet, der eine asphaltierte Straße überquerte. Dieses Phänomen erklärt sich unter anderem aus dem oben beschriebenen Verhalten. Da eine Straße weder irgendeine Deckung, noch die Geruchsvielfalt einer Laubstreu bietet, werden vorstoßende Arbeiterinnen wenig oder gar nicht rekrutieren, so daß andere Richtungen im Schwarm bevorzugt werden. Das Voranschreiten der Schwarmfront hängt folglich davon ab, ob die vordersten Kundschafterinnen, die ständig wechseln, genügend Ameisen nachziehen. Ist dies nicht der Fall, so werden diese ihrerseits bald die Anbindung an die Masse suchen und zurückkehren. So werden aus Bereichen, die wenig Attraktion bieten, Arbeiterinnen abgezogen und zu attraktiven Bereichen hingeführt, einzig und alleine durch Modulieren der Konzentrationen eines einzigen Pheromons.

Unter den Individuen im Schwarm besteht zum einen die Tendenz, konzentrationsabhängig auf ein bestimmtes Spurpheromon (Pygidialdrüsensekret) zu laufen (Koloniezusammenhalt), zum anderen aber auch die Motivation, auszuschwärmen, um zu jagen (sich zu zerstreuen). Diese beiden Tendenzen bilden ein Gleichgewicht, welches das Ausmaß eines Raubzugs beeinflusst. So zeigten die Modelle 1 und 6 in Abschnitt 4.9, daß je nach Einstellung der entsprechenden Parameter flächige Schwärme (Ausdehnung) oder Kolonnen (Zusammenziehen, Bündelung) entstehen konnten. In Überfütterungsexperimenten wurde den Tieren die Motivation zur Nahrungssuche genommen, mit anderen Worten die Lage des Gleichgewichts verschoben. In der Folge dominierte der Zusammenhalt der Kolonie, so daß keine Raubzüge zustandekamen. Das Gleichgewicht manifestiert sich somit in der Dichte der Arbeiterinnen (Modell 6, Abschnitt 4.9). Überwiegt die Komponente des Zusammenhalts, so ist die Dichte groß und Schwarmaktivität (= Ausbreitung) findet in geringerem Maße statt. Ist jedoch der Drang zum Jagen groß, so schwärmen die Tiere zunehmend aus, werden dabei aber von der Zusammenhaltskomponente stets im Schwarm gehalten, und zwar in einer vom Koloniezustand abhängigen, durchschnittlichen Dichte. Innerhalb des Schwarms unterliegt diese Dichte ständigen Fluktuationen. In Bereichen, an denen die Dichte deutlich unterschritten wird, suchen die Ameisen Anbindung an die Masse. In der Folge löst sich der Schwarm an solchen Bereichen auf und kehrt zum Hauptteil zurück. Wo die Dichte groß ist, tendieren Arbeiterinnen zum weiteren Vorstoß, wodurch die Raubzugaktivitäten aufrechterhalten werden.

In diesem Sinne gilt das beschriebene Gleichgewicht für jede einzelne Ameise, die ständig neu entscheidet, ob sie vorstößt oder ob sie Anbindung an die Masse sucht. Mögliche Faktoren, die diese Entscheidungen beeinflussen, sind die Kontaktrate mit Nestgenossinnen, die örtliche Konzentration des Spurpheromons sowie die Motivation zu jagen oder der direkte Beutereiz. Jede Arbeiterin kann eine andere Motivation besitzen und das Gleichgewicht kann unterschiedlich ausgeprägt sein. Mit einer unterschiedlich gelagerten Motivation unter den Individuen bietet sich darüber hinaus eine Möglichkeit an, die Arbeitsteilung innerhalb der Kolonie zu erklären (Abschnitt 4.1.2). Es wurde beobachtet, daß Arbeiterinnen an der Schwarmfront besonders aggressiv sind und sich am weitesten von der Masse entfernen. Bei mechanischen Reizen oder bei Beutekontakt wird dies sogar noch verstärkt (Abschnitt 3.1.1 und 3.1.2.4). Das geschilderte Verhalten deutet darauf hin, daß die vordersten Ameisen die stärkste Motivation zu jagen besitzen und damit den Schwarm vorantreiben. Allem Anschein nach beeinflußt der direkte Beutereiz das Verhalten jagender Tiere außerordentlich stark und dominiert den Koloniezusammenhalt bei weitem. Bei einer Konfrontation mit Beutetieren steht es im Vordergrund, die Beute zu erlegen und dann erst zu versuchen, zum Schwarm zurückzukehren<sup>29</sup>. Dies gilt natürlich nur bei entsprechender Motivation der Tiere.

Bei den Beobachtungen wurde festgestellt, daß Raubzüge zu sehr unterschiedlichen Zeitpunkten abgebrochen werden können, weshalb die zurückgelegten Distanzen erheblich schwanken [5-73,5 m (!), siehe Abschnitt 3.1.1]. Niemals wurden Anzeichen für ein Signal,

---

<sup>29</sup> An Beute festgebissene Arbeiterinnen ließen sich experimentell weit vom Schwarm verschleppen. Auf diese Weise wurden natürliche Rekrutierungsspuren erstellt (Abschnitt 2.5.2.3).

welches den Rückzug<sup>30</sup> einleitet, beobachtet. Ein Raubzug könnte zum Ende kommen, wenn das Gleichgewicht zwischen Ausschwärmen und Koloniezusammenhalt zugunsten des letzteren ausfällt. Dies könnte zum einen der Fall sein, wenn nicht genügend Reize zum weiteren Vorstoß bestehen, aus diesem Grunde wenig rekrutiert wird und in der Folge nicht genügend Ameisen nachrücken (zum Einfluß des Beutereizes siehe Abschnitt 4.10.1.2). In diesem Fall würde die Ameisendichte im Schwarm (und damit auch die Pheromonkonzentration) derart abnehmen, daß die verbleibenden Tiere ebenfalls zurückkehren (Koloniezusammenhalt). Dies würde den Abbruch von (kürzeren) Raubzügen erklären. Zum anderen könnte aber auch die Strecke bis zur Schwarmfront so lang werden, daß aus diesem Grunde der Nachschub an Ameisen abnimmt. Auf einer langen Strecke kehren mehr Arbeiterinnen zum Nest um, eine größere Anzahl befindet sich ständig auf der Raubzugstraße und die Kommunikation zum Nachziehen von Arbeiterinnen wird zunehmend verlangsamt. Genau wie im ersten Fall sinkt die Dichte im Schwarm auf einen Wert ab, der einen Rückzug einleitet. Dies kann auch dann der Fall sein, wenn an der Front noch Reize zum weiteren Vorstoßen bestehen, was den Abbruch langer Raubzüge trotz Beutevorkommen erklärt. Im Freiland wurde ein entstehender Raubzugschwarm experimentell vom Rest der Kolonie getrennt. Es konnte somit kein weiterer Nachschub an Arbeiterinnen erfolgen. Der Schwarm bewegte sich nur wenig vorwärts und löste sich dann in Kolonnen auf. Eine Erklärung wäre wiederum die Abnahme in der Dichte, die dann zum Überwiegen der Zusammenhaltskomponente führte, was sich darin äußerte, daß die Tiere verstärkt auf Spuren liefen. Somit ist der Abbruch eines Raubzugs vermutlich ein Prozeß, der mit negativer Verstärkung abläuft. Ist der Rückzug einmal eingeleitet, nimmt die Dichte der Ameisen und die Konzentration des Pheromons rapide ab. Dies erklärt den verhältnismäßig synchronen, kollektiven Rückzug, wie er in natura beobachtet wird.

Schließlich gibt es einen Notabbruch von Raubzügen, der mit einem chemischen Signal, dem Sekret der Mandibeldrüse, eingeleitet wird (Abschnitt 3.1.4.3.6). Dieses Alarmverhalten wurde im Freiland bei der Begegnung zweier gleichartiger Kolonien beobachtet (Abschnitt 3.1.2.3). Das gleiche Verhalten konnte auch experimentell mit dem Sekret der Mandibeldrüse ausgelöst werden (Abschnitt 3.1.4.3.6). Eine Begegnung mit einer anderen Kolonie birgt zum einen das Risiko kämpferischer Auseinandersetzungen, die zu Verlusten führen können. Allen Beobachtungen zur Folge nimmt die innerartliche Aggressivität aber keine bedrohlichen Ausmaße an (Abschnitt 3.1.9.1). Zum anderen besteht aber auch die Gefahr, daß sich die Pheromonsysteme zweier Kolonien der gleichen Art überschneiden, was zu erheblichen Konfusionen führen würde. Pheromonspuren fremder Kolonien wurden in Experimenten wie eigene behandelt (Abschnitt 3.1.4.5). Aus diesem Grund ist es sinnvoll, Raubzüge bei einer solchen Begegnung abrupt abbrechen.

Die Dynamik im beschriebenen Spursystem ist stark von der Flüchtigkeit des entsprechenden Spurpheromons abhängig (Abschnitte 4.8 und 4.9). Vorhandene Spuren behalten solange eine gewisse Attraktivität, bis die Reizschwelle durch Diffusion unterschritten ist. Die Wirkung des

---

<sup>30</sup> Der geordnete Rückzug ist von einer durch das Alarmpheromon hervorgerufenen Flucht zu unterscheiden.

Pygidialdrüsensekrets blieb bis zu 25 min erhalten (Abschnitt 3.1.4.5). Es ist leicht ersichtlich, daß ein derartiges Spursystem keine große Flexibilität besitzen kann. Dennoch ist es von Vorteil, wenn das Spurpheromon, welches für den Koloniezusammenhalt verantwortlich ist, eine nicht zu kurze Wirkdauer besitzt. Wenn es sich zu schnell verflüchtigen würde, bestünde die Gefahr, daß einzelne Arbeiterinnen oder Teile der Kolonie, die sich zu lange vom Rest getrennt haben, verloren gehen. Zwar könnten die Tiere dieses Risiko durch ihr Verhalten minimieren (was in der Realität auch der Fall ist), aber äußere Einflüsse könnten trotzdem zu einer Trennung führen. Nach einer Störung in einer Raubzugstraße könnte beispielsweise die Anbindung des Raubzugschwarms an das Nest verloren gehen. In Abschnitt 3.1.3.1 wurde beschrieben, wie eine Kolonie im Freiland durch wiederholtes Unterbrechen einer Umzugskolonie in zwei Teile getrennt wurde, die erst in der nächsten Nacht wieder zufällig zueinander fanden. Dies unterstreicht, daß die Wichtigkeit des Koloniezusammenhalts nicht zu unterschätzen ist.

Wie das äußerst dynamische Verhalten von *L. distinguenda* zu erklären ist, wird im folgenden Abschnitt beschrieben.

#### **4.10.1.2 Dynamik von Raubzügen und Orientierung von Individuen im Spursystem**

Nach den bisherigen Ausführungen ließ sich die Entstehung eines Raubzugs unter Verwendung eines einzigen Spurpheromons erklären. Selbst das Bevorzugen bestimmter Richtungen wäre unter den bisherigen Annahmen denkbar. Durch Modulation der Konzentration eines Spurpheromons auf individueller Ebene und durch positive Verstärkung organisiert sich eine räumliche Struktur im Schwarmsystem (Modell 2 in Abschnitt 4.9). Eine ganz wesentliche Eigenschaft jagender Treiberameisen kann jedoch nicht ausreichend erklärt werden: Die außergewöhnliche Dynamik des gesamten Schwarms. Es sind Hunderte und Tausende von Tieren, die in Minutenschnelle koordiniert agieren. So werden etwa temporäre Gruppenvorstöße ausgeführt, der gesamte Schwarm wechselt seine Vorstoßrichtung oder Beuteobjekte werden kollektiv attackiert. Die in Abschnitt 3.1.2.3 beschriebenen Ablenkversuche zeigten auf eindrucksvolle Weise, wie flexibel Raubzüge von *L. distinguenda* sein können. Komplette Schwärme konnten durch das Anbieten von Beute in beliebige Richtungen gelenkt werden. Bestehende Raubzüge konnten sogar zugunsten neuer abgebrochen werden.

Diese spontane Reaktion auf äußere Bedingungen kann nicht befriedigend durch ein einziges Spurpheromon erklärt werden (Modelle 3, 4, 5 und 6 in Abschnitt 4.9). Tiere, die einen wirkungsvollen Effekt in der Masse erzielen wollen, müssen in der Lage sein, ein äußerst starkes Signal abgeben zu können, welches bestehende Reize übertrifft. Wie in Abschnitt 4.4 beschrieben, erfüllt das Sekret der Giftdrüse genau diese Bedingung. Es wirkt kurzfristig um ein Vielfaches stärker als Pygidialdrüsensekret und kann somit einen deutlichen Effekt hervorrufen. Zudem ist durch das Vorhandensein eines zweiten Pheromons ein distinkter Reiz geschaffen, der sich qualitativ unterscheidet. Im Gegensatz dazu kann eine Steigerung der Konzentration ein und desselben Pheromons als Reiz nicht so eindeutig differenziert werden. So wird durch gezielten Einsatz von Giftdrüsensekret charakteristisches Verhalten wie Angriff und Beschleunigung ausgelöst. Beide Verhaltensweisen erhöhen die Erfolgchancen beim Beutefang. Zusätzlich steigt die Übertragungsrates von Information durch die Beschleunigung

der Fortbewegung, wodurch die Effizienz der Rekrutierung verbessert wird (Abschnitt 4.8 und Modell 5 in Abschnitt 4.9).

Die Ablenkversuche in Abschnitt 3.1.2.3 zeigten, daß die Beuterekrutierung der entscheidende Faktor bei der räumlichen Dynamik von Raubzügen ist. Heftige Rekrutierungen, die durch das Anbieten von Beute ausgelöst wurden, übten einen unmittelbaren Einfluß auf die räumliche Entwicklung des Schwarms aus. Dabei wirkt der Recruitment Overrun verstärkend, indem weit mehr Ameisen rekrutiert werden als alleine zur Überwältigung und Verwertung der Beute nötig wären (Abschnitt 3.1.2.5). In Abschnitt 3.1.2.6 wurde gezeigt, daß es verschiedene Arten der Rekrutierung gibt, und in Abschnitt 3.1.2.7, daß der Rekrutierungsverlauf an die jeweiligen Bedürfnisse angepaßt werden kann. Die Beuterekrutierung mit Hilfe der Giftdrüse ist im Gegensatz zu anderen Rekrutierungen derart stark, daß ein Überschuß an Ameisen herbeigeführt wird, die in Richtung des Beutekontakts einen temporären Schwarm bilden. Stoßen diese erneut auf Beute, so tritt eine positive Verstärkung auf und der gesamte Schwarm kann in die neue Richtung schwenken. Die Wahrscheinlichkeit, auf Beute zu stoßen, ist für gewöhnlich in der kollektiven Vorstoßrichtung am größten, so daß Raubzüge in den meisten Fällen eine verhältnismäßig konstante Richtung beibehalten. Nur wenn in anderen Richtungen erheblich mehr Beute zu finden ist, kann ein Schwarm seine Richtung ändern. In der Tat scheinen Arthropoden in der Laubstreu nicht homogen verteilt zu sein (Otis et al. 1986), wodurch ungewöhnlich starke Richtungsänderungen (Abschnitt 3.1.1) erklärbar sind.

Die räumliche Organisation von Raubzügen bei *Eciton burchelli* führte zu der Annahme, daß die Schwarmstrukturen nach einem bestimmten Verhaltensmuster ausgeführt werden (Franks und Fletcher 1983). Durch dieses Verhalten soll vermieden werden, daß Gebiete mehrfach bejagt werden. Bei *L. distinguenda* ist diese Argumentation jedoch genau umgekehrt zu führen. Es ist die Rückkopplung mit der Umwelt, die bewirkt, daß Raubzüge meistens in neues Terrain führen, weil dort der Beutereiz für gewöhnlich am stärksten ist. Aufgrund dieser Stimulation entstehen makroskopische Schwarmmuster in der Regel derart, daß sukzessive neues Terrain bejagt wird. Die räumliche Organisation der Raubzüge resultiert also nicht aus einem den Tieren immanenten Verhaltensprogramm, sondern aus den Interaktionen zwischen Individuen und Umwelt auf der einen Seite sowie der Individuen untereinander auf der anderen Seite.

Durch die starke Wirkung des Giftdrüsensekrets werden bei der Beuterekrutierung zahlreiche Ameisen, die zuvor über weite Flächen im Suchschwarm verteilt waren, temporär an bestimmten Orten konzentriert. Dabei ermöglicht die besonders kurzfristige Wirkung der Erregungskomponente in der Giftdrüse (Abschnitt 3.1.4.5) die große Flexibilität der Schwärme. Es werden nur solange Ameisen rekrutiert wie tatsächlich Bedarf besteht. Sobald an anderer Stelle Bedarf entsteht, kann die Richtung schnell gewechselt werden, da ältere Spuren rasch abdampfen. Bei langfristig wirkenden Pheromonspuren wäre dies nicht möglich.

Eine zweite, wirksame Pheromonkomponente der Giftdrüse (Abschnitt 4.3) ist nicht für die Rekrutierung verantwortlich. Aufgrund ihrer gut spurführenden Eigenschaften dient sie vermutlich ebenfalls dem Koloniezusammenhalt. Es wurde vielfach beobachtet, daß Arbeiterinnen, die mit Beute in Kontakt gekommen waren, diese über weite Strecken verfolgten oder, darin fest gebissen, verschleppt wurden, so daß sie in der Folge weit von der Masse getrennt sein konnten (Abschnitt 3.1.1). Zudem wurde festgestellt, daß unter diesen Umständen

Giftspuren zum Zwecke der Rekrutierung gelegt werden (Abschnitt 3.1.2.1). Wenn in solchen Situationen unter Umständen keine Pygidialsekretspur abgegeben werden konnte, so ermöglicht die zweite, länger wirksame Komponente der Giftdrüse die Anbindung an die Masse, auch wenn die erste Komponente abgedampft ist. Man könnte diese Komponente in dieser Hinsicht als eine Art Sicherheitssubstanz für den Koloniezusammenhalt unter den Extrembedingungen beim Angriff von Beute interpretieren.

Bisher wurde die Entstehung, die Aufrechterhaltung, der Abbruch und die Dynamik von Raubzügen basierend auf den chemischen Komponenten zweier Pheromondrüsen, der Pygidial- und der Giftdrüse, dargelegt. Das aus diesen Komponenten bestehende Pheromonsystem bietet den Tieren aber noch weitere Optionen, die für die Orientierung einzelner Ameisen im Netzwerk aus Spuren von Bedeutung sind. Wenn einzelne Komponenten ein distinktes Signal bedeuten, können Einzeltiere, abhängig von ihrer Motivation, selektiv auf bestimmte Pheromonkomponenten reagieren, auch wenn in den Spuren ein Gemisch vorliegt. So können Arbeiterinnen mit der Motivation zu jagen besonders empfindlich auf Giftspuren reagieren, um zielsicher zu frisch aufgespürter Beute bzw. zur aktuellen Schwarmfront geführt zu werden, während Tiere, die nicht an Jagdaktivitäten teilnehmen, starke Giftkonzentrationen meiden und stark konzentrierte Pygidialsekretspuren bevorzugen könnten. Solche Spuren etablieren sich zwischen Beute und Nest durch erhöhte Laufaktivität und könnten Transporttiere zu diesen Orten führen. In der Tat wurde festgestellt, daß nicht alle Ameisen in gleicher Weise auf Giftspuren reagieren. Während die einen in typischer Weise beschleunigen und Suchläufe in der unmittelbaren Umgebung ausführen, gibt es andere, die umkehren und flüchten (Abschnitt 3.1.4.3.2). Bei solchen Tieren könnte es sich um jüngere Arbeiterinnen handeln, die zwar schon im Außendienst agieren, aber noch keine Jagdaktivitäten ausführen (Abschnitt 4.1.2). Da unterschiedliche Motivationen unter den Tieren nicht erkenntlich sind, gab es keine Möglichkeit, diese These experimentell zu überprüfen. Bezüglich einer anderen Fragestellung, die ebenfalls mit Motivation zu tun hat, konnte ein solcher Test aber eindeutig durchgeführt werden. Beute eintragende Tiere sind leicht von anderen zu unterscheiden und es ist zu erwarten, daß diese gezielt das Nest ansteuern. Experimente zeigten signifikant, daß sich diese Arbeiterinnen im Unterschied zu nicht tragenden nur durch Pygidialdrüsensekret orientieren und Giftspuren ignorieren (Abschnitt 3.1.5.2.1). Pygidialdrüsensekret wird demnach herangezogen, wenn Tiere den Koloniezusammenhalt bzw. das Nest suchen, während Giftdrüsensekret in entgegengesetzter Richtung zur Beute führt.

## 4.10.2 Koordination von Umzügen

### 4.10.2.1 Einleitung und Aufrechterhaltung von Umzügen sowie Umzugsrichtung

Wie in Abschnitt 3.1.1 beschrieben, entwickeln sich Umzüge bei *L. distinguenda* aus vorhergehenden Raubzügen. Dies ist ein Phänomen, welches auf alle Gruppen von Treiberameisen zuzutreffen scheint [Ecitoninae: Franks und Fletcher (1983), Miranda et al. (1982), Rettenmeyer (1963b), Schneirla (1971); Aenictinae: Schneirla und Reyes (1966, 1969); Dorylinae: Raignier und van Boven (1955), zitiert in Gotwald (1995)]. Neu bezogene Biwaks lagen bei *L. distinguenda* immer im Bereich vorheriger, extensiver Raubzugaktivitäten, auch wenn deren Richtung experimentell manipuliert worden war (Abschnitt 3.1.3.1). Umzüge im Labor fanden unabhängig vom Nahrungsangebot statt (Abschnitt 3.1.6.2.2), waren aber abhängig von der Präsenz einer geeigneten Lokalität. So reichte der Reiz eines neu eingerichteten Nests, welches den Bedürfnissen der Tiere entsprach, zum Auslösen eines freiwillig ablaufenden Umzugs. Fehlte eine geeignete Nistmöglichkeit, so war ein geordneter Umzug auch unter Druck (mechanische Störungen, Zugabe von Wasser) nicht auszulösen (Abschnitt 3.1.1). Miranda et al. (1980, 1982) stellten fest, daß das Umzugverhalten von *Neivamyrmex nigrescens* ebenfalls nicht direkt vom Beutevorkommen abhängig ist, sondern vom Auffinden geeigneter Nistmöglichkeiten. Auch bei *L. processionalis* finden Umzüge unabhängig vom Jagderfolg statt (Shivashankar und Veeresh 1987).

Die Ergebnisse zeigen, daß bei *L. distinguenda* der Reiz zum Umziehen von geeigneten Lokalitäten ausgeht (Abschnitt 3.1.3.1). Aus diesem Grunde können geeignete Nester mehrfach bezogen werden, ein Phänomen, welches auch bei *Leptogenys propefalcigera* in natura beobachtet wurde (Freitas 1995). Potenzielle Nistplätze werden durch Suchaktivitäten während der Raubzüge aufgespürt. Eine Unterdrückung der Raubzugaktivitäten durch langfristige Überfütterung resultierte daher sekundär in einer Abnahme der Umzugsfrequenz (Abschnitt 3.1.3.4). Die gleichen Resultate erhielt man bei Überfütterung von *Neivamyrmex nigrescens* in der Wanderphase (Topoff und Miranda 1980a, 1980b).

Wird eine geeignete Nistgelegenheit während eines Raubzugs aufgespürt, muß diese Information sowohl zu den Arbeiterinnen im Raubzug als auch ins alte Nest gelangen. Von allen Testsubstanzen war Pygidialdrüsensekret die einzige, die eine Führwirkung auf umziehende Arbeiterinnen besaß (Abschnitte 3.1.5.2.2. und 3.1.5.3.1). Die Tiere reagierten dabei nur auf besonders hohe Konzentrationen. Es ist vorstellbar, daß Finderinnen einer potentiellen Nistgelegenheit ausgehend von dieser starke Pygidialsekretspuren legen, die in den Schwarm sowie zum alten Nest führen. Dadurch werden mehr Ameisen herbeigeführt, die ihrerseits das potentielle neue Nest inspizieren. Erst wenn genügend Ameisen die Lokalität als Nistplatz akzeptieren und ihrerseits Spuren legen, können diese Pygidialsekretspuren so stark werden, daß sie in Konkurrenz zu dem bestehenden Spursystem treten. Diese Situation würde erklären, warum der Beutetransport zum alten Nest bereits nachläßt und verstärkt zum neuen Nest führt, noch bevor ein Umzug eingesetzt hat<sup>31</sup> (Abschnitt 3.1.1). Im weiteren Verlauf finden immer

---

<sup>31</sup> In Kapitel 4.10.1.2 wurde bereits beschrieben, daß sich Beute transportierende Arbeiterinnen nach Pygidialdrüsensekret und nicht nach Gift orientieren.

mehr vom neuen Nest ausschwärmende und spurende Arbeiterinnen den Weg zum alten Nest und beginnen, ihre Nestgenossinnen dort zum Umzug aufzufordern. Dieses Aufforderungsverhalten ist mechanischer Natur (Abschnitt 3.1.3.2) und sorgt für große Erregung im alten Nest. Dadurch wird ein starker Druck auf die Tiere im Nest ausgeübt, die unter normalen Umständen das Biwak nicht verlassen würden. Schließlich treibt die Stimulation die Tiere aus dem alten Nest heraus und die starke Pygidialsekretspur führt sie sicher zum neuen Nest. Spurversuche an Umzügen ergaben eine besonders starke Sensitivität der teilnehmenden Tiere auf hohe Konzentrationen von Pygidialdrüsensekret (Abschnitt 3.1.5.2.2.) Schwache Pygidialsekretspuren führten zum Stocken der Umzugskolonie und Giftspuren führten zum Abbruch (Abschnitt 3.1.5.3.1). Erklärbar ist dies u.a. durch eine entsprechende Motivation der „Nesttiere“, die ausführlich in Abschnitt 4.1.2 beschrieben wurde. Während des gesamten Umzugs wird die Pygidialsekretspur ständig erneuert, um die hohe Konzentration zu erhalten. Bei kleinsten Störungen stockt die Kolonie umziehender Arbeiterinnen, die dann unmittelbar an Ort und Stelle Schutz unter der Laubstreu suchen. An solchen Stellen findet dann eine erneute Stimulation zur Weiterführung des Umzugs statt. Wiederholte Störungen führten im Experiment zum kompletten Zusammenbruch eines Umzugs und zur Trennung der Kolonie (Abschnitt 3.1.3.1). Dieses Experiment zeigt, daß es kein distinktes Signal für das Ende eines Umzugs und für das Ablegen der Brut gibt. Brut tragende Arbeiterinnen reagieren auf hohe Pygidialkonzentrationen (und evtl. auf taktile Reize von Nestgenossinnen) und legen dort ihre Brut ab, wo die Spur endet. Im Experiment sammelten sich an der Unterbrechungsstelle der Umzugstraße zahlreiche Tiere, weil dieser Fall eingetreten war. Die Stimulation im alten Nest lief unterdessen weiter, bis alle Tiere das Nest verlassen hatten. Auf diese Weise wurde ein Biwak an einer denkbar ungünstigen Stelle errichtet, an der die Laubstreu nur 1-2 cm dick war. Die Bedingungen ähnelten in gewisser Hinsicht den unter Zwang provozierten Umzügen im Labor (Abschnitt 3.1.3.1). Es herrschte zwar eine Stimulation zum Verlassen des Nests, aber keine neue Nistalternative, so daß die Umzugskolonie an einer ungünstigen Stelle zum Erliegen kam. Unter natürlichen Bedingungen tritt ein solcher Fall vermutlich nur sehr selten ein, weil die Stimulation zum Umzug erst erfolgt, nachdem ein geeignetes Nest gefunden wurde und nachdem sich eine starke Pygidialsekretspur zwischen neuem und altem Nest etabliert hat.

### **4.10.3 Orientierung im Spursystem**

In Abschnitt 3.1.1 wurde unter anderem beschrieben, daß Umzüge oft parallel zu Raubzügen ablaufen. Eine solche Situation konnte auch experimentell nachgestellt werden (Abschnitt 3.1.3.3). Es zeigte sich, daß die Tiere in der Lage waren, die verschiedenen Spuren sicher zu unterscheiden. Abzweigungstests mit künstlichen und natürlichen Spuren an Umzugskolonien ergaben weiterhin, daß umziehende Tiere sich ausschließlich mit Hilfe von Pygidialdrüsensekret in hohen Konzentrationen orientieren, während Giftdrüsensekret sowie natürliche Beuterekutierungsspuren zum Abbruch der Umzugskolonie führten. (Abschnitt 3.1.5.2.2) Diese Ergebnisse machen deutlich, auf welche Weise Umzugsaktivitäten von Raubzugaktivitäten getrennt werden. Die Zusammensetzung der Spuren unterscheidet sich insofern, als daß in Raubzugspuren aufgrund von Beuterekutierungen eine Giftkomponente enthalten ist. Da rekrutierende Arbeiterinnen oftmals bis zum Nest zurücklaufen (Abschnitt

3.1.2.4), enthält auch die Raubzugstraße eine gewisse Konzentration an Giftdrüsensekret. Im Gegensatz dazu enthalten Umzugspuren offensichtlich kein Gift, was dazu führt, daß Raubzugspuren für umziehende Ameisen klar zu erkennen sind. Solche Spuren werden in der Folge konsequent gemieden, so daß Jungarbeiterinnen und Brut nicht in Raubzüge gelangen. Im Gegensatz zu umziehenden Tieren meiden Beute eintragende Arbeiterinnen auf Raubzügen die Giftkomponente nicht, sondern ignorieren sie (Abschnitt 3.1.5.2.1). Sie reagieren ebenfalls sensitiv auf Pygidialdrüsensekret, um nicht zur Schwarmfront, sondern zum Nest zu gelangen. Dieses Beispiel macht deutlich, wie komplexes Verhalten mit einem Minimum an Pheromonkomponenten koordiniert werden kann.

Obwohl die Orientierung durch Spurpheromone bei *L. distinguenda* ganz klar im Vordergrund steht, können zusätzlich andere Reize zur Orientierung hinzugezogen werden. In Beleuchtungsexperimenten zeigte sich, daß die Richtung einfallenden Lichts einen starken Einfluß auf die Orientierung Beute eintragender Arbeiterinnen hatte (Abschnitt 3.1.5.1.3). Zwar verließen die Tiere niemals vorhandene Pheromonspuren, doch konnte ihre Laufrichtung auf diesen Spuren durch den Einfallswinkel des Lichts manipuliert werden. Diese Ergebnisse erklären die sichere Richtungsfindung von Einzelindividuen im Spursystem (Abschnitt 3.1.5.1.1) unter dem experimentellen Befund, daß die Spuren selber keine Richtungsinformation enthalten (Abschnitt 3.1.5.1.2). Übereinstimmend damit ergaben Untersuchungen an *Pheidologeton diversus* ebenfalls, daß die Pheromonspuren selber nicht polarisiert sind (Moffett 1987a). Wenn dies nicht der Fall ist, müssen die Tiere auf andere Weise die Information erhalten, welche Richtung auf einer Spur einzuschlagen ist. Vor allem im weit verzweigten Spursystem eines Raubzugschwarms ist diese Art der Orientierung von großer Bedeutung. *P. diversus* nutzte in Experimenten die Laufrichtung von Nestgenossinnen zur Richtungsfindung innerhalb der Spuren (Moffett 1987a). Bei *L. distinguenda* zeigte sich, daß Arbeiterinnen auch ohne eine solche Information in der Lage sind, die richtige Richtung einzuschlagen (Abschnitt 3.1.5.1.1). Damit scheint die optische Orientierung bei dieser Art die wichtigste Komponente bei der Richtungsfindung im Spursystem zu sein. Eine kinästetische Komponente spielte ebenfalls eine Rolle bei der Orientierung im Spursystem, sie war der optischen Orientierung aber deutlich untergeordnet (Abschnitt 3.1.5.1.3).

Neben der oben beschriebenen qualitativen Unterscheidung von Spuren aufgrund ihrer chemischen Zusammensetzung und der konzentrationsabhängigen Sensitivität auf Pheromonkomponenten stellen optische Reize somit eine weitere Möglichkeit dar, sich im Spursystem zu orientieren. Solange der Himmel nicht durch Bewölkung absolut verdunkelt ist, entsteht auch nachts durch das Restlicht im Kronendach des Regenwaldes einen Hell-Dunkel-Kontrast, der von den Tieren auch bei reiner Nachtaktivität zur Orientierung genutzt werden kann. Einzelne Ameisen sind somit ständig über ihre relative Position zum Nest informiert und folgen an Gabelungen im Spursystem denjenigen Spuren, die am besten mit ihrer optischen Richtungsinformation übereinstimmen. Die Integration von verschiedenen Orientierungshilfen ist bei Ameisen ein bekanntes Phänomen (Dumpert 1994, Hölldobler und Wilson 1990, Wilson 1971). Die Hierarchie der unterschiedlichen Reize ist jedoch von Art zu Art verschieden (Jaffe 1987, Jaffe et al. 1990). Sowohl bei *L. distinguenda* als auch bei Treiberameisen im

allgemeinen steht die Orientierung durch Pheromonspuren ganz klar an vorderster Stelle<sup>32</sup> (Gotwald 1982, Topoff und Lawson 1979).

Wenn keine Pheromonspuren zur Orientierung zur Verfügung stehen, die Richtungsinformation aber eine Fortbewegung in der entsprechenden Himmelsrichtung vorsieht, so können Duftkomponenten jeglicher Herkunft sowie taktile Reize als Orientierungshilfen herangezogen werden. Im Experiment konnten solche Konditionen durch S-Spur-Versuche geschaffen werden (Abschnitt 3.1.5.3.1), in natura herrschen derartige Bedingungen an der vordersten Raubzugfront, an der Arbeiterinnen immer wieder auf neues Terrain vorstoßen. Das Verhalten der Tiere gleicht sich in beiden Fällen in der Hinsicht, daß Arbeiterinnen nur zögernd vorstoßen und schnell umkehren, solange keinerlei Orientierungshilfen vorhanden sind. Kanten oder Duftspuren aller Art werden als Leitlinien genutzt und erleichtern den Vorstoß (Abschnitt 4.10.1.1). Die Orientierung von Individuen setzt sich somit aus verschiedenen Komponenten zusammen. Es existiert eine Orientierung auf arteigenen Spurpheromonen, die nur innerhalb des Spursystems zum Tragen kommt. Dabei können verschiedene Komponenten unterschieden werden. Zusätzlich wird die optische Orientierung zur groben Richtungsinformation herangezogen. Schließlich gibt es eine andere Form der Orientierung jenseits des Spursystems, wo keine Pheromonspuren zur Verfügung stehen. Zusätzlich zur optischen Orientierung werden hier taktile und chemische Reize aller Art hinzugezogen.

---

<sup>32</sup> Zumal die meisten Treiberameisen blind sind oder nur stark eingeschränkte Sehfähigkeit besitzen.

## 4.11 Schwarmkoordination verschiedener *Leptogenys*-Arten im Vergleich

Nach der Diskussion der Schwarmkoordination von *L. distinguenda* als Basisart unter Berücksichtigung der Ökologie soll dies nun vergleichend für andere, ausgewählte *Leptogenys*-Arten geschehen. Dabei soll in besonderem Maße berücksichtigt werden, welche Abweichungen in der chemischen Kommunikation mit Unterschieden in der Lebensweise einhergehen. In Abschnitt 4.6 wurde bereits festgestellt, daß sich einige Arten (*Processionalis*-Gruppe) bezüglich ihrer Pheromonkomposition besonders nahe stehen. Davon sind in diesem Abschnitt nur diejenigen von Interesse, die besondere ökologische Unterschiede zu *L. distinguenda* aufweisen. Während die Ökologie von *L. sp. 2* (trotz der viel kleineren Koloniegroße) in fast jeder Hinsicht mit der von *L. distinguenda* übereinstimmt, steht *L. myops* in ihrem Verhalten näher zu *L. mutabilis*. Letztere wird in diesem Abschnitt ausführlich diskutiert. Des weiteren sind *L. diminuta* und *L. sp. 3* von herausragendem Interesse, da sich diese Arten bezüglich ihrer Pheromonkomponenten nahe stehen, aber dennoch völlig unterschiedlich verhalten.

- ***L. mutabilis*:** Wie in Abschnitt 4.5 beschrieben, unterscheiden sich die physikalischen Eigenschaften der Spurpheromone dieser Art nicht wesentlich von *L. distinguenda*. Unterschiede in der Ökologie liegen v.a. im Beutespektrum (Tiere der unteren Laubstreuerschicht bzw. der oberen Bodenschichten) sowie in der Jagdweise (Kolonnenraubzüge; vgl. Abschnitt 3.2.1). Daraus ergibt sich, daß Raubzüge sowohl vom Schwarmtyp (*L. distinguenda*) als auch vom Kolonnentyp (*L. mutabilis*) auf Pheromonebene durch die gleichen Signale koordiniert werden können. Die Ursachen derartiger Unterschiede in der Raubzugformation sind somit auf anderer Ebene zu suchen. In einem Modell von Edelstein-Keshet et al. (1995) ist v.a. die Bindung an das Spursystem entscheidend dafür, ob Ameisen einen diffusen Schwarm oder stabile Spuren ausbilden. Da davon ausgegangen werden kann, daß auf Ebene der Pheromonkomponenten keine entscheidenden Unterschiede gegenüber *L. distinguenda* vorliegen, könnte die Spurtreue von Seiten der Ameisen bei *L. mutabilis* größer sein. Das verantwortliche Pheromon für den Schwarmzusammenhalt entstammt der Pygidialdrüse (Abschnitt 4.4). Eine starke Bindung an Pygidialdrüsensekret, gekoppelt mit entsprechender Motivation auszuschwärmen, führt bei *L. mutabilis* theoretisch dazu, daß sich Schwärme nicht so flächig ausdehnen. Arbeiterinnen entfernen sich weniger weit von der Masse und kehren eher um. Ein weiterer Unterschied in der Jagdweise ist das stärkere Verzweigen der Raubzüge. Franks et al. (1991) zeigten, daß die Verteilung der Nahrung einen Einfluß auf den Grad der Verzweigung der Schwärme bei *E. burchelli* ausübt (Abschnitt 4.9). Das im Vergleich zu *L. distinguenda* andere Nahrungsspektrum, welches zu einem großen Teil aus Termiten besteht, könnte bei *L. mutabilis* einen ähnlichen Effekt bewirken. Soziale Insekten treten in ihren Nestern in gebündelter Form auf und spiegeln damit eine punktuell konzentrierte Ressourcenverteilung wider. In einer Studie an der Termiten jagenden *L. processionalis* stellte sich heraus, daß Verzweigungen an der Raubzugfront wahrscheinlicher sind, je weiter zwei gleichzeitig angebotene Beutestücke voneinander entfernt sind (Ganeshiah und Veena 1991). Damit war auch in dieser Untersuchung die Beuteverteilung für die Form

der Raubzüge verantwortlich. Auch bei *Pheidologeton diversus* veränderte Moffett (1987b) durch experimentelle Anordnung von Nahrung die Form von Raubzügen. Diese Ameisenart akzeptiert ein weites Spektrum an tierischer und pflanzlicher Nahrung. Dementsprechend können sowohl Kolonnen- als auch Schwarmraubzüge ausgeführt werden. Alles deutet darauf hin, als sei die Nahrung und ihre Verteilung im Raum hauptverantwortlich für die Form der Furagierformationen von Ameisen.

- ***L. borneensis***: In der chemischen Kommunikation dieser Art wurden einige Unterschiede gegenüber *L. distinguenda* gefunden (Abschnitt 3.3.3 und 4.5). So löste das Sekret der Giftdrüse eine überaus starke Erregung, aber eine geringere Spurfolge aus. Auch Pygidialdrüsensekret rief in hohen Konzentrationen Erregung hervor. Es ist jedoch nicht auszuschließen, daß dieser Effekt auch durch eine erhebliche Konzentrationsänderung ausgelöst werden könnte. In Abschnitt 3.3.1 wurde die Jagdweise von *L. borneensis* ausführlich beschrieben. Im Unterschied zu *L. distinguenda* sind die Schwärme dichter und sie stoßen langsamer vor. Bei Beutekontakt tritt jedoch kurzfristig extreme Erregung auf und der Schwarm „explodiert“ förmlich. Die experimentellen Befunde zur Kommunikation lassen sich unter Berücksichtigung dieser ökologischen Daten interpretieren. Wie bei *L. distinguenda* wird die Schwarmformation in Ruhe hauptsächlich durch Pygidialdrüsensekret koordiniert (Schwarmzusammenhalt), und das Sekret der Giftdrüse sorgt bei Beutekontakt für eine schnelle Reaktion. Im Unterschied zu *L. distinguenda* handelt es sich jedoch um einen Beutealarm, der sich als Erregungswelle blitzartig ausbreitet. Die Experimente zeigten, daß die Beutekommunikation nicht in Form von Spuren erfolgt (Abschnitt 3.3.2.1). Diese Art der Alarmierung kann schneller erfolgen als das Legen von Spuren, unter der Voraussetzung, daß in den besonders dichten Schwärmen punktuell eine größere Zahl an Tieren, die zudem besonders schnell reagieren, zur Verfügung steht. Als Resultat ist ein verändertes Nahrungsspektrum zugänglich, welches insbesondere auch schnell flüchtende Arten einschließt (Spinnen, Schaben, Zentipeden), und damit eine eigene Nische erschlossen.
- ***L. diminuta***: Die Experimente mit dieser Art zeigten sehr eindrucksvoll, daß sich Arbeiterinnen einer rekrutierten Raubzuggruppe und der rekrutierende Scout auf unterschiedliche Art orientieren (Abschnitt 4.5). Während sich Raubzuggruppen ohne Führtier nur auf frischen Gift- oder Pygidialsekretspuren selbständig in Richtung Beute fortbewegten, folgte ein Scout Giftspuren bis zu 24 Stunden lang und übernahm die Führung der Gruppe. In natura muß beim Auffinden der Beute nach einer Gruppenrekrutierung unter den sternförmig vom Nest auseinanderlaufenden Spuren die aktuelle Rekrutierungsspur gefunden werden. Dies ist der Raubzuggruppe nur möglich, wenn sich die betreffende Spur auf irgendeine Weise deutlich von den anderen unterscheiden läßt, z.B. durch besonders hohe Pheromonkonzentration oder flüchtige Komponenten, beides Eigenschaften, die nur frische Spuren erfüllen können. Der Scout hingegen kann kognitive und visuelle Orientierungshilfen hinzuziehen, um die Beute zu finden, und ist somit nicht alleine auf den Informationsgehalt der Spur angewiesen. Auf dem Rückweg zum Nest ist die Orientierung der Tiere jedoch eine andere. Alle Ameisen benutzen auch schwächere und ältere Spuren, um das Nest anzusteuern. Nach dem Raubzug können zum einen alle Ameisen zusätzliche Orientierungshilfen heranziehen, da

ihnen der Weg bekannt ist, zum anderen ist es in dieser Situation nicht entscheidend, sich auf einer bestimmten Spur zu bewegen. Beim Furagieren einzelner Arbeiterinnen wird Gift zur Orientierung benutzt (Attygalle et al. 1987, Attygalle et al. 1988). Aufgrund seiner langen Wirkdauer ermöglicht es ein sicheres Zurückfinden zum Nest. Nach dem Aufspüren von Beute wird Pygidialdrüsensekret benutzt, um Nestgenossinnen zu einem Raubzug aufzufordern. Im Gegensatz zu *L. distinguenda* kommt der Pygidialdrüse nicht nur eine spurführende, sondern auch eine auffordernde Wirkung zu. Umzugskolonnen orientieren sich zwar nur nach Pygidialdrüsensekret, meiden aber im Gegensatz zu *L. distinguenda* kein Gift. Aufgrund der langen Wirkdauer von Gift wäre dies auch nicht anders zu erwarten. Die Giftdrüse besitzt ebenfalls eine zweite Komponente, die kurzfristig eine Erregung auslöst. Mit Hilfe dieser Komponente wird vermutlich der kollektive Angriff der Raubzuggruppe koordiniert (Abschnitt 3.5.1). Eventuell müssen die Tiere durch vorhergehende Rekrutierung motiviert sein (Abschnitt 3.5.4.2). Interessanterweise ist die Gewichtung der Komponenten der Giftdrüse bei *L. diminuta* damit genau entgegengesetzt zu *L. distinguenda*, bei der in erster Linie eine starke Erregung wirksam ist und davon verdeckt eine weniger starke Führwirkung. Das Spursystem von *L. diminuta* beinhaltet keine eindeutigen Funktionssubstanzen im Sinne von Orientierung und Rekrutierung. Beide Drüsensekrete erfüllen Orientierungsfunktionen (Abschnitt 3.5.4.2). Eine kurzfristig wirksame Komponente der Giftdrüse löst Angriffsverhalten aus, während frisches Pygidialdrüsensekret zum Nestauslauf animiert (Abschnitt 3.5.4.1). Die experimentellen Befunde stehen in Einklang mit den Arbeiten von Attygalle et al. (1987, 1988 und 1991), Steghaus-Kovac (1994) und Steghaus-Kovac et al. (1990), jedoch kann die eindeutige Trennung in Orientierungs- und Rekrutierungspheromon nicht aufrechterhalten werden. In den genannten Arbeiten wurden die Orientierung auf Umzügen bzw. Raubzügen sowie die von Scout und Raubzuggruppe nicht getrennt untersucht. Im Rahmen dieser Arbeit zeigte sich jedoch, daß die Art und Weise, auf ein und dasselbe Pheromon zu reagieren, je nach Motivation sehr unterschiedlich sein kann.

- **L. sp. 3:** Wie bereits beschrieben, stimmten die Wirkungen der Pheromondrüsen dieser Art im wesentlichen mit denen von *L. diminuta* überein, aber *L. sp. 3* zeigte echtes Treiberameisenverhalten. (Abschnitte 4.5 und 4.6). Es gilt also zu erklären, wie das Verhalten einer Treiberameise mit diesem Signalsystem umgesetzt werden kann. Es ist anzunehmen, daß ein Raubzug genau wie bei *L. diminuta* mit Pygidialdrüsensekret eingeleitet wird, mit dem Unterschied, daß dazu kein Scout nötig ist. Vermutlich entscheidet (wie auch bei *L. distinguenda*) der Ernährungszustand der Kolonie über den Zeitpunkt, wann dies stattfindet. Wenn bei einem Raubzug Beute aufgespürt wird, geben die Tiere als distinktes Signal Giftdrüsensekret ab, welches eine Erregung und vermutlich den Angriff auslöst. Rekrutierende Arbeiterinnen laufen wie bei *L. distinguenda* bis zurück ins Nest und bewirken dadurch den Zustrom weiterer Tiere zur Raubzugfront. Die geringe Wirkung, die eine rekrutierende Arbeiterin beim Erreichen des Nests auslöst (Abschnitt 3.6.1), deutet darauf hin, daß die Giftdrüse für die Beuterekrutierung verantwortlich ist. Obwohl offensichtlich andere Pheromonkomponenten aktiv sind, ähnelt die Kommunikation der von *L. distinguenda*. Die Pygidialdrüse koordiniert die Raubzugformation und leitet bei dieser Art mit ihrer auffordernden Wirkung zusätzlich den Auszug aus dem Nest ein. Die Giftdrüse

hingegen rekrutiert viel schwächer als bei *L. distinguenda*, jedoch durch Aufrechterhalten des Signals mittels wiederholter Rekrutierungsläufe in ausreichendem Maße. In Anbetracht der geringen Koloniegröße ist ein derart starkes Rekrutierungssignal wie bei *L. distinguenda* auch nicht erforderlich. Ein starkes Signal ist bei *L. sp. 3* eher für den synchronisierten Auslauf aus dem Nest von Bedeutung. Im Vergleich zu *L. diminuta* ist v.a. die Wirkung der Giftdrüse verschieden, da diese weniger der Orientierung, aber mehr der Beuterekrutierung dient.

Der Vergleich verschiedener Arten zeigt, daß mit den beiden typischen Pheromondrüsen der Gattung *Leptogenys* sehr unterschiedliches Verhalten koordiniert werden kann, welches auf feinen Unterschieden in den Wirkungen der Komponenten basiert. Dies kann als Indiz für die Bedeutung der Eigenschaften von Pheromonen bzw. den Reaktionen der Ameisen auf diese Pheromone in Bezug auf einen evolutiven Wandel von Arten verstanden werden. Bei der Diskussion des theoretischen Rekrutierungsmodells (Abschnitt 4.8) wurde bereits darauf hingewiesen, daß mit dem Verändern von bestimmten Parametern gravierende Änderungen des gesamten Systems einhergehen, die von selektiver Bedeutung sein können. In diesem Abschnitt wurden nun konkrete Anhaltspunkte dafür gefunden. In Abschnitt 4.15 wird anhand der gewonnenen Erkenntnisse eine mögliche evolutive Entwicklungslinie der verschiedenen Jagdsysteme in der Gattung *Leptogenys* entworfen.

## 4.12 Die Bedeutung der Rekrutierung für Treiberameisen

Bei vielen Ameisenarten existiert eine Form der Kommunikation, die zu einer Rekrutierung führt. Die Art und Weise der Kommunikation sowie der Ablauf der Rekrutierung kann sehr unterschiedlich sein. Das kollektive Ausschöpfen von Nahrungsquellen stellt sicher einen Schlüssel zum evolutiven Erfolg der Ameisen dar. Bei Treiberameisen aber spielt die Rekrutierung im Vergleich zu anderen Ameisenarten eine noch wichtigere Rolle. Während viele Ameisen dauerhafte Nahrungsquellen nutzen oder fein verteilte Beute einsammeln, spielt bei Treiberameisen flüchtige Beute oder geklumpt vorliegende Nahrung eine viel größere Rolle. Die meisten Ecitoninen und Aenictinen sind darauf spezialisiert, soziale Insektenstaaten zu überfallen und die nahrhafte Brut zu rauben (Gotwald 1995, Rettenmeyer 1963b, Rosciszewski und Maschwitz 1994). Im Gegensatz zur Ausschöpfung von dauerhaften Nahrungsquellen, bei der ein permanentes Spursystem eventuell in Verbindung mit angelegten Wegen sinnvoll ist, muß ein Überfall auf einen Insektenstaat sehr schnell erfolgen, um eine große Ausbeute zu erzielen. Eine noch schnellere Rekrutierung ist erforderlich, wenn große und mobile Beuteobjekte erlegt werden sollen. Einige Treiberameisen nutzen solche Nahrung zusätzlich zu sozialen Insekten, z.B. *Eciton burchelli* (Rettenmeyer et al. 1983), *Labidus praedator* und *Labidus coecus* (Rettenmeyer 1963b), während sich wenige ausschließlich auf ein breites Spektrum an mobiler Beute spezialisiert haben, z.B. *Dorylus molestus* und *Dorylus nigricans* (Gotwald 1974). Zu letzteren gehört auch *L. distinguenda*. Ohne ein gut funktionierendes Rekrutierungssystem, wären die genannten Nahrungsquellen den Ameisen nicht zugänglich. Doch ist die Beuterekrutierung nicht die einzige Rekrutierungsform. Bei *L. distinguenda* konnten Rekrutierungen auch auf Wasser, auf unbespurtetes Terrain sowie zur Verteidigung des Nests festgestellt werden (Abschnitt 3.1.2.6). Bei anderen Treiberameisen fand man ebenfalls unterschiedliche Rekrutierungen. So führte auch *Neivamyrmex nigrescens* Raumrekrutierungen aus (Topoff et al. 1980). Vergleicht man den zeitlichen Ablauf unterschiedlicher Rekrutierungsformen bei *L. distinguenda*, so fällt auf, daß die Raumrekrutierung wesentlich langsamer abläuft als die auf Beute (Abschnitt 3.1.2.7). Aus dem sehr unterschiedlichen Verhalten der an den Rekrutierungen teilnehmenden Tiere kann man schließen, daß diese Rekrutierungsformen auf verschiedene Weise koordiniert werden. Bei der „langsamen Rekrutierung“ glich das Verhalten der Tiere dem auf normalen Raubzugspuren ohne vorliegenden Beutereiz. Diese Rekrutierung war vermutlich ohne Anwendung von Giftdrüsensekret zustande gekommen, da die charakteristische Erregung und die Beschleunigung des Laufs fehlten. Rekrutierende Arbeiterinnen zogen ihre Gasterspitze über den Untergrund, was auf eine verstärkte Abgabe von Pygidialdrüsensekret schließen läßt. Da das Folgeverhalten auf dieses Pheromon proportional zur Spurkonzentration ist (Abschnitt 3.1.4.4) oder zumindest positiv korreliert, läßt sich eine Rekrutierung durch ständige Verstärkung der Spur erreichen. Dieser Vorgang braucht naturgemäß einige Zeit, so daß der langsamere Verlauf im Vergleich zur Beuterekrutierung verständlich wird.

Es wird ersichtlich, daß unter diesen Bedingungen nicht mehr von einer einzigen Art der Rekrutierung gesprochen werden kann. Vielmehr vermag *L. distinguenda* (und eventuell auch andere Treiberameisenarten) auf unterschiedliche Weise zu rekrutieren und so die lokalen Aktivitäten sehr exakt an die vorliegenden Erfordernisse anzupassen. Es ist zu vermuten, daß

die Übergänge zwischen der „langsamen“ und der „schnellen“ Rekrutierung fließend sind, indem die beteiligten Pheromone den jeweiligen Bedingungen entsprechend Verwendung finden. So wird nur mit Gift rekrutiert, wenn dies zum Fang von größeren oder flüchtenden Beuteobjekten notwendig ist, während neues Terrain auch langsamer erschlossen werden kann. Natürlich können die Pheromonkomponenten in einer Spur in jedem beliebigen Verhältnis gemischt werden.

Die Rekrutierung ist bei Treiberameisen aber nicht allein beim Beutefang von Bedeutung, sondern auch bei der Koordination der Gruppenjagd. Die Gruppenjagd ist ein Kennzeichen von Treiberameisen und bedeutet, daß die Tiere nicht wie andere Ameisen erst rekrutieren, wenn bereits Beute gefunden wurde, sondern schon im Vorfeld, so daß eine zusammenhängende Gruppe von Arbeiterinnen zum Zwecke der Jagd das Nest verläßt. Das Resultat ist ein Raubzug. Ein solcher, koordiniert ablaufender Raubzug erfordert bereits ein gewisses Maß an Kommunikation. Die im Rahmen dieser Arbeit an *L. distinguenda* durchgeführten Untersuchungen ergaben, daß die Koordination eines Raubzugs ohne Beutekontakt von der Entwicklung bei Beutevorkommen verschieden ist. In beiden Fällen verwenden die Tiere unterschiedliche Kommunikationssignale. Auf diese Weise können die Tiere ihre Schwarmaktivitäten sehr exakt den äußeren Bedingungen anpassen. Die „langsame“ Rekrutierung spielt vor allem bei der Bildung der Schwärme und der Formation von Raubzügen eine wichtige Rolle (Abschnitt 4.10.1.1), während die „schnelle“ und viel stärkere Rekrutierung für die bereits mehrfach angesprochene Dynamik verantwortlich ist (4.10.1.2).

### 4.13 Kriterien der Koordination bei Treiberameisen

In Abschnitt 4.11 wurden ökologische Unterschiede innerhalb der Gattung *Leptogenys* diskutiert. Werden nun Treiberameisen anderer Taxa berücksichtigt, so liegt eine bedeutend größere Vielfalt in den Lebensweisen vor. Dennoch sollte es möglich sein, gemeinsame Kriterien zu finden, die auf alle Vertreter dieses Ökotyps zutreffen. Basierend auf der vorausgegangenen Diskussion, werden in diesem Abschnitt Eigenschaften, die ausschließlich auf Treiberameisen zutreffen, gesucht und daraufhin analysiert, ob sie eine Schlüsselrolle in der Koordination des Schwarmverhaltens von Ameisen dieses Ökotyps spielen könnten.

In der Einleitung ist bereits angeklungen, daß ihre Jagdweise die herausragende Eigenschaft der Treiberameisen darstellt. In der bisher angeführten Diskussion zeigte sich aber, daß das charakteristische Jagen in Form von Raubzugformationen ein Phänomen darstellt, welches sich aus vielen einzelnen Verhaltensweisen zusammensetzt. Einzelne dieser Verhaltensweisen treten jedoch auch bei anderen Ameisenarten auf. Wenn die Jagdweise der Treiberameisen nicht in allen Details betrachtet wird, führt dies leicht zu Konfusion und Verwechslungsmöglichkeiten mit anderen Ameisen. Aus diesem Grund wird das Jagdschema der Treiberameisen nach Themen geordnet diskutiert, unter Berücksichtigung einiger anderer Ökotypen von Ameisen, die einen sinnvollen Vergleich liefern.

- **Raumrekrutierung:** Eine Rekrutierung auf neues Terrain wurde bei einigen Treiberameisen, so auch bei Arten, die in dieser Arbeit untersucht wurden, festgestellt. In Abschnitt 4.10.1.1 wurde die Bedeutung dieser Art der Rekrutierung für die Entstehung von Raubzügen erläutert. Bei *L. diminuta*, der einzigen untersuchten Art, die kein Treiberameisenverhalten zeigt, wurde hingegen keine Raumrekrutierung beobachtet (Abschnitt 3.5.2). Wilson und Bossert (1963) unterschieden Rekrutierungsspuren von Erkundungsspuren<sup>33</sup> und ordneten letztere eindeutig den Treiberameisen zu. So scheint die Rekrutierung auf neues Terrain auf den ersten Blick eine charakteristische Eigenschaft der Treiberameisen zu sein. Die These kann jedoch nicht gehalten werden, da es andere Ameisen gibt, bei denen derartiges Verhalten auftritt. So wird unbespurtes Terrain z.B. auch von *Solenopsis saevissima* (Wilson 1962), *Iridomyrmex humilis* (Aron et al. 1989, 1990) oder *Monomorium pharaonis* (Fourcassié und Deneubourg 1992) mittels Spurkommunikation kollektiv erkundet. Das Ausbilden von Furagierformationen scheint vielmehr ein Charakteristikum großer Kolonien zu sein (Beckers et al. 1989). Bei *I. humilis* wurden Erkundungsschwärme sogar mit dem gleichen Modellansatz, wie er für Ecitoninen verwendet wurde, simuliert (Deneubourg et al. 1990). Warum aber ist z.B. *I. humilis* keine Treiberameise? Die Art des Furagierens scheint so verschieden zu sein, daß kein Autor auf die Idee kommen würde, diese Dolichoderine als Treiberameise zu bezeichnen. Furagierformationen wie sie bei dieser Art auftreten, werden als Stammspuren bezeichnet. Damit liegt der Unterschied auf der Hand; Stammspuren sind wesentlich statischer als Raubzüge von Treiberameisen. Die überaus schnelle und effiziente Rekrutierung läßt Treiberameisen geballt in Insektenkolonien einfallen oder mobile Beute überwältigen und

<sup>33</sup> Begriffsdefinitionen in Kapitel 6

genauso schnell wieder verschwinden, wenn die Ressource erschöpft ist. Wäre dieses Verhalten z.B. bei *I. humilis* oder *M. pharaonis* zusätzlich zur Raumrekrutierung realisiert, so könnte man sehr wohl von Treiberameisenverhalten sprechen. Raubzüge von Treiberameisen sind letztendlich nichts anderes als ein überaus dynamisches System aus Stammpuren und Schwärmen.

- **Schnelle Beuterekrutierung:** Bei der schnellen Rekrutierung der Treiberameisen handelt es sich definitionsgemäß um eine Massenrekrutierung<sup>34</sup>. Zwar können taktile Reize hinzugezogen werden (Chadab und Rettenmeyer 1975, Topoff 1984), aber die chemische Spur alleine ist ausreichend und hauptverantwortlich für den Rekrutierungseffekt. Doch es scheint erhebliche Unterschiede im Vergleich mit anderen massenrekrutierenden Arten zu geben. Wie bereits bei der Diskussion verschiedener, theoretischer Modelle angesprochen (Abschnitt 4.9), sind die Unterschiede beträchtlich. Diese Unterschiede scheinen in erster Linie von dem zugrundeliegenden Signalsystem abhängig zu sein. Arten, die nur ein Spurpheromon benutzen, können nicht die Schnelligkeit und nicht die Dynamik bei der Futterkommunikation erreichen, die durch zwei Pheromone gewährleistet ist. So scheint ein System aus mindestens zwei Pheromonen Voraussetzung für eine Jagdweise im Sinne der Treiberameisen zu sein. Doch auch diese Eigenschaft ist ebenfalls bei Arten erfüllt, die kein Treiberameisenverhalten an den Tag legen. In diesem Zusammenhang ist die Ökologie von *L. diminuta* besonders interessant. Diese Art besitzt der Theorie nach die nötige Signalausstattung, um sich wie eine Treiberameise zu verhalten. Sie zeigt jedoch keine Raumrekrutierung und keinen Recruitment Overrun (s.u.). Ohne die kollektive Erkundung neuen Terrains kann verständlicherweise kein Raubzug zustande kommen, solange keine Beuterekrutierung erfolgt. Bei *L. sp. 3* hingegen werden Raubzüge auf neues Terrain auch ohne vorhergehende Beuterekrutierung ausgeführt (Abschnitt 3.6.1). Das Verhalten ist das einer Treiberameise, während die Pheromonausstattung der von *L. diminuta* sehr nahe steht (Abschnitt 3.6). Die schnelle Beuterekrutierung ist zwar ein wichtiges Kriterium für Treiberameisen, aber sie ist nicht auf diese Gruppe beschränkt.
- **Recruitment Overrun:** Eine überaus starke Rekrutierung, die zahlreiche Ameisen auch weit über die Beute hinausführt, wurde erstmals von Topoff et al. (1980) bei *Neivamyrmex nigrescens* beschrieben und als Recruitment Overrun bezeichnet. Dieses Phänomen scheint auf Arten begrenzt zu sein, die wie Treiberameisen jagen. So ist ein Recruitment Overrun (RO) auch typisch für *L. distinguenda* (Abschnitt 3.1.2.5) und für *Pheidologeton diversus* (Moffett 1987a). Im Gegensatz dazu zeigt *L. diminuta* dieses Verhalten nicht (Abschnitt 3.5.3). Der Einfluß des RO auf die Schwarmaktivität ist leicht vorstellbar. Raubzüge werden aufrechterhalten und insbesondere verstärkt, wenn Beute gemacht wurde. Würden bei *L. diminuta* die Arbeiterinnen nach einer Beuterekrutierung nicht zum Nest zurückkehren sondern in der Gruppe weiter jagen, so wäre ein kleiner Raubzug in der Art der Treiberameisen das Resultat. Der RO scheint demnach ein exklusives Merkmal der Treiberameisen zu sein.

---

<sup>34</sup> Begriffsdefinition in Kapitel 6

Die dargestellte Diskussion zeigt, daß bei Treiberameisen eine charakteristische Kombination von Verhaltensweisen vorliegt, die nur als solche einzigartig ist. Weder die Raumrekrutierung und das Ausbilden von Furagierformationen noch die schnelle Rekrutierung auf Nahrung sind als Einzelkriterien charakteristisch. Beides zusammen jedoch ist nur bei Treiberameisen realisiert. Der RO scheint als solcher nur bei Treiberameisen aufzutreten. Mit den in der Einleitung erwähnten Kriterien ergeben sich nun zusammengefaßt folgende Charakteristika für Treiberameisen.

Die Kombination aus mobiler Lebensweise und Gruppenjagd ist, nach der Definition des Treiberameisen-Syndroms, für diese Ameisen charakteristisch (Gotwald 1982, Wilson 1958). Die Gruppenjagd ihrerseits ist jedoch ein zusammengesetztes Verhalten:

- Zunächst erfolgt eine **Raumrekrutierung**, die für die Formation der Raubzüge verantwortlich ist. Das Einleiten von Raubzügen noch vor einem Beutekontakt ist eines der wichtigsten Kriterien der Treiberameisen.
- Erst bei Beutekontakten erfolgen **schnelle Beuterekrutierungen**, die große Dynamik in die Raubzugformationen bringen.
- Die Dynamik wird zudem durch den **Recruitment Overrun** unterstützt indem die Effekte der Beuterekrutierungen amplifiziert werden.
- Die minimale Voraussetzung für ein derartiges Furagierverhalten scheint ein **Zwei-Komponenten-Signalsystem** zu sein. Nur so können die beiden verschiedenen Rekrutierungsformen auf eindeutige Weise koordiniert werden.

Mit der erfolgten Auflistung von Komponenten, die an der Gruppenjagd beteiligt sind, werden die Schwächen des Treiberameisen-Syndroms erkennbar. Wie in der Einleitung erwähnt, ist die Definition nicht eindeutig genug um den Ökotyp Treiberameise von anderen Lebensweisen klar abzugrenzen. Daher soll nun der Versuch unternommen werden, eine neue und eindeutige Charakterisierung zu erarbeiten. Es ist vor allem die Unschärfe des Begriffs „Gruppenjagd“, welche zu Verwechslungen und Konfusion zwischen verschiedenen Ökotypen von Ameisen führte. Mit der Gruppenjagd ist das kollektive Erjagen von Beuteobjekten gemeint. Dieses Verhalten tritt jedoch nicht nur bei Treiberameisen auf, sondern auch bei Ameisenarten, die Gruppenrekrutierungen auf lebende Beuteobjekte ausführen. Diese „Scout-induzierte Gruppenjagd“ unterscheidet sich aber erheblich von der Jagdweise der Treiberameisen (Kapitel 6). Bei der Scout-induzierten Gruppenjagd erfolgt die Suche nach Beute einzeln und das Überwältigen sowie das Eintragen kollektiv. Bei der Treiberameisen-Gruppenjagd hingegen erfolgen alle Schritte, einschließlich der Suche nach Beute, kollektiv. Um eine eindeutige Begrifflichkeit zu gewährleisten, können zwei Möglichkeiten verfolgt werden:

- 1) Der Begriff „Gruppenjagd“ behält seine traditionelle Bedeutung und wird ausschließlich dem Verhalten der Treiberameisen zugeschrieben, während die Jagd durch Gruppenrekrutierung konsequent mit dem Begriff „Scout-induzierte Gruppenjagd“ bezeichnet wird.

- 2) Der Begriff „Gruppenjagd“ erhält seine wörtliche Bedeutung und wird nur für die Scout-induzierte Jagd verwendet, während das Verhalten der Treiberameisen mit dem Begriff „Massenjagd“ eindeutig abgegrenzt wird.

Alle genannten Begriffe existieren bereits in der Literatur, sowohl die Scout-induzierte Gruppenjagd als auch die Massenjagd werden aber wenig verwendet. Die Möglichkeit 1) behält die traditionelle Definition des Treiberameisen-Syndroms mit dem Zusatz bei, daß der Begriff Gruppenjagd nicht mehr für die Jagd mit Scouts verwendet werden darf. Wie aus der Literatur hervorgeht, scheint dies wenig erfolgversprechend. Von seiner wörtlichen Bedeutung her trifft der Begriff Gruppenjagd exakt auf das Verhalten einer durch einen Scout rekrutierten Raubzuggruppe zu (vgl. Abb. 48 auf Seite 132). Die ausgedehnten Raubzugformationen der Treiberameisen mit diesem Begriff zu beschreiben, trifft die Phänologie jedoch weitaus weniger.

Aus diesem Grund wäre der Vorschlag 2) zu favorisieren. Bei dieser Definition stimmt die wörtliche Bedeutung der Begriffe am besten mit den zu beschreibenden Verhaltensweisen überein. Ein Raubzug im Treiberameisen-Stil besteht aus einer ausgedehnten Jagdformation unzähliger Ameisen, die über längere Zeiträume aufrechterhalten wird (vgl. Abb. 5 auf Seite 27 und Abb. 6 auf Seite 29). Der Begriff Massenjagd beschreibt dieses Verhalten sehr anschaulich. Zudem verwenden Treiberameisen bei ihrer Kommunikation die Massenrekrutierung, während bei der Scout-induzierten Jagd eine Gruppenrekrutierung erfolgt. Der Vorschlag 2) steht somit in Einklang mit der zugrundeliegenden Kommunikation und überträgt konsequent die Begrifflichkeiten. Für den neuen Vorschlag 2) sind in diesem Sinne die besten Bedingungen gegeben, sich einheitlich in der Literatur durchzusetzen. Auf diese Weise könnte die vorliegende Arbeit dazu beitragen, zukünftige Konfusionen bezüglich der Ökologie von räuberischen Ameisen mit unterschiedlichen Jagdstrategien zu vermeiden.

Übertragen auf das traditionelle Treiberameisen-Syndrom, welches selbstverständlich in seiner grundlegenden Bedeutung gültig bleibt, ergibt sich damit folgende, modifizierte Definition für den Ökotypus der Treiberameisen:

**Das Treiberameisen-Syndrom schließt die Kombination aus  
einer mobilen Lebensweise und der Massenjagd ein.**

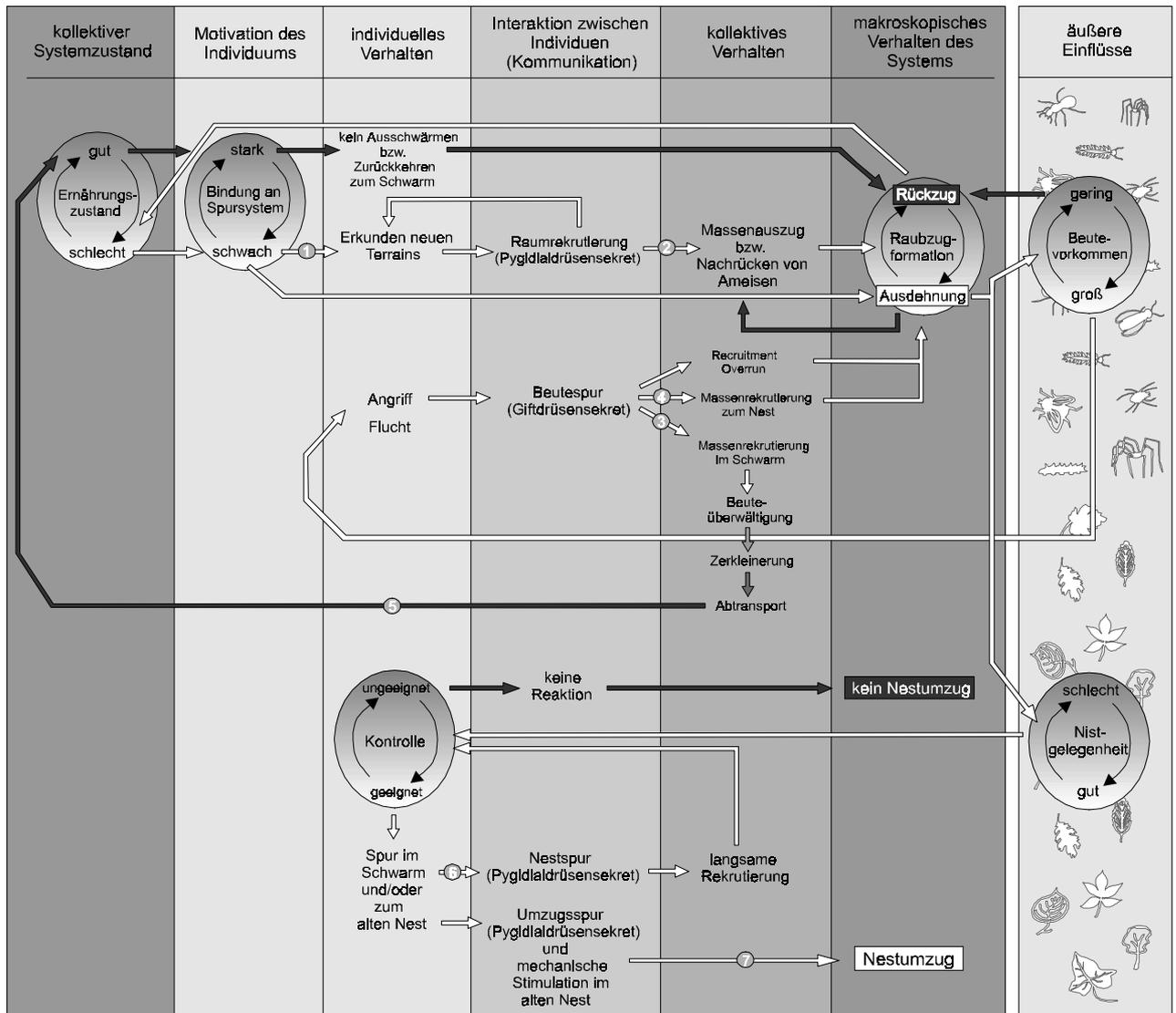
**Die Massenjagd beinhaltet das kollektive Suchen, Überwältigen  
und Eintragen von Beute.**

#### 4.14 Das Treiberameisen-Syndrom als Komplexes Adaptives System (CAS)

In den vorhergehenden Abschnitten wurde die Koordination des Schwarmverhaltens von *L. distinguenda* als typische Treiberameise auf Basis der Kommunikation sowie in Wechselwirkung mit äußeren Faktoren erörtert. Zusätzlich wurden Faktoren gesucht, die für das Treiberameisen-Syndrom im allgemeinen charakteristisch sind.

Das Schwarmverhalten von *L. distinguenda* erwies sich als hoch dynamisch, so daß es sich in seiner natürlichen Umgebung situationsspezifisch auf immer neue Weise manifestiert. Trotzdem ließen sich stabile Merkmale in der Struktur und Organisation des Verhaltens erkennen. Die funktionalen Mechanismen, die dieses Verhalten steuern, werden nun im Sinne eines CAS in reduzierter Form dargestellt, so daß sich ein Überblick über die Koordination des Treiberameisen-Syndroms am Beispiel von *L. distinguenda* ergibt. In Form eines Wirkungsgefüges ist dargestellt, wie äußere Einflüsse über diverse Interaktionen auf das System einwirken (Abb. 62). Die Entwicklung und Koordination des makroskopischen Schwarmverhaltens (Raub- und Umzüge) sollen damit veranschaulicht werden.

Eine charakteristische Eigenschaft von CAS ist die Vernetzung unterschiedlicher Systemebenen durch Interaktionen (Hartvigsen et al. 1998). Aus diesem Grund wurde bei der Darstellung besonderer Wert darauf gelegt, die verschiedenen Ebenen, zwischen denen Interaktionen stattfinden, abzubilden. Dazu wurden Graustufen von hell (individueller Level) bis dunkel (kollektiver Level) in Form von Spalten gewählt. Wechselwirkungen zwischen diesen Ebenen sind durch Pfeile gekennzeichnet. Solche Interaktionen können direkt oder indirekt stattfinden. Bei indirekten Interaktionen („Stigmergy“) modifizieren Individuen ihre Umgebung, und andere Individuen reagieren auf die Modifikation (Bonabeau et al. 1999). Pheromonspuren von Ameisen sind dafür ein gutes Beispiel. Durch die Verkettung mehrerer Interaktionen können positive oder negative Verstärkungen auftreten. Dabei handelt es sich um wichtige Regulationsmechanismen, bei denen sich schwache Effekte (z.B. auf individueller Ebene) derart aufsummieren können, daß das gesamte System eine Veränderung erfahren kann (Deneubourg und Goss 1989, Wilson und Hölldobler 1988). In der Darstellung sind Interaktionen, die zu positiver Verstärkung beitragen, durch weiße Pfeile gekennzeichnet, im Gegensatz zu dunkelgrauen Pfeilen, die negatives Feedback bewirken. Dabei ist zu beachten, daß die Rückkopplungsmechanismen in manchen Fällen über eine Kette von Interaktionen wirken. Besonders wichtige Interaktionen wurden mit einer Nummer gekennzeichnet und in Tab. 60 gesondert beschrieben. (Eine Integration dieser Parameter würde die ohnehin schon umfangreiche Darstellung sprengen.) Des weiteren sind in der Darstellung des Treiberameisen-Syndroms dynamische Gleichgewichte hervorgehoben, die je nach Zustand unterschiedliche Einflüsse auf das System bewirken können. Die Lage solcher Gleichgewichte liegt zwischen zwei Eigenschaften, deren Verhältnis situationsspezifisch ausfällt. Die dynamischen Gleichgewichte sind durch Ellipsen mit einer vertikalen Grauschattierung von hell nach dunkel dargestellt, wobei analog zu den Interaktionen hell positive und dunkel negative Auswirkungen bezüglich des betrachteten Phänomens bedeuten.



**Abb. 62:** Das Treiberameisen-Syndrom als Komplexes Adaptives System am Beispiel des Schwarmverhaltens von *L. distinguenda*. Die Darstellung zeigt Regulationsmechanismen, die auf das makroskopische Verhalten des Systems einwirken, unter Berücksichtigung äußerer Einflüsse. Beschreibung numerierter Interaktionen in Tab. 60. Weitere Erläuterungen im Text.

Ein CAS läßt Diversität innerhalb der individuellen Komponenten eines Systems zu. Blum (1977) stellte für soziale Insekten die Plastizität individuellen Verhaltens innerhalb einer Kolonie dar. Unterschiedliches Verhalten (unter gleichen Bedingungen) kann zwischen temporären oder morphologischen Kästen auftreten, das Verhalten kann aber auch bei gleichartigen Individuen oder bei demselben Individuum je nach Situation variieren.

Bei *L. distinguenda* ist die Plastizität nicht morphologisch manifestiert, doch zeigte sich vielfach, daß Individuen sich höchst unterschiedlich verhalten können. Der Polyethismus kann altersabhängig sein (Abschnitt 4.1.2), oder er kann von der Motivation des Individuums abhängen, welche sich je nach herrschenden Bedingungen stetig verändern kann (Abschnitt 4.10.1.1). Das Schema zeigt, wie Polyethismus egal welcher Variante entstehen kann und zur Ausprägung des Systemverhaltens beiträgt. So sind auf dem individuellen Level erhebliche Unterschiede in Motivation und Verhalten möglich, was durch die dynamischen Gleichgewichte

in Abb. 62 zum Ausdruck kommt. Erst die Summe aller Effekte beeinflusst das System makroskopisch. In diesem Sinne wird das Schema der Vielfältigkeit des individuellen Verhaltens innerhalb einer Kolonie gerecht und bindet sie in einen kollektiven Kontext.

Außerdem ist zu erkennen, daß positive bzw. negative Verstärkung über eine Verkettung von Interaktionen über mehrere Ebenen des Systems wirken können. Bei Umzügen wirkt nur positives Feedback. Wenn sich ausreichend Einzeleffekte aufsummiert haben, kommt es zu einem Umzug, ansonsten nicht. In diesem Fall liegt eine Ja-oder-Nein Entscheidung vor. Bei Raubzügen spielen im Gegensatz dazu wesentlich mehr Einflüsse eine Rolle. Es gibt mehrere positive und negative Rückkopplungen. In der Folge können Raubzugaktivitäten stetig variierende Ausmaße annehmen, in Abhängigkeit von dem Zusammenspiel positiver und negativer Einflußfaktoren. Es ist wichtig zu beachten, daß die Wechselwirkungen nicht notwendigerweise chronologisch stattfinden müssen. In natura wirkt ein Großteil der Interaktionen gleichzeitig auf das System ein. Ein Raubzugswarm kann sich an einer Flanke zurückziehen und an einer anderen ausdehnen. Gleichzeitig kann an verschiedensten Orten Beute entdeckt, überwältigt und verwertet werden. Schließlich kann ein Umzug parallel zu einem Raubzug stattfinden.

---

**Tab. 60:** Beschreibung wichtiger Interaktionen aus Abb. 62.

- 
- |   |  |
|---|--|
| 1 | Arbeiterinnen, die auf neues Terrain vorstoßen, orientieren sich nach diversen taktilen und olfaktorischen Reizen. Hierdurch können erste Richtungspräferenzen in einer heterogenen Umgebung entstehen.  |
| 2 | Tiere, die das Nest verlassen, folgen Pygidialsekretspuren (gute Spurführung; Wirkdauer ca. 20 min). Bei hohen Konzentrationen ist die Spurtreue groß, während sich Straßen mit abnehmender Konzentration zunehmend auflösen. Es entsteht eine Formation aus Raubzugstraße und -Schwarm.   |
| 3 | Arbeiterinnen, die Beute aufgespürt haben, legen Giftspuren (Erregung, Beschleunigung, Angriff; Wirkdauer ca. 1,5 min). Durch dieses distinkte, starke Signal werden große Zahlen von Ameisen schnell zu bestimmten Orten geführt. Die Schwarmformation erhält hierdurch eine große Dynamik, verstärkt durch die schnelle Diffusion der Erregungskomponente. Der Schwarmvorstoß entwickelt sich in Richtung des maximalen Beutevorkommens. |
| 4 | Beuterekrutierungen reichen zurück bis ins Nest. Dadurch werden große Zahlen von Ameisen rekrutiert, die den Raubzug ausdehnen. Tiere, die sich durch Giftdrüsensekret orientieren, werden zur aktuellen Schwarmfront geführt.   |
| 5 | Beim Abtransport von Nahrung steuern die Arbeiterinnen gezielt das Nest an. Dies ist möglich, indem sie nur Pygidialdrüsensekret zur Orientierung benutzen und Giftdrüsensekret ignorieren. Zusätzlich hilft die visuelle Orientierung, im Netzwerk von Pheromonspuren die richtige Richtung zu finden.  |
| 6 | Arbeiterinnen, die eine geeignete Nistgelegenheit aufgespürt haben, legen von dort ausgehend starke Pygidialsekretspuren. Je stärker diese Spuren werden, desto mehr Ameisen werden dorthin rekrutiert.  |
| 7 | In der Umzugspur orientieren sich die Ameisen nur nach Pygidialdrüsensekret und meiden Giftdrüsensekret. Dies verhindert, daß umziehende Tiere in einen Raubzug geraten.   |
-

## 4.15 Evolution der Kommunikationssysteme in der Gattung *Leptogenys*

Wie in Abschnitt 4.11 beschrieben, gehen Unterschiede in den Kommunikationssystemen zum Teil mit erheblichen, ethoökologischen Unterschieden zwischen den Arten einher. Der enge Zusammenhang zwischen Kommunikation und Ökologie ist damit insbesondere auch bei der Rekonstruktion einer möglichen Evolution von Bedeutung. In der Einleitung wurde bereits angemerkt, daß die vielfältigen Jagdstrategien innerhalb der Gattung *Leptogenys* Anlaß zu Spekulationen über ihre evolutive Entstehung gaben. Eine verbreitete Hypothese zur Evolution des Treiberameisen-Syndroms im allgemeinen geht auf Wilson (1958) zurück. Dabei werden entwicklungsgeschichtliche Schritte in folgender Reihenfolge angenommen:

- (1) Ausgehend von solitär jagenden Vorfahren, entwickelt sich mit einer Beutespezialisierung auf soziale Insekten die Jagd durch Gruppenrekrutierung.
- (2) Die Gruppenjagd verselbständigt sich insofern, als daß kein Scout mehr zum Auslösen eines Raubzugs nötig ist.
- (3) Die nomadische Lebensweise entwickelt sich mit der Gruppenjagd oder bald darauf, denn mit zunehmender Effizienz bei der Jagd müssen die Kolonien häufiger ihr trophophorisches Feld wechseln.
- (4) Mit zunehmender Verbesserung der Jagdtechnik wird das Nahrungsspektrum auch auf nicht-soziale Insekten und andere Arthropoden, vor allem große und schnell flüchtige Tiere, erweitert.
- (5) Aufgrund hocheffizienter Massenjagd und erweitertem Beutespektrum ist eine Zunahme der Koloniegroße möglich.

Wesentliche Züge dieser Entstehungsgeschichte werden von Dejean und Evraerts (1997) auch auf die Gattung *Leptogenys* übertragen, mit dem Unterschied, daß zu Anfang die solitäre Jagd mit Spezialisierung auf Isopoden existierte. Diese Art der Beutespezialisierung ist in der Gattung auch heute noch weltweit verbreitet und kann daher als ursprünglich angesehen werden. Die Gruppenjagd entstand in der Folge von Rekrutierungen auf große Beuteobjekte oder Ansammlungen mehrerer Beutetiere. Danach konnte sich das Nahrungsspektrum auf soziale Insekten oder andere Arthropoden verlagern. An letzter Stelle entstanden generalistische Massenjäger wie *L. distinguenda*.

Speziell für die Gattung *Leptogenys* wurde von Maschwitz und Mühlenberg (1975) aber auch ein Szenario mit einer anderen Abfolge der Ereignisse vorgeschlagen. Dieser Ansatz berücksichtigt vor allem die weite Verbreitung einer mobilen Lebensweise bei *Leptogenys* (und auch bei vielen anderen Ponerinen). Da nicht immer auch gleichzeitig eine Gruppenjagd verwirklicht ist, wird die Mobilität als ursprünglicher angesehen. Die Hypothese wurde von Steghaus-Kovac (1994) übernommen und im Detail ausgearbeitet:

- (1) Übereinstimmend mit Dejean und Evraerts (1997) wird die solitäre Jagd auf Isopoden als ursprünglich angesehen. Es existiert bereits eine effiziente Rekrutierung, die jedoch für den Nestwechsel eingesetzt wird. Die Laubstreu der (Regen)wälder stellt ein nahrungsreiches,

aber labiles Habitat dar. Somit ist eine schnelle Nestrekrutierung bei Störung zunächst von größerer Bedeutung als eine Beuterekrutierung.

- (2) Die Fähigkeit zu Rekrutieren wird sekundär auf den Beuteerwerb übertragen, um größere Objekte zu bewältigen. Zunächst wird Beute nur kollektiv abtransportiert, erst später entsteht die Scout-induzierte Gruppenjagd.
- (3) Es folgt eine weitere Evolution der Jagdtechniken, die mit der Erweiterung des Nahrungsspektrums bzw. der Spezialisierung auf soziale Insekten einhergeht. Dabei kann auch die Koloniegröße zunehmen.
- (4) Zuletzt erfolgt der Schritt zur Massenjagd im Stil der Treiberameisen. Raubzüge in großem Maßstab werden ohne Kundschafterinnen eingeleitet, indem schon vor Beutekontakt rekrutiert wird.

Mit den geschilderten Hypothesen stehen also zwei Szenarien für die Entwicklungsgeschichte des Treiberameisen-Syndroms zur Verfügung, die sich im wesentlichen darin unterscheiden, ob die Gruppenjagd vor bzw. mit der mobilen Lebensweise entstand oder danach. Umfangreiche Argumentationen, welche die jeweiligen Ansätze stützen, sind der entsprechenden Literatur zu entnehmen (s.o.). Die beiden Alternativen sollen bei der Entwicklung einer möglichen Evolution der Kommunikationssysteme in der Gattung *Leptogenys* Berücksichtigung finden. Mögliche Entwicklungslinien der verschiedenen Jagdsysteme soll nun von seiten des Signalsystems rekonstruiert werden. Dabei werden nur diejenigen Pheromonkomponenten berücksichtigt, die in der Gattung *Leptogenys* offensichtlich weit verbreitet sind; eine Komponente der Pygidialdrüse und zwei Komponenten der Giftdrüse.

Bezüglich der Spurdrüsen von *Leptogenys* kann nach den Abschnitten 4.4 und 4.5 folgende grobe Funktionszuordnung festgestellt werden: Beim Beuteerwerb aller ausführlich untersuchten Arten sind sowohl die Pygidial- als auch die Giftdrüse beteiligt, während beim Nestwechsel nur die Pygidialdrüse eingesetzt wird. Trotz dieses zunächst einheitlichen Bildes kann die Wirkweise der einzelnen Drüsenkomponenten höchst unterschiedlich sein. In Abschnitt 4.11 wurde festgestellt, daß Variationen im Kommunikationssystem mit erheblichen ökologischen Unterschieden einhergehen können. In umgekehrter Weise scheinen die Kommunikationssysteme gleicher Ökotypen jedoch äußerst einheitlich zu sein. Bei gruppenrekrutierenden Arten (vgl. *L. diminuta* und *chinensis*) dient die Giftdrüse hauptsächlich der Orientierung, während mit der Pygidialdrüse Rekrutierungen ausgelöst werden. Bei massenjagenden Arten (vgl. *L. distinguenda*, *mutabilis*, sp. 2, *myops* und *processionalis*) sind die Wirkungen der Drüsen hingegen genau umgekehrt. Die Giftdrüse löst starken Beutealarm aus und besitzt nur untergeordnete Orientierungswirkung, während die Pygidialdrüse gute und langfristige Führwirkung besitzt. In den oben geschilderten evolutiven Abfolgen wird die individuelle Jagd einheitlich an den Anfang gestellt (Stufe 1) und die Gruppenrekrutierung (Stufe 2) als ursprünglicher angesehen als die Massenjagd (Stufe 3). Danach sollte also in Stufe 2, und mit großer Wahrscheinlichkeit auch in Stufe 1 (s.u.), die Pygidialdrüse primär in die Beuterekrutierung und die Giftdrüse in die Orientierung involviert gewesen sein. Dies ist ein

brauchbarer Ansatz, um die Entstehungsgeschichte der Kommunikationssysteme wie folgt zu entwerfen. In Tab. 61 sind die Entwicklungsstufen zusätzlich zusammengefaßt.

### **Stufe 1; individuelle Jagdstrategie:**

**a)** Die Orientierung der Individuen ist besonders bei einzeln furagierenden Ameisen von großer Bedeutung. Die Giftdrüse war daher vermutlich schon früh in dieser Funktion aktiv, unabhängig davon, ob bereits eine Umzugskommunikation existierte.

**b)** Wenn die Kolonien bereits in diesem Stadium mobil waren, so dürfte die Pygidialdrüse von Anfang an die Nestwechsel koordiniert haben. Eine umgekehrte Funktion der Spurdrüsen ist äußerst unwahrscheinlich, da unter solchen Umständen der Schritt zur nächsten Stufe (s.u.) mit enormen Veränderungen im Kommunikationssystem verbunden wäre.

**Stufe 2; Entwicklung der Gruppenjagd:** Von der ersten Stufe aus sind zwei mögliche Entwicklungslinien zu diskutieren; **a)** mit und **b)** ohne bereits existierende Umzugskommunikation:

**a)** Um ein neues, kollektives Verhalten zu etablieren, muß sich ein entsprechendes Kommunikationssignal entwickelt haben. Waren jedoch bereits beide Drüsen in die Kommunikation involviert, so ist zu diskutieren, wie das neue Verhalten koordiniert werden konnte. Als Schritt mit dem geringsten Aufwand könnte das schon bestehende Rekrutierungssignal aus der Umzugskommunikation auch beim Beuteerwerb eingesetzt worden sein (Steghaus-Kovac 1994). Um jedoch eine eindeutige Kommunikation zu gewährleisten, mußte das Signal in irgendeiner Weise modifiziert werden. Die Information, ob eine Beute angegriffen oder ob die Brut an einen anderen Ort getragen werden soll, muß bereits im Nest zur Verfügung stehen. Dazu bot sich die Möglichkeit an, das Sekret der Pygidialdrüse mit einem zusätzlichen Signal zu koppeln. Mit diesem einfachen Schritt wäre ein distinktes Signal geschaffen. Die kombinierte Wirkung von Pygidial- und Giftdrüsensekret bei der Futterkommunikation ist in der gesamten Gattung verbreitet und läßt sich außerdem bei einem rezenten Vertreter beobachten, der den evolutiven Status des Gruppenjägers verkörpert (vgl. *L. diminuta* in Abschnitt 4.5)<sup>35</sup>. Als alternative Möglichkeit wäre es aber auch vorstellbar, nicht das neue Signal (Beuterekrutierung) sondern das schon bestehende Signal (Nestumzug) mit einer anderen Komponente zu koppeln. Dies erscheint jedoch äußerst unrealistisch, denn dazu müßte dem alten Signal für den Nestumzug ein neuer Kontext (Beuterekrutierung) und gleichzeitig das neue Signal der alten Bedeutung (Nestumzug) zugeordnet werden. Eine derartige Umorganisation des Kommunikationssystems ist evolutiv nicht einfach nachzuvollziehen. Aus diesem Grund muß die Umzugskommunikation von *L. chinensis*, bei der

---

<sup>35</sup> Damit bietet sich auch eine Möglichkeit die Umzugskommunikation von *L. diminuta* zu erklären. Es konnte nämlich kein distinktes Signal bei *L. diminuta* entdeckt werden, welches einen Umzug auslöst (Steghaus-Kovac 1994). Mit der gleichzeitigen Abgabe der Kurzzeitkomponente aus der Giftdrüse ist dies jedoch (genau wie bei *L. distinguenda*) gegeben.

zusätzlich zur Pygidialsekretspur im Nest striduliert wird (Maschwitz und Schönege 1983), in einer anderen Phase entstanden sein. Dies könnte sehr früh, aber auch später der Fall gewesen sein. Die Stridulation tritt bei rezenten *Leptogenys*-Arten im Zusammenhang mit einer Erregung durch äußere Einflüsse auf. Da Nestwechsel nach der These von Maschwitz und Mühlenberg (1975) aus Notsituationen und damit verbundenen Erregungszuständen hervorgingen, ist es nicht unwahrscheinlich, daß es sich um ein ursprüngliches Signal handelt. Unter diesen Annahmen ändert sich der Entwicklungsverlauf nicht wesentlich, aber es ergibt sich zusätzlich eine interessante Interpretation. Das bei rezenten Arten beobachtete, mechanische Aufforderungsverhalten bei Umzügen könnte aus der ursprünglichen Stridulation abgeleitet sein. Damit wären sinnvollerweise zwei distinkte, mechanische Signale entstanden, eines für den Nestumzug in Ruhe und eines für Störungen durch äußere Einflüsse oder Feinde. Wenn das Umzugssignal wie angenommen von Anfang an aus zwei Komponenten zusammengesetzt war, so wäre eine Kopplung für das Beutesignal mit dem Einführen der Gruppenrekrutierung nicht unbedingt notwendig gewesen. Ich halte es dennoch für wahrscheinlich, daß das Signal auch unter diesen Umständen (mit einer Komponente der Giftdrüse) gekoppelt wurde, denn das Weglassen einer Komponente ist weit weniger eindeutig als neues Signal zu erkennen als das Hinzufügen einer neuen. Diese Variante ist in Tab. 61 dargestellt. Doch auch wenn die Giftdrüse in diesem Entwicklungsschritt noch nicht direkt mit der Beuterekrutierung verknüpft gewesen sein sollte, ist ein späterer Funktionswandel dennoch leicht vorstellbar (s.u.). Es ist nämlich zu beachten, daß die Gruppenraubzüge über zuvor vom Scout gelegte Orientierungsspuren verliefen, womit das Sekret der Giftdrüse im Raubzug präsent war. Damit können die Entwicklungsschritte in Stufe 3 in gleicher Weise ablaufen, unabhängig ob mit oder ohne Stridulationssignal.

**b)** Wenn bei der Stammart zu diesem Zeitpunkt noch keine Umzugskommunikation existierte, so konnte die Pygidialdrüse ohne weiteres in der neuen Futterkommunikation eingesetzt werden. In dieser Entwicklungslinie entstand die Mobilität erst als die Beuterekrutierung bereits existierte. Zu diesem Zeitpunkt waren demnach beide verfügbaren Spurdrüsen mit Signalen belegt, und es ergab sich (wie oben) das Problem, ein drittes Signal in das bestehende System zu implementieren.

Eine Lösung könnte in ähnlicher Weise erfolgt sein: Es wurden zwei Signale gekoppelt, um eine eindeutige Kommunikation zu gewährleisten. Auch in diesem Fall gibt es nur eine plausible Möglichkeit, die in Form eines kleinen evolutiven Schrittes ablaufen kann. Das Signal für den Beutealarm blieb erhalten, und der Nestumzug als neues Verhalten bekam ein neues Signal. Eine Kopplung mit Giftdrüsensekret wäre vorstellbar, jedoch gibt es dafür keinerlei Belege bei rezenten Arten. Bei keiner der entsprechend untersuchten *Leptogenys*-Arten spielt die Giftdrüse eine Rolle in der Umzugskommunikation. Auch eine Kopplung mit dem Stridulationssignal ist in diesem Szenario nicht plausibel. Umzüge werden in diesem Ansatz nicht durch ein instabiles Habitat ausgelöst und gehen demnach nicht aus Notsituationen hervor. Stridulationsgeräusche werden bei *Leptogenys* aber in der Regel bei Störung abgegeben. Trotzdem kann nicht ausgeschlossen werden, daß eine der beiden Signalvarianten existierte. Die zweite Alternative würde ein Kommunikationssystem wie das von *L. chinensis* (s.o.) liefern.

### Stufe 3: Entstehung der Massenjagd

Es wurde bereits erwähnt, daß die Einsatzbereiche der Spurdrüsen bei Gruppen- und Massenjägern genau umgekehrt sind. Wie ist solch ein dramatischer Funktionswandel zu erklären? Die Antwort ist erneut in der Bedeutung der Rekrutierung für Treiberameisen zu finden. In den Abschnitten 4.8 und 4.9 wurde gezeigt, daß eine effiziente und flexible Rekrutierung ein Kommunikationssystem mit mindestens zwei Signalen erfordert, wobei eines der Signale eine starke Beuterekrutierung auslöst. Bei der Entstehung der Gruppenjagd (Stufe 2) war ein bestehendes Rekrutierungssignal mit einem zweiten Signal gekoppelt worden, um eine eindeutige Beutekommunikation zu gewährleisten. Damit war der Grundstein für ein Treiberameisen-Signalsystem gelegt. In dem existierenden Kommunikationssystem (welches dem von *L. diminuta* bzw. *chinensis* ähnlich war) erfüllte jedoch die Giftdrüse Orientierungsfunktion und enthielt gleichzeitig die Erregungskomponente, welche den Beutealarm charakterisiert. Diese Kombination ist denkbar ungünstig für eine Evolution hin zu einer starken Erregungskomponente wie man sie bei den Treiberameisen findet. Bei einer stark wirkenden Erregungskomponente in der Giftblase könnte ein Individuum keine Orientierungsinformation abgeben, ohne dabei auch eine Erregung auszulösen, da die Erregungskomponente immer gleichzeitig mit der Orientierungssubstanz ausgeschieden wird. Aus diesem Grund konnte das Erregungssignal nur schwach und äußerst kurzlebig bleiben wie bei *L. diminuta* bzw. *chinensis*, oder die Orientierungsfunktion mußte auf die Pygidialdrüse verlagert werden wie bei *L. distinguenda*. Dies konnte ohne weiteres mit der Aufgabe der individuellen Beutesuche geschehen, denn die individuelle Orientierung durch Giftdrüsensekret war nur bei der solitären Jagdweise bedeutsam.

Bei den Gruppenjägern wurden die Raubzuggruppen mit der Pygidialdrüse rekrutiert. In der Raubzuggruppe war eine individuelle Orientierung in der Art, wie sie für einzeln foragierende Ameisen von Bedeutung ist, überflüssig. Wie die Versuche an *L. diminuta* zeigten (Abschnitt 3.5.4.2.1), können Pygidialsekretspuren bei der Nestfindung ebensogut verwendet werden. Damit kommt dem Pygidialdrüsensekret eine erste Orientierungsfunktion zu. Das Giftdrüsensekret hingegen dient bei einer gruppenjagenden Art wie *L. diminuta* im Raubzug nicht ausschließlich der Orientierung, sondern kennzeichnet auch den Angriff von Beute. Wenn sich diese Funktion zunehmend verstärkt, während die Pygidialdrüse zunehmend Orientierungsfunktion einnimmt, kann ein Kommunikationssystem wie das von der massenjagenden *L. distinguenda* auf einfache Weise entstehen. In Tab. 61 ist zu sehen, wie sich aus der Scout-induzierten Beuterekrutierung (in Stufe 2) die Raumrekrutierung (in Stufe 3) entwickeln könnte, koordiniert mit dem Sekret der Pygidialdrüse. Das gleiche Pheromon konnte dabei auch zur Orientierung im Schwarm dienen. In der gleichen Phase wurde die individuelle Orientierung mit der Entstehung der Massenjagd überflüssig und das Signal konnte dann für die Beuterekrutierung eingesetzt werden. Eventuell könnte bei diesem Schritt eine andere Pheromonkomponente verhaltensauslösend gewesen sein. Damit wären beide funktionalen Komponenten der Giftdrüse plausibel hergeleitet.

Ein Kommunikationssystem wie das von *L. sp. 3* oder *L. nitida* (Abschnitt 4.5) könnte einen evolutionären Zwischenschritt verkörpern. *L. sp. 3* unterscheidet sich hauptsächlich im Verhalten vom *L. diminuta*-Typ, im Kommunikationssystem aber kaum. Die Pygidialdrüse hat

auffordernde Wirkung und löst Gruppenausläufe aus dem Nest aus, aber die Jagd erfolgt ohne Scouts. Unter diesen Umständen kann der Funktionswandel der Drüsen wie oben beschrieben eintreten.

Einen weiteren Hinweis, der für die skizzierte Entwicklung sprechen könnte, findet man bei *L. borneensis*. Diese Art verkörpert einen Massenjäger vom Treiberameisen-Typ. Im Unterschied zu *L. distinguenda* wird mit Giftdrüsensekret aber nicht in Form einer Spur rekrutiert, sondern durch lokale Erregung bei direktem Beutekontakt. Eine solche Wirkung existiert auch bei *L. diminuta*. Zudem wird durch Pygidialdrüsensekret in hohen Konzentrationen eine Erregung ausgelöst. Dies könnte ein Relikt einer einstigen Rekrutierungsfunktion darstellen.

**Tab. 61:** Mögliche Entwicklungslinien von der Einzel- zur Massenjagd in der Gattung *Leptogenys* auf Basis der chemischen Kommunikation. Die Verhaltensweisen mit den dazugehörigen Signalen sind in den Spalten jeweils untereinander angeordnet. Br = Beuterekutierung, (E) = Erregungskomponente, M = mechanische Aufforderung, Nr = Nestrekrutierung, (O) = Orientierungskomponente, Og = Gruppenorientierung, Oi = individuelle Orientierung, Rr = Raumrekrutierung, St = Stridulation, ? = Kann nicht schlüssig hergeleitet werden, ausführliche Erläuterungen befinden sich im Text.

		a) Nest- vor Beuterekutierung		b) Beute- vor Nestrekrutierung	
		ohne Stridulation	mit Stridulation	ohne Stridulation	mit Stridulation
<b>Stufe 1</b> (Einzeljagd)	Verhalten	Oi Nr	Oi Nr	Oi	Oi
	Signal	Gi(O) Py	Gi(O) Py+St	Gi(O)	Gi(O)
<b>Stufe 2</b> (Gruppenjagd)	Verhalten	Oi Nr Br	Oi Nr Br	Oi Br	Oi Br
	Signal	Gi(O) Py Py+Gi(E)	Gi(O) Py+St Py+Gi(E)	Gi(O) Py	Gi(O) Py
	Verhalten	↓	↓	Oi Br ? Nr	Oi Br ? Nr
Signal			Gi(O) Py ? Py+Gi	Gi(O) Py ? Py+St	
<b>Stufe 3</b> (Massenjagd)	Verhalten	Br Nr Rr+Og	Br Nr Rr+Og	X	Br Rr+Og Nr
	Signal	Gi(E) Py+M Py	Gi(E) Py+M Py		Gi(E) Py Py+M

**Zusammenfassung:** Eine Evolution der Jagdstrategien in der Gattung *Leptogenys* lässt sich von Seiten des Kommunikationssystems nach beiden oben geschilderten Ansätzen entwickeln. Dabei ergeben sich wesentliche Unterschiede in der Reihenfolge des Auftretens der verschiedenen Signale. Diese wiederum führen zu mehr oder minder wahrscheinlichen Kombinationsmöglichkeiten der Komponenten. Die Variante, bei der die Nestrekrutierung vor der Beuterekutierung entstand, lässt sich in Stufe 2 schlüssiger rekonstruieren. Zusammen mit der weiten Verbreitung der Mobilität, auch bei fehlender kollektiver Jagd, sprechen somit auch die Ergebnisse zur Kommunikation für die Variante von Maschwitz und Mühlenberg (1975). Die Argumentation bezieht sich jedoch speziell auf die Gattung *Leptogenys*. Es ist durchaus anzunehmen, daß sich im Rahmen der polyphyletischen Entstehung des Treiberameisen-Syndroms in anderen Taxa andere Szenarien abgespielt haben. Die verfügbaren Daten sind jedoch zu unvollständig, um fundierte Aussagen darüber machen zu können.

#### 4.16 Integration von Myrmekophilen in das Pheromonsystem von *Leptogenys distinguenda*

Eine beachtliche Vielfalt an Tieren, die verschiedenste taxonomische Gruppen einschließt, lebt mehr oder weniger stark assoziiert mit Ameisen (Kistner 1982). Dabei bietet das gut strukturierte Sozialgefüge einer Kolonie eine Fülle von Nischen für Symbionten, vergleichbar mit den Nischen eines Ökosystems (Hölldobler 1972). Insbesondere zwei Faktoren scheinen jeweils für sich oder auch in Kombination die Erschließung dieses Lebensraumes evolutiv zu begünstigen. Zum einen können Nahrungsressourcen im Ameisenstaat genutzt werden, wodurch eine Konkurrenz zunächst minimiert wird, zum anderen bieten die wehrhaften Ameisen sehr guten Schutz vor Prädatoren. Insbesondere Treiberameisen beherbergen eine außergewöhnliche Artenfülle von Myrmekophilen aufgrund ihrer besonders großen und langlebigen Kolonien, die zahlreiche Nischen für soziale Integration bieten (Wilson 1971). Mit dem regelmäßigen Eintragen großer Mengen an Beutetieren scheinen die Nahrungsressourcen in den Treiberameisenkolonien zudem besonders leicht verfügbar zu sein. Im Gegensatz dazu wurden bei den Wanderhirten der Gattung *Dolichoderus*, die in ihrer mobilen Lebensweise und ihren Nestern den Treiberameisen ähneln, neben Trophobionten keine weiteren Myrmekophilen entdeckt (Dill 1996). Einen weiteren Grund, der die außergewöhnliche Diversität von Myrmekophilen bei Treiberameisen erklären könnte, führt Franks (1989) an. Da viele Treiberameisenarten regelmäßig Kolonien anderer sozialer Insekten überfallen, wäre es denkbar, daß Myrmekophile der Beutearten zu den Räubern überwechselten. Ein letzter, sehr wichtiger Punkt, der das Zusammenleben mit Ameisengästen begünstigt, ist nach Gotwald (1995) die Verbreitung der Treiberameisen durch Koloniespaltung. Dadurch können Myrmekophile in der Kolonie verbleiben und müssen diese nicht erst aufspüren. Doch die starke Mobilität der Treiberameisen erschwert auch eine Koevolution mit anderen Tierarten. Es liegt auf der Hand, daß sich nur solche Arten dauerhaft in einer Kolonie etablieren können, die über Mechanismen verfügen, den Ameisen bei ihren häufigen Nestwechseln zu folgen. Dieses Problem ergibt sich in besonderem Maße bei der Vermehrung der Myrmekophilen. Da bei *L. distinguenda* im Gegensatz zu manch anderen Treiberameisen keine stationären Phasen vorkommen, liegt die Umzugsfrequenz dauerhaft über dem Level, der einen Reproduktionszyklus ermöglichen würde. Aus diesem Grunde müssen die Nachkommen der Myrmekophilen entweder den Ortswechseln auf irgendeine Art und Weise dauerhaft beiwohnen, oder die neue Generation bleibt zurück und ist damit gezwungen, neue Kolonien aufzuspielen.

Im Rahmen der vorliegenden Arbeit wurde die Integration von Myrmekophilen in Kolonien von *L. distinguenda* untersucht. Das Mobilitätsproblem wurde von diesen Gästen generell auf zwei Arten bewältigt. Spinnen, Phoriden und Staphyliniden folgten den Umzügen aktiv, während Milben, Asseln und Nitiduliden passiv folgten, indem sich diese Tiere auf der Brut sitzend von Arbeiterinnen tragen ließen. Silberfische und Collembolen beherrschten beide Arten der Fortbewegung. Der Schwerpunkt der Untersuchungen lag bei der Integration der Myrmekophilen in das Kommunikationssystem ihrer Wirte. Diejenigen Gäste, die den Umzügen

aktiv folgten, waren allesamt in der Lage, die Pheromonspuren ihrer Wirtstiere zu erkennen und sich darauf selbständig zu orientieren. Bei Collembolen und Silberfischen konnte die Spurfolge im Experiment nachgewiesen werden (Abschnitte 3.1.8.4 bzw. 3.1.8.5). Während diese Fähigkeit bei Collembolen zuvor nicht experimentell untersucht worden ist, liegen bei Silberfischen Literaturhinweise vor (Akre und Rettenmeyer 1968, Christian 1994, Rettenmeyer 1963a). Obwohl einige Gäste im Freiland eindeutig in der Lage sind, den Pheromonspuren ihrer Wirte selbständig zu folgen, ließ sich dies nicht immer experimentell nachstellen. In den umfassenden Untersuchungen von Akre und Rettenmeyer (1968) verweigerten eine Lepismatiden-Art, eine Staphyliniden-Art und alle getesteten Phoriden die Spurfolge, obwohl natürliche Spuren verwendet wurden. Trotz wiederholter Versuche mit unterschiedlicher Methodik folgten die mit *L. distinguenda* assoziierten Staphyliniden und Phoriden künstlichen und natürlichen Spuren nicht signifikant (Abschnitte 3.1.8.7 bzw. 3.1.8.8). Dabei wurden auch Substanzen getestet, die in den Umzugsspuren enthalten gewesen sein könnten ohne eine Pheromonfunktion bei den Ameisen zu besitzen (Rectalblaseninhalte und Tarsaldrüsensekrete). Nach zahlreichen Freilandbeobachtungen waren sowohl Staphyliniden als auch Phoriden eindeutig in der Lage, sich ausschließlich mit Hilfe der Pheromonspur zu orientieren. Es ist daher denkbar, daß diese Tiere empfindlich auf äußere Einflüsse reagierten, die beim experimentellen Arbeiten kaum auszuschließen sind, wodurch sich ihre Motivation geändert haben könnte. Dafür spricht z.B. das Verhalten eines Staphyliniden aus einem Nest von *L. diminuta*, der im Versuch ohne Veränderung der Bedingungen erst nach 20 min sehr eindeutig auf die Testspur zu reagieren begann (Abschnitt 3.5.6). Interessanterweise folgte sogar eine bei *L. diminuta* gesammelte Phoride der gleichen Art, wie sie bei *L. distinguenda* vorkommt, künstlichen Gift- und Pygidialsekretspuren. Sowohl Phoriden als auch Staphyliniden leben bei *L. distinguenda* im Gegensatz zu allen anderen Myrmekophilen in der Peripherie der Kolonien und vermeiden direkten Kontakt mit den Ameisen. Es stünde somit in Einklang mit ihrer Lebensweise, wenn sie unter Streß Abstand von den Ameisen und damit auch von den dazugehörigen Pheromonen suchten.

Die Integration in die chemische Kommunikation ihrer Wirtstiere gestattet es den Myrmekophilen des weiteren, auch an Raubzügen teilzunehmen. Auf diese Weise könnte es besonders für weniger gut in das Sozialgefüge der Kolonie integrierte Arten leichter sein, an der Beute der Ameisen zu partizipieren. Sie könnten unter größere Beuteobjekte kriechen und solange unentdeckt fressen, bis die Beute zerkleinert und abtransportiert ist. Auch ist während des Transportes die Beute weniger gut geschützt als im Inneren des Nests, wo sich zum Fressen in der Regel mehrere Ameisen um ein kleines Beutestück scharen. Auf den Raubzügen wurden regelmäßig Staphyliniden, Phoriden und Collembolen beobachtet. Alle diese Tiere sind von Seiten der Ameisen im Sozialgefüge der Kolonie nicht akzeptiert. Zudem wurde beobachtet, wie eine Phoride auf ein Beutestück aufsprang, welches zum Nest eingetragen wurde (Abschnitt 3.1.8.8). Auch Collembolen wurden auf einem Beutestück beobachtet (Abschnitt 3.1.8.4). In Raubzugkolonnen von verschiedenen Ecitoninen wurden ebenfalls zahlreiche Phoriden und Staphyliniden gesammelt (Akre und Rettenmeyer 1966,

Rettenmeyer und Akre 1968). Über die Gründe für ihre dortige Anwesenheit ist jedoch nichts bekannt.

Das Folgeverhalten der Spinnen unterschied sich auf besondere Weise von dem anderer Myrmekophilen (Abschnitt 3.1.8.1). *Gamasomorpha maschwitzi* nutzte zum einen besonders hohe Spurkonzentrationen (frische Spuren), zum anderen den zeitweiligen mechanischen Kontakt zu den Wirtstieren. Weder chemische noch taktile Reize alleine gewährten ein sicheres Folgeverhalten. Die Kombination aus beiden Reizen resultierte in einem Verhalten, welches im weitesten Sinne mit einem Tandemlauf vergleichbar ist. Unter der großen Zahl myrmekophiler Spinnen (Cushing 1997) ist die Integration von *G. maschwitzi* in das chemische Kommunikationssystem der Wirtstiere einzigartig (Witte und Maschwitz 1999).

Diejenigen Myrmekophilen, welche die chemischen Spuren von *L. distinguenda* nicht wahrnehmen konnten, benutzen andere Methoden, um bei einem Nestwechsel den Kontakt zur Kolonie beizubehalten. Asseln, Milben und Glanzkäfer nutzten die Brut, welche von den Arbeiterinnen in das neue Nest getragen wurde, als Vehikel (Abschnitte 3.1.8.3, 3.1.8.2 bzw. 3.1.8.6). Diese Art des passiven Transportes ist bei Gästen von Treiberameisen weit verbreitet (Kistner 1979, Kistner 1982, Rettenmeyer 1963b). Akre und Rettenmeyer (1968) stellten bei Myrmekophilen diesen Typs schlechtes oder kein Spurfolgevermögen fest. Das passive Folgeverhalten führt dazu, daß die Gäste die Anbindung an die Kolonie verlieren können, wenn sie bei einem Nestwechsel entweder nicht rechtzeitig ein Vehikel finden oder den Kontakt zum Vehikel im Verlauf des Umzugs wieder verlieren. Der erste Fall wurde regelmäßig an Laborkolonien beobachtet, bei denen nach jedem Umzug große Mengen an Milben, Glanzkäfern und Collembolen im alten Nest zurückblieben. Nach Umzügen wurden unter den Nitiduliden Versuche beobachtet, der Spur selbständig zu folgen. Allem Anschein nach konnte eine Duftkomponente der Umzugspur wahrgenommen werden (Abschnitt 3.1.8.6), doch erreichte kein Tier selbständig das neue Nest, welches im Labor nur 5-10 m entfernt war. Da die Distanzen in natura meist deutlich größer sind und die winzigen Nitiduliden solche Strecken nicht in der Zeit bewältigen könnten, muß das Folgeverhalten bei diesen Tieren eine untergeordnete Bedeutung haben und möglicherweise nur im Inneren des Nests eine Rolle spielen. Ähnliches gilt für die wenig mobilen Milben, die keine Versuche zeigten, den Umzugspuren selbständig zu folgen. Im Gegensatz dazu waren die flinken Collembolen wie oben beschrieben in der Lage, das neue Nest selbständig aufzusuchen. Trotzdem wurden aber nach Umzügen regelmäßig große Zahlen im alten Nest gefunden. Aus den Verlusten durch die hohe Mobilität ihrer Wirte ist zu schließen, daß die genannten Gäste entweder auf eine besonders hohe Reproduktionsrate setzen oder daß sie nur fakultativ bei *L. distinguenda* leben.

Eine außergewöhnliche Art der Integration findet sich bei der wenig mobilen Schnecke, die zudem den ersten bekannten Fall eines myrmekophilen Mollusken darstellt. Die Assoziation zwischen *L. distinguenda* und *A. myrmecophilos* scheint hoch spezifisch zu sein (Abschnitt 3.1.8.9). Mit der geringen Mobilität der Schnecke einhergehend, ist die Anbindung an die Kolonie äußerst passiv. Indem *A. myrmecophilos* bei Kontakt ein Attraktions- und Haftsekret ausscheidet, veranlaßt sie *Leptogenys*-Arbeiterinnen zum Aufnehmen und Tragen. Die

Experimente zeigten, daß die Anbindung an die Kolonie dadurch sehr gut gewährleistet ist. Es ist anzunehmen, daß die Tiere auf die gleiche Weise in die Nester gelangen. Die Abgabe des Sekrets könnte von der Kontakthäufigkeit mit den Wirtstieren abhängen. Dadurch könnte die Integration auf einfachste Weise reguliert werden. Isolierte Schnecken reagierten im Experiment schon Sekunden nach Kontakt mit *L. distinguenda*-Arbeiterinnen mit Sekretion. Eine solche Reaktion gewährleistet das Eintragen von Schnecken auf Raubzügen. In den Labornestern hingegen, in denen Kontakte mit Arbeiterinnen sehr häufig auftraten, bewegten sich die Schnecken frei und unbehelligt. Sie können unter diesen Bedingungen den geschützten Raum zur Nahrungsaufnahme nutzen (Detritus und bei Gelegenheit evtl. Beutestücke). Kriecht eine Schnecke in die Peripherie des Nests, so sind Ameisenkontakte seltener. Nun könnte eine stärkere Sensibilität zur Sekretion dafür sorgen, daß die Schnecken zurück ins Zentrum gebracht werden. Dies würde erklären, warum *A. myrmecophilos* im Gegensatz zu den Kontrollschnecken nicht aus den Nestbehältern entwichen ist. Nach dieser These reguliert die Schnecke bei Bedarf das Verhalten ihrer Wirte durch die Abgabe der Attraktionssubstanz. Sie ist damit in gewisser Weise in das Kommunikationssystem integriert, denn sie ist in der Lage, ihre Wirte spezifisch zu erkennen. Dies geschieht vermutlich über Geruchskomponenten, denn der mechanische Kontakt mit anderen Ameisen löste keine Sekretion aus (Abschnitt 3.1.8.9.2).

## 4.17 Schluß

In der vorliegenden Arbeit wurden Kommunikationsmechanismen von verschiedenen Ameisenarten der Gattung *Leptogenys* ausgiebig untersucht. Dabei wurde besonderer Wert darauf gelegt, kollektive Effekte zu berücksichtigen, die über die Kommunikation der Einzelindividuen hinaus gehen und einen Einfluß auf das Verhalten der gesamten Kolonie ausüben. Auf diese Weise konnten von der physiologischen Ebene der Kommunikation Auswirkungen bis hin zu den Verhaltensweisen ganzer Kolonien inklusive deren ökologische Bedeutung untersucht werden.

Es wurden zum einen Unterschiede in den Kommunikationssystemen der Arten festgestellt, die in dem jeweiligen ökologischen Kontext diskutiert werden konnten. Auf der anderen Seite wurden aber auch gemeinsame Mechanismen gefunden, denen eine grundlegende Bedeutung bei der Koordination des Treiberameisenverhaltens zugewiesen werden konnte. Anhand dieser Schlüsselmechanismen wurde die funktionale Einheit „Treiberameise“ als Komplexes Adaptives System beschrieben.

Wie in der Einleitung betont, kann die übergeordnete Systemtheorie der CAS auf verschiedenste Phänomene der belebten und unbelebten Welt angewendet werden. Systeme, in denen Teilkomponenten durch vernetzte Interaktionen zusammenwirken sind z.B. die Zellen eines Organismus, mit dem Gehirn als höchstentwickelten Teil. Auch Wirtschafts- und Sozialsysteme unserer Gesellschaft können in dieser Weise betrachtet werden (Hartvigsen et al. 1998). Wenn die Interaktionen im Sinne von Informations- und Stoffaustausch etwas weiter gefaßt werden, so umfaßt die Theorie auch Ökosysteme der belebten Umwelt und letztendlich sogar die gesamten Biosphäre (Levin 1998).

Ein Großteil unserer Umwelt ist in diesem Sinne von komplexen Systemen bestimmt. Doch durch die vernetzte Struktur dieser Systeme ist auch ihr Verständnis besonders erschwert. Die Erforschung des Treiberameisen-Syndroms könnte in diesem Zusammenhang einen kleinen Baustein zum Verständnis von Organisationsprinzipien komplexer Systeme im allgemeinen liefern.

Im Sinne einer ganzheitlichen Sichtweise will ich meine Arbeit einem Zitat von Bertalanffy (1972) beenden. Es fand in einer umfassenden Arbeit über Ökosystem-Theorien Erwähnung (Müller 1996), ist aber ebensogut auf die oben genannten Phänomene, einschließlich der in dieser Arbeit behandelten Thematik anwendbar.

*„Properties and behaviours of higher levels of integration cannot be explained by the bare summation of the properties and behaviours of the parts, as long as these are observed in isolation. Only if we know the ensemble of the parts and the relations between them, properties of higher levels can be deduced from the properties of the subsystems. Thus, the “more” is a function of a system’s organization and the relationships between its structural units. It is a function of self-organization.“*



## 5 Zusammenfassung

Bei sieben Arten der Gattung *Leptogenys* wurde die Koordination des kollektiven Verhaltens auf Basis der Kommunikation zwischen den Einzelindividuen untersucht. Dabei wurden auch Interaktionen mit der Umwelt berücksichtigt, so daß die Verhaltenskoordination im Hinblick auf die Ökologie der Arten diskutiert werden konnte. Bei allen *Leptogenys*-Arten wurden mehrere Spurpheromone entdeckt, die in den Gift- und in den Pygidialdrüsen lokalisiert waren. Bei sechs Arten, die Treiberameisenverhalten zeigten, fungieren Kommunikationssubstanzen in den Pygidialdrüsen primär bei der Formation von Initialschwärmen zum Zwecke der Nahrungssuche. Außerdem bewirken die Komponenten den Zusammenhalt der Raubzugformation während ihrer weiteren Entwicklung. Aufgrund der mittelfristigen Wirkdauer und durch Aufsummieren von Konzentrationen kann mit der Pygidialdrüse eine langsame Rekrutierung koordiniert werden, die besonders bei der Erschließung neuen Terrains von Bedeutung ist. Darüber hinaus werden Umzüge mit Pygidialdrüsensekret koordiniert, und Arbeiterinnen orientieren sich mit Hilfe dieser Substanz generell bei der Nestfindung.

Bei einer Art, die kein Treiberameisenverhalten zeigt (*L. diminuta*), wird die Pygidialdrüse sowohl zur Orientierung als auch zur Rekrutierung benutzt.

Die Funktion der Giftdrüse liegt bei den Treiberameisen primär in ihrer starken Rekrutierwirkung und in der Induktion von Aggressivität. Mit dem Sekret dieser Drüse werden schnelle Angriffe koordiniert, wodurch die Ameisen in der Lage sind, große und mobile Beuteobjekte zu überwältigen. Durch Aufsummieren kann der Rekrutierungseffekt dieses Pheromons so stark werden, daß die räumliche Entwicklung ganzer Raubzugformationen davon beeinflusst wird. Aufgrund der extrem kurzen Wirkdauer der Erregungskomponente erhalten die Raubzugschwärme eine besonders große Dynamik. Eine zweite Komponente der Giftdrüse ist außerdem für den Schwarmzusammenhalt verantwortlich. Diese Komponente stellt vermutlich eine zusätzliche Orientierungshilfe bei und nach der Beuteüberwältigung dar, wenn die Pygidialdrüse nicht zum Einsatz kommen konnte.

Bei *L. diminuta* hingegen spielt die Giftdrüse hauptsächlich bei der Orientierung der Scouts eine Rolle. Eine zweite Komponente bewirkt leichte Erregung und löst vermutlich den kollektiven Angriff einer Raubzuggruppe aus.

Innerhalb des weit verzweigten Spursystems nutzt *L. distinguenda* auch optische Reize zur Richtungsbestimmung. Des weiteren reagieren Arbeiterinnen je nach Einsatzbereich und Motivation unterschiedlich auf die verschiedenen Pheromonkomponenten. So bewirkt die Rekrutierungskomponente der Giftdrüse bei Arbeiterinnen, die sich auf einen Raubzug begeben, eine äußerst starke Attraktion, wodurch sie an die aktuelle Schwarmfront geführt werden. Im Gegensatz dazu wird dieselbe Komponente von Arbeiterinnen, die Beute aus dem Raubzug zum Nest transportieren, ignoriert. Diese Arbeiterinnen reagieren konzentrationsabhängig auf Pygidialdrüsensekret und können so das Nest sicher ansteuern. Zuletzt meiden Arbeiterinnen, die an einem Nestumzug beteiligt sind, konsequent die Giftkomponente und reagieren sehr selektiv auf hohe Konzentrationen von Pygidialdrüsensekret. Dieses Verhalten ermöglicht die strikte räumliche Separation von Raub-

und Umzugsaktivitäten, die in natura oft gleichzeitig stattfinden. Auch bei *L. diminuta* orientieren sich Arbeiterinnen auf verschiedene Weisen. Hohe Konzentrationen von Gift- oder Pygidialdrüsensekret führen Raubzuggruppen im Sinne einer Massenrekrutierung sicher zur Beute. Auf niedrig konzentrierten Spuren orientieren sich hingegen nur die Scouts, welche dann die Führung der Raubzuggruppe übernehmen. Auf dem Rückweg von der Beute zum Nest folgen alle Ameisen allen Spuren.

Die physikalischen Eigenschaften der verschiedenen Pheromonkomponenten wurden untersucht und die Bedeutung für das Verhalten diskutiert. Beim Vergleich der Arten zeigte sich, daß mit Unterschieden in den Eigenschaften der Pheromone bzw. der individuellen Reaktion auf diese Substanzen größere ökologische Unterschiede einhergehen. Arten mit Treiberameisenverhalten besitzen Spurpheromone mit geringer Wirkdauer (Gi max. 5 min und Py max. 30 min), wodurch eine große Dynamik der Raubzugformationen gewährleistet ist. Die Spuren von *L. diminuta* bleiben hingegen um ein Vielfaches länger aktiv (Gi max. 24 h und Py max. 1,5 h). Mit Hilfe dieser Pheromone können sich einzelne Scouts auf längeren Erkundungsgängen orientieren und sicher zum Nest zurückfinden. Während Arbeiterinnen von *L. distinguenda*, *L. mutabilis*, *L. myops*, *L. sp. 2* und *L. sp. 3* nach Beutekontakt eine Spur mit Hilfe der Giftdrüse legen, wird bei *L. borneensis* eine lokale Erregungswelle mit dem flüchtigen Giftdrüsensekret im dichten Raubzugswarm ausgelöst. Des weiteren reagieren Arbeiterinnen im Raubzug mit Erregung auf starke Konzentrationsänderungen von Pygidialdrüsensekret. Mit dieser Strategie erbeutet *L. borneensis* auch besonders schnell flüchtende Tiere.

Andere ökologische Unterschiede zwischen den Arten sind nicht in der chemischen Kommunikation begründet. So ist die Struktur von Raubzugformationen hochgradig von der Art der Beute sowie von deren Verteilung im Raum abhängig. Der räumliche Verlauf eines Raubzugs organisiert sich selbst aus den Interaktionen der teilnehmenden Ameisen sowie deren Reaktionen auf Umweltfaktoren.

Mit einem theoretischen Modellansatz wurde die Bedeutung der verschiedenen Pheromonkomponenten für die Rekrutierung bei *L. distinguenda* untersucht. Nach diesem Modell ist ein Kommunikationssystem aus mindestens zwei distinkten Pheromonsignalen die beste Voraussetzung für ein Schwarmssystem, wie man es bei Treiberameisen vorfindet. Ein solches Schwarmssystem beinhaltet sowohl eine große Effizienz bei der Rekrutierung als auch eine große Flexibilität, sich auf wechselnde Bedingungen einzustellen. Modellansätze aus der Literatur, die auf einem einzigen Pheromon basieren, können keine befriedigende Erklärung für derartige Schwarmssysteme liefern.

Aus einem umfangreichen Vergleich mit anderen Ameisenarten wurden grundlegende Prinzipien, die zur Steuerung des Treiberameisenverhaltens wichtig sind, herausgearbeitet. Dabei zeigte sich, daß die einzelnen Verhaltensweisen auch bei anderen Ameisen zu finden sind und nur die Kombination charakteristisch für Treiberameisen ist. Weil die klassische Definition des Treiberameisen-Syndroms nicht eindeutig ist, und Verwechslungen mit Ameisen anderen Jagdverhaltens in der Literatur auftreten, wurde eine eindeutige Begriffszuweisung vorgeschlagen.

Die Schwarmaktivitäten der Treiberameisen lassen sich aufgrund ihrer hohen Anpassungsfähigkeit an äußere Einflüsse, der sich selbst organisierenden Struktur und der Möglichkeit eines evolutiven Wandels als komplexes Adaptives System auffassen. Das Raub- und Umzugverhalten der Treiberameisen wurde am Beispiel von *L. distinguenda* in Form eines Komplexen Adaptiven Systems zusammenhängend beschrieben und abgebildet.

Anhand der verschiedenen Kommunikationssysteme von sieben untersuchten *Leptogenys*-Arten ließ sich eine evolutive Entwicklung der Jagdweise rekonstruieren, welche die mögliche Entstehung des Treiberameisenverhaltens widerspiegelt. Es konnten Entwicklungsschritte nachgezeichnet werden, die mit zwei Theorien aus der Literatur in Einklang stehen, wobei ein Ansatz, der speziell für die Gattung *Leptogenys* entworfen wurde, favorisiert wird.

Die Integration von Myrmekophilen in das Kommunikationssystem von *L. distinguenda* wurde ebenfalls untersucht. Alle Gäste, die ihren äußerst mobilen Wirten aktiv folgen, sind in der Lage, die Spuren der Ameisen zu lesen und sich darauf zu orientieren. Myrmekophile, die sich passiv transportieren lassen, indem sie auf der Brut aufsitzen, besitzend diese Fähigkeit nicht. Für solche Gäste besteht die Gefahr, den Kontakt zu ihrer Wirtskolonie zu verlieren.

Ein besonderer Ameisengast wurde in Kolonien von *L. distinguenda* gefunden. Mit dem Pulmonat *Allopeas myrmecophilos* wurde erstmalig ein Myrmekophiler aus dem Stamm der Mollusken entdeckt.

## 6 Begriffsdefinitionen

**Erkundungsspur (engl. exploratory trail).** Eine Pheromonspur, die mehr oder weniger kontinuierlich beim Vorstoß furagierender Gruppen von Ameisen gelegt wird (Wilson und Bossert 1963, Wilson 1971, Hölldobler und Wilson 1990). Dieses Verhalten wurde von den Autoren ausschließlich den **Treiberameisen** zugesprochen. Erkundungsspuren werden aber auch von anderen Ameisenarten gelegt (Abschnitt 4.13).

**Führtier-unabhängige Spurkommunikation.** Dieser Begriff wurde von Liefke (1999) basierend auf einer umfangreichen Studie an der Gattung *Polyrhachis* eingeführt. Er bezeichnet eine **Gruppenrekrutierung**, bei der die rekrutierte Gruppe ohne Führtier zur Nahrungsquelle findet. Dies ist in gewissem Rahmen auch bei *Leptogenys* von Bedeutung. Allerdings liefen alle untersuchten **Gruppenrekrutierungen** in der Gattung *Polyrhachis* unter mechanischer Aufforderung ab, im Gegensatz zu denen in der Gattung *Leptogenys*.

**Gruppenjagd.** Das Jagen und Eintragen von Beute in Gruppen (Wilson 1958, Hölldobler und Wilson 1990). Obwohl traditionell den **Treiberameisen** zugewiesen, wird der Begriff in der Literatur uneinheitlich verwendet. Mehrere Verhaltensweisen sind deutlich zu trennen; das Suchen, das Überwältigen und das Eintragen von Beute. Die Suche nach Beute kann bei der Gruppenjagd von einzelnen Ameisen ausgeführt werden, während das Überwältigen und der Abtransport immer kollektiv erfolgen. Nach dieser Definition entspricht die Gruppenjagd einer speziellen Form der **Gruppenrekrutierung** (s.u.) und unterscheidet sich deutlich von der **Massenjagd** (s.u.). Siehe auch: **Scout-induzierte Gruppenjagd**.

**Gruppenrekrutierung.** Dieses Phänomen kann von der Kommunikation her der **Massenrekrutierung** ähnlich oder gleich sein, jedoch wird aus unterschiedlichen Gründen eine begrenzte Anzahl von Arbeiterinnen rekrutiert, welche sich als vergleichsweise geschlossene Gruppe fortbewegen. Entweder ist die Zahl rekrutierbarer Arbeiterinnen gering, oder es werden zusätzliche Koordinationssignale (mechanische oder chemische Aufforderung) benutzt, welche die Anzahl der rekrutierten Tiere beeinflussen. Die Futterkommunikation setzt im Unterschied zur **Massenjagd** immer erst nach dem Aufspüren von Nahrung ein. Gruppenrekrutierungen können auf vielfältige Weise koordiniert werden. Sie können mit oder ohne Führtier ablaufen. Eine ausführliche Diskussion findet man bei Liefke (1999).

Es sei darauf hingewiesen, daß der Begriff in der Literatur z.T. anders verwendet wird. So unterscheidet Baroni Urbani (1993) die Gruppenrekrutierung von der **Massenrekrutierung** durch das Vorhandensein eines Führtiers. Nach eigenen Erkenntnissen und nach Liefke (1999) ist ein Führtier aber nicht immer obligat (Abschnitt 3.5.4.2.1). Siehe auch: **Führtier-unabhängige Spurkommunikation**.

**Komplexes Adaptives System (CAS).** Ein **selbstorganisiertes System**, welches sich mit der Zeit in Abhängigkeit von den Außenbedingungen entwickelt und verändert. In Erweiterung zum **selbstorganisierten System** können die Interaktionen zwischen den individuellen Komponenten beim CAS über viele Systemebenen reichen (Hartvigsen et al. 1998).

**Massenrekrutierung.** Eine Ameise rekrutiert eine große Zahl von Nestgenossinnen nur durch eine chemische Spur oder durch eine Pheromonspur und Unterstützung durch chemische oder mechanische Aufforderung. (Bei zusätzlicher Aufforderung kann auch eine **Gruppenrekrutierung** stattfinden.) Die Massenrekrutierung unterscheidet sich von anderen Rekrutierungsformen dadurch, daß in der chemischen Spur sowohl die Aufforderung zur Spurfolge (Rekrutierungseffekt) als auch die Weginformation (Orientierungseffekt) enthalten ist. Auf diese Weise können besonders große Zahlen von Nestgenossinnen von einem einzigen Individuum rekrutiert werden. Eine Massenrekrutierung kann auf Beute oder auf neues Terrain erfolgen (Abschnitt 3.1.2.7.3). **Treiberameisen** benutzen beide dieser Rekrutierungsformen (Abschnitt 4.13). Konsequenterweise sollte mit einer Unterscheidung von Gruppen- und Massenrekrutierung auch eine Unterscheidung in **Gruppen-** und **Massenjagd** eingeführt werden.

**Massenjagd.** Begriff, der im Rahmen der vorliegenden Arbeit neu definiert wurde (Abschnitt 4.13). Er grenzt sich von der mehrdeutigen **Gruppenjagd** ab und beschreibt die Futterkommunikation der **Treiberameisen** auf eindeutige Weise: Das Suchen, Überwältigen und Eintragen von Beute erfolgt kollektiv (in der Masse). Während es bei Ameisen weit verbreitet ist, nach dem individuellen Aufspüren von Nahrungsquellen zu rekrutieren und diese kollektiv auszuschöpfen, ist das gemeinsame Ausschwärmen zum Zwecke der Jagd noch vor einem Beutekontakt charakteristisch für Massenjäger.

**Myrmekophiler.** Organismus, der mindestens einen Teil seines Lebens in mehr oder weniger enger Verbindung zu Ameisenkolonien verbringt (Wilson 1971).

**Orientierungsspur.** Furagierende Ameisen, die sich z.T. weit vom Nest entfernen, können **Spurpheromone** benutzen, um zu ihrer Kolonie zurück zu finden. Damit ist die Anbindung an den Rest der Kolonie zu jedem Zeitpunkt gewährleistet. Wenn dies in kollektiver Weise geschieht, spricht man auch von **Erkundungsspuren**.

**Recruitment Overrun.** Begriff, der von Topoff et al. (1980) eingeführt wurde. Er besagt, daß bei *Neivamyrmex nigrescens* mehr Ameisen rekrutiert werden als eigentlich zur Verwertung der Beute nötig wären. Die überschüssigen Arbeiterinnen bilden jenseits der Beute neue Raubzugformationen.

**Rekrutierung.** Kommunikation, die Nestgenossinnen zu einem Ort bringt, wo Arbeit benötigt wird (Wilson 1971, Hölldobler und Wilson 1990).

**Rekrutierungsspur (engl. recruitment trail).** Eine von einer einzigen Arbeiterin gelegte Pheromonspur, die Nestgenossinnen zu einem Ort bringt, an dem Bedarf besteht (Wilson und Bossert 1963, Wilson 1971, Hölldobler und Wilson 1990). Rekrutierungsspuren einzelner Arbeiterinnen können sich zu einer stärkeren Spur aufsummieren.

**Scout-induzierte Gruppenjagd.** Die Suche nach Beute erfolgt einzeln. Nach Aufspüren einer Beute rekrutiert der Scout eine Gruppe von Nestgenossinnen zum gemeinsamen Überwältigen und Eintragen (Fletcher 1973, Steghaus-Kovac 1994). Diese Art zu jagen wird meiner Ansicht nach eindeutiger durch den Begriff **Gruppenrekrutierung** beschrieben. Dadurch werden Verwechslungen mit dem Begriff **Gruppenjagd**, der traditionell für die Jagdweise von Treiberameisen benutzt wird, vermieden (Abschnitt 4.13).

**Selbstorganisiertes System.** Ein System, welches sich aus individuellen Einzelkomponenten zusammensetzt. Zwischen den individuellen Komponenten bestehen Wechselwirkungen, die den Systemzustand beeinflussen. Ursprünglich in physikalisch-chemischem Kontext für Nicht-Gleichgewichts-Systeme entwickelt (Haken 1990).

**Spurpheromon.** Von einem Tier in Form einer Spur auf den Untergrund applizierte Substanz, die bei Artgenossen Folgeverhalten auslöst (Wilson 1971). Sie kann der Orientierung oder der **Rekrutierung** dienen (Wilson und Bossert 1963). Über der Sekretspur entsteht durch Verflüchtigung ein „Dufdtunnel“, anhand dessen sich die folgenden Tiere orientieren (Sudd und Franks 1987, Wilson und Bossert 1963).

**Stammspur (engl. trunk trail).** Eine stabile Spur, vom Nest in die Peripherie führend, von der aus Ameisen zum Furagieren ausschwärmen. Derartige Spuren können über lange Zeiträume erhalten bleiben (Hölldobler und Wilson 1990).

**Treiberameisen (engl. army ants).** Ameisenarten, die durch häufigen Nestwechsel und **Gruppenjagd** gekennzeichnet sind (Wilson 1958). Sie zeigen das Treiberameisen-Syndrom („army ant adaptive syndrom“, Gotwald 1982). Die Jagdgruppen bestehen meist aus einer sehr großen Anzahl von Tieren (**Massenjagd**).

**Wanderameisen:** Dieser Begriff wird manchmal synonym zu „**Treiberameisen**“ benutzt, er charakterisiert aber lediglich eine nomadische Lebensweise und schließt somit auch nicht-räuberische Arten ein (Dumpert 1994).

**Wanderjäger.** Räuberische Ameisenarten, die durch häufigen Nestwechsel gekennzeichnet sind (Dumpert 1994). Im Gegensatz zu „**Treiberameisen**“ schließt der Begriff einzeln, **gruppen-** und **massenjagende** Arten ein.



## 7 Abkürzungsverzeichnis

B	schwacher Bananenextrakt
Br	Beuterekrutierung
BS	Beutespur
CAS	complex adaptive system; Komplexes Adaptives System
D	Testsubstanz aus Dufourdrüse
E	Erregungskomponente
Gi	Testsubstanz aus Giftblase
K	Kontrolle (Lösungsmittel)
M	mechanische Aufforderung
NR	natürliche Raubzugspur
Nr	Nestrekutierung
NS	Nestspur
NU	natürliche Umzugspur
O	Orientierungskomponente
Og	Gruppenorientierung
Oi	individuelle Orientierung
Py	Testsubstanz aus Pygidialdrüsensekret
R	Testsubstanz aus Rectum
RO	Recruitment Overrun (Definition in Kapitel 6)
Rr	Raumrekutierung
RZ	Raubzug
S5	Testsubstanz aus 5. Sternit
S5/6	Sternaldrüse zwischen den Sterniten fünf und sechs
S6	Testsubstanz aus 6. Sternit
S7	Testsubstanz aus 7. Sternit
SO	self-organization; Selbstorganisation
St	Stridulation
T5	Testsubstanz aus 5. Tergit
T6	Testsubstanz aus 6. Tergit
T6+DZ	Testsubstanz aus 6. Tergit und Drüsenzellen
T7	Testsubstanz aus 7. Tergit
UZ	Umzug
X <sub>0</sub>	Standardkonzentration (ein Ameisenäquivalent pro 0,1 ml H <sub>2</sub> O)
X <sub>0,1</sub>	zehnfache Verdünnung der X <sub>0</sub>
X <sub>2</sub>	doppelte X <sub>0</sub>
Z	schwacher Zitronenextrakt

## 8 Literatur

- Akre, R. D. & C. W. Rettenmeyer, 1966. Behavior of Staphylinidae associated with army ants (Formicidae: Ecitonini). *J. Kans. Entomol. Soc.* 39: 745-782.
- Akre, R. D. & C. W. Rettenmeyer, 1968. Trail-following by guests of army ants (Hymenoptera: Formicidae: Ecitonini). *J. Kans. Entomol. Soc.* 41: 165-174.
- Aron, S., R. Beckers, J. L. Deneubourg & J. M. Pasteels, 1993. Memory and chemical communication in the orientation of two mass-recruiting ant species. *Insectes Soc.* 40: 369-380.
- Aron, S., J. M. Pasteels & J. L. Deneubourg, 1989. Trail-laying behaviour during exploratory recruitment in the argentine ant, *Iridomyrmex humilis* (Mayr). *Biol. Behav.* 14: 207-217.
- Aron, S., J. M. Pasteels, S. Goss & J. L. Deneubourg, 1990. Self-organizing spatial patterns in the Argentine ant, *Iridomyrmex humilis* (Mayr). In: *Applied Myrmecology, a World Perspective* (R. K. Vander Meer, K. Jaffe & A. Cedeno, eds.), Westview Press, Boulder, CO. pp. 438-51.
- Attygalle, A. B. & E. D. Morgan, 1985. Ant trail pheromones. *Adv. Insect Physiol.* 18: 1-30.
- Attygalle, A. B., S. Steghauskovac, V. U. Ahmad, U. Maschwitz, O. Vostrowsky & H. J. Bestmann, 1991. Cis-Isogeraniol, a recruitment pheromone of the ant *Leptogenys diminuta*. *Naturwissenschaften* 78: 90-92.
- Attygalle, A. B., O. Vostrowsky, H. J. Bestmann, S. Steghaus-Kovac & U. Maschwitz, 1987. Ethologische und chemische Untersuchungen zum Fouragierverhalten von *Leptogenys diminuta* (Form., Ponerinae). *IUSSI, 11. Tag. Deutschspr. Sekt.*, Bayreuth. p. 20.
- Attygalle, A. B., O. Vostrowsky, H. J. Bestmann, S. Steghaus-Kovac & U. Maschwitz, 1988. (3R,4S)-4-Methyl-3-heptanol, the trail pheromone of the ant *Leptogenys diminuta*. *Naturwissenschaften* 75: 315-317.
- Bagneres, A. G., J. Billen & E. D. Morgan, 1991. Volatile secretion of Dufour gland of workers of an army ant, *Dorylus (Anomma) molestus*. *J. Chem. Ecol.* 17: 1633-1639.
- Baroni Urbani, C., 1973. Simultaneous mass recruitment in exotic ponerine ants. *Proc. VII Congr. IUSSI*, London. pp. 12-15.
- Baroni Urbani, C., 1993. The diversity and evolution of recruitment behaviour in ants, with a discussion of the usefulness of parsimony criteria in the reconstruction of evolutionary histories. *Insectes Soc.* 40: 233-260.
- Beckers, R., J. L. Deneubourg, S. Goss & J. M. Pasteels, 1990. Collective decision making through food recruitment. *Insectes Soc.* 37: 258-267.
- Beckers, R., J. L. Deneubourg & S. Gros, 1993. Modulation of trail laying in the ant *Lasius niger* (Hymenoptera: Formicidae) and its role in the collective selection of a food source. *J. Insect Behav.* 6: 751-759.

- Beckers, R., S. Goss, J. L. Deneubourg & J. M. Pasteels, 1989. Colony size, communication and ant foraging strategy. *Psyche* 96: 239-256.
- Bertalanffy, L. v., 1972. The history and status of general systems theory. In: *Trends in General Systems Theory* (G. J. Klir, ed.), New York. pp. 21-41.
- Billen, J., 1992. Origin of the trail pheromone in Ecitoninae: a behavioural and morphological examination. In: *Biology and Evolution of Social Insects* (J. Billen, ed.), Leuven University Press, Leuven. pp. 203-209.
- Billen, J. & B. Gobin, 1996. Trail following in army ants (Hymenoptera, Formicidae). *Netherlands Journal of Zoology* 46 (3-4): 272-280.
- Blum, M. S., 1974. Pheromonal sociality in the Hymenoptera. In: *Frontiers of Biology, Vol. 32, Pheromones* (M. C. Birch, ed.), American Elsevier, New York. pp. 222-249.
- Blum, M. S., 1977. Ecological and social aspects of the individual behavior of social insects. *Proc. VIIIth. Congr. IUSSI*, Wageningen. pp. 54-59.
- Blum, M. S., T. H. Jones & H. M. Fales, 1990. Chemotaxonomic fingerprinting with ant natural products. In: *Social Insects and the Environment* (G. K. Veeresh, B. Mallik & C. A. Viraktamath, eds.), Oxford & IBH Publ. Co. Pvt. Ltd, New Delhi, India. pp. 393-394.
- Blum, M. S. & C. A. Portocarrero, 1964. Chemical releasers of social behavior, IV: The hindgut as the source of the odor trail pheromone in the Neotropical army ant genus *Eciton*. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 57: 793-794.
- Bolton, B., 1990. Army ants reassessed: the phylogeny and classification of the doryline section (Hymenoptera: Formicidae). *J. Nat. Hist.* 24: 1339-1364.
- Bonabeau, E., 1997. Flexibility at the edge of chaos: A clear example from foreaging in ants. *Acta Biotheoretica* 45: 29-50.
- Bonabeau, E., 1998. Social insect colonies as complex adaptive systems. *Ecosystems* 1: 437-443.
- Bonabeau, E., M. Dorigo & G. Theraulaz, 1999. *Swarm Intelligence: From Natural to Artificial Systems*. Oxford University Press, Oxford, New York etc. 307 pp.
- Bonabeau, E., G. Theraulaz & J. L. Deneubourg, 1998. Group and mass recruitment in ant colonies: The influence of contact rates. *J. Theor. Biol.* 195: 157-166.
- Bonabeau, E., G. Theraulaz, J. L. Deneubourg, S. Aron & S. Camazine, 1997. Self-organization in social insects. *Trends Ecol. Evol.* 12: 188-193.
- Brown, W. L., 1954. Remarks on the internal phylogeny and subfamily classification of the family Formicidae. *Insectes Soc.* 1: 21-31.
- Buschinger, A. & U. Maschwitz, 1984. Defensive behavior and defensive mechanisms in ants. In: *Defensive Mechanisms in Social Insects* (H. R. Hermann, ed.), Praeger, New York. pp. 95-150.
- Calabi, P. & J. F. A. Traniello, 1987. Ecological correlates and behavioral flexibility of temporal and physical castes in the ant *Pheidole dentata*. In: *Chemistry and Biology of Social Insects* (J. Eder & H. Rembold, eds.), Verlag J. Peperny, München. pp. 131-132.

- Cammaerts, M. C. & R. Cammaerts, 1980. Food recruitment strategies of the ants *Myrmica sabuleti* and *Myrmica ruginodis*. *Behav. Processes* 5: 251-270.
- Chadab, R. & C. W. Rettenmeyer, 1975. Mass recruitment by army ants. *Science* 188: 1124-1125.
- Christian, E., 1994. *Atelura formicaria* (Zygentoma) follows the pheromone trail of *Lasius niger* (Formicidae). *Zool. Anz.* 232: 213-216.
- Corbara, B., J.-P. Lachaud & D. Fresneau, 1987. The genesis of an ant society: a natural model for social regulation. In: *Chemistry and Biology of Social Insects* (J. Eder & H. Rembold, eds.), Peperny, München. p. 128.
- Crewe, R. M. & M. S. Blum, 1972. Alarm pheromones of the Attini: their phylogenetic significance. *J. Insect Physiol.* 18: 31-42.
- Cushing, P. E., 1997. Myrmecomorphy and myrmecophily in spiders: a review. *Florida Entomologist* 80 (2): 165-193.
- Dale, W. L., 1959. The rainfall of Malaya, Part 1. *J. Tropical Geography* 13: 23-37.
- Dale, W. L., 1960. The rainfall of Malaya, Part 2. *J. Tropical Geography* 14: 11-28.
- de Biseau, J. C., J. L. Deneubourg & P. J. M., 1992. Mechanisms of food recruitment in the ant *Myrmica sabuleti*: an experimental and theoretical approach. In: *Biology and Evolution of Social Insects* (J. Billen, ed.), Leuven University Press, Leuven. pp. 359-367.
- Dejean, A., 1997. Distribution of colonies and prey specialization in the ponerine ant genus *Leptogenys* (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 29(3): 293-299.
- Dejean, A. & C. Evraerts, 1997. Predatory behavior in the genus *Leptogenys*: A comparative study. *J. Insect Behav.* 10 (2): 177-191.
- Dejean, A. & O. A. Nghuan, 1987. Contribution to the study of polyethism of *Odonthomachus troglodytes* (Formicidae, Ponerinae). In: *Chemistry and Biology of Social Insects* (J. Eder & H. Rembold, eds.), Peperny, München. p. 113.
- Deneubourg, J. L., S. Aron, S. Goss & J. M. Pasteels, 1990. The self-organizing exploratory pattern of the Argentine ant. *J. Insect Behav.* 3: 159-168.
- Deneubourg, J. L. & S. Goss, 1989. Collective patterns and decision-making. *Ethology Ecology & Evolution* 1: 295-311.
- Deneubourg, J. L., S. Goss, N. Franks & J. M. Pasteels, 1989. The blind leading the blind: modeling chemically mediated army ant raid patterns. *J. Insect Behav.* 2: 719-725.
- Dill, M., 1996. Wanderhirten - Ethoökologische und taxonomische Untersuchungen eines Symbiosekomplexes von Ameisen der Gattung *Dolichoderus* und Pseudococciden in Südostasien. Ph.D. dissert., Fachbereich Biologie, J. W. Goethe - Universität, Frankfurt am Main.
- Dill, M. & U. Maschwitz, 1998. The nomadic herdsman of Kinabalu Park: A unique lifestyle in ants. *Sabah Parks Nature Journal* 1: 61-67.
- Disney, R. H. L., 1994. *Scuttle Flies: The Phoridae*. Chapman & Hall, London. 467 pp.

- Duffield, R. M. & M. S. Blum, 1973. 4-Methyl-3-heptanone: identification and function in *Neoponera villosa* (Hymenoptera: Formicidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 66: 1357.
- Dumpert, K., 1994. *Das Sozialleben der Ameisen*. P. Parey, Berlin. 257 pp.
- Duncan, F., 1992. Foraging strategy of *Leptogenys nitida* (Hymenoptera: Formicidae). In: *Biology and Evolution of Social Insects* (J. Billen, ed.), Leuven University Press, Leuven. pp. 319-323.
- Duncan, F. D. & R. M. Crewe, 1994. Group hunting in a ponerine ant, *Leptogenys nitida* Smith. *Oecologia* 97: 118-123.
- Edelstein-Keshet, L., J. Watmough & G. B. Ermentrout, 1995. Trail following in ants: individual properties determine population behaviour. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 36: 119-133.
- Fahrbach, S. E., 1997. Regulation of age polyethism in bees and wasps by juvenile hormone. *Adv. Study Behav.* 26: 285-316.
- Fales, H. M., M. S. Blum, R. M. Crewe & J. M. Brand, 1972. Alarm pheromones in the genus *Manica*. *J. Insect Physiol.* 18: 1077-1088.
- Fales, H. M., T. H. Jones, T. Jaouni, M. S. Blum & J. O. Schmidt, 1992. Phenylalkenals in ponerine (*Leptogenys* sp.) and myrmicine (*Pogonomyrmex* sp.) ants. *J. Chem. Ecol.* 18: 847-854.
- Ferrara, F., U. Maschwitz, S. Steghaus Kovac & S. Taiti, 1987. The genus *Exalloniscus* Stebbing, 1911 (Crustacea, Oniscidea) and its relationship with social insects. *Pubbl. Ist. Entomol. Univ. Pavia* 36: 43-46.
- Fletcher, D. J. C., 1971. The glandular source and social functions of trail pheromones in two species of ants (*Leptogenys*). *Journal of Entomology (A)* 46: 27-37.
- Fletcher, D. J. C., 1973. "Army ant" behaviour in the Ponerinae: a re-assessment. *Proc. VIIIth. Congr. IUSSI*, London. pp. 116-121.
- Fourcassié, V. & J. L. Deneubourg, 1992. Collective exploration in the ant *Monomorium pharaonis* L. In: *Biology and Evolution of Social Insects* (J. Billen, ed.), Leuven University Press, Leuven. pp. 369-373.
- Franks, N. R., 1989. Army ants: a collective intelligence. *Am. Sci.* 77: 139-145.
- Franks, N. R. & C. R. Fletcher, 1983. Spatial patterns in army ant foraging and migration: *Eciton burchelli* on Barro Colorado, Panama. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 12: 261-270.
- Franks, N. R., N. Gomez, S. Goss & J. L. Deneubourg, 1991. The blind leading the blind in army ant raid patterns: testing a model of self-organization (Hymenoptera: Formicidae). *J. Insect Behav.* 4: 583-607.
- Freitas, A. V. L., 1995. Nest relocation and prey specialisation in the ant *Leptogenys propefalcigera* Roger (Formicidae: Ponerinae) in an urban area in Southeastern Brazil. *Insectes Soc.* 42: 453-456.
- Fresneau, D., J. P. Lachaud & P. Jaisson, 1987. Individual behaviour and polyethism. In: *Chemistry and Biology of Social Insects* (J. Eder & H. Rembold, eds.), Peperny, München. pp. 126-127.

- Ganeshaiyah, K. N. & T. Veena, 1991. Topology of the foraging trails of *Leptogenys processionalis* -why are they branched. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 29: 263-270.
- Gotwald, W. H., 1969. Comparative morphological studies of the ants: with particular reference to the mouthparts (Hymenoptera: Formicidae). *Cornell University Agricultural Experiment Station, New York State College of Agriculture, Memoir 408*. New York. 150 pp.
- Gotwald, W. H., 1974. Predatory behavior and food preferences of driver ants in selected African habitats. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 67: 877-886.
- Gotwald, W. H., 1979. Phylogenetic implications of army ant zoogeography (Hymenoptera: Formicidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 72: 462-467.
- Gotwald, W. H. & B. M. Kupiec, 1975. Taxonomic implications of doryline worker ant morphology: *Cheliomyrmex morosus* (Hymenoptera: Formicidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 68: 961-971.
- Gotwald, W. H. J., 1982. Army Ants. In: *Social insects* (H. R. Hermann, ed.), Academic Press, New York. pp. 157-254.
- Gotwald, W. H. J., 1995. *Army Ants - The Biology of Social Predation*. Cornell University Press, Ithaca, London. 302 pp.
- Haken, H., 1990. *Synergetik*. 3. Auflage, Springer, Berlin (u.a.). 396 pp.
- Hangartner, W., 1969. Structure and variability of the individual odor trail in *Solenopsis geminata* Fabr. (Hymenoptera, Formicidae). *Z. Vgl. Physiol.* 62: 111-120.
- Hangartner, W. H., 1970. Control of pheromone quantity in odor trails of the ant *Acanthomyops interjectus* Mayr. *Experientia* 26: 664-665.
- Hartvigsen, G., A. Kinzig & G. Peterson, 1998. Use and analysis of Complex Adaptive Systems in ecosystem science: Overview of special section. *Ecosystems* 1: 427-430.
- Hartvigsen, G. & S. A. Levin, 1997. Evolution and spatial structure interact to influence plant-herbivore population and community dynamics. *Proc. Soc. Lond. (B)* 264: 1677-1685.
- Hölldobler, B., 1972. Verhaltensphysiologische Adaptationen an ökologische Nischen in Ameisennestern. In: *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft (Helgoland, 1971)* (W. Rathmayer, ed.), Gustav Fischer Verlag, Stuttgart. pp. 137-144.
- Hölldobler, B., 1978. Ethological aspects of chemical communication in ants. *Adv. Study Behav.* 8: 75-115.
- Hölldobler, B., 1982. Communication, raiding behavior and prey storage in *Cerapachys* (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche* 89: 3-23.
- Hölldobler, B., 1984. Communication during foraging and nest-relocation in the African stink ant, *Paltothyreus tarsatus* Fabr. (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae). *Z. Tierpsychol.* 65: 40-52.
- Hölldobler, B. & H. Engel, 1978. Tergal and sternal glands in ants. *Psyche* 85: 285-330.
- Hölldobler, B., H. Engel & R. W. Taylor, 1982. A new sternal gland in ants and its function in chemical communication. *Naturwissenschaften* 69: 90-91.

- Hölldobler, B., J. M. Palmer, K. Masuko & W. L. Brown, Jr., 1989. New exocrine glands in the legionary ants of the genus *Leptanilla* (Hymenoptera, Formicidae, Leptanillinae). *Zoomorphology* 108: 255-261.
- Hölldobler, B. & E. O. Wilson, 1990. *The Ants*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Mass. 732 pp.
- Jaffe, K., 1987. Learning abilities of ants and complexity of social systems. In: *Chemistry and Biology of Social Insects* (J. Eder & H. Rembold, eds.), Verlag J. Peperny, München. pp. 134-135.
- Jaffe, K., C. Ramos, C. Lagalla & L. Parra, 1990. Orientation cues used by ants. *Insectes Soc.* 37: 101-115.
- Janssen, E., E. Übler, L. Bauriegel, F. Kern & H. J. Bestmann, 1997. Trail pheromone of the ponerine ant *Leptogenys peuqueti* (Hymenoptera: Formicidae): A multicomponent mixture of related compounds. *Naturwissenschaften* 84: 122-125.
- Jessen, K., U. Maschwitz & M. Hahn, 1979. Neue Abdominaldrüsen bei Ameisen I. Ponerini (Formicidae: Ponerinae). *Zoomorphologie* 94: 49-66.
- Keegans, S. J., J. Billen, E. D. Morgan & O. A. Gokcen, 1993. Volatile glandular secretions of three species of New World army ants, *Eciton burchelli*, *Labidus coecus*, and *Labidus praedator*. *J. Chem. Ecol.* 19: 2705-2719.
- Kistner, D. H., 1979. Social and evolutionary significance of social insect symbionts. In: *Social insects* (H. R. Hermann, ed.), Academic Press, New York. pp. 339-413.
- Kistner, D. H., 1982. The social insects' bestiary. In: *Social insects* (H. R. Hermann, ed.), Academic Press, New York. pp. 1-244.
- Leal, I. R. & P. S. Oliveira, 1995. Behavioral ecology of the neotropical termite-hunting ant *Pachycondyla* (= *Termitopone*) *marginata*: colony founding, group-raiding and migratory patterns. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 37: 373-383.
- Leroux, J. M., 1982. Ecologie des populations de Dorylines *Anomma nigricans* dans la région de Lamto (Côte d'Ivoire). Thèse, Laboratoire de Zoologie, Ecole Normale Supérieure, Paris. (10 n. n.) + 158 pp.
- Lévieux, J., 1966. Notes préliminaire sur les colonnes de chasse de *Megaponera foetens* F. (Hyménoptères, Formicidae). *Insectes Soc.* 13: 117-126.
- Levin, S. A., 1998. Ecosystems and the biosphere as Complex Adaptive Systems. *Ecosystems* 1: 431-436.
- Liefke, C., 1999. Nahrungs- und Nistressourcen von syntopen Arten der Ameisengattung *Polyrhachis* (Formicidae, Formicinae): Aufteilung und Mechanismen der Nutzung. Ph.D. dissert., Fachbereich Biologie, J. W. Goethe - Universität, Frankfurt am Main. 228 pp.
- Lindauer, M., 1952. Ein Beitrag zur Arbeitsteilung im Bienenstaat. *Z. Vergl. Physiol.* 34: 299-345.
- Longhurst, C., R. Baker & P. E. Howse, 1979. Termite predation by *Megaponera foetens* (Fab.) (Hymenoptera: Formicidae) the fungus-growing termites *Macrotermes bellicosus* and *Odontotermes* spp. *J. Chem. Ecol.* 5: 703-719.

- Longhurst, C. & P. E. Howse, 1979. Foraging, recruitment and emigration in *Megaponera foetens* (Fab.) (Hymenoptera: Formicidae) from the Nigerian Guinea savanna. *Insectes Soc.* 26: 204-215.
- Maschwitz, U., 1981. Predatory behavior and its correlation to recruitment behavior, morphology and nesting habits in three species of ponerine ants. In: *Neurobiology and strategies of adaptation (Joint Symposium, Hebrew University of Jerusalem and J. W. Goethe-Universität, Frankfurt)* (F. G. Barth, ed.), Frankfurt. pp. 52-59.
- Maschwitz, U., M. Hahn & P. Schönegge, 1979. Paralysis of prey in ponerine ants *Harpegnathus saltator* and *Leptogenys chinensis*. *Naturwissenschaften* 66: 213-214.
- Maschwitz, U. & H. Hänel, 1984. Eine neu entdeckte Lebensform bei Ameisen: Nomaden im tropischen Regenwald. *Wissenschaftsmagazin der J. W. Goethe - Universität Frankfurt* 2: 2-5.
- Maschwitz, U. & H. Hänel, 1985. The migrating herdsman *Dolichoderus (Diabolus) cuspidatus*: an ant with a novel mode of life. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 17: 171-184.
- Maschwitz, U., B. Hölldobler & M. Möglich, 1974. Tandemalufen als Rekrutierungsverhalten bei *Bothroponera tesserinoda* Forel (Formicidae: Ponerinae). *Z. Tierpsychol.* 35: 113-123.
- Maschwitz, U., M. Möglich & B. Hölldobler, 1975. Tandemlauf, eine ursprüngliche Verständigungsart bei Ameisen. *Naturwiss. Rundsch.* 28: 328-329.
- Maschwitz, U. & M. Mühlenberg, 1975. Zur Jagdstrategie einiger orientalischer *Leptogenys*-Arten (Formicidae: Ponerinae). *Oecologia* 20: 65-83.
- Maschwitz, U. & P. Schönegge, 1977. Recruitment gland of *Leptogenys chinensis*. A new type of pheromone gland in ants. *Naturwissenschaften* 64: 589-590.
- Maschwitz, U. & P. Schönegge, 1983. Forage communication, nest moving recruitment, and prey specialization in the oriental ponerine *Leptogenys chinensis*. *Oecologia* 57: 175-182.
- Maschwitz, U. & S. Steghaus Kovac, 1991. Individualismus versus Kooperation - Gegensätzliche Jagd- und Rekrutierungsstrategien bei tropischen Ponerinen (Hymenoptera: Formicidae). *Naturwissenschaften* 78: 103-113.
- Maschwitz, U., S. Steghaus-Kovac, R. Gaube & H. Hänel, 1987. Eine Treiberameise in der Unterfamilie Ponerinae: Erste Untersuchungen zur Biologie von *Leptogenys* sp. 1 nahe *L. mutabilis*. *IUSSI, 11. Tag. Deutschspr. Sekt., Bayreuth.* p. 24.
- Maschwitz, U., S. Steghaus-Kovac, R. Gaube & H. Hänel, 1989. A South East Asian ponerine ant of the genus *Leptogenys* (Hym., Form.) with army ant life habits. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 24: 305-316.
- McGurk, D. J., J. Frost, E. J. Eisenbraun, K. Vick, W. A. Drew & J. Young, 1966. Volatile compounds in ants: identification of 4-methyl-3-heptanone from *Pogonomyrmex* ants. *J. Insect Physiol.* 12: 1435-1441.
- Medway, F. L. S., 1972. Phenology of a tropical rain forest in Malaya. *Biol. J. Linnean Soc.* 4: 117-146.

- Mirenda, J. T., D. G. Eakins, K. Gravelle & H. Topoff, 1980. Predatory behavior and prey selection by army ants in a desert-grassland habitat. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 7: 119-127.
- Mirenda, J. T., D. G. Eakins & H. Topoff, 1982. Relationship of raiding and emigration in the Nearctic army ant *Neivamyrmex nigrescens* Cresson. *Insectes Soc.* 29: 308-331.
- Moffett, M. W., 1984. Swarm raiding in a myrmicine ant. *Naturwissenschaften* 71: 588-590.
- Moffett, M. W., 1987a. Foraging dynamics in the group-hunting myrmicine ant, *Pheidologeton diversus*. *J. Insect Behav.* 1: 309-331.
- Moffett, M. W., 1987b. Sociobiology of the ants of the genus *Pheidologeton*. Ph.D. dissert., Harvard University, 289 pp.
- Moser, J. C., R. C. Brownlee & R. Silverstein, 1968. Alarm pheromones of the ant *Atta texana*. *J. Insect Physiol.* 14: 529-535.
- Müller, F., 1996. Emergent properties of ecosystems - consequences of self-organizing Processes? *Senckenbergiana maritima* 27: 151-168.
- Oldham, N. J., E. D. Morgan, B. Gobin & J. Billen, 1994a. First identification of a trail pheromone of an army ant (*Aenictus* species). *Experientia* 50: 763-765.
- Oldham, N. J., E. D. Morgan, B. Gobin, E. Schoeters & J. Billen, 1994b. Volatile secretions of old world army ant *Aenictus rotundatus* and chemotaxonomic implications of army ant Dufour gland chemistry. *J. Chem. Ecol.* 20: 3297-3305.
- Oster, G. F. & E. O. Wilson, 1978. *Caste and ecology in the social insects (Monographs in population biology, no. 12)*. Princeton University Press, Princeton. 352 pp.
- Otis, G. W., C. E. Santana, D. L. Crawford & M. L. Higgins, 1986. The effect of foraging army ants on leaf-litter arthropods. *Biotropica* 18: 56-61.
- Page, R. E. & S. D. Mitchell, 1998. Self-organization and the evolution of division of labor. *Apidologie* 29 (1-2): 171-190.
- Parry, K. & E. D. Morgan, 1979. Pheromones of ants: a review. *Physiol. Entomol.* 4: 161-189.
- Raignier, A. & J. van Boven, 1955. Etude taxonomique, biologique et biométrique des *Dorylus* du sous-genre *Anomma* (Hymenoptera: Formicidae). *Annales du Musée Royal du Congo Belge, n.s. 4° (sciences zoologiques)* 2: 1-359.
- Rauch, E. M., M. M. Millonas & D. R. Chialvo, 1995. Pattern formation and functionality in swarm models. *Physics Letters* 207 (A): 185-193.
- Renn, H., 1975. *Nichtparametrische Statistik*. B. G. Teubner, Stuttgart. 322 pp.
- Rettenmeyer, C. W., 1963a. The behavior of *Thysanura* found with army ants. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 56: 170-174.
- Rettenmeyer, C. W., 1963b. Behavioral studies of army ants. *University of Kansas Science Bulletin* 44: 281-465.
- Rettenmeyer, C. W. & R. D. Akre, 1968. Ectosymbiosis between phorid flies and army ants. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 61: 1317-26.

- Rettenmeyer, C. W., R. Chadab Crepet, M. G. Naumann & L. Morales, 1983. Comparative foraging by neotropical army ants. In: *Social Insects in the Tropics* (P. Jaisson, ed.), Université Paris-Nord, Paris. pp. 59-73.
- Robinson, G. F., 1992. Regulation of division of labor in insect societies. *A. Rev. Entomol.* 37: 637-665.
- Rösch, G. A., 1925. Untersuchungen über die Arbeitsteilung im Bienenstaat Teil1: Die Tätigkeit im normalen Bienenstaate und ihre Beziehung zum Alter der Arbeitsbienen. *Z. Vergl. Physiol.* 2: 571-631.
- Rösch, G. A., 1930. Untersuchungen über die Arbeitsteilung im Bienenstaat Teil 2: Die Tätigkeiten der Arbeitsbienen unter experimentell veränderten Bedingungen. *Z. Vergl. Physiol.* 12: 1-71.
- Rosciszewski, K. & U. Maschwitz, 1994. Prey specialization of army ants of the genus *Aenictus* in Malaysia. *Andrias* 13: 179-187.
- Sachs, L., 1992. *Angewandte Statistik: Anwendung statistischer Methoden*. 7. Auflage, Springer, Berlin etc. 739 pp.
- Schneirla, T. C., 1934. Raiding and other outstanding phenomena in the behavior of army ants. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 20: 316-321.
- Schneirla, T. C., 1947. A study of army-ant life and behavior under dry-season condition with special reference to reproductive functions. I. Southern Mexico. *Amer. Mus. Novit.* 1336: 1-20.
- Schneirla, T. C., 1956. A preliminary survey of colony division and related processes in two species of terrestrial army ants. *Insectes Soc.* 3: 49-69.
- Schneirla, T. C., 1957. A comparison of species and genera in the ant subfamily Dorylinae with respect to functional pattern. *Insectes Soc.* 4: 259-298.
- Schneirla, T. C., 1971. *Army Ants: A Study in Social Organization*. W. H. Freeman, San Francisco. 349 pp.
- Schneirla, T. C. & A. Y. Reyes, 1966. Raiding and related behaviour in two surface-adapted species of the old-world doryline ant, *Aenictus*. *Anim. Behav.* 14: 132-148.
- Schneirla, T. C. & A. Y. Reyes, 1969. Emigrations and related behaviour in two surface-adapted species of the old-world doryline ant, *Aenictus*. *Anim. Behav.* 17: 87-103.
- Shivashankar, T. & G. K. Veeresh, 1987. Nesting and foraging behaviour of the termite predator *Leptogenys processionalis* (Jerdon) (Formicidae: Ponerinae). In: *Chemistry and Biology of Social Insects* (J. Eder & H. Rembold, eds.), Verlag J. Peperny, München. p. 544.
- Siegel, S., 1985. *Nichtparametrische statistische Methoden*. 2. Auflage, Fachbuchhandlung für Psychologie, Eschborn. 320 pp.
- Simon, T. & A. Hefetz, 1992. Dynamics of mass recruitment and its regulation in *Tapinoma simrothi*. In: *Biology and Evolution of Social Insects* (J. Billen, ed.), Leuven University Press, Leuven. pp. 325-334.
- Steghaus-Kovac, S., 1994. Wanderjäger im Regenwald - Lebensstrategien im Vergleich. Ökologie und Verhalten südostasiatischer Ameisenarten der Gattung *Leptogenys*

- (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae). Ph.D. dissert., Fachbereich Biologie, J. W. Goethe - Universität, Frankfurt am Main. 248 pp.
- Steghaus-Kovac, S. & U. Maschwitz, 1993. Predation on earwigs- a novel diet specialization within the genus *Leptogenys* (Formicidae, Ponerinae). *Insectes Soc.* 40: 337-340.
- Steghaus-Kovac, S. & U. Maschwitz, 1998. Niche differentiation in Malayan *Leptogenys* species (Formicidae: Ponerinae). *Mittlg. BFH* 190: 135-138.
- Steghaus-Kovac, S., U. Maschwitz, A. B. Attygalle, R. T. S. Frighetto, N. Frighetto, O. Vostrowsky & H. J. Bestmann, 1992. Trail-following responses of *Leptogenys diminuta* to stereoisomers of 4-methyl-3-heptanol. *Experientia* 48: 690-694.
- Steghaus-Kovac, S., U. Maschwitz, A. B. Attygalle, O. Vostrowsky & H. J. Bestmann, 1990. *Leptogenys diminuta* (Formicidae: Ponerinae) - Chemische Koordination der Gruppenraubzüge durch ein 2-Pheromon-System. *Verhandlungen der deutschen zoologischen Gesellschaft* 83: 658.
- Sudd, J. H. & N. R. Franks, 1987. *The behavioural ecology of ants*. Blackie, Glasgow, U.K. 206 pp.
- Topoff, H., 1984. Social organization of raiding and emigrations in army ants. *Adv. Stud. Behav.* 14: 81-126.
- Topoff, H., M. Boshes & W. Trakimas, 1972. A comparison of trail following between callow and adult workers of the army ant *Neivamyrmex nigrescens* (Formicidae: Dorylinae). *Anim. Behav.* 20: 361-366.
- Topoff, H. & K. Lawson, 1979. Orientation of the army ant *Neivamyrmex nigrescens*: integration of chemical and tactile information. *Anim. Behav.* 27: 429-433.
- Topoff, H. & J. Miranda, 1975. Trail-following by the army ant, *Neivamyrmex nigrescens*: responses by workers to volatile odors. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 68: 1044-1046.
- Topoff, H., J. Miranda, R. Droual & S. Herrick, 1980. Behavioural ecology of mass recruitment in the army ant *Neivamyrmex nigrescens*. *Anim. Behav.* 28: 779-789.
- Topoff, H. R. & J. Miranda, 1980a. Army ants do not eat and run: influence of food supply on emigration behaviour in *Neivamyrmex nigrescens*. *Anim. Behav.* 28: 1040-45.
- Topoff, H. R. & J. Miranda, 1980b. Army ants on the move: Relation between food supply and emigration frequency. *Science* 207: 1099-1100.
- Torgerson, R. L. & R. D. Akre, 1970a. Interspecific responses to trail and alarm pheromones by New World army ants. *J. Kans. Entomol. Soc.* 43: 395-404.
- Torgerson, R. L. & R. D. Akre, 1970b. The persistence of army ant chemical trails and their significance in the ecitonine-ecitophile association (Formicidae: Ecitonini). *Melandria* 5: 1-28.
- Traniello, J. F. A., 1989. Foraging strategies of ants. *Annu. Rev. Entomol.* 34: 191-210.
- Vry, W., 1996. *Grundlagen der Statistik*. 3. Auflage, Friedrich Kiehl Verlag, Ludwigshafen (Rhein). 157 pp.

- Watkins, J. F., 1964. Laboratory experiments on the trail following of army ants of the genus *Neivamyrmex* (Formicidae: Dorylinae). *J. Kans. Entomol. Soc.* 37: 22-28.
- Whitmore, T. C., 1993. *Tropische Regenwälder*. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, Berlin, New York. 275 pp.
- Wilson, E. O., 1958. The beginnings of nomadic and group-predatory behavior in the ponerine ants. *Evolution* 12: 24-31.
- Wilson, E. O., 1959. Source and possible nature of the odor trail of fire ants. *Science* 129: 643-644.
- Wilson, E. O., 1962. Chemical communication among workers of the fire ant *Solenopsis saevissima* (Fr. Smith). 1. The organization of mass-foraging. *Anim. Behav.* 10: 134-147.
- Wilson, E. O., 1971. *The Insect Societies*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Mass. 548 pp.
- Wilson, E. O. & W. H. Bossert, 1963. Chemical communication among animals. *Recent Prog. Hormone Res.* 19: 673-716.
- Wilson, E. O. & B. Hölldobler, 1988. Dense heterarchies and mass communication as the basis of organization in ant colonies. *Trends Ecol. Evol.* 3: 65-68.
- Wilson, E. O. & M. Pavan, 1959. Glandular sources and specificity of some chemical releasers of social behavior in Dolichoderine ants. *Psyche* 66: 70-76.
- Witte, V. & U. Maschwitz, 1999. Social integration of the myrmecophilic spider *Gamasomorpha maschwitzi* (Araneae: Oonopidae) in colonies of the South East Asian army ant *Leptogenys distinguenda* (Formicidae: Ponerinae). *Sociobiology* 34: 145-159.
- Witte, V. & U. Maschwitz, 2000. Raiding and emigration dynamics in the ponerine army ant *Leptogenys distinguenda* (Hymenoptera: Formicidae). *Insectes Soc.* 47: 76-83.
- Wunderlich, J., 1994. Beschreibung bisher unbekannter Spinnenarten und -Gattungen aus Malaysia und Indonesien (Arachnida: Araneae: Oonopidae, Tetrablemidae, Telemidae, Pholcidae, Linyphiidae, Nesticidae, Theridiidae und Dictynidae). *Beitr. Araneol.* 4: 559-561.



## 9 Danksagung

Mein besonderer Dank gilt folgenden Personen bzw. Institutionen, deren Unterstützung zur Verwirklichung meiner Doktorarbeit beigetragen hat.

Allem voran danke ich Prof. Dr. U. Maschwitz für die Überlassung des hochinteressanten Themas. Während des gesamten Verlaufs meiner Arbeit zeigte er reges Interesse und trug mit seiner Sachkenntnis und Diskussionsbereitschaft wesentlich zum Gelingen meiner Arbeit bei.

Den Mitgliedern der Arbeitsgruppe Ethoökologie an der Johann Wolfgang - Goethe Universität danke ich für zahlreiche, fruchtbare Diskussionen und Anregungen. Besonders hervorzuheben sind Caroline Liefke, Eva Kaufmann, Annette Malsch, Heike Feldhaar und Helmut Steiner. Claudia Nesselhauf danke ich für die organisatorische Unterstützung.

Die Deutsche Forschungsgesellschaft stellte mit dem Projekt Ma 373/17-5 Mittel für meine zweijährige Anstellung als wissenschaftlicher Mitarbeiter an der J. W. Goethe - Universität bereit. Weiterhin erhielt ich für 15 Monate finanzielle Unterstützung von der Graduiertenförderung der J. W. Goethe - Universität.

Ich danke der University of Malaya (Kuala Lumpur), insbesondere Herrn Dr. Hashim Rosli, für die Erlaubnis meine Forschungen im Untersuchungsgebiet durchführen zu dürfen und für die Nutzung der Feldstation.

Der Arbeitsgruppe von Prof. Dr. Bestmann (Universität Erlangen), insbesondere Frau Dr. Kohl, danke ich für die Zusammenarbeit bei den chemischen Analysen der Pheromondrüsen. Freundliche Unterstützung bei der Anwendung statistischer Methoden erhielt ich von Prof. Dr. K. Brändle (FB 16 der J. W. Goethe - Universität in Frankfurt am Main) und bei mathematischen und statistischen Fragen von S. Grossmann und Dr. B. Ferebee (FB 12 der J. W. Goethe - Universität in Frankfurt am Main). Für die kritische Durchsicht des Manuskripts danke ich Eva Kaufmann und Natalie Chudziak.

Schließlich danke ich ganz besonders meiner Lebensgefährtin Natalie Chudziak, die meine häufigen und langen Abwesenheiten während der Forschungsreisen nach Malaysia erduldet, für ihr Durchhaltevermögen.

---

# 10 Anhang

---

## 10.1 Lebenslauf

### Persönliche Angaben

**Adresse:** Volker Witte  
Robert Blum Str. 6  
60385 Frankfurt/Main  
Tel.: 069-4059986

**Geburtsdatum:** 17.05.69

**Geburtsort:** Mönchengladbach

**Eltern:** Gisela Witte, geborene Schmitz, und Wolfgang Witte

### Ausbildung

**1975** Einschulung in die Ramseyer Memorial School in Accra/Ghana

**1977** Wechsel in die katholische Grundschule in 51503 Rösrath

**1980** Einschulung in das Freiherr vom Stein Gymnasium in Rösrath

**1989** Erlangen der Allgemeinen Hochschulreife (Gesamtnote: 1,8)

**1989-90** Wehrdienst im Fallschirmjägerbataillon in Merzig an der Saar

**1990-91** Teilnahme am Wintersemester im Fachbereich Chemie an der Universität in Köln

**1991** Beginn des Biologiestudiums an der Johann Wolfgang Goethe Universität in Frankfurt am Main

**1993** Erlangen des Vordiploms nach dem 4. Fachsemester (Gesamtnote: sehr gut)

**1997** Erlangen des Diploms nach dem 10. Fachsemester in Zoologie, Botanik und Organischer Chemie (Gesamtnote: sehr gut)

Diplomarbeit bei Prof. Dr. U. Maschwitz in der Fachrichtung Zoologie (Note: sehr gut)

**1997** Beginn der Promotion in der AG Ethoökologie bei Prof. Dr. U. Maschwitz, Johann Wolfgang Goethe Universität in Frankfurt am Main

---



## 10.2 Publikationen

**Witte, V.** und U. Maschwitz, 1999. Social integration of the myrmecophilic spider *Gamasomorpha maschwitzi* (Araneae: Oonopidae) in colonies of the South East Asian army ant *Leptogenys distinguenda* (Formicidae: Ponerinae). *Sociobiology* 34: 145-159.

**Witte, V.** und U. Maschwitz, 2000. Raiding and emigration dynamics in the ponerine army ant *Leptogenys distinguenda* (Hymenoptera: Formicidae). *Insectes Soc.* 47: 76-83.

Folgende Publikation wurden eingereicht:

**Witte, V.** und U. Maschwitz. Coordination of raiding and emigration in the ponerine army ant *Leptogenys distinguenda* (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae), a signal analysis.

**Witte, V.,** R. Janssen, A. Eppenstein und U. Maschwitz. First report of a lung snail living in army ant colonies: *Allopeas myrmecophilos* (Mollusca: Gastropoda: Pulmonata: Subulinidae) a myrmecophile of a new phylum associated with the ponerine *Leptogenys distinguenda* (Formicidae: Ponerinae)



### 10.3 Erklärung

Hiermit erkläre ich, daß ich die vorliegende Arbeit eigenständig verfaßt und zur Erstellung keine anderen als die genannten Hilfsmittel verwendet habe.

---

Datum

Unterschrift