

U n t e r s u c h u n g e n z u r

I n t e n s i t ä t u n d

G e s c h w i n d i g k e i t d e r

A u s b e u t u n g v o n

N a h r u n g s q u e l l e n b e i

v e r s c h i e d e n e n

A m e i s e n a r t e n

Wissenschaftliche Arbeit für das Lehramt an
Gymnasien

vorgelegt von

Heinz-Christian Fründ
aus Strang, Kr. Osnabrück
1974

Inhaltsverzeichnis

Einleitung	S. 4
Methode	S. 6
1. Herleitung und Beschreibung der Versuchsanordnung	S. 6
2. Vergleich der Versuchsanordnung mit natürlichen Bedingungen	S. 11
Material und Vorarbeiten	S. 13
1. Sammeln der Ameisen	S. 13
2. Beobachtungsnester und Umsiedeln	S. 14
3. Haltung	S. 17
4. Lichtschranken	S. 18
5. Filme	S. 20
Ergebnisse	S. 22
1. Allgemeine Erläuterungen	S. 22
2. Die einzelnen Versuchsergebnisse	S. 24
a) <i>Myrmica laevinodis</i> Nyl.	S. 24
Kontrollmessungen <i>M. laevinodis</i>	S. 32
Vergleich der Versuche untereinander	S. 34
b) <i>Formica (Serviformica) fusca</i> L.	S. 35
Kontrollmessung <i>F. fusca</i>	S. 38
Vergleich der Versuche	S. 39
c) <i>Formica (Serviformica) rufibarbis</i> Fabr.	S. 41
Kontrollmessung <i>F. rufibarbis</i>	S. 43
Vergleich der Versuche	S. 44
Diskussion	S. 45
1. Ergänzende Beobachtungen	S. 45
2. Biologische Interpretation der Versuchser- gebnisse	S. 48
3. Versuch einer ökologischen Interpretation	S. 52
Schlußbemerkung	S. 54
Literaturverzeichnis	S. 55
<u>Beilage:</u> 6 Abbildungsblätter	

Einleitung

Das Ziel der vorliegenden Arbeit ist es, eine Methode zur Messung der Reaktion von Ameisenvölkern auf Nahrungsquellen zu entwickeln. Diese Methode soll die Gewinnung quantitativer Daten in großer Zahl ermöglichen.

In Bezug auf die Nahrungsbeschaffung lassen sich zwei Hauptgruppen von Ameisen unterscheiden: Solche, die Nestgenossen alamieren und zum Futter führen und solche, die dies nicht tun (DOBRZANSKA 1958). Wo dieses Rekrutieren nachgewiesen ist, geschieht es in den ökologisch bedeutenden Fällen durch spezifische Spurpheromone. Es gibt aber auch ein Hin- und Herführen der Nestgenossen zur Nahrung in Zweiergruppen durch Tandem-Lauf (WILSON 1959, MASCHWITZ und MÜHLENBERG 1973a). Bei diesem von WILSON (1971) als mögliche evolutive Vorform des chemischen Spurlegens angesehenen Verhalten ist der taktile Kontakt zwischen Führer und geführter Ameise unerlässlich. Bei manchen Ameisen wird Tandemlauf bei der Territorialerkundung eingesetzt (DOBRZANSKI 1966).

Zu den spurlegenden Ameisen gehören z.B. Vertreter der Gattung *Solenopsis* (WILSON 1962a, HÖLLDOBLER 1973), *Tetramorium* (BLUM und ROSS 1965) und *Myrmica* (CAMMAERTS-TRICOT 1974) sowie viele (wenn nicht alle) andere Myrmicinae; bei den Formicinen ist das Spurlegen für die Art *Lasius fuliginosus* nachgewiesen (HANGARTNER und BERNSTEIN 1964, HANGARTNER 1967). Ebenso sind Spurpheromone in den Unterfamilien der Dolichoderinae (SZLEP und JACOBI 1967) und Ponerinae (MASCHWITZ und MÜHLENBERG 1973) bekannt.

In unseren Breiten sind die nicht spurlegenden Ameisen unter den Formicinen zu finden. Als Beispiele seien genannt: *Formica rufa*, *Formica fusca* (WALLIS 1964) und *Formica rufibarbis*. J. DOBRZANSKA (1958) fand, daß Arten, die keine Informationsübermittlung über Futterplätze erkennen lassen, eine Aufteilung des Jagdgebietes unter den Arbeitern des Nestes zeigen.

Die vorliegenden Untersuchungen wurden im wesentlichen mit den Arten: Formica(Serviformica)fusca und Formica(Serviformica)rufibarbis Fabr. als Vertreter der Einzeljäger und Myrmica laevinodis Nyl. als spurlegender Art vorgenommen. (Bestimmung und Nomenklatur nach STITZ 1939.) Zu den Voruntersuchungen wurden außerdem noch Nester von Tapinoma erraticum Latr. und Tetramorium caespitum L. benutzt. Diese Arten legen ebenfalls Spuren.

Über das Jagdverhalten von Formica fusca existieren Untersuchungen von WALLIS (1962, 1962a, 1964). Die Gattung Myrmica gehört zu den bestuntersuchten überhaupt (siehe vor allem die Arbeiten von M.V. BRIAN), in jüngster Zeit ist auch das Spurverhalten und der Mechanismus der Futteralarmierung bei der mit M. laevinodis sehr eng verwandten Myrmica rubra L. untersucht worden (CAMMAERTS-TRICOT 1974, 1974a). Außerdem existiert noch eine Freilandstudie über die Nahrungssuche einer Formica fusca - Myrmica - Gesellschaft (BRIAN 1955).

Methode

1. Herleitung und Beschreibung der Versuchsanordnung

Mit der zu entwickelnden Methode soll die Reaktion alarmierender und nicht alarmierender Ameisenarten auf die Zugabe von Futter gemessen werden. Es soll dabei der spezifische Unterschied in der Reaktion dieser beiden Typen möglichst klar zum Vorschein kommen.

Als beobacht- und meßbare Größen kommen dabei in Betracht:

- Die Zahl der Tiere an der Futterstelle
- Die Frequentation der Futterstelle, d.h. die Zahl der Zu- und Abgänge pro Zeiteinheit.
- Veränderungen in Ein- bzw. Auslaufrfrequenz am Nest.
- Die Menge der genommenen Nahrung

Diese vier Parameter befinden sich in ihrer Spezifität auf dem Niveau der gesamten Kolonie. Bei Betrachtung der einzelnen Tiere ergeben sich weitere Kriterien:

- Individuenkonstanz an der Nahrungsquelle, d.h. wie oft und in welchem Verhältnis die selben Tiere wieder am Futter auftauchen.
- Dauer, während der ein Tier sich bei einem Besuch an der Nahrung aufhält.
- Zeit, die ein Tier sich zwischen zwei Ausläufen im Nest aufhält.
- Besondere Verhaltensweisen (z.B. Spurlegen, Markieren der Futterquelle mit Repellensubstanz o.ä.).

In der angewandten Versuchsanordnung werden die ersten vier (auf Kolonieniveau stehenden) Parameter gemessen. Das geschieht aus zwei Gründen: Erstens sind es die technisch ohne Störung der Tiere am leichtesten handhabbaren Größen, die sich daher zuerst für eine automatische Datenerhebung in großem Umfang anbieten, was wiederum auf lange Sicht den Einsatz eines Computers möglich macht, zweitens soll gerade der Versuch unternommen werden, die Mechanismen im Gesamtverhalten der Kolonie

nachzuweisen, die bisher im wesentlichen durch die Untersuchung der einzelnen Tiere erkannt wurden.

Die Versuchsanordnung in ihrer endgültigen Form hatte folgenden Aufbau (Abb.1):

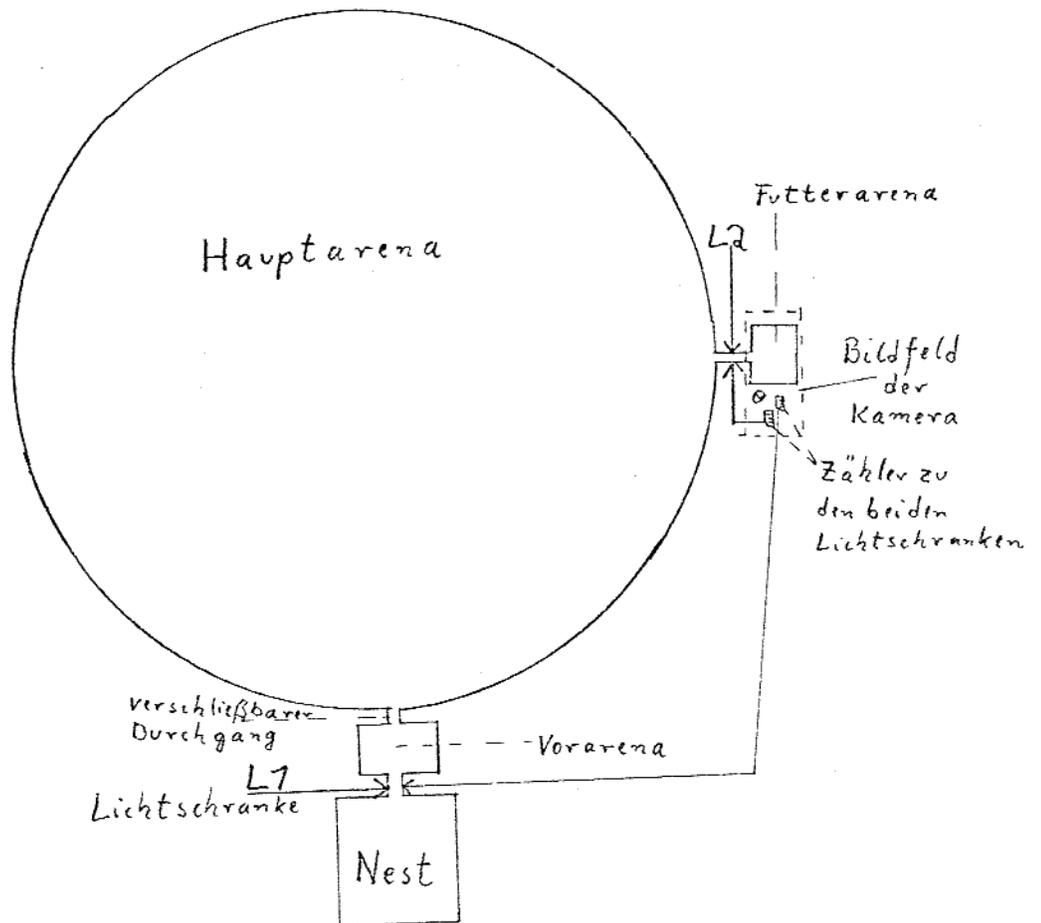


Abb.1 : Versuchsanordnung

Das Ameisennest ist ständig mit einer kleinen Plastikschachtel von 10 x 10cm Grundfläche verbunden (Vorarena). Diese Vorarena besitzt einen verschließbaren Übergang in eine kreisförmige Hauptarena vom 1m Durchmesser. Von dieser Hauptarena führt wiederum ein Gang in eine Plastikschachtel mit 10 x 10cm Grundfläche. In diesem Raum wird das Futter gegeben.

An zwei Stellen sind Lichtschranken angebracht. Eine registriert im Verbindungsgang Nest-Vorarena die Durchgänge der Ameisen, die andere überwacht den Gang zwischen Haupt- und Futterarena.

Ein Versuch verläuft folgendermaßen: Zuerst wird d.

der Verbindungsgang Vorarena-Hauptarena geöffnet. Nach 4 bis 12 Stunden Eingewöhnungszeit beginnt der eigentliche Versuch: 4 Stunden lang wird die Futterarena alle 8-10 Minuten fotografiert, ohne weitere Veränderungen vorzunehmen. Im Bildfeld befindet sich außerdem eine Uhr sowie zwei Zählwerke, die die Lichtschrankenimpulse zählen. Nach diesen vier Stunden wird Futter zugegeben, die Registrierung läuft unverändert weiter. 24 Stunden nach Futterzugabe wird der Versuch abgebrochen. Die Ameisen werden mit der Pinzette oder einem Exhaustor in die Vorarena zurückbefördert, diese gegenüber der Hauptarena abgesperrt. Das übriggebliebene Futter (Honig) wird gewogen. Das ermittelte Gewicht wird mit dem ursprünglichen Wert sowie der Gewichtsabnahme eines den Ameisen nicht zugänglichen Kontrolltöpfchens verglichen. Anschließend wird die nächste Kolonie zu Eingewöhnung in die Hauptarena gelassen.

Für die abgelegene Anordnung des Futterplatzes gibt es einen praktischen und einen theoretischen Grund. Theoretisch muß gefordert werden, die Wahrscheinlichkeit, daß eine ziellos umherstreifende Ameise das Futter findet, möglichst gering zu machen, das heißt, der Futterplatz sollte eine möglichst wenig besuchte Stelle im Jagdgebiet sein. Ein Anstieg der Individuenzahl am Futterplatz infolge Futterzugabe ist dann ein sicheres Zeichen für Kommunikation. Ist der Futterplatz eine stark frequentierte Stelle, so ist es denkbar, daß der Alarmierungseffekt vom schneller verlaufenden zufälligen Auftreffen und Verweilen der Tiere überholt wird. Diese Überlegungen gelten besonders für den Fall, daß mit Futter einlaufende Ameisen zwar eine allgemeine Steigerung der Auslauffaktivität bewirken können, aber nicht in der Lage sind, eine Weg-Information zu übermitteln (*Formica fusca*. WALLIS 1964).

Der praktische Grund für die Abtrennung des Futterplatzes von der Hauptarena liegt in der Möglichkeit, die Frequentation der Futterstelle durch eine Lichtschranke zu kontrollieren. Ein weiterer Vorteil ist, daß ohne Beeinträchtigung der Ameisen noch Uhr, Zähler etc. in das Bildfeld der Kamera gelegt werden können.

Die Bedeutung der Lichtschranke L2 (Haupt-Futterarena) liegt darin, daß sie die Methode der Stichzeitmessung überhaupt für so schnell bewegliche Objekte wie Ameisen nutzbar macht. Wenn z.B. innerhalb einer Stunde zu 6 Zeiten nur jeweils 5 Tiere auf einem Bild ausgezählt werden, so lassen sich daraus noch keine auch nur annähernd sicheren Schlüsse über den Aktivitätszustand des zugehörigen Nestes ziehen. Es ist möglich, daß die 5 Tiere eine Stunde lang unbeweglich am selben Fleck saßen, ebenso wie die Bilder Momentaufnahmen einer ständigen und großen Aktivität sein könnten. Die Lichtschranke hat hier ihre ergänzende Funktion, indem sie als Dauerkontrolle Aufschluß über die Laufaktivität gibt.

Die Lichtschranke L1 (Nest-Vorarena) mißt die Grundaktivität eines Nestes. Außerdem gibt sie zusammen mit L2 Aufschluß darüber, in welchem Maße Veränderungen in der Frequentation der Futterstelle vom Nest ausgehen.

Bei früheren Versuchen wurde gleichzeitig Zuckerwasser und Insektennahrung geboten. Dieses Verfahren wurde jedoch aufgegeben, da die Ameisen das Insekt wegschleppen. Ein aufgespießtes Beutetier ist ebenfalls ungünstig, weil durch die Versuche der Ameisen, es wegzuschleppen, Verfälschungen auftreten könnten. Ein zusätzlicher Nachteil ist, daß die Tiere, die die Beute von innen ausfressen nicht registriert werden.

Dem Zuckerwasser wurde der Honig als Futter vorgezogen, weil er wahrscheinlich mehr Nährstoffe bietet. (Als einzige Nahrung reicht Honig jedoch nicht aus (AYBE 1960, LANGE 1960), weshalb zusätzlich außerhalb der Versuche Mehlwürmer verfüttert wurden.) Zuerst wurde der Honig in Wasser gelöst geboten. Die Verdunstung innerhalb 24 Stunden war jedoch so groß, daß keine Messung des Verbrauchs durch die Ameisen möglich war. Diese Schwierigkeit trat nicht auf, wenn der Honig unverdünnt war.

2. Vergleich der Versuchsanordnung mit natürlichen Bedingungen

Bei kritischer Betrachtung der durch die Versuchsanordnung geschaffenen Bedingungen sind folgende wesentliche Abweichungen von den natürlichen Bedingungen hervorzuheben (auf die Nestbedingungen wird hier nicht eingegangen).

Die Fortbewegung der Ameisen ist auf 2 Dimensionen beschränkt. Diese Vereinfachung des Areals spielt bei den untersuchten Arten sicherlich für den Mechanismus der Reaktion auf Nahrung keine Rolle. *Formica fusca* hat zwar eine größere Tendenz als die anderen beiden Arten, auch in höheren Schichten zu jagen (BRIAN 1955), aber Brian fing bei seinen Untersuchungen immerhin 75% der Tiere in Bodenfallen und nur 25 % 7-8cm über dem Boden. Die Art ist also an die Jagd auf dem Boden angepaßt und müßte demnach auch bei Nahrung am Boden das entsprechende Verhaltenrepertoire zeigen.

Ein zweites Artefakt sind die Lichtschränkendurchgänge, die so eng gehalten wurden, daß keine 2 Tiere nebeneinander hindurchpassen. Daß dies eine Abweichung von den natürlichen Verhältnissen ist, zeigt sich daran, daß größere Beutetiere meistens nach mehreren erfolglosen Versuchen nicht eingetragen werden. Bei der angewandten Honignahrung kommt diese Störung allerdings nicht in Betracht, und die Nester mit den Engpässen zeigen im übrigen ein normales Verhalten.

Ein weiterer Aspekt, der der Diskussion bedarf, ist die Frage, ob Kohlehydratquellen in einer dem Versuch entsprechenden Form in der Natur überhaupt vorkommen. In unserer Region kommen als Kohlehydratquellen in Betracht:

- Homopteren
- Nektar spendende Blüten
- Früchte
- Samen

Blüten bieten nur sehr wenig Nahrung auf einmal, so daß sie wahrscheinlich selten Anlaß zur Rekrutierung sind. Auf sie treffen die Versuchsbedingungen nicht zu.

Blattläuse stellen einen sehr großen Teil der Kohlehydratquellen für Ameisen dar. Es kommt ihnen als Dauerquellen aber ein besonderer Charakter zu, was sich auch in den beständigen Straßen bzw. unterirdischen Gängen zu den Homopteren zeigt. (Über die besonderen Beziehungen zwischen Ameisen und Blattläusen siehe WAY 1963). Auch die von den Ausscheidenden ^{meist} der Blattläuse bespritzten Blätter verdienen eine besondere Erwähnung.

Früchte spielen ebenfalls eine Rolle als Kohlehydratquellen. Z.B. schreibt STITZ (1939), daß *Myrmica laevinodis* "an Erdbeeren oft lästig" werden (S. 82). Auch Samen werden oft wegen ihrer fleischigen Anhänge (Elaiosomen) eingetragen (GÖSSWALD 1954). Als echter Samenverwerter ist bei uns nur *Tetramorium caespitum* anzusehen (STAEGGER 1929).

Honigtöpfe, wie sie in den Versuchen geboten wurden, besitzen also hinreichende Gemeinsamkeit mit natürlichen Nahrungsquellen.

Material und Vorarbeiten

1. Sammeln der Ameisen

Ein Teil der untersuchten Ameisen stammte aus den Gartenhängen der Bergstraße bei Heidelberg-Handschuhsheim (*Myrmica laevinodis* Nyl., *Formica fusca* L.) der andere Teil wurde im Naturschutzgebiet Pflege Schönau in der Nähe von Sandhausen gesammelt. Es handelt sich um eine ca. 5 ha große baumfreie Sanddüne mit trockenwarmem Klima. (Zu Klima und Ökologie der Pflege Schönau siehe SCHLEGEL 1973 und PHILIPPI 1971.)

Die Ameisen bei Handschuhsheim wurden im April 1973 gesammelt. Dies ging sehr leicht, da sich die Nester unter Steinen befanden. Es genügte, die Neststeine umzudrehen und einige der direkt zugänglichen Arbeiterinnen und Königinnen abzusammeln. Es wurden auf diese Weise von 2 *Myrmica laevinodis*-Kolonien und von einer *F. fusca*-Kolonie Tiere gesammelt. Während sich die *Myrmica*-Nester direkt im Lehm Boden befanden, lag das *fusca*-Nest an einer trockeneren Stelle, in einem Mäuerchen. Unter dem Neststein eines *Myrmica*-Nestes befand sich auch eine 40 bis 60 Tiere starke *Leptothorax*-Kolonie.

Ameisen der Arten *Formica rufibarbis* Fabr., *Tapinoma erraticum* Latr. und *Tetramorium caespitum* L. wurden im Oktober 1973 in der Sanddüne Pflege Schönau ausgegraben. Hier ist das Auffinden der Nester nicht so leicht, da es keine Steine gibt. Am leichtesten sind die Krater und Nesteingänge von *Tetramorium* zu erkennen. Es ist aber dennoch außerordentlich schwierig, das Zentrum des Nestes und die Königin zu finden. Das liegt daran, daß ein Teil der von *Tetramorium* belauften Löcher im Boden gar nicht zum Nest gehört, sondern nur zu den von diesen Ameisen besuchten Wurzelläusen führt. (BRIAN, HIBBLE und STRADLING (1965) berichten auch von permanenten

unterirdischen Jagdstraßen bei *Tetramorium caespitum*.) Eine andere Erschwernis für das Auffinden der zentralen Kammern und der Königin liegt darin, daß im Boden über dem Nest zahlreiche Gänge enden und ein zentraler Ein- bzw. Ausgang fehlt. (BRUDER und GUPTA (1972) fanden in Sandböden in New Jersey durchschnittliche Nestflächen zwischen 1,2 und 4,8 m² und zählten auf einer Fläche von 0,8 m² bis zu 90 Öffnungen.)

Ein *Tapinoma*-Nest war leicht an einer dauerhaften und stark belauenen Straße zu erkennen, die offensichtlich zu Wurzelläusen führte, die anderen wurden gefunden, indem die Straßen, die sich zu Zuckermassenkütern gebildet hatten, bis zu ihren Ausgangspunkten verfolgt wurden.

Auf gleiche Art wurden die Nester von *Formica rufibarbis* entdeckt. Allerdings bildet diese Art als Einzeljäger keine Straßen, aber es ist leicht möglich, einzelne mit Nahrung heimkehrende Tiere zu beobachten, die dann auf direktem Weg zum Nest laufen. Die Nester von *Formica rufibarbis* haben nur einen Eingang, der versteckt unter Gras, Moos oder Stauden angelegt ist. Der ausgeworfene Sand bildet eine ellipsoide Bahn vor dem Eingangsloch.

Mit einem Spaten wurden die ganzen Nester mitsamt umliegendem Boden in 10-Liter Plastikeimer gefüllt. Das Sammeln geschah in den kühlen Morgenstunden bei Temperaturen zwischen 6° und 10°C.; die Ameisen sind dann sehr langsam und träge. *Tetramorium*- und *Tapinoma*-Nester waren häufig von *Solenopsis fugax*-Kolonien benachbart.

2. Beobachtungsnester und Umsiedeln

Eine Übersicht über verschiedene Beobachtungsnester für Ameisen findet sich bei STITZ (1939) und WHEELER (1910). Ich wählte Gipsnester nach Art von Janet, da sie leicht herzustellen sind und die

Ameisen sich ohne Störung darin beobachten lassen. Bei den Nestern für die im April gefangenen *Formica fusca* und *Myrmica laevinodis* befand sich der Gipsblock in einer Plastikschiene. Als Abdeckung diente eine Glasscheibe. Zur Verdunklung lag auf der Glasscheibe ein Stück Pappe. Über einen Kunststoffschlauch ließ sich das Nest mit beliebigen Arenen verbinden. Bei diesen Nestern wurde kein Wasser von außen zugegeben. Daß die Nestfeuchtigkeit dennoch innerhalb der Toleranzgrenzen lag, zeigte sich am guten Gedeihen und der Vermehrung der Tiere im Labor. Die Umsiedlung der Ameisen in die Nester geschah einfach so, daß die gesammelten Tiere einer Kolonie in eine an das Nest angeschlossene Plastikschiene geschüttet wurden. Nach einiger Zeit besiedelten sie dann das Nest, wobei das typische Umzugsverhalten beobachtet werden konnte. (Tragen der Artgenossen in charakteristischer Transportstellung und Absetzen im neuen Nest.)

Die Nester der übrigen, im Oktober gefangenen, Ameisen bestanden aus einem 18 x 25 x 4cm großen Gipsblock, der vier 5 - 10mm tiefe Kammern enthielt. Am hinteren Ende war eine Vertiefung zur Wasseraufnahme. Da ursprünglich auch vergleichende Versuche mit verschiedenen Außentemperaturen vorgesehen waren, wurden die Nester mit einer Öffnung für ein Thermometer sowie z.T. mit einem eingelassenen Kupferrohr versehen; durch das Kupferrohr

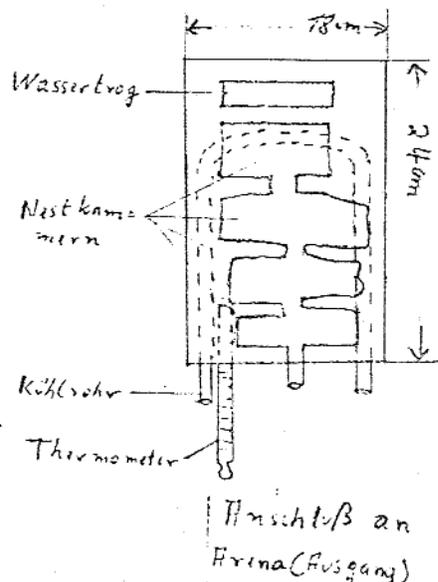
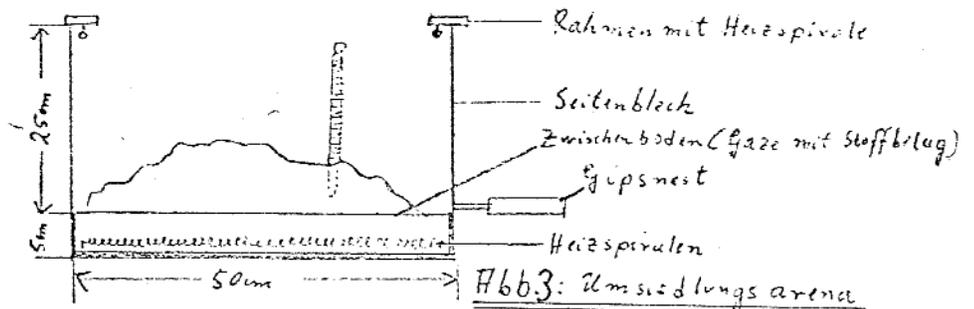


Abb. 2: Aufsicht auf Beobachtungsnest

sollte eine Kühlung des Nestes bei sehr hohen Außentemperaturen ermöglicht werden. (Abb.2)

Wegen der großen Sandmengen mußten die Ameisen von der Pflege Schönau mit einer besonderen Methode umgesiedelt werden. Dazu wurde ein spezieller Umsiedlungsapparat gebaut. (Abb.3) Dieser Apparat besteht aus einem Kasten mit 50 x 50cm Grundfläche, auf dessen Boden Heizspiralen angebracht sind. 5cm über dem Boden befindet sich ein Zwischenboden aus Gaze mit Stoffbelag. Die Seitenwände bestehen in den oberen 25cm aus Sockelblech. Ein Entweichen der Ameisen nach oben wird durch eine Heizspirale an oberen Rand des Seitenbleches verhindert. Die Heizspirale ist an einem Holzrahmen montiert. Durch diese Anordnung wird das Entweichen der Feuchtigkeit nicht behindert und es ist möglich, während des Umsiedelns in den Apparat hineinzugreifen. An einer Stelle befindet sich ein Loch in der Seitenwand, das zur Aufnahme des zum Gipsnest führenden Kunststoffschlauches dient. Diese Stelle sollte etwas gegen die Wärmestrahlung von oben geschützt sein. Mittels eines Reglers läßt sich die Intensität der Heizung einstellen. Die Kontrolle geschieht über ein in den Sand gestecktes Thermometer. Die Temperatur wurde auf ca. 40°C. gehalten.



Der Umsiedlungsprozeß läßt sich beschleunigen, wenn man die(eine) Königin und einige Arbeiter fängt und in das Gipsnest setzt.

Ameisen der Arten *Tapinoma erraticum*, *Formica rufibarbis* und *Myrmica scabrinodis* ließen sich auf diese Weise gut umsiedeln. Das Umsiedeln von *Tetramorium* gelang mir weder mit dieser noch mit anderen auf Austrocknung beruhenden Methoden. Ich erreichte immer nur eine erhöhte Mortalität der Tiere. GÖSSWALD (1941) stellte bei *Tetramorium* eine schwache Reaktion auf geringe Luftfeuchtigkeit fest, obwohl die Lebensdauer der Tiere sich bei Trockenheit verkürzt. Das macht zumindest zum Teil dieses Problem verständlich. Die gesammelten *Tetramorium* wurden aus diesem Grund in den Sammeleimern belassen. Paraffinöl, auf den oberen Eimerrand gestrichen, genügte, um ein Entweichen der Tiere zu verhindern. Leider blieb es unklar, ob auch eine Königin bei den *Tetramorium* war, weshalb diese Tiere für Hauptversuche ausgeschieden wurden.

3. Haltung

Die Kolonien wurden in einer Klimakammer mit 24°C. und 60% rel. Luftfeuchtigkeit untergebracht. Es herrschten Langtagbedingungen (Dunkelperiode von 21 h bis 5 h). Um eventuelle Orientierungsschwierigkeiten der Ameisen wegen der gleichmäßigen Nebenbeleuchtung auszuschalten, wurde in einer Ecke des Raumes zusätzlich ein 150-Watt 50° Richtungsstrahler (Osram Concentra) aufgestellt. Gefüttert wurde mit Zuckerwasser, später Honig, und halbierte Mehlwürmer (*Tenebrio*), einigemal wurden auch andere Insekten (Fliegenlarven, Heuschreckenteile) verfüttert.

Da die *Tapinoma*-Nester sich unter diesen Bedingungen sehr viel weniger aktiv als im Freiland ver-

hielten und auch die Brut keine Entwicklung zeigte, wurden sie von den Versuchen ausgeschlossen.

Ein *Formica rufibarbis*-Nest zeigte nach einiger Zeit Parasitenbefall und wurde dann nicht mehr zu Versuchen benutzt.

Für die Hauptversuche blieben zwei Nester von *Myrmica laevinodis*, eins von *Formica fusca* und eins von *Formica rufibarbis* übrig, die sich alle gut entwickelten. Die Nester hatten folgende Größen:

<i>Myrmica laevinodis</i> I:	170 ± 20	Arbeiterinnen
	18	Königinnen
	ca.15	Larven
<i>Formica fusca</i> :	150 - 170	Arbeiterinnen
	2	Königinnen
	ca.10	Larven
<i>Myrmica laevinodis</i> II:	150 ± 20	Arbeiterinnen
	2	Königinnen
	ca.15	Larven
<i>F. rufibarbis</i> :	80 - 100	Arbeiterinnen
	1	Königin
	ca. 8	Larven

Die Zahl der Larven schwankte im Verlauf der Untersuchungszeit (Januar - Februar 1974), angegeben sind Mittelwerte.

4. Lichtschranken

Um auch bei so kleinen Objekten wie Ameisen ein zuverlässiges Ansprechen der Lichtschranken zu gewährleisten, muß der Anzugspunkt des Relais möglichst genau mit dem Abfallpunkt übereinstimmen. Deshalb wurde eine Schaltung mit einem Phototransistor und einem Schmitt-Trigger verwandt. (Abb.4)(Schaltung etwas abgewandelt nach SABROWSKI 1968, S. 45). Ein lichtempfindlicher

Widerstand erwies sich als ungeeignet, weil die zu belichtende Fläche zu groß ist.

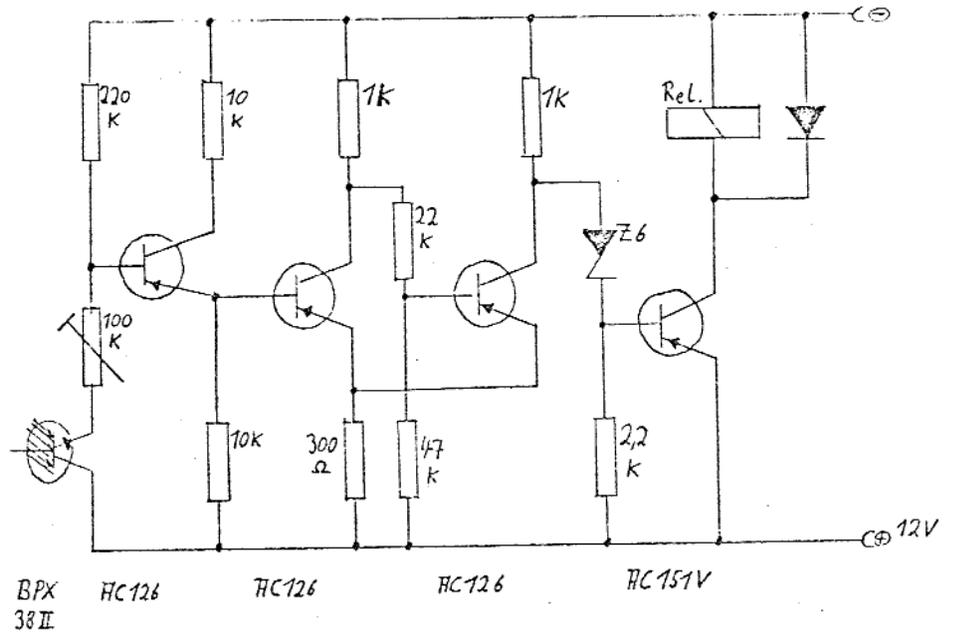


Abb. 4: Schaltung der Lichtschranke

Um sicherzustellen, daß auch jede durchlaufende Ameise den Lichtstrahl unterbricht, wurden schmale Durchgänge aus Glasstückchen gebaut. (Abb. 5) Durch deren rechteckigen Querschnitt wurden auch Brechungseffekte ausgeschaltet, die bei Benutzung des Kunststoffschlauches störend wirkten.

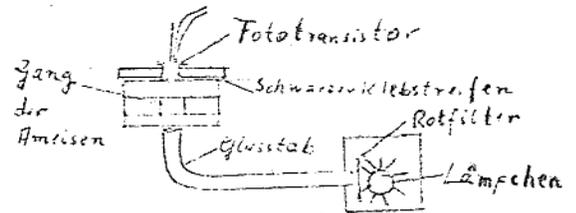


Abb. 5: Lichtschranke

Das Licht wird durch einen 2mm dicken gebogenen Glasstab von unten an den Durchgang geleitet. Auf der Oberseite des Durchgangs wird durch schwarzen Klebestreifen das Licht bis auf einen Spalt von ca. 0,5mm Breite abgeblendet. Als Lichtquelle dient ein 24 Volt Lämpchen, das mit roter Transparentfolie umkleidet und durch ein Pappschirmchen abgeblendet ist.

Mit der Lichtführung durch den Glasstab wird eine Erwärmung der Kontrollstelle durch das Lämpchen verhindert, was sich vorher als große Fehlerquelle gezeigt hatte. Außerdem ersetzt der Glasstab eine lichtbündelnde Optik.

Da die Schranke mit Rotlicht arbeitet, sollte sie von den Ameisen nicht wahrgenommen werden, die höchstwahrscheinlich rot-unempfindlich sind (MARAk und WOLKEN 1965; siehe auch die Daten bei Mc CLUSKEY 1963 für *Veromessor* und *Iridomyrmex humilis*).

5. Filme

Fotografiert wurde mit einer Bolex H16 16mm Filmkamera in Einzelbildschaltung. Ein angekoppeltes Steuergerät (Firma KINDERVATER, Berlin) löste über einen externen Impulsgeber in regelmäßigen Abständen die Kamera aus und machte 2 - 3 Bilder. Als Impulsgeber diente ein astabiler Multivibrator (Abb.6. Schaltung abgewandelt nach "Anleitungsbuch zu Philips Elektronik Experimentierkästen" (1972) S. 119).

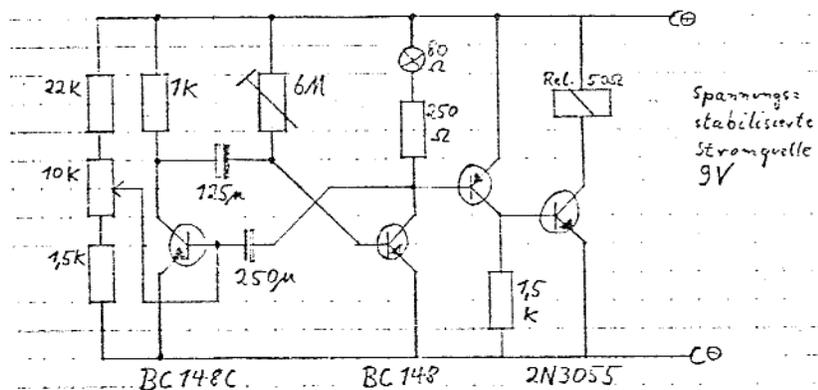


Abb.6: Impulsgeber für Filmkamera

Durch den Impulsgeber wurde gleichzeitig eine 150 Watt Opallampe in 40cm Entfernung von der Futterarena für die Dauer des Fotografierens eingeschaltet (ca. 0,5 Sekunden). Die mit dem Impulsgeber einstellbare Phasendauer zwischen

zwei Registrierungen betrug ungefähr 9+1 Minuten. Eine größere Genauigkeit erlaubte die Schaltung nicht.

Die Filme (Kodak Plus-X) wurden mit "Fesagol D7 Dokumenten-Entwickler" als Negative entwickelt und unter dem Stereomikroskop ausgewertet.

Registriert wurden: Uhrzeit, Zahl der Tiere in der Futterarena und Zählerstand der Lichtschranke(n). Es wurde versucht, die Registrierung der Lichtschrankenimpulse mit einem Kymograph vorzunehmen.^x Die geringe Auflösung der Registrierung (ca. 1 Impuls/Minute) erlaubte aber keine genaue Auswertung. Deshalb wurde dieses Verfahren wieder aufgegeben. In Abb. 10a ist die Fotografie einer Kymograph-Aufzeichnung zu sehen.

^xAnm. Dem Zoologischen Institut II möchte ich an dieser Stelle für die Überlassung des Gerätes danken.

Ergebnisse

Vorbemerkung: Wegen der Kürze der für diese Arbeit zur Verfügung stehenden Zeit war es leider nicht möglich, mit der entwickelten Versuchsanordnung eine statistisch ausreichende Zahl an Experimenten zu unternehmen. Die hier dargestellten Ergebnisse sind daher mehr als Demonstration der Methode aufzufassen, denn als verlässliche Resultate auf statistisch sicherer Grundlage.

1. Allgemeine Erläuterungen

Mit jedem der vier Nester wurden drei Versuche sowie eine Kontrollmessung durchgeführt. Die Ergebnisse werden graphisch dargestellt. Die Diagramme der 12 Versuche und die der Kontrollmessungen sind in zwei Faltblättern der Arbeit beigelegt.

Der Maßstab ist bei allen Darstellungen derselbe. Auf der Abszisse ist die Uhrzeit aufgetragen. Die Ordinate stellt die Zahl der Tiere in der Futterarena sowie die Zahl der Läufe durch Lichtschranken L2 und (falls registriert) L1 dar. Die Zahl der Läufe wird berechnet aus der Differenz zwischen Zählerstand am Registriermoment und dem Zählerstand eine Registrierung vorher. Die Skala auf der Ordinate ist für alle drei Größen gleich. In den Darstellungen ist die Zahl der Tiere durch senkrechte Balken wiedergegeben. Die Läufe durch Lichtschranken L2 (Futterarena) sind als durchgezogene Linien angegeben, und die Läufe durch die Lichtschranke L1 (Nest) sind durch Kurven aus dicken Punkten mit gestrichelten Verbindungslinien repräsentiert.

Auf den folgenden Seiten werden die Diagramme einzeln beschrieben. Dieses für den Leser etwas

mühsame Verfahren wurde bewußt gewählt, da mit den vorhandenen Resultaten noch keine Kriterien für ein Glätten der Kurven oder eine generelle Mittelwertbestimmung vorliegen.

Für das Durcharbeiten der folgenden Beschreibungen ist es empfehlenswert, sich zuerst in die jeweiligen Diagramme einzusehen und danach aus dem Text die Deutung des Verfassers zu entnehmen. Das Vergleichen der Graphen mit der Beschreibung erfolgt am leichtesten anhand der Uhrzeit - Angaben.

Häufig ließen die erhaltenen Kurvenbilder eine Unterscheidung in "erste Reaktion" auf Futterzugabe und deutlich abgesetzte Phase nach der Futterzugabe zu.

Zur vergleichenden Kurvenbetrachtung werden die Steigungen in Grad angegeben. Die Steigungen hängen natürlich vollständig von der Darstellung ab, diese ist aber für alle Versuchsdiagramme die selbe.

Die mit einer Art gewonnenen Versuchsergebnisse werden jeweils am Ende der Einzelbeschreibungen für diese Art miteinander verglichen.

2. Die einzelnen Versuchsergebnisse

a.) Myrmica laevinodis Nyl.

Nest I, Versuch vom 8./9.2.1974 (Abb.7a)

Gefüttert wurde um 9.29 Uhr

Gefressen: 42mg. letzte Fütterung vom Versuch
am 2.2.1974

Die Zahl der Tiere steigt in 43 Minuten mit
78° Steigung auf das Maximum 33 an. Danach
fällt sie wieder in 169 Minuten bis 13.02 Uhr
auf 4 Tiere ab (Steigung ca. 49°). Bis hierhin
geht die erste Reaktion.

Erste Reaktion Tiere

43 Min Zunahme der Individuenzahl
169 Min Abnahme der Individuenzahl
212 Min Gesamtdauer

Die Läufe zeigen einen 79 Minuten langen unter-
brochenen Anstieg mit 77,5° Steigung auf das
Maximum 64. Abfall in 125 Minuten bis auf 6 um
12.53 Uhr (Steigung 72°).

Erste Reaktion Läufe

79 Min Anstieg der Durchlauftrate
126 Min Abfallen der Durchlauftrate
204 Min Gesamtdauer
=====

Im weitem Verlauf befindet sich die Zahl der
Tiere zwischen 13.02 und 20.14 Uhr auf einem
gleichmäßig hohen Niveau (Mittelwert = 6,5;
 $n = 48$; $\eta = 1,41$)^x. Zwischen 20.47 und 22.15 Uhr
befindet sich die Zahl der Tiere auf einem
Minimum (ca. 2,5), danach in Schwingungen
Anstieg auf neues Maximum 22 um 1.08 Uhr (Anstieg
in 173 min., Steigung 38°). Zwischen 1.34 und

^xAnm.: η ist der einfache mittlere Fehler nach
Bronstein-Semendjajew: Taschenbuch der Mathe-
matik S. 511.

6.30 Uhr zeigt die Zahl der Tiere wieder ein relativ gleichmäßig hohes Niveau (Mittelwert = 14,3; n= 37; η = 1,76). Danach allmählicher etwas verwischter Abfall bis auf 2 um 9.30 Uhr.

Die Läufe fallen nach der ersten Reaktion allmählich mit 7° Steigung bis um 20.30 Uhr ab. Von da an neuer langsamer Aufstieg (30°) bis auf Maximum 48 um 4.24 Uhr. (474 Min. Anstiegszeit). Danach in 314 Min. mit ca. 28° wieder auf 3 um 9.30 Uhr.

Myrmica laevinodis, Nest I, Versuch vom
14./15.2.1974 (Abb.7b)

Letzte Fütterung vor Versuch am 9.2.

Gefüttert wurde um 13 Uhr.

Gefressen: 34mg Honig

Die Zahl der Tiere steigt in 52 Min mit 82° Steigung auf das Maximum 60. Danach in 136 Min Abfall bis auf 9 um 16.08 Uhr (Steigung 69°). Weiteres Absinken in 145 Minuten bis auf 5 Tiere um 18.33 Uhr. (In Schwingungen).

Erste Reaktion Tiere

52 Min Zunahme der Individuenzahl
136 Min Abnahme der Individuenzahl 1
145 Min Abnahme der Individuenzahl 2
333 Min Gesamtdauer

Die Läufe-Kurve hat einen merkwürdigen Verlauf mit zwei Maxima und einem Minimum in der Phase des Tiere-Maximums.

Das erste Maximum (= 50) ist bei 85° Steigung nach 26 Min erreicht. 60 Minuten danach um 14.26 Uhr tritt ein zweites Maximum mit 47 Läufen auf. Danach fällt die Kurve hyperbolisch bis auf 5 um 18.50 Uhr ab. (in 264 Min)

Erste Reaktion Läufe

26 Min Anstieg der Durchlaufrate bis Max.₁
60 Min Anstieg der Durchlaufrate bis Max.₂
264 Min Abfallen der Durchlaufrate
350 Min Gesamtdauer

Weiterer Verlauf: Die Zahl der Tiere hat ihr Minimum bei 4 um 22.19 Uhr. Ab 23.30 Uhr ein neuer Anstieg in 32 Min auf Max.₁ = 22 (Steigung 72°). ein zweites Maximum 42 Min danach um 0.44 Uhr mit 24 Tieren. Danach fällt die

Zahl der Tiere in Schwingungen bis 4.39 Uhr ab. (Fallzeit 235 Min, Steigung 26°). Diese Struktur erinnert an eine Rekrutierung. Gesamtzeit zwischen 23.30 Uhr und 4.39 Uhr = 309 Min. Um 7.06 Uhr zeigt die in Schwingungen verlaufende Zahl der Tiere ein weiteres Maximum mit 19 Tieren, um danach schnell auf ein tieferes Niveau abzufallen.

Die Laufkurve zeigt einen großen Berg zwischen 21.09 und 5.40 Uhr. (Anstieg mit 50° bis auf 72 um 2.03 Uhr in 294 Min, Abfall mit 45° bis 5.23 Uhr (200 Min), dann steiler Fall (84°) auf 10 Läufe um 5.40 Uhr, danach in leichter Schwingung allmählich bis auf Minimum um 10.20 Uhr. In den Laufanstieg zwischen 21.09 und 5.40 Uhr ist ein Peak mit Maximum 49 eingeschoben. (Peak zwischen 21.09 und 22.36 Uhr = 87 Min Dauer).

Myrmica laevinodis, Nest I, Versuch vom
21./22.2.1974 (Abb. 7c)

Letzte Fütterung vor Versuch am 15.2.

Gefüttert wurde um 8.27 Uhr

Gefressen: 33mg Honig

Die Zahl der Tiere steigt in 50 Min. mit $84,5^{\circ}$ Steigung auf Maximum 79. Danach hyperbolischer Abfall auf 4 um 12.22 Uhr (Dauer: 185 Min, Durchschnittssteigung 70°).

Erste Reaktion Tiere

50 Min Zunahme der Individuenzahl

185 Min Abnahme der Individuenzahl

235 Min Gesamtdauer

Die Läufe steigen mit $84,5^{\circ}$ in 42 Min auf das erste Maximum 68, an das sich nach weiteren

24 Min um 9.33 Uhr ein zweites Maximum mit 77
Läufen anschließt. Ab 9.33 Uhr fällt die Kurve
hyperbolisch (70° Durchschnittssteigung) in
177 Min auf 2 um 12.30 Uhr.

Erste Reaktion Läufe

42 Min Anstieg der Durchlauftrate₁
24 Min Anstieg der Durchlauftrate₂
177 Min Abfallen der Durchlauftrate
242 Min Gesamtdauer

Im weiteren Verlauf steigt die Zahl der Tiere
von einem Minimum zwischen 14.30 Uhr und 15.30
Uhr (Mittel = 3,58; n = 25) in Schwingungen auf
den Wert 13 um 20.34 Uhr, fällt dann schnell
wieder auf 0 bzw. 1 um 21.32/21.42 Uhr, dann wei-
terer Verlauf in Schwingungen bis Ende.

Die Läufe oszillieren nach der ersten Futter-
reaktion zwischen 12.30 und 22.50 Uhr um den
Wert 6. Ab 22.50 Uhr baut sich ein Berg auf,
der sein Maximum mit 31 Läufen um 4.55 Uhr hat.
Ab 5.10 Uhr fällt die Kurve steil auf ein neues
Niveau um den Wert 10 ab. Die bei diesem Versuch
ebenfalls registrierte Nestfluktuation (ge-
strichelte Linie) zeigt insgesamt etwas höhere
Werte und stärkere Oszillationen, im Gesamtver-
lauf entspricht sie in dem betrachteten Intervall
der Laufaktivität an der Futterstelle.

Myrmica laevinodis Nest II, Versuch vom
11./12. 2. 1974 (Abb. 8a)

Letzte Fütterung vor dem Versuch am 7.2.
Gefüttert um 14.14 Uhr

Die Zahl der Tiere steigt in 50 Min mit 72° auf
den Maximalwert 25. Danach fällt sie in 150 Min
bis auf 4 Tiere um 17.34 Uhr. (50°)

Erste Reaktion Tiere

50 Min Zunahme der Individuenzahl
150 Min Abnahme der Individuenzahl
200 Min Gesamtdauer

Die Läufe steigen in 91 Minuten auf das Maximum 94 an (Steigung 87°). Die steile und klar abgesetzte Lauf-Reaktion endet mit einem 86° -Abfall in 60 Minuten auf 10 Läufe um 16.45 Uhr.

Erste Reaktion Läufe

91 Min Anstieg der Durchlauftrate
60 Min Abfallen der Durchlauftrate
151 Min Gesamtdauer

Im weiteren Verlauf bleibt die Zahl der Tiere auf einem relativ konstanten Niveau von durchschnittlich 7,5 Tieren in der Futterarena ($n = 64$; $\bar{n} = 1,79$). Um 2.46 Uhr sinkt das Niveau ab auf durchschnittlich 3,87, dieses Niveau bleibt bis 4.45 Uhr gleich. Nach einem Minimum zwischen 9 Uhr und 10.30 Uhr zeigt sich zum Schluß zwischen 10.30 Uhr und 12.43 Uhr andeutungsweise ein neues Auf- und Absteigen der Zahl der Tiere.

Das Laufniveau bleibt nach der Futterreaktion bis 20.59 Uhr bei ca. 20. Danach steiler Abfall auf 7 und ein 87° -Anstieg auf 56-57 in 17 - 26 Min. Danach ein in seinem genauen Verlauf unklarer Abstieg bis um 6.27 Uhr.

Myrmica laevinodis, Nest II, Versuch vom 17./18.2.1974 (Abb. 8b)

Letzte Fütterung vor dem Versuch am 12.2.
Gefüttert um 18.52 Uhr

Bei Futterzugabe befand sich kein Tier in der

Futterarena. Erst nach 26 Minuten um 19.18 Uhr wurde das Futter bemerkt. In den Zählungen gilt 19.18 Uhr als realer Termin der Futterzugabe.

Die Zahl der Tiere steigt in 58 Minuten mit 74° auf das Maximum 30 an. Danach befindet sie sich weitere 58 Minuten (von 19.59 - 20.57 Uhr) auf dem durchschnittlichen Niveau von 26,8. Die erste Reaktion endet mit einem 129 Minuten dauernden Abfall auf 1 um 22.58 Uhr (Steigung 43°).

Erste Reaktion Tiere

47 Min Zunahme der Individuenzahl
 58 Min Zunahme der Individuenzahl bis Max.Niveau
129 Min Abnahme der Individuenzahl
234 Min Gesamtdauer (Die Differenz in den Anstiegszeiten erklärt sich aus der Überlappung von Maximum und Maximalniveau.)

Die Läufe zeigen einen komplizierten Verlauf mit Unterbrechungen und Zwischenpeaks. Das erste Maximum um 20.16 Uhr hat einen Wert von 37 und wird 58 Minuten nach 19.18 Uhr mit einer Steigung von 77° erreicht. Von 20.16 Uhr bis 21.06 Uhr schließt sich ein neuer Anstieg bis auf 59 an (Steigung ca. 77° , Steigdauer 41 Min.). Das darauf folgende Abfallen der Laufzahlen bis auf 3 um 0,46 Uhr (220 Min) wird durch einen Peak mit dem Maximalwert 75 zwischen 21.39 und 22.18 Uhr unterbrochen.

Erste Reaktion Läufe

58 Min Anstieg der Durchlauftrate₁
 41 Min Anstieg der Durchlauftrate₂
220 Min Abfallen der Durchlauftrate
319 Min Gesamtdauer

Weiterer Verlauf: Die Anzahl der Tiere schwingt.

1. Schwingung zwischen 23.30 und 3.04 Uhr (Phasenlänge 214 Min.), 2. Schwingung zwischen 3.04 und 6.24 Uhr (Phasenlänge 200 Min., Störung durch Licht-angehen um 5 Uhr), 3. Schwingung zwischen 6.24 und 8.51 Uhr (Phasenlänge 134 Min.). Danach nimmt die Zahl der Tiere ab und es sind keine Schwingungen mehr zu erkennen. Nach absoluter Ruhe zwischen 15.15 und 16 Uhr Anzeichen für neues Ansteigen am Ende der Registrierung.

Die Läufe haben einen Anstieg zwischen 0.46 und 5.02 Uhr und oszillieren dann mit abnehmendem Niveau und abnehmender Intensität. Auch hier absolute Ruhe zwischen 15.15 und 16.00 Uhr.

Myrmica laevinodis, Nest II, Versuch vom 26./27.2.1974 (Abb.8c)

Letzte Fütterung vor Versuch am 18.2.

Gefüttert wurde um 9.30 Uhr

Gefressen: 47 mg Honig

Die Zahl der Tiere steigt in 40 Minuten mit 80° auf 35 Tiere um 10.10 Uhr. Danach fällt die Zahl wieder ab bis auf 2 um 13.05 Uhr (Dauer 175 Min. Steigung 55°).

Erste Reaktion Tiere

40 Min Zunahme der Individuenzahl

175 Min Abnahme der Individuenzahl

210 Min Gesamtdauer

Die Läufe erreichen ihr Maximum nach 87 Minuten um 10.57 Uhr (Anstieg 75°). Danach erfolgt ein hyperbolischer Abfall mit Durchschnittsteigung 50° auf 1 um 15.24 Uhr (267 Min.).

Erste Reaktion Läufe

87 Min Anstieg der Durchlaufrate
175 Min Abfallen der Durchlaufrate
360 Gesamtdauer

Weiterer Verlauf: Die Tiere befinden sich auf einem Minimum zwischen 14.10 und 16.20 Uhr (Mittel = 2,0; n = 17). Danach allmählicher Anstieg (in Schwingungen) auf 15 um 5.53 Uhr. Danach Abfall auf 2 um 9.30 Uhr.

Die Läufe zeigen ein Minimum zwischen 19.52 und 21.52 Uhr (Mittel 2,17; n = 15). Danach ein undeutlicher leichter Anstieg bis zum Ende. Die Kurve der Nestfrequentation hat auch hier meistens etwas höhere Werte, weicht aber im wesentlichen nicht von der Läufe-Kurve ab.

Kontrollmessungen (Abb.11)

Die Zahl der Tiere sowie ihre Veränderungen mit der Zeit unterscheiden sich eindeutig von den Verhältnissen bei Zugabe einer Nahrungsquelle. Anders verhält es sich mit den Läufen. Hier herrschen starke Oszillationen. Die für die Reaktion auf Nahrungsquellen typische Struktur (steiler Anstieg, allmählicher Abfall) taucht nur einmal bei *Myrmica laevinodis* Nest II am 25.2.74 zwischen 9 und 14 Uhr auf. (Abb.11c) Hier zeigt die Kurve der Nestfrequentationen den erwähnten typischen Verlauf. Die Aktivität in der Futterarena sinkt dabei auf Null herab, was auf eine Rekrutierung an einer anderen Stelle der Arena schließen läßt. Einen Anlaß für dieses Verhalten kann ich mir nicht erklären, da die Ameisen störungsfrei unter konstanten Bedingungen untergebracht waren.

Ein Einfluß der Hell-Dunkelphase auf die Aktivi-

tät läßt sich zumindest für Nest I nicht ausschließen. Merkwürdigerweise ist der Anstieg der Futterarena-Läufe am 21.22.2.74 zwischen 21.00 und 7.00 Uhr nicht von einem ebensolchen Verlauf der Nestfluktuation begleitet. (Abb. 11b)

Schlußfolgerung aus den *Myrmica laevinodis* - Kontrollmessungen: Bei der gegenwärtigen Zahl der Versuche ist nur die erste Reaktion auf die Futterzugabe in der Kombination von Läufen und Zunahme der Tiere deutlich unterschieden von der sonstigen Aktivität. Ein Einfluß der Photoperiode ist nicht auszuschließen.

Vergleich der Versuche mit Myrmica laevinodis

Abb. 7 und 8

Abb.	Vers.v.	.Gesamt- :dauer	.Anstieg. :(Min)	Max. :Tiere	.Anstieg. :(Grad)	Haupt- :fallwinkel
7a	8./9.2.	212	43	33	78°	49°
7b	14./15.2.	333	52	60	82°	69° ⁺
7c	21./22.2.	235	50	79	84,5°	70°
8a	11./12.2.	200	50	25	72°	50°
8b	17./18.2.	234	58	30	73,5°	43°
8c	26./27.2.	210	40	36	80°	55°

+ Anmerkung: Steigung nur bis 16.08 Uhr gemessen,
reale Steigung geringer

Tabelle 1: Erste Reaktion Tiere bei Myrmica
laevinodis

Abb.	Vers.v.	.Gesamt- :dauer	.Anstieg. :(Min)	Max. :Läufe	.Anstieg. :(Grad)	Haupt- :fallwinkel
7a	8./9.2.	204	79	64	77,5°	72°
7b	14./15.2.	376	26 ⁺⁺	47	85° ⁺	57,5°
7c	21./22.2.	243	66	77	84,5°	70°
8a	11./12.2.	154	91	94	87°	84,5°
8b	17./18.2.	319	99	59	74°	55°
8c	26./27.2.	360	87	49	75°	50°

+ Anmerkungen: Werte Unsicher (siehe Kurvenverlauf)

Tabelle 2: Erste Reaktion Läufe bei Myrmica
laevinodis

Deutlich ist die Konstanz der Ansteigezeit (vor allem bei der Zahl der Tiere), die auch bei verschiedenen Maxima erhalten bleibt. Ebenso ist auch die Gesamtdauer der ersten Reaktionen ziemlich konstant. (Die Läufe zeigen hier ebenfalls größere Schwankungen als die Zahl der Tiere.) Ein weiteres Merkmal, das in allen Versuchsergebnissen hervortritt, ist die Differenz zwischen Steig- und Fallwinkel. Der Anstieg ist immer steiler als der Abfall. Bei der Zahl der Tiere ist die Differenz stets größer als 10°, bei den Läufen schwanken die Differenzen stärker.

Andere Aspekte (z.B. eine Tendenz zu einem zweiten Maximum nach ca. 10 Stunden) sind nicht eindeutig und müßten mit einer größeren Zahl von Versuchen sowie schärferer Kontrolle der Versuchsbedingungen nachgeprüft werden.

b) Formica (Serviformica) fusca L.

Versuch vom 9./10.2.1974 (Abb.9a)

Letzte Fütterung vor dem Versuch am 5.2.

Gefüttert wurde um 19.05 mit Honigwasser

Die Zahl der Tiere zeigt keinen sofortigen steilen Anstieg. In der 1. Stunde nach Futterzugabe beträgt das Mittel der Zahl der Tiere = 1,125 (n = 8). Ab 19.40 Uhr beginnt ein 28°- Anstieg bis auf 12 Tiere um 22.06 Uhr (146 Min). Danach sinkt die Individuenzahl in unregelmäßigen Schwüngen ab. Nach 488 Minuten, um 6.06 Uhr sackt die Individuenzahl dann ziemlich abrupt auf das niedrige Ausgangsniveau ab.

Erste Reaktion Tiere

50 Min Latenzzeit

138 Min Zunahme der Individuenzahl

488 Min Abnahme der Individuenzahl

676 Min Gesamtdauer

Die Läufe zeigen nach 25 - minütiger Latenzzeit einen Anstieg bis auf 60 um 21.02 Uhr (Dauer 92 Min, Steigung 76°), danach fallen sie mit 61° in 190 Min bis auf 3 um 0.12 Uhr. Zwischen 21.35 und 22.06 Uhr wird dieser Abfall von einem Peak mit Maximalwert 70 unterbrochen.

Erste Reaktion Läufe

25 Min Latenzzeit

92 Min Anstieg der Durchlauftrate

190 Min Abfallen der Durchlauftrate

307 Min Gesamtdauer

Die Zahl der Tiere zeigt im weiteren Verlauf keine Besonderheiten.

Die Läufe steigen nach 0.12 Uhr wieder auf ein Niveau um 10 an, von dem sie danach mit großen Zacken langsam wieder abfallen. Zwischen 8 Uhr und 11.30 Uhr befinden sich die Läufe auf einem Minimum, danach gibt es wieder einen Anstieg bis auf 24, der mit einem neuen Minimum gegen 16 Uhr endet.

Formica fusca, Versuch vom 15./16.2.1974 (Abb.9b)

Letzte Fütterung vor dem Versuch am 10.2.

Gefüttert wurde um 18.52 mit Honig.

Gefressen: 231 mg Honig

Die Zahl der Tiere zeigt eine Entwicklung in Schwingungen. Bis 20.58 Uhr steigt sie zu einem ersten Maximum (20 Tiere) an (Dauer 124 Min, Steigung 48°). Nach einem Minimum um 21.31 Uhr (11 Tiere) erneuter Anstieg auf $\text{Max}_2 = 31$ Tiere um 23.25 Uhr. Für die nächsten 81 Minuten bleibt die Zahl der Tiere auf Maximalniveau mit den absoluten Maxima von 34 um 0.30 und 0.46 Uhr (23.25 bis 0.46 Uhr). Danach erfolgt ein hyperbolischer Abfall mit $17,5^{\circ}$ Steigung bis um 9.35 Uhr (549 Minuten).

Erste Reaktion Tiere

124 Min Anstieg₁ der Individuenzahl
 33 Min Abfall₁ der Individuenzahl
 114 Min Anstieg₂ der Individuenzahl
 81 Min Maximalniveau der Individuenzahl
549 Min Abfall₂ der Individuenzahl
901 Min Gesamtdauer

Die Läufe fallen zuerst auf Null, 25 Minuten nach Futterzugabe. Darauf folgt eine 58 Minuten dau-

ernden Phase mit Steigung 53° bis 20.15 Uhr, danach Anstieg mit 81° auf $\text{Max}_1 = 69$ um 21.15 Uhr. (60 Min nach 20.15 Uhr.) Nach Durchlaufen eines Minimums von 32 Läufen um 22.12 Uhr steigt die Laufkurve mit 75° auf 89 um 23.56 Uhr. Danach hyperbolischer Abfall bis 9.26 Uhr. Zwischen 9.26 und 10.10 Uhr steiler Abfall bis auf 0.

Steigungen und Minutenwerte:

22.12 bis 23.56 Uhr: 104 Min, 75° Steig.

23.56 bis 3.37 Uhr: 221 Min, 59° Fall

3.37 bis 9.26 Uhr: 349 Min, 30° Fall

Erste Reaktion Läufe

25 Min Latenz

118 Min Anstieg der Durchlaufrate₁

67 Min Abfall der Durchlaufrate₁

104 Min Anstieg der Durchlaufrate₂

570 Min Abfall der Durchlaufrate₂

44 Min Abfall der Durchlaufrate₃

918 Min Gesamtdauer

Im weiteren Verlauf bleibt die Zahl der Tiere in der Regel unter 5, die der Läufe unter 10.

Formica fusca, Versuch vom 23./24.2.1974 (Abb.9c)

Letzte Fütterung vor dem Versuch am 16.2.

Gefüttert wurde um 9.45 Uhr.

Gefressen: 270 mg Honig.

Die Zahl der Tiere bleibt bis ungefähr 11.20 Uhr auf einem Niveau um 5 (100 Min), dann ein hyperbolischer Anstieg mit 52° Durchschnittssteigerung auf 35 Tiere um 14.08 Uhr (137 Min), danach abfallen in Schwingungen bis 5 Uhr (892 Min).

Erste Reaktion Tiere

100 Min Latenz

137 Min Zunahme der Individuenzahl

892 Min Abnahme der Individuenzahl

1129 Min Gesamtdauer

Die Läufe zeigen wieder eine Latenzzeit bis um 10.43 Uhr (58 Min, nach 20 Min ist die Zahl der Läufe wieder = 0.) Nach einem kurzen aber steilen Peak zwischen 10.43 und 11.51 Uhr steigen die Läufe mit 65° Steigung auf das 1. Maximum 52 um 14.17 Uhr (146 Min). Ein zweites Maximum mit dem Wert 63 wird nach weiteren 123 Min um 16.20 Uhr erreicht. Danach fällt die Kurve für 286 Min mit 43° bis auf 18 um 21.06 Uhr. Nach 21.06 Uhr erfolgt ein steiler Anstieg (87°) auf 73 um 21.31 Uhr (25 Min), von da an Abfall mit 35° in 590 Min auf 1 um 6.01 Uhr.

Erste Reaktion Läufe

58 Min Latenz
 68 Min Peak
 146 Min Anstieg der Durchlaufrate₁
 123 Min Anstieg der Durchlaufrate₂
 286 Min Abfall der Durchlaufrate₁
 25 Min Anstieg der Durchlaufrate₃
590 Min Abfall der Durchlaufrate₂
1296 Min Gesamtdauer

Die Kurve der Nestfrequentation (gestrichelte Linie mit dicken Punkten), die bei diesem Versuch mitgemessen wurde zeigt den gleichen Verlauf, wie die Läufe an der Futterarena. Dies gilt sowohl für die absoluten Werte als auch für den generellen Verlauf.

Kontrollmessung Formica fusca (Abb.12)

Die Kontrollmessung wurde vor dem zuletzt beschriebenen Versuch vorgenommen. Die auffallendste und merkwürdigste Struktur ist der Individuenanstieg zwischen 21.00 und 5.30 Uhr am 22./23.2. . Dies ist genau die Dunkelphase im Versuchsraum. Unglücklicherweise ist zwischen 21.30 und 9.36 Uhr die Lichtschranke L2 ausgefallen, so

daß die Laufaktivität der Tiere in der Futterarena, nicht bekannt ist. Nach den Stellungen, die die Ameisen auf den ausgewerteten Filmbildern hatten, waren sie nicht sehr aktiv. Die Kurve der Nestfrequentation gibt darüber keine sicheren Informationen. Allerdings ist der steile Abfall zwischen 5.30 und 6.00 Uhr auch ein Indiz für eine Reaktion auf Hell-Dunkelwechsel. Ausreichende Klarheit kann hier aber nur eine größere Zahl an Versuchen und Registrierungen bringen. Es bleibt festzuhalten, daß durch die Kontrollmessung die Ergebnisse der Nahrungsversuche nicht gestützt werden. Sie werden aber andererseits auch nicht widerlegt, da die Kurve der Nestfrequentation einen Verlauf zeigt, der mit der späteren Reaktion auf Nahrungszugabe nicht übereinstimmt. Im Vergleich zur Situation mit der Nahrungsquelle haben die Kurve der Nestfrequentation und die der Futterarena-Läufe größere Unterschiede untereinander.

Vergleich der Formica fusca Versuche untereinander:

Trotz der die Ergebnisse problematisierenden Kontrollmessung lassen sich Reaktionen auf die Zugabe einer Nahrungsquelle feststellen. Im Versuch vom 9./10.2., der mit Honigwasser vorgenommen wurde zeigen die Zahl der Tiere und die Laufkurve in den ersten 5 Stunden einen ausgeprägt unterschiedlichen Verlauf, der sich jedoch bei den folgenden Versuchen verwischt. Es wäre denkbar, daß die Dünflüssigkeit des Honigwassers gegenüber dem zähen und schwer aufsaugbaren Honig dafür verantwortlich ist. Eine Ameise, die an Honigwasser trinkt ist sehr vielschneller voll als eine, die Honig aufnimmt und läuft damit auch schneller (und öfter ?) wieder zum Nest zurück.

Ein zweites Maximum in der Laufkurve ist nur bei dem letzten Versuch vom 23./24.2. erkennbar. Das

kann daran liegen, daß dieses Maximum mit dem Eintreten der Dunkelphase zusammenhängt. Bei den beiden vorherigen Versuchen fällt die Futterreaktion und der Eintritt der Dunkelphase enger zusammen.

Eine Tendenz zur generellen Steigerung der Individuenzahl von Versuch zu Versuch wäre denkbar, müßte aber noch durch weitere Versuche überprüft werden.

Versuch	Dauer (Min)	Latenz (Min)	1. Anstieg (Min)	Maximum (Tiere)
9./10.2.	676	50	138	12
15./16.2.	883	--	126	34
23./24.2.	1129	100	137	36

Tabelle 3: Erste Reaktion Tiere bei *Formica fusca*

Versuch	Dauer (Min)	Latenz (Min)	1. Anstieg (Min)	Max. Lau- fe	Hauptstei- gung (Grad)
9./10.2.	307	25	92	60	76°
15./16.2.	918	25	118	89	75°
23./24.2.	1296	58	146	63	65°

Tabelle 4: Erste Reaktion Läufe bei *Formica fusca*

Auffallend ist die relativ gleichbleibende Dauer des ersten Anstiegs. Dieser Aspekt wäre durch weitere Versuche zu überprüfen.

Zumindest bei den beiden mit unverdünntem Honig als Nahrung unternommenen Versuchen ist das Vorhandensein einer Latenzphase in der Laufkurve eindeutig. Das Absinken der Laufzahl auf Null geschieht beide Male in ungefähr der selben Zeit: 25 bzw. 20 Minuten nach der Futterzugabe.

Insgesamt gesehen verlaufen die drei Kurven jedoch zu unterschiedlich, um auf dieser Basis schon genaue Schlüsse zuzulassen.

c) Formica rufibarbis Fabr.

Versuch vom 6./7.2.1974 (Abb.10a)

Letzte Fütterung vor dem Versuch am 1.1.

Gefüttert wurde um 16.33 Uhr mit Honigwasser

Alle Werte befinden sich auf einem insgesamt sehr niedrigen Niveau. Für die Zahl der Tiere, die 5 nicht übersteigt, lassen sich deshalb keine detaillierten Angaben über die Struktur der Reaktion machen. Die Länge der Reaktion beträgt 663 Min (17.00 - 4.03 Uhr).

Die Zeiten für die Laufkurve werden ab 16.50 Uhr gezählt. Es beginnt mit einem unterbrochenen Anstieg von 59° in 109 Minuten auf das Maximum 17 um 18,38 Uhr. Danach fällt die Zahl der Läufe ab bis auf 2 um 20.32 Uhr ($55,5^{\circ}$, 113 Min). Zwei weitere Maxima treten um 21.10 Uhr (15 Läufe) und um 22.12 - 22.22 Uhr (19 Läufe) auf.

Auf dem Bild ist außerdem noch das Protokoll einer Kymographaufzeichnung der Nestfrequentation zu sehen.

Formica rufibarbis, Versuch vom 12./13.2.1974
Abb. 10b)

Letzte Fütterung vor dem Versuch am 7.2.

Gefüttert um 18.04 Uhr mit Honig.

Gefressen: 73 mg Honig.

Bei Beendigung des Versuches war ein Tier im Honig festgeklebt und bewegungsunfähig.

Die Zahl der Tiere entwickelt sich in Schwingungen. Genau zwischen 21.00 und 5.00 Uhr befindet sich die Zahl der Tiere und auch die Laufkurve auf einem ziemlich klar abgesetzten erhöhten Niveau. Ebenso zeigt die Laufkurve einen genau mit der Photoperiode zusammenfallenden Verlauf.

Das einzige was unter diesen Bedingungen als Reaktion auf die Futterzugabe anzusprechen sein könnte, ist das Absinken der Laufkurve auf 0 zwischen 18.30 und 18.40 Uhr.

Nr.	von - bis (Uhr)	Phase (Min)	Maximum (Tiere)	Ende (= Minimum Tiere)
1	18.04 - 19.33	89	7	2
2	19.33 - 20.59	88	9	5
3	20.59 - 22.57	118	16	10
4	22.57 - 0.20	85	19	11
5	0.20 - 1.47	87	17	11

Tabelle 5: Schwingungen der Zahl der Tiere *Formica rufibarbis* 12./13.2.

Formica rufibarbis, Versuch vom 19./20.2.1974
(Abb. 10c)

Letzte Fütterung vor dem Versuch am 13.2.
Gefüttert um 8.21 Uhr

Bei Ende des Versuches waren 8 Tiere im Honig festgeklebt, einige davon waren tot, die anderen bewegungsunfähig.

Die Zahl der Tiere steigt langsam in Schwingungen an bis auf das Maximum 19 um 15.34 Uhr (433 Minuten nach Futterzugabe). Über den weiteren Verlauf können wegen der festgeklebten Tiere, die bei der Auswertung auf den Bildern nicht zu erkennen waren, keine Aussagen gemacht werden.

Die Zahl der Läufe zur - und von der Futterarena sinkt sofort nach der Futterzugabe auf 0 ab und bleibt dort bis 9.06 (45 Minuten nach Futterzugabe). Ansonsten ist keine besondere Struktur in der Kurve zu erkennen; sie oszilliert ungleichmäßig zwischen 0 und 12. Auch ein Dunkel - Anstieg ist nicht zu bemerken.

Deutlich ist jedoch ein sehr starker Peak in der Nestfrequentation. Die außerordentliche Höhe dieses Peaks (Maximum 114 Läufe) spiegelt wahrscheinlich nicht die reale Zahl an Durchläufen wieder. Die Ameisen dieser Art bleiben hin und wieder mit ihren Tarsen an der Unterlage hängen und reißen sich dann erst nach mehrmaligem Ziehen und Zerren los. Ich erkläre mir das Zustandekommen dieser hohen Peaks so, daß Ameisen, die mit klebrigen Tarsen vom Honig zurück zum Nest kamen im Lichtschrankendurchgang hängen blieben und dann bei ihren Versuchen vorwärtszukommen den Lichtstrahl mehrmals unterbrochen haben. Möglicherweise ist das jedoch nicht die einzige Erklärung für den Peak. Die Tatsache, daß die Nestlaufkurve sich 8 Stunden lang von 11 bis 19 Uhr allmählich der Kurve der Futterarena-Läufe annähert legt auch eine generelle Steigerung des Nestauslaufes nahe, die nicht auf die Nahrungsquelle orientiert ist.

Kontrollmessung Formica rufibarbis (Abb.13)

Durchgeführt am 18./19.2.1974, leitet über zum Versuch vom 19./20.2..

Die Tiere wurden um 19.50 Uhr in die arena gelassen. Es zeigt sich ein wahrscheinlich explorationsbedingter Anstieg zu Beginn der Kurve. Ansonsten sind die großen Zacken sowie das Absinken der Futterarenaläufe mit Einschalten der Beleuchtung um 5 Uhr zu erwähnen.

Möglicherweise übt die Lichtschranke bei Dunkelheit doch einen attraktiven Einfluß aus, obwohl das Licht mit Rotfolie gefiltert ist.

Vergleich der Versuche mit Formica rufibarbis

Der Vergleich zeigt vor allem die große Verschiedenheit der drei Versuchsergebnisse von Formica rufibarbis. Mehrere weitere Versuche mit Honig- oder Zuckerwasser wären nötig, um zu entscheiden, ob die niedrigen Werte bei dem Versuch vom 6./7.2. (Abb.10a) mit der Form der Nahrung zusammenhängen. Die im Versuch vom 12./13.2. (Abb.10b) eindeutige Reaktion auf das Dunkelwerden des Versuchsraumes findet keine Bestätigung in den anderen beiden Kurven. Dies kann aber noch nicht als Widerlegung einer Dunkelaktivität unter den Versuchsbedingungen angesehen werden. Die Kontrollmessung (Abb.13) legt nämlich eine Dunkelreaktion nahe.

Das Festkleben der Tiere im Honig ist ein Störfaktor, aber vor dem Hintergrund, daß weder Formica fusca noch Myrmica-Arbeiterinnen festklebten auch ein interessantes Phänomen. Es findet seine Entsprechung in dem oben erwähnten Festhaken beim Laufen. Diese Erscheinung ließ sich bei beiden gesammelten Kolonien feststellen. (Ich interpretierte sie erst als Ausdruck der Krankheit des einen Nestes.) Weitere Untersuchungen mit anderen Kolonien der selben Art können die Frage lösen, ob es auf einer anatomischen oder verhaltensmäßigen Besonderheit beruht.

Die Futterarena-Läufe der beiden Versuche mit unverdünntem Honig zeigen, abgesehen von der Zeit zwischen 21 und 5 Uhr, einen ähnlichen Verlauf. Die Ähnlichkeit besteht aber lediglich im Fehlen ausgeprägter Strukturen und im Verlauf auf einem recht niedrigen Niveau mit Werten, die geringer sind als die Zahl der Tiere in der Arena.

Auffallend bei beiden Kurven ist auch das Absinken bis auf Null in der ersten Zeit nach Nahrungszugabe. Bei dem Versuch mit Honigwasser findet das Absinken nicht statt.

Diskussion⁺1. Ergänzende Beobachtungen

Vor einem Vergleich und der Interpretation der Versuchsergebnisse seien noch einige Beobachtungen erwähnt.

Im Oktober 1973 legte ich in der Pflege Schönau (Sandhausener Düne) einen Honigköder aus (einen Honigtropfen auf einem Glasplättchen). Dieser Köder wurde von einer *Formica rufibarbis* - Arbeiterin bemerkt, die davon fraß. Das Tier wurde durch einen Farbfleck auf dem Gaster markiert. Im weiteren Verlauf des Tages kam dasselbe Tier ungefähr im Abstand von einer halben bis einer ganzen Stunde mehrmals an die Futterstelle zurück und hielt sich dort ca. 15 Min auf. Es wurde aber kein anderes Tier desselben, ca. 1,70 m entfernten Nestes an dem Honigtropfen beobachtet. Eine *Formica rufibarbis* - Arbeiterin von einem anderen Nest, die ebenfalls öfter den Honigtropfen aufsuchte, wurde sogar am nächsten Tag am Köder gesehen; aber auch von diesem Nest wurden keine anderen Tiere am Honig beobachtet.

Im Labor wurde während der ersten Zeit des *Formica rufibarbis* - Versuches vom 6./ 7.2. ebenfalls beobachtet: Um 16.30 Uhr wurde Honigwasserlösung in die Futterarena gegeben, in der Hauptarena befanden sich zu dem Zeitpunkt 18 Tiere. Um 16.55 Uhr kam die erste Ameise an das Honigwasser. Um 17.05

+ Anm.: Auf die Frage der endogenen Aktivitätsperiodik, die sich bei einigen Diagrammen stellt, wird hier nicht eingegangen. Es sei nur bemerkt, daß REICHLER (1943) und MC CLUSKEY (1963) eine solche für die Arbeiterinnen ihrer untersuchten Arten nicht feststellen konnten.

Uhr die zweite und um 17.06 die dritte. Um 17.08 Uhr lief die zweite Ameise direkt ins Nest zurück und gab dort den Inhalt ihres Vormagens an eine andere Arbeiterin weiter. Man konnte dabei deutlich sehen, wie der prall gefüllte Gaster der Jagdameise kleiner wurde, während der des anderen Tieres aufquoll. Nach Abgeben des Honigwassers lief das Tier direkt wieder zur Nahrungsquelle zurück, ohne weiteren Kontakt mit anderen Nestgenossen aufzunehmen. In 1 Min., 10 Sek. hatte sie sich am Honigwasser vollgepumpt und war nach 2 Min. 50 Sek. wieder am Nest, wo sich das "umfüllen" wiederholte, welches in 1 Min. und 30 Sek. vollbracht war. Die Zeitspanne zwischen Ankommen am Honigwasser und dem nächsten Wiedererscheinen betrug 5. Min. und 30 Sek..

Von den drei an der Nahrungsquelle befindlichen Tieren zeigte nur eines dieses ausgeprägte Transportpendeln. Um 18 Uhr pendelten inzwischen mehrere Tiere. Jedes dieser Tiere hatte aber anscheinend seine eigene Route zwischen Nest und Futterarena. Die Pendlerinnen waren deutlich an ihrem schnelleren Lauf zu erkennen. Einige Arbeiterinnen hatten dabei offensichtlich Schwierigkeiten den Eingang zur Futterarena zu finden, und sie liefen eine oder zwei Runden durch die Hauptarena bevor sie den Weg zur Futterarena entdeckt hatten. Diese Beobachtungen legten den Schluß nahe, daß die Arbeiterinnen von *Formica rufibarbis* sich nicht nach Geruchsspuren orientieren und auch kein anderes Rekrutierungsverhalten besitzen.

Die Beobachtungen werden z.T. gestützt durch die Untersuchungen von WALLIS (1962a, 1964) an *Formica fusca*. Bei meinen Beobachtungen von *Formica fusca* war das Pendeln nicht ganz so deutlich wie bei *Formica rufibarbis*.

Beobachtungen an *Myrmica laevinodis* zeigten ein anderes Verhalten : Eine Arbeiterin, die den Honig gefunden hatte, fraß etwas davon, lief dann zurück ins Nest und kam nach kurzer Zeit wieder heraus. Hinter ihr her strömten in aufgeregtem Verhalten 6 - 8 weitere Arbeiterinnen. Diese rekrutierten Tiere liefen auf dem Weg zur Futterstelle, der die vorherige Kundschafterin zurückgelegt hatte. Im Gegensatz zu den *Formica* - Ameisen fanden sie mit hoher Wahrscheinlichkeit den Weg zur Futterarena.

Man könnte den für *Formica rufibarbis* beschriebenen Typ der sozialen Nahrungsbeschaffung als "Pendlertyp" bezeichnen und den "Rekrutierern" gegenüberstellen. Das Jagdverhalten von *Solenopsis saevissima*, wie es von WILSON (1962) untersucht worden ist, stellt den Typ des Rekrutierers in seiner reinsten Ausprägung dar. Die von der Nahrungsquelle zurückkehrenden Ameisen legen eine Geruchsspur, die auf die übrigen Tiere des Nestes eine aktivierende und orientierende Wirkung hat. Theoretisch wäre der Fall denkbar, daß jede Ameise der Kolonie nur einmal zur Futterquelle kommt und danach nur noch andere Nestgenossen auf der gelegten Spur zur Nahrung laufen. Nach den Untersuchungen von CAMMAERTS - TRICOT (1974, 1974a), die sich mit dem Verhalten von *Myrmica rubra* gegenüber Störungsquellen beschäftigten, verläuft die Rekrutierung bei *Myrmica* etwas komplizierter: Die Spur, die eine ins Nest zurückkommende Arbeiterin legt, wirkt auf andere Tiere nicht aktivierend. Erst bei der Rückkehr zur Störungsquelle legt die Kundschafterin über die Wegspur Reihen von aktivierenden Punkten ("Series of 'attractive spots'"), wodurch die anderen Ameisen zum Ziel laufen.⁺

⁺ Anm.: Mac GREGOR (1948) kommt bei seiner Untersuchung von *Myrmica ruginodis* Nyl. zu dem Schluß, daß diese Tiere sich bei dem Heimweg mit Nahrung nicht nach Geruchsspuren orientieren, sondern auf einem ganz bestimmten Geruchsfleck im Jagdgebiet angewiesen sind.

2. Biologische Interpretation der Versuchsergebnisse

Die unterschiedlichen Verhaltenstypen der "Pendler" und der "Rekrutierer" zeigen sich in deutlich verschiedenen Reaktionen auf gefundene Nahrungsquellen in den Versuchsergebnissen:

Die Zahl der Myrmica - Arbeiterinnen am Futtersteigt in den ersten 40 - 60 Minuten steil an, fällt dann aber ziemlich schnell wieder ab. Der Anstieg ist exponentiell, das Abfallen der Zahl in grober Näherung hyperbolisch. Dieser Verlauf der Individuenzahl ist typisch für rekrutierende Ameisen. Bei den Formica - Arten steigt die Zahl der Tiere sehr viel langsamer an. Der Anstieg verläuft außerdem nicht ununterbrochen, sondern in Schwingungen. Das "Pendeln" zeigt sich besonders bei den beiden Formica - Arten in den Versuchen mit Honigwasser. Hier ist ein deutlicher Anstieg der Laufkurve über einer relativ gleichbleibenden Zahl von Tieren in der Arena zu sehen. Mit unverdünntem Honig als Futter ist die Zeit länger, die zum Fressen an der Nahrung verbracht wird. Bei allen vier Versuchen mit den Formica - Arten drückt sich das in dem ersten Absinken der Kurve auf Null aus. Bei Formica rufibarbis bleibt die Laufkurve danach weiterhin niedriger als die Zahl der Tiere in der Arena, d.h. die Tiere halten sich im Durchschnitt mehr als 18 Minuten in der Futterarena auf, bevor sie sie wieder verlassen. (Wenn die Zahl der Läufe den doppelten Wert der Individuenzahl hat, heißt das, daß alle Tiere in der 9 - minütigen Phase "ausgewechselt" worden sind⁺.)

+ Anm.: Das gilt natürlich nur theoretisch, da praktisch auch Unterbrechungen des Lichtstrahls vorkommen, wenn Tiere schon im Gang zur Futterarena wieder umkehren, oder wenn sie nach Unterbrechung des Lichtstrahls beim Hinauslaufen gleich wieder in die Futterarena zurückkehren.

Der Anstieg der Laufzahl bei dem Versuch vom 12./13.2. in der Zeit von 21.00 und 5.00 Uhr wird bei dieser Interpretation als hell-dunkelbedingt angesehen. (Abb. 10b)

Bei *Formica fusca* steigt in allen Versuchen die Individuenzahl stärker als bei *Formica rufibarbis*. Ebenso bleibt der Anstieg der Laufkurve auch bei Honigfütterung erhalten. In dieser Hinsicht stehen *Fusca* - Ergebnisse zwischen den Extremen *Formica rufibarbis* und *Myrmica*. Der Anstieg der Individuenzahl macht ein Rekrutieren wahrscheinlich. Andererseits zeigt der nicht exponentielle Anstieg, daß die Rekrutierung einem anderen Mechanismus folgen muß als bei *Myrmica* oder *Solenopsis*.

Merkwürdig ist in diesem Zusammenhang das Verhältnis der Nestfrequentation zur Kurve der Futterarenaläufe. Da bei *Formica fusca* keine Informationsübermittlung über den Fundort von Nahrungsquellen bekannt ist, wäre eine generelle Steigerung der Auslauf- und Suchaktivität als Folge des Heimkehrens erfolgreicher Sammlerinnen zu erwarten. Im Verlauf der Kurven sollte sich diese Situation in einem Ansteigen der Nestfrequentation bei relativem Zurückbleiben der Futterarenaläufe äußern. Dies ist in dem einen Versuch vom 23./24. 2. nicht der Fall, die Nestfrequentation zeigt einen bemerkenswerten Gleichklang mit den Futterarenaläufen (Abb. 9c) Zur Bestätigung und Untersuchung dieses erstaunlichen Ergebnisses sind auf jeden Fall noch weitere Versuche notwendig.

Die Frage des Rekrutierens bei *Formica fusca* wird auch durch die Untersuchungen von Brian (1955) problematisiert, der beobachtete, daß *Formica fusca* Nahrungsquellen bis zu 2,5 m Entfernung vom Nest monopolisieren kann und der sogar die

"Eroberung" einer von *Myrmica* besetzten Nahrungsquelle durch *Formica fusca* - Arbeiterinnen schildert.

Auffällig bei den *Fusca* - Versuchen ist auch die im Vergleich zu den anderen Arten enorme Menge Honig, die eingetragen wurde.

WALLIS (1964) liefert in einer Studie über das Jagdverhalten von *Formica fusca* exakte Daten für die einzelne Sammlerin. Für eine tieferegehende Analyse des Verhältnisses seiner Ergebnisse zu den vorliegenden Versuchsergebnissen reichte leider die Zeit nicht aus. Es soll aber versucht werden, zumindest einige der Daten den Resultaten auf Kolonieebene gegenüberzustellen. Nach WALLIS fressen *F. fusca* - Sammlerinnen in ähnlichem Hungerzustand wie die in diesen Versuchen benutzten zwischen 8 und 16 Min bei einem Aufenthalt an der Nahrungsquelle (S.151). Satte Tiere verbringen weniger Zeit an der Nahrung als hungrige. Diese Werte sind größenordnungsmäßig mit den vorliegenden Versuchsdaten vereinbar. Das Futter bei WALLIS' Untersuchungen bestand aus einer Mischung aus 3 Teilen Honig und 1 Teil Fleischextrakt.

Eine andere Aussage von WALLIS findet in den vorliegenden Ergebnissen keine Bestätigung. Auf S. 167 schreibt er : "In hungry nests the number of ants feeding reaches a plateau after about 7 min. and thereafter remains fairly stable." Möglicherweise liegt die Differenz zwischen dieser Feststellung und den in den Versuchen festgestellten Verhältnissen darin begründet, daß WALLIS seine Kolonien nur über einen Zeitraum von 45 Minuten beobachtete.

Das Bemerkenswerteste an den *laevinodis* - Ergebnissen ist das rasche Absinken der Individuenzahl nach Erreichen des Maximums, obwohl Nahrung im

Überfluß vorhanden war. Leider beschäftigen sich die inzwischen recht zahlreichen Arbeiten zur Rekrutierung von Ameisen nur mit der Regulation des Maximums, so daß das Phänomen des schnellen Abfallens der Individuenzahl hier noch ohne Erklärung festgestellt werden muß. Interessant ist hierbei ein Vorversuch der mit Nest II von *Myrmica laevinodis* am 14.11.1973 unternommen worden war. (Abb. 14)

Der Versuchsaufbau bestand aus dem Nest und einer 10 x 10 cm Plastiksachtel als Arena. Gefüttert wurde mit Zuckerwasser und einem halben Mehlwurm. Die Läufe wurden nicht exakt registriert (nur mit Kymograph).

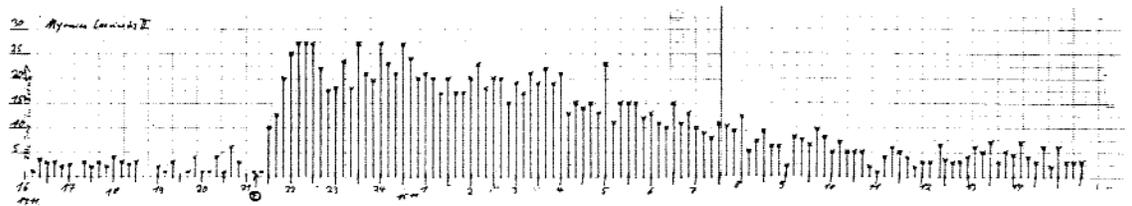


Abb.14: Vorversuch mit *Myrmica laevinodis* Nest II
14./15.11.1973 Zucker- und Mehlwurmfutter

Hier verläuft das Absinken der Individuenzahl nach Erreichen des Maximums nicht so schnell wie bei den vorher beschriebenen Versuchen (11 Stunden gegenüber ca. 3 Stunden in den anderen Versuchen). Der Gedanke an einen Einfluß der Entfernung der Nahrungsquelle auf die Geschwindigkeit des Absinkens der Individuenzahl liegt bei dem Vergleich dieses Diagramms mit den anderen *Myrmica*-Versuchen nahe. Natürlich sind auch in diesem Fall auf Grund der geringen Zahl an Versuchen nur Vermutungen möglich, eine Regulation der Individuenzahl an der Nahrungsquelle in diesem Sinne wäre aber auch biologisch plausibel. BRIAN (1955) berichtet in seiner Freilandstudie über den Nahrungserwerb einer *Myrmica* - *Formica* - Gemeinschaft, daß Myr-

Formica Zuckerwasserköder bis zur Entfernung von 1 m vom Nest monopolisieren kann, die Individuenzahl an der Nahrungsquelle aber nach 1 oder 2 Tagen wieder zurückgeht.

3. Versuch einer ökologischen Interpretation der Ergebnisse

Der "Pendlertyp" bei der Nahrungsbeschaffung entspricht der von ÖKLAND (1931) und DOBRZANSKA (1958) beschriebenen Aufteilung des Jagdgebietes bei Formica-Ameisen. Diese soziale Differenzierung gewährleistet einen rationellen Einsatz der verfügbaren Kräfte bei reichhaltigen stationären Nahrungsquellen (Aphiden), wie auch bei Absuchen des Jagdgebietes nach kleinen Insekten und deren Larven, die ohne Hilfe zum Nest transportiert werden können. Für diesen Typus müßte ein Selektionsdruck auf Steigerung der individuellen Transportkapazität bestehen. Interessanter Weise zeigen auch gerade die größeren Ameisen das Pendeln und die Aufteilung der Jagdgründe. (Bei Leptothorax scheinen allerdings ähnliche Verhältnisse zu herrschen (DOBRZANSKI 1966), doch sind die Daten über die Biologie dieser Gattung noch zu unvollkommen, um daraus weitere Schlüsse zu ziehen.)

Das Rekrutieren ist da von Vorteil, wo es um die schnelle Ausbeutung von Nahrungsquellen geht, die nicht sehr reichhaltig oder schnell vergänglich sind und die Transportkapazität eines einzelnen Tieres übersteigen. Hier kommt es vor allem darauf an, in möglichst kurzer Zeit eine maximale Zahl von Tieren an die gefundene Nahrung zu bringen, um sie vor der Konkurrenz in Besitz zu nehmen. Die nächste Stufe ist dann die Konzentrierung vieler Individuen zur Überwältigung sehr großer Beutetiere. Eine extreme Ausprägung

dieser Stufe wird von MASCHWITZ und MÜHLENBERG (1973) von *Leptogenys ocellifera*, einer Ponerine, geschildert. Die Nahrung dieser Art besteht zu großen Teilen aus Regenwürmern. Die Voraussetzung für das Überwältigen dieser Beute ist eine schnelle Rekrutierung zahlreicher Arbeiterinnen, um überhaupt ein Beutetier überwältigen zu können. Bei *Leptogenys ocellifera* läuft die rekrutierende Arbeiterin nicht mehr ins Nest, sondern führt die alarmierten Tiere sofort von der Straße zu dem Regenwurm, der erst dann das erste Mal angegriffen wird.

Bei diesem Verhaltenstyp besteht ein Selektionsdruck auf größere soziale Flexibilität, was zu volkreichen Kolonien mit kleinen Individuen führt wie z.B. *Tetramorium caespitum*, *Iridomyrmex humilis* oder *Lasius fuliginosus*.

Schlußbemerkung

Die hier vorgestellte Methode der Registrierung des Kolonieverhaltens von Ameisen bietet den Vorteil, große Datenmengen mit relativ geringem Arbeitseinsatz zu gewinnen. Für die Auswertung bietet sich dann der Einsatz eines Computers an.

Das Ausnutzen dieses Vorteils in einer großen Versuchsreihe und damit auch die Überprüfung der in dieser Arbeit aufgestellten Vermutungen und Hypothesen muß jedoch einer späteren Untersuchung vorbehalten bleiben.

Literaturverzeichnis

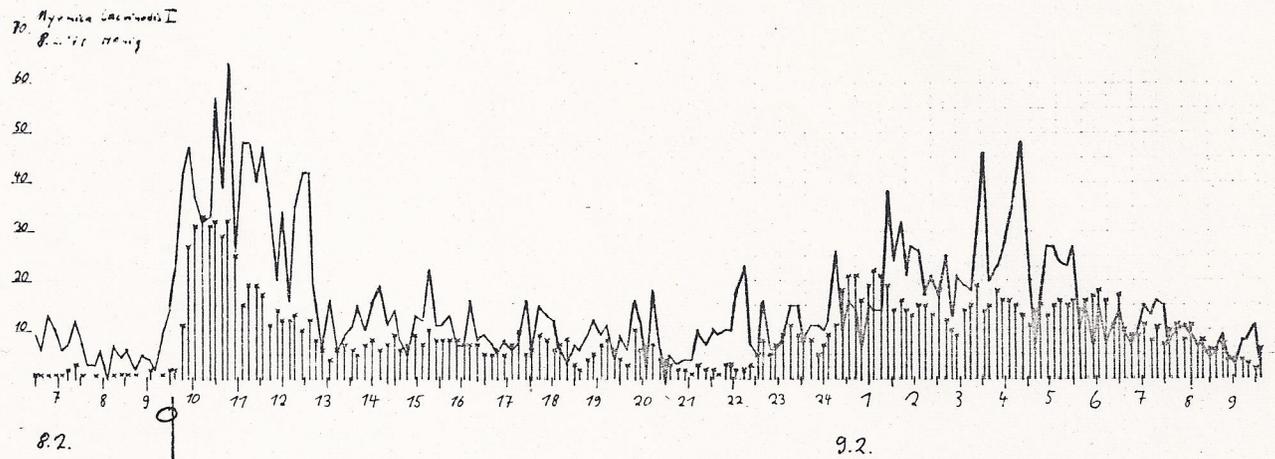
- AYRE, G.L. (1960): Der Einfluß von Insektennahrung auf das Wachstum von Waldameisenvölkern. *Naturwissenschaften* 47(21):502-503
- BLUM, M.S. und G.N.ROSS (1965): Chemical releasers of social behaviour. V. Source, specificity, and properties of the odour trail pheromone of *Tetramorium guineense* (F.) *Journal of Insect Physiology*, 11(7):857-868
- BRIAN, M.V. (1955): Food collection by a Scottish ant community. *Journal of Animal Ecology*, 24(2): S.336-351
- BRIAN, M.V., J.HIBBLE und D.J.STRADLING (1965): Ant pattern and density in a southern English heath. *J.Anim.Ecol.*, 34: 545-555
- BRONSTEIN-SEMENDJAJEW (1969): Taschenbuch der Mathematik Verlag Harri Deutsch. Zürich, Frankfurt/M. 1969
- BRUDER, K.W. und A.P.GUPTA (1972): Biology of the pavement ant, *Tetramorium caespitum* (Hymenoptera, Formicidae) *Ann.Entomol.Soc.Am.*, 65(2): 358-367
- CAMMAERTS-TRICOT, M.C. (1974): Piste et phéromone attractive chez la fourmi *Myrmica rubra*. *J.comp.Physiol.*, 88, 373-382
- CAMMAERTS-TRICOT, M.C. (1974a): Recrutement d'ouvrières chez *Myrmica rubra*, par les phéromones de l'appareil à venin. *Behaviour* 1974 (im Druck)
- DOBRZANSKA, J. (1958): Partition of foraging grounds and modes of conveyings of information among ants. *Acta Biologiae Experimentalis*, XVIII:55-67
- DOBRZANSKI, J. (1966): Contribution to the ethology of *Leptothorax acervorum* (Hymenoptera, Formicidae). *Acta Biologiae Experimentalis*, 26(1):71-78
- GÖSSWALD, K. (1941): Über den Einfluß von verschiedener Temperatur und Luftfeuchtigkeit auf die Lebensäußerungen der Ameisen. II. Über den Feuchtigkeitssinn ökologisch verschiedener Ameisenarten und seine Beziehungen zu Biotop, Wohn- und Lebensweise. *Z.wiss.Zool.*, 154:247-344
- GÖSSWALD, K. (1954): Unsere Ameisen. Bd.I Franckh'sche Verlagshandlung, Stuttgart. Kosmos-Bücherei
- HANGARTNER, W. (1967): Spezifität und Inaktivierung des Spurpheromons von *Lasius fuliginosus* Latr. und Orientierung der Arbeiterinnen im Duftfeld. *Z.vergl.Physiol.*, 57:103 ff.
- HANGARTNER, W. und S.BERNSTEIN (1964): Über die Geruchspur von *Lasius fuliginosus* zwischen Nest und Futterquelle. *Experientia*, 20(7):392-393
- HÖLDOBLER, BERT (1973): Chemische Strategie beim Nahrungserwerb der Diebsameise (*solenopsis fugax* Latr.) und der Pharaoameise (*Monomorium pharaonis* L.) *Oecologia* (Berlin), 11: 371-380

- LANGE, R. (1960): Modellversuche über den Nahrungsbedarf von Völkern der Kahlrückigen Waldameise *Formica polyctena* Först.
Z.f. angewandte Entomologie, 46(2): 200-208
- MACGREGOR, E.C. (1948): Odour as a basis for orientated movement in ants.
Behaviour, 1(3): 267-296
- MARAK, G.E. und J.J. WOLKEN (1965): An action spectrum for the fire ant (*Solenopsis saevissima*).
Nature (London), 205 : 1328-1329
- MASCHWITZ, U. und M. MÜHLENBERG (1973) : *Leptogenys ocellifera* (Formicidae). Verhalten auf Dauerspuren und Beuteintragen (Freilandaufnahmen).
Encyclopaedia Cinematographica, Göttingen 1973
Angaben zum Film E 1935
- MASCHWITZ, U. und M. MÜHLENBERG (1973a) : Tandemlaufen, ein eigenartiges Rekrutierungsverhalten bei Ameisen.
Natur und Museum (Frankfurt), 103(11): 396-398
- MC CLUSKEY, E.S. (1963): Rhythms and clocks in harvester and Argentine ants.
Physiological Zoölogy, 36(3): 273-292
- ÖKLAND, F. (1931): Studien über die Arbeitsteilung und die Teilung des Arbeitsgebietes bei der Roten Waldameise. Z.f. Morph.u. Ökol. der Tiere, 20 : 63-131
- PHILIPPI, G. (1971): Sandfluren, Steppenrasen und Saumgesellschaften der Schwetzingen Hardt (nordbadi-sche Rheinebene) unter besonderer Berücksichtigung der Naturschutzgebiete bei Sandhausen.
Veröff. d. Landesstelle für Naturschutz und Landespflege in Ludwigsburg, 39 : 67-130
- REICHLER, F. (1943): Untersuchungen über Frequenzrhythmen bei Ameisen. Z.f. vergl. Physiol., 30: 227-251
- SABROWSKI, L. (1968): Schaltungen mit Fotowiderständen.
Verlag Frech, Stuttgart-Botnang 1968
Teil 12 Topp-Reihe "Schaltungen"
- SCHLEGEL, Ch. (1973): Beitrag zur Ökologie der Flugsandböden im Naturschutzgebiet Pflege Schönau bei Sandhausen (Landkreis Heidelberg)
Diplom-Arbeit Juni 1973, Heidelberg
- STAEGGER, R. (1929): *Tetramorium caespitum* als Ernteameise.
Zool. Anz., 83 : 268-271
- STITZ, H. (1939): Ameisen oder Formicidae. In: Dahl, F.: Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresteile. 37. Teil. Jena (Gustav Fischer) 1939
- SZLEP, R. und T. JACOBI (1967): The mechanism of recruitment to mass foraging in colonies of *Monomorium venustum* Smith, *M. subopacum* ssp. *phoenicum* Em., *Tapinoma israelis* For. and *T. simothi* v. *phoenicum* Em. *Insectes Sociaux*, 14(1): 25-40
- WALLIS, D.I. (1962): Aggressive behaviour in the ant *Formica fusca*. *Anim. Behav.*, 10 : 267-274
- WALLIS, D.I. (1962a) / Behaviour patterns of the ant, *Formica fusca*. *Anim. Behav.*, 10: 105-111

- WALLIS, D.I. (1964): The foraging behaviour of the ant *Formica fusca*, Behaviour, 23 : 149-175
- WAY, M.J. (1963): Mutualism between ants and honeydew-producing Homoptera. Ann. Rev. of Entomology, 8 : 307-344
- WHEELER, W.M. (1910): Ants, their Structure, Development and Behavior. Columbia University Press, New York 1910 (3. Aufl. 1960)
- WILSON, E.O. (1959): Communication by tandem running in the ant genus *Cardiocondyla*. Psyche, Cambridge, 66(3): 29-34
- WILSON, E.O. (1971): The insect Societies. The Belknap Press of Harvard University Press Cambridge, Mass. 1971
- WILSON, E.O. (1962): Chemical communication among workers of the fire ant *Solenopsis saevissima* (Fr. Smith).
1. The organization of mass foraging.
2. An Information analysis of the odour trail.
3. The experimental induction of social responses. Animal Behaviour, 10(1-2): 134-164

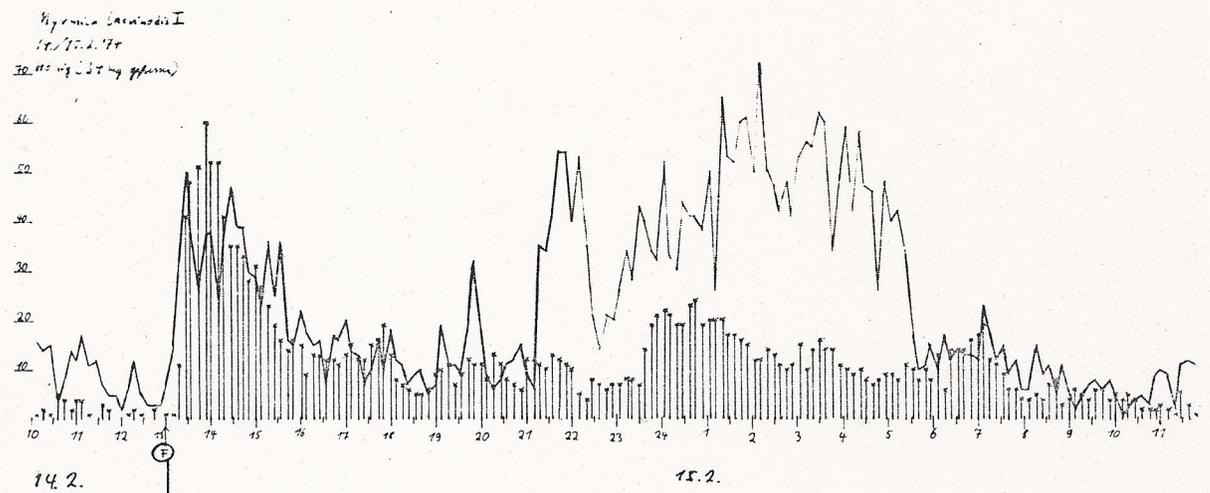
ABBILDUNG 7 : Versuchsergebnisse *Myrmica laevinodis* I

Abb.
7a
8./9.
2.
1974



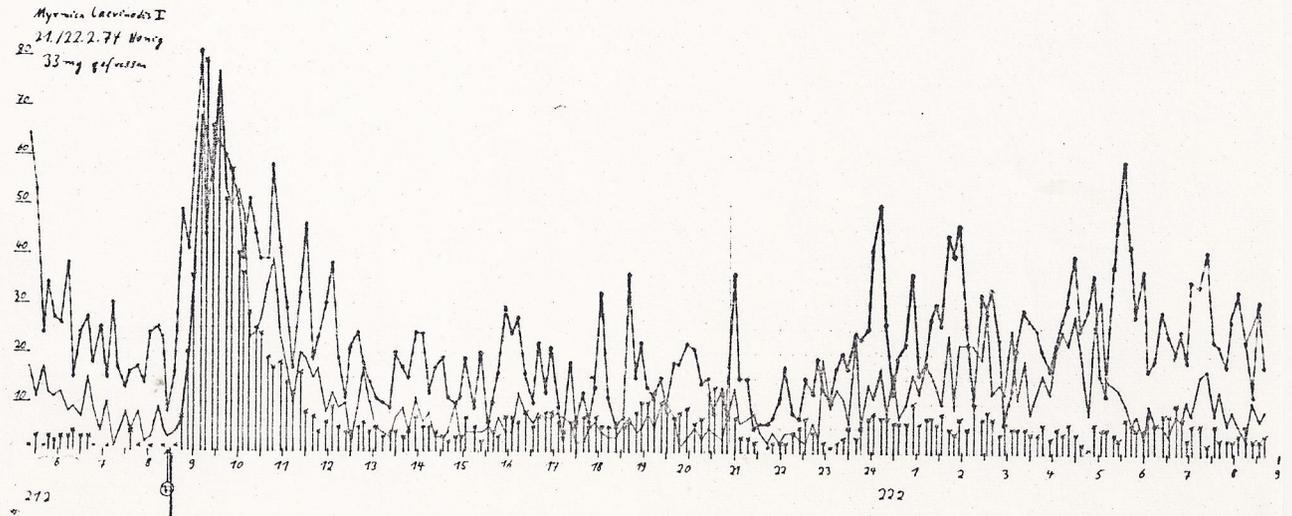
Nahrungszugabe

Abb.
7b
14./
15.2.
1974



F

Abb.
7c
21./
22.2.
1974



F

ABBILDUNG 8 : Versuchsergebnisse Myrmica laevinodis II

Abb. 8a
11./
12.2.
1974

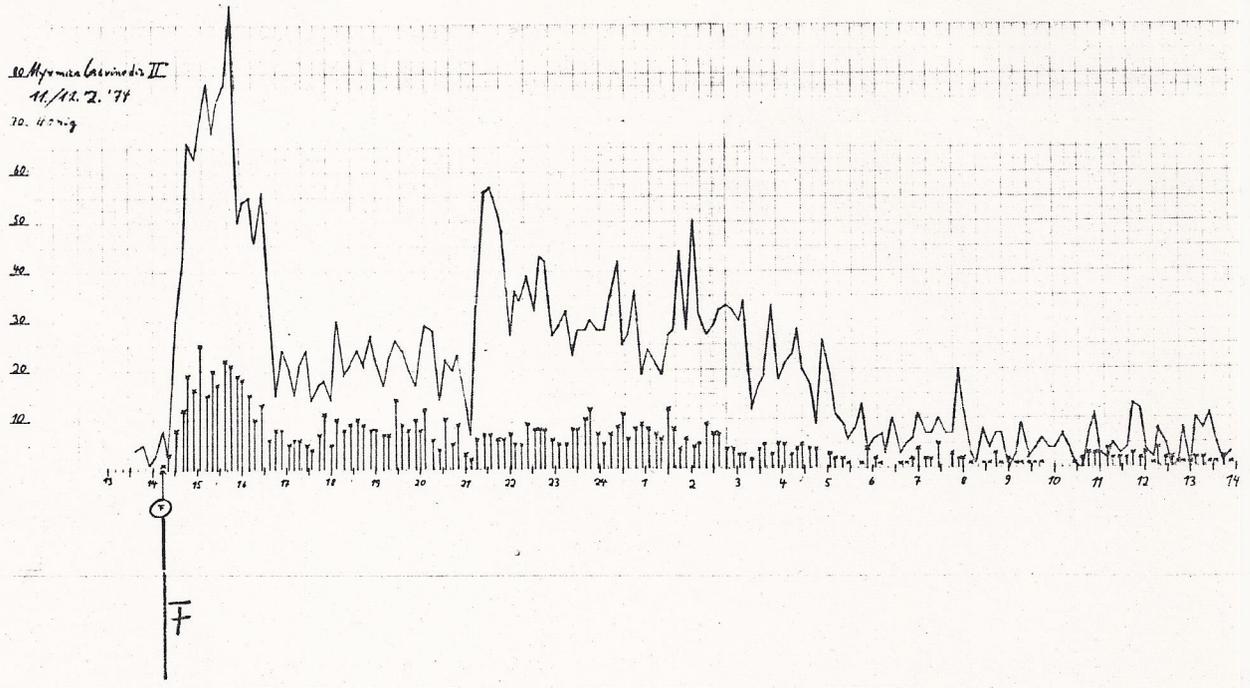


Abb. 8b
17./
18.2.
1974

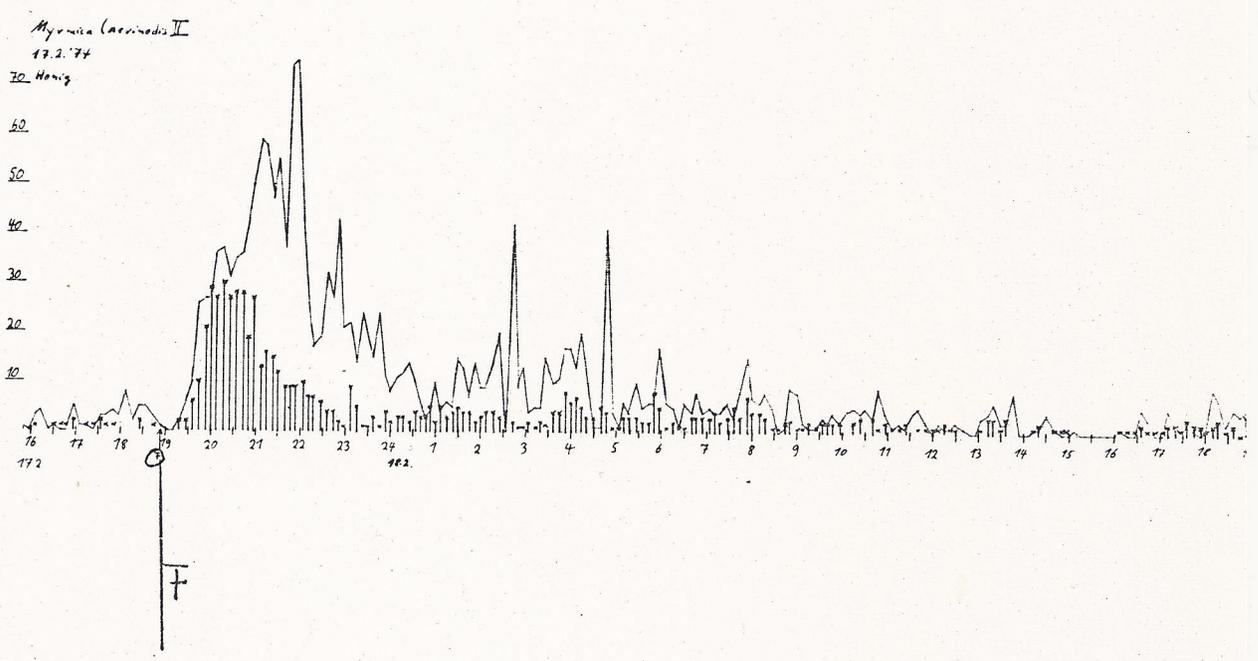


Abb. 8c
26./
27.2.
1974

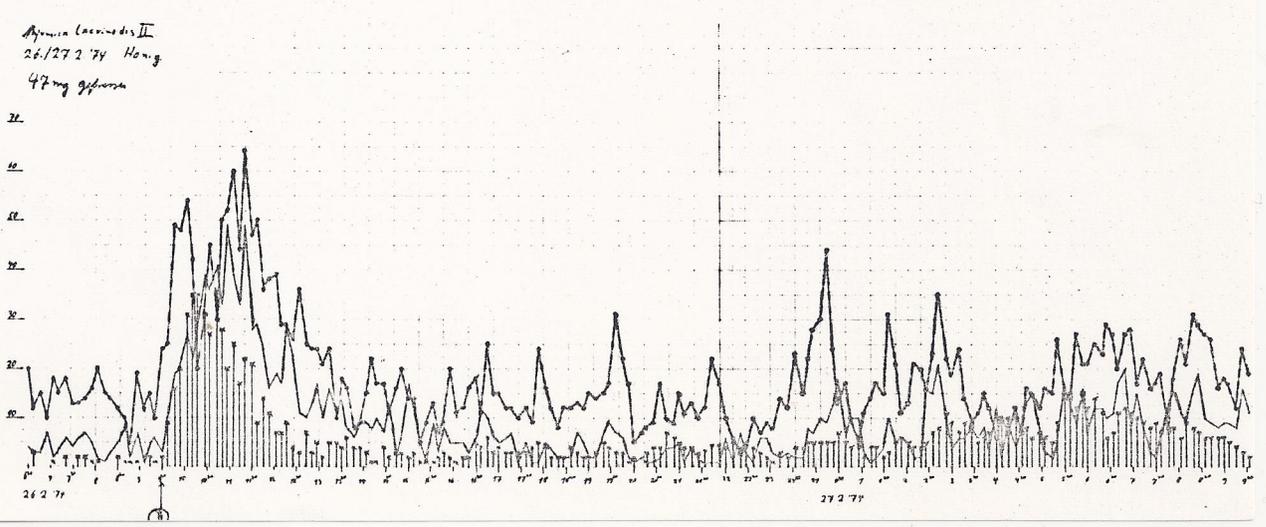


ABBILDUNG 9 : Versuchsergebnisse Formica fusca

Abb.
9a
9./
10.2.
1974

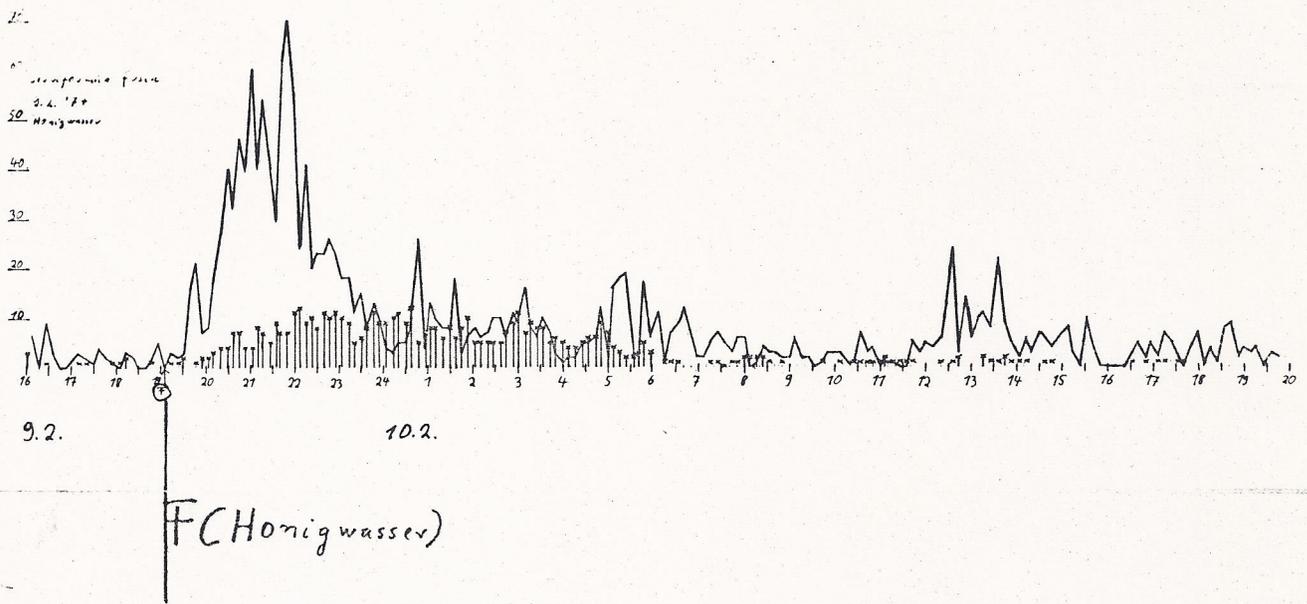


Abb.
9b
15./
16.2.
1974

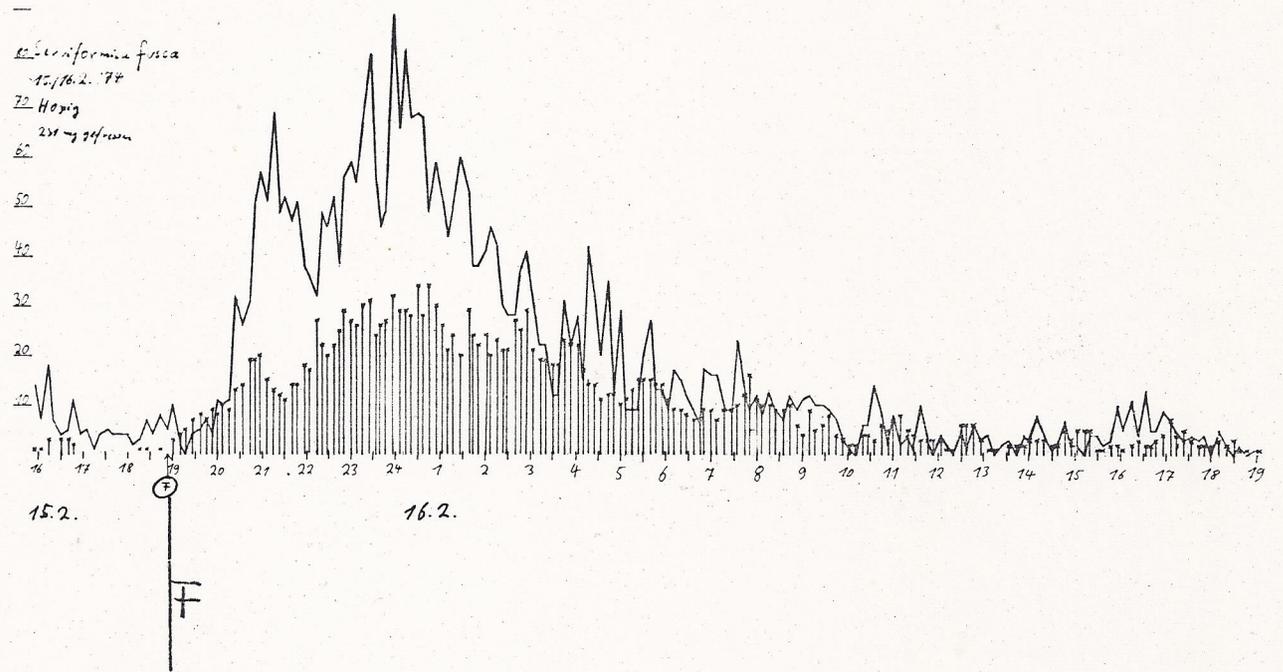


Abb.
9c
23./
24.2.
1974

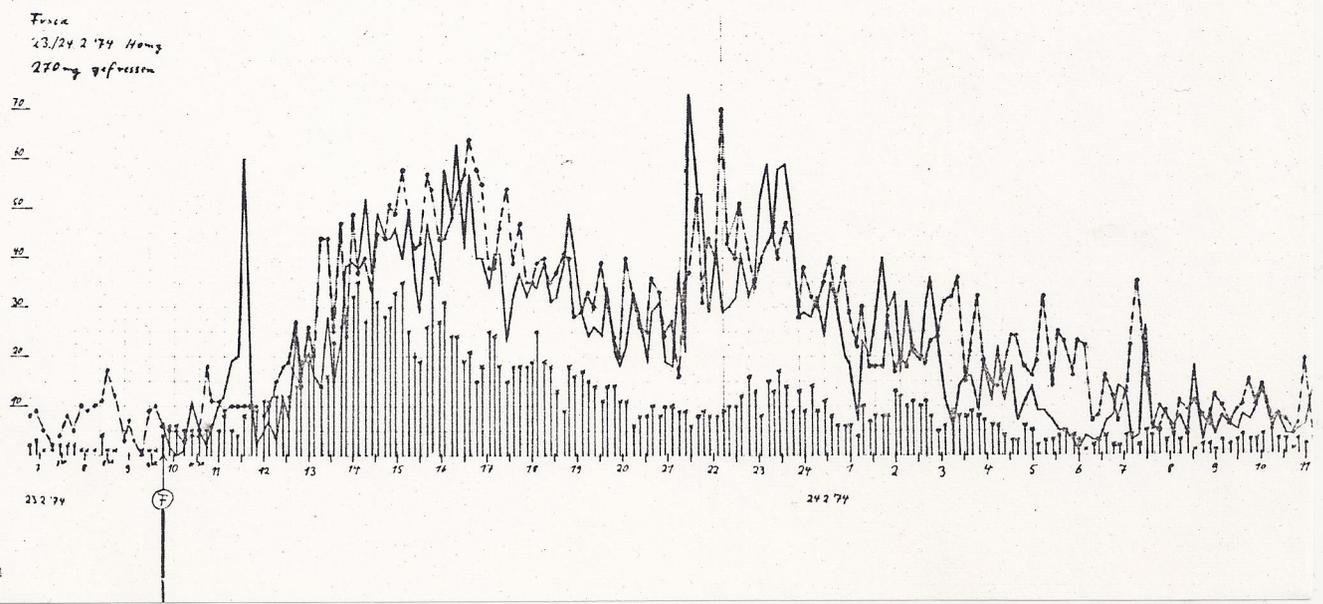


ABBILDUNG 10 : Versuchsergebnisse Formica rufibarbis

Abb. 10a
6./
7.2.
1974

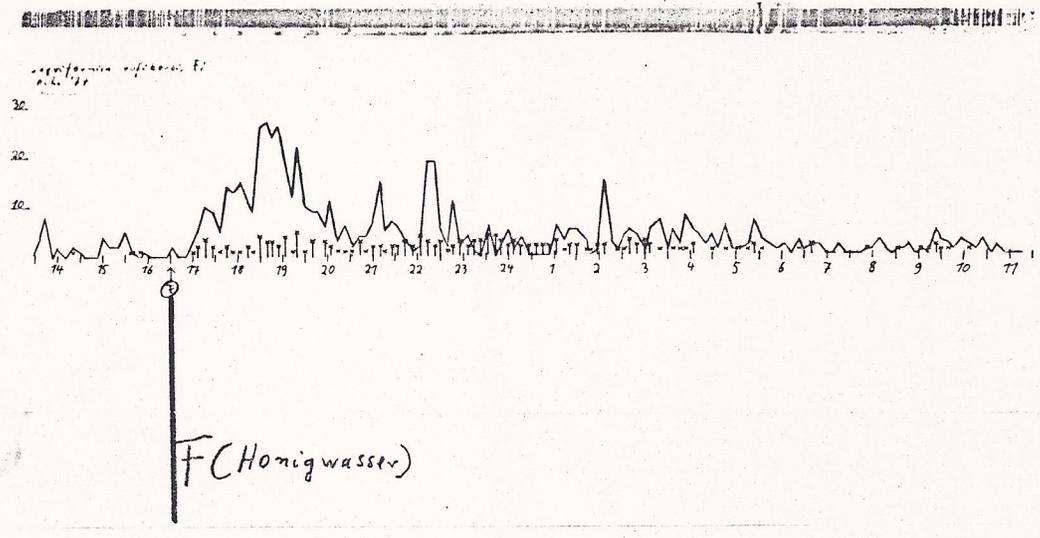


Abb. 10b
12./
13.2.
1974

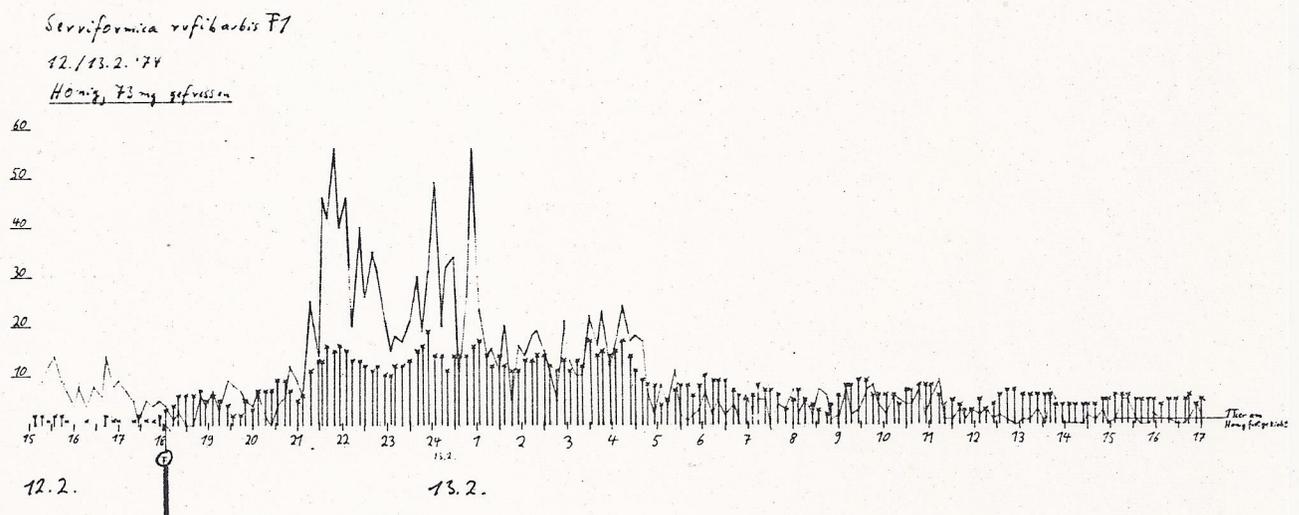
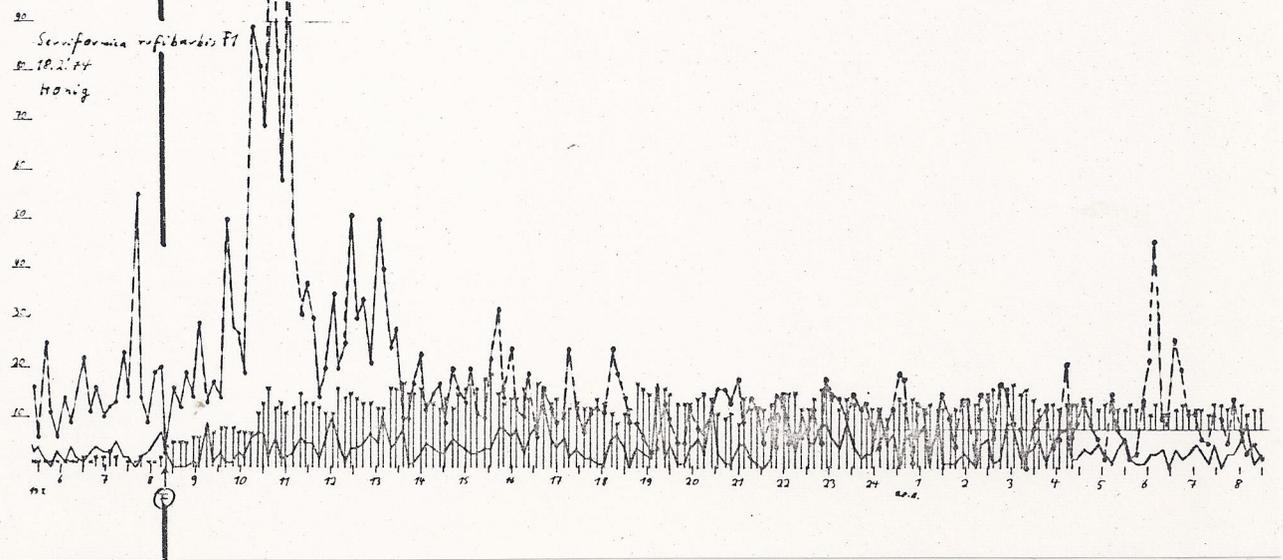


Abb. 10c
19./
20.2.
1974



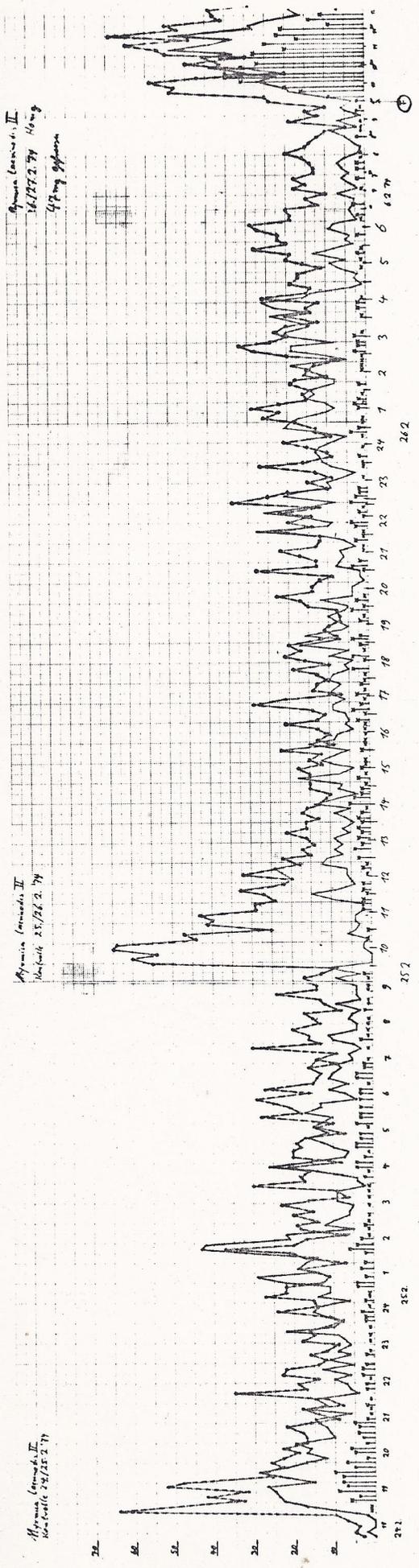


Abb. 11c Kontrollmessung M. laevinodis II. Fortsetzung Abb. 8c

ABBILDUNG 11 (a und c) :
Kontrollmessungen Myrmica laevinodis.
Abbildung 11b befindet sich auf
Beiblatt 6

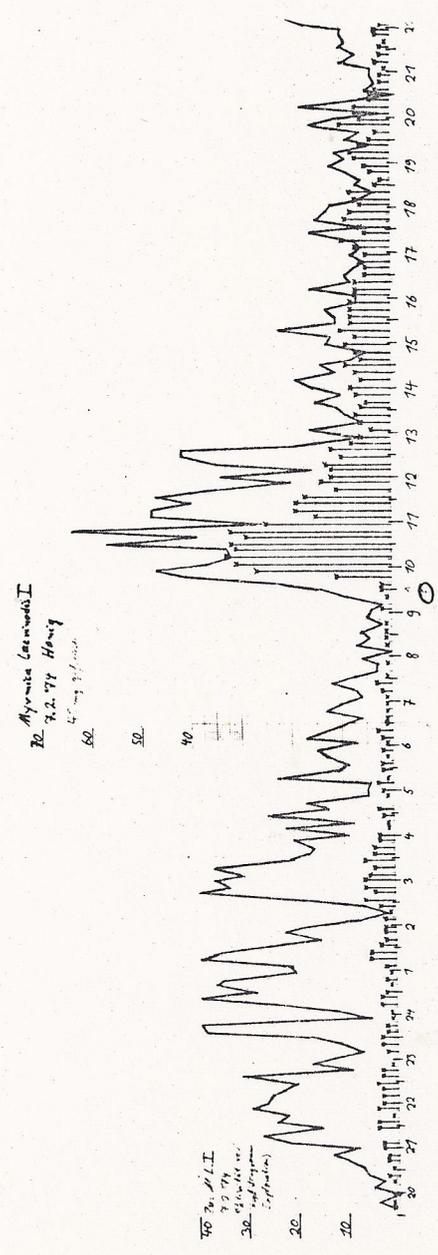


Abb. 11a Kontrollmessung M. laevinodis I. Fortsetzung Abb. 7a

Abb.

11b

M.

laev.

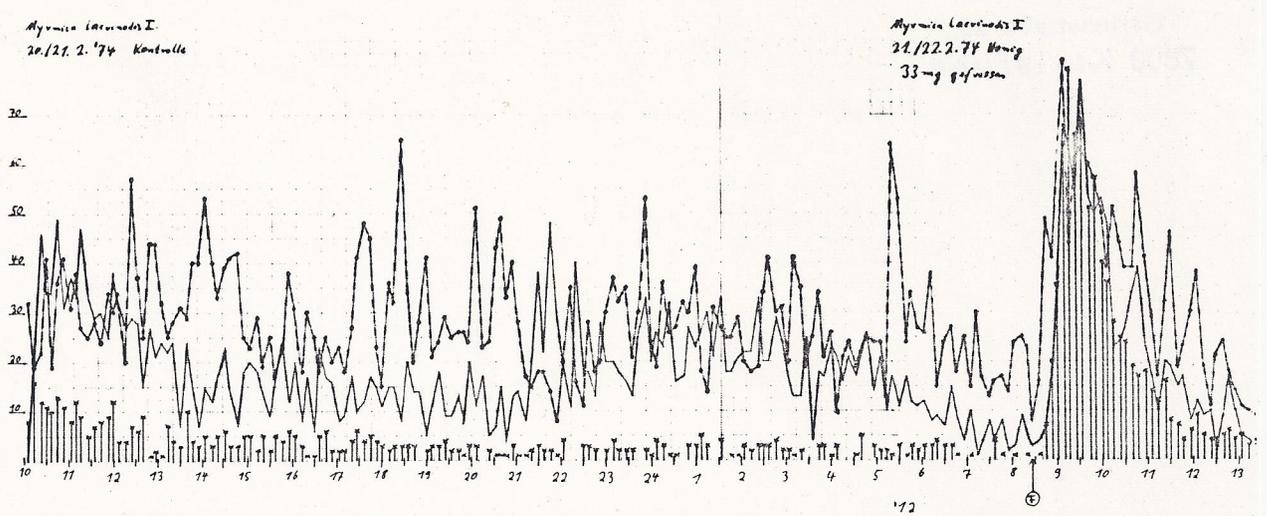


Abb.

12

F.

fusca

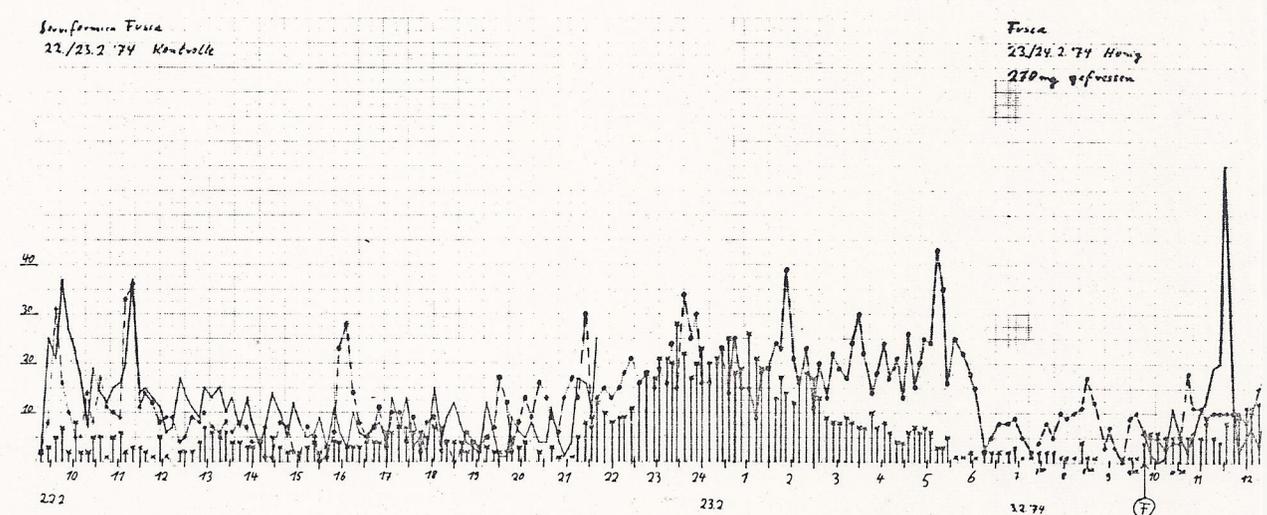


Abb.

13

F.

rufib.

