

Spezifität und Inaktivierung des Spurpheromons von *Lasius fuliginosus* Latr. und Orientierung der Arbeiterinnen im Duftfeld*

WALTER HANGARTNER

Zoologisches Museum der Universität Zürich

Eingegangen am 10. August 1967

Specificity and Inactivation of Trail Pheromone in Lasius fuliginosus LATR. and Orientation of Ant Workers in the Scent Field

Summary. 1. The trail substance of *Lasius fuliginosus* is neither colony nor caste specific. All tested species of the subfamily Formicinae accumulate their trail substance in the rectal ampulla. The *fuliginosus* workers can interpret all formicine trail substances with the exception of that from *Lasius flavus*, but the secretions in their own rectal ampullae can be understood by none of the other species tested. The trail substance of *Lasius fuliginosus* is, therefore, highly species specific. This specificity is independent of the concentration of the test solution.

2. The activity of the trail substance from *Lasius fuliginosus* can be lost through the action of pure oxygen, heat or sodium hydroxide. However, it proved to be stable against the effects of atmospheric oxygen and sunlight. The duration of action of an artificial trail is dependent on the volume of substance employed and the porosity of the surface. An inactivated trail can be reactivated by moistening with water or other solvents. This reactivation fails, however, when the trail is prevented from drying out during the entire inactivation time.

3. Through studies with animals whose antennae had been unilaterally amputated or crossed it was possible to demonstrate osmotropotaxis during trail following. After unilateral antenna amputation, a clear veering tendency toward the intact side was observed along the artificial trail as well as in the diffuse scent field. This veering tendency was noted to increase with increasing concentration of the trail substance solution. Animals with crossed antennae consistently entered the scent-free arm of a unilaterally scented T-path. When workers were allowed to follow a double trail, one side of which became suddenly weaker, it was observed that by asymmetric placing of the antenna tips in the scent path the animals could detect a concentration difference between left and right.

Zusammenfassung. 1. Die Spursubstanz von *Lasius fuliginosus* ist weder kolonie- noch kastenspezifisch. Alle getesteten Arten der Unterfamilie Formicinae speichern in der Rektalampulle eine auf die eigene Art spurbildend wirkende Substanz. Die *fuliginosus*-Arbeiterinnen können diese Spursubstanzen mit Ausnahme derjenigen von *Lasius flavus* lesen, während ihre eigene Rektalampullen-Flüssigkeit von keiner der getesteten Arten verstanden wird: Die Spursubstanz von *Lasius fuliginosus* ist hoch artspezifisch. Diese Spezifität geht auch bei verschiedenen Konzentrationen der verwendeten Spursubstanz-Lösungen nicht verloren.

* Dissertation der Philosophischen Fakultät II der Universität Zürich.

2. Die Aktivität der Spursubstanz von *Lasius fuliginosus* kann durch extreme Einwirkung von reinem Sauerstoff, Hitze oder Natronlauge verringert werden. Gegenüber Luftsauerstoff und Tageslicht erwies sie sich jedoch als stabil. Die Dauer der Wirksamkeit einer künstlichen Spur ist abhängig von der Menge aufgetragener Spursubstanz und von der Beschaffenheit (Adsorptionsfähigkeit) der Unterlage. Eine inaktivierte Spur kann durch Befeuchten mit Wasser oder anderen Lösungsmitteln reaktiviert werden. Diese Reaktivierung gelingt nicht mehr, wenn die Spur während der ganzen Inaktivierungszeit am Eintrocknen gehindert wird.

3. Durch Versuche mit einseitig fühlerramputierten Tieren und Arbeiterinnen mit überkreuzten Fühlern konnte eine Beteiligung der Osmotropotaxis beim Verfolgen der Geruchsspur nachgewiesen werden. Einseitig Amputierte zeigen entlang einer künstlichen Spur sowie im diffusen Duftfeld eine deutliche Drehtendenz zur intakten Seite. Diese Drehbewegung wird mit zunehmender Konzentration der gebotenen Spursubstanz-Lösung größer. Tiere mit überkreuzten Antennen laufen im einschenklig bedufteten T-Weg in den duftfreien Schenkel. Durch das Verhalten von unbehandelten Arbeiterinnen auf einer einseitig plötzlich schwächer werdenden Doppelspur konnte gezeigt werden, daß die zwei Fühlerspitzen bei asymmetrischer Stellung im Duftgefälle einen Konzentrationsunterschied zwischen linker und rechter Seite wahrnehmen können.

A. Einleitung

Auf dem Weg zwischen Futter und Nest folgen die Arbeiterinnen von *Lasius fuliginosus* einer chemischen Spur. Den ersten experimentell belegten Hinweis über die Herkunft der Spursubstanz finden wir bei BRUN (1914). Dieser Autor ließ *fuliginosus*-Arbeiterinnen über berußtes Papier laufen. Dabei bemerkte er nebst den deutlichen Fußabdrücken eine kräftige Mittellinie, welche er — gestützt auf SANTSCHI (1911) — als Resultat eines aktiven Markierungsvorganges ansah. SANTSCHI beobachtete mit der Lupe bei verschiedenen Ameisenarten, daß durch regelmäßiges Betupfen des Bodens mit der Gasterspitze markiert wird. Wenige Jahre später gelang es STUMPER (1921), mit dem wässerigen Ganztierextrakt von *Lasius fuliginosus* schwach wirksame künstliche Spuren zu legen. Erst CARTHY (1950) konnte durch sofortiges Bestreuen einer begangenen Glasplatte mit Lycopodiumpulver zeigen, daß puppentragende *fuliginosus*-Arbeiterinnen auf dem Rückweg zum Nest ein spurbildendes Sekret abgeben. Da verfütterte Holzkohle und verschiedene Farblösungen in dieser Spur wieder erscheinen, nahm er an, die Spursubstanz werde durch den Anus abgegeben (CARTHY, 1951). Mit einer von WILSON (1959) entwickelten Methode konnten HANGARTNER und BERNSTEIN (1964) die Richtigkeit dieser Annahme direkt beweisen: Die aktive Spursubstanz von *Lasius fuliginosus* wird in der Rektalampulle gespeichert und nach reichlicher Futteraufnahme auf dem Rückweg zum Nest abgegeben. Mit verdünntem Rektalampullensaft können beliebige Spuren gelegt werden, die auch von schon gefütterten Ameisen genau verfolgt werden. Dieser Befund ermöglichte es, folgende Probleme mit Hilfe künstlicher Spuren zu bearbeiten:

1. Spezifität der Spursubstanz.
2. Stabilität der Spursubstanz und Inaktivierung der Geruchsspur.
3. Orientierung der *fuliginosus*-Arbeiterinnen im Spursubstanz-Duffeld¹.

B. Material und Methode

Um die optischen Einflüsse der Umgebung abzuschirmen, wurden alle Versuche in einer Kapelle von $50 \times 35 \times 40$ cm Größe durchgeführt (Abb. 1). Der Beobachtungsschacht (*B*) ist so beschaffen, daß die Öffnung durch das Gesicht des Beobachters vollständig abgedeckt wird. Durch zwei Schieber (*BS*) kann die Anlage bedient werden. Das Innere der Kapelle wird von einer U-förmigen Neonröhre (Osram-L 20 W/25 U) beleuchtet und ist in Bezug auf die Versuchsanlage völlig symmetrisch. Diese Anlage besteht aus zwei durch einen Plexiglaskanal ($8/3/2$ cm) verbundenen Kunststoffwannen ($28/20/6$ cm), dem Nest (*N*) und der Arena (*A*). Das Nestgefäß besitzt einen wassergesättigten, 0,5 cm starken Gipsausguß und ist mit einer Glasplatte abgedeckt. Als Nestmaterial dienen einige Kartonwaben. Diese beherbergen 100—200 Larven und 2—3000 *fuliginosus*-Arbeiterinnen. Als Nahrung wird den Tieren gesättigtes Zucker- oder Honigwasser geboten. Um ein Entkommen der Ameisen zu verhindern, wurden die Gefäßwände mit Paraffinöl bestrichen. Durch den Schieber (*S*) kann der Weg in die mit einem trockenen Gipsausguß versehene Arena freigegeben werden.

Die meisten Versuche wurden im T-förmigen Weg durchgeführt. Dafür standen mir 50 aus Plexiglas gepreßte T-Wege zur Verfügung, welche direkt am Nestausgang angeschlossen werden können (vgl. *T*, Abb. 1). Ihre Schenkellänge beträgt 6,5 cm, der Querschnitt $2,5/1,5$ cm. Die zu testende Lösung und die Kontroll- resp. Konkurrenzflüssigkeit wurden nach dem Schema der Abb. 2 mit einem Holzstäbchen aufgetupft. Als Kontrollflüssigkeit diente das jeweils angewendete Lösungsmittel. Dabei wurden pro *T*-Weg je 0,01—0,02 ml Lösung aufgetragen. Durch das Abdecken der *T*-Wege mit einer Plexiglasplatte konnte die Verdunstung der aufgetragenen Flüssigkeiten gedrosselt werden. Die auslaufenden Ameisen wurden beim Überschreiten der Linien *A* oder *B* mit zwei Handstückzählern registriert. Dabei wurde darauf geachtet, daß sich im gleichen Zeitpunkt nur zwei bis drei Ameisen im *T*-Weg befanden. Die Lauffrequenz konnte durch verschiedene Schieberöffnungen gesteuert werden. Als positiver Lauf wurde gewertet, wenn eine Ameise die Zählgrenze des mit der Testlösung bedufteten Schenkels überschritt.

Eine Versuchsserie bestand aus 200—500 Läufen. Nach je 50 oder 100 Läufen wurde der Versuch unterbrochen, das Zwischenresultat notiert und die getesteten Ameisen abgesogen. Bei dieser Gelegenheit wurde der *T*-Weg ausgewechselt, um aktiv oder passiv gelegte Spuren auszuschalten. Im Neuanatz wurden die zwei Lösungen seitensymmetrisch vertauscht. Dadurch konnte eine Seitendressur verhindert werden. Die abgesogenen Tiere wurden erst am Ende der ganzen Versuchsserie ins Nest zurückgeschüttet. Die *T*-Wege wurden nach Gebrauch mit Alkohol (70%) ausgepinselt, mit heißem Wasser gespült und 12—24 Std gewässert.

¹ Die Arbeit stand unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. H. BURLA. Den Herren Professoren Dr. E. HADORN und Dr. M. VISCONTINI sowie Dr. S. HUWYLER bin ich für wertvolle Hinweise und Diskussionen zu Dank verpflichtet. Herr Dr. H. KUTTER unterstützte mich in verdankenswerter Weise beim Sammeln und Bestimmen des Materials. Die Abbildungen führten Herr R. SUTER (Graphiker) und Herr H. A. KNUCHEL (Fotograf) aus. Herr Dr. J. OTT besorgte die elektronische Datenverarbeitung. Herrn Prof. Dr. M. LINDAUER und Herrn Dr. R. WEHNER danke ich für die kritische Durchsicht des Manuskriptes.

Die Testlösungen stellte ich folgendermaßen her: Mit Äther getötete Ameisen wurden in dest. Wasser seziiert. Die herauspräparierten Rektalampullen wurden mit dest. Wasser gespült und mit Kleenexpapier trockengetupft. Anschließend wurden sie in dest. Wasser aufgebrochen und die Gewebsetzen entfernt. Der Inhalt von



Abb. 1. Aufgeklappte Kapelle ($50 \times 35 \times 40$ cm) mit Versuchsanordnung. Der rechte Bedienungsschieber ist aus fototechnischen Gründen entfernt worden. *A* Arena; *B* Beobachtungsschacht; *BS* Bedienungsschieber; *N* Nest; *S* Schieber; *T* T-Weg

zehn gefüllten Rektalampullen plus 0,1 ml dest. Wasser ergaben die meist verwendete Standardlösung. In wenigen Fällen wurde tiefsiedender Petroläther als Lösungsmittel verwendet.

Einige Versuche wurden auf der Normspur gemacht (*S*-Test, Abb. 3). Diese wurde mit einer Schablone auf Opaline-Papier (ELCO) aufgezeichnet und die zu testende Lösung mit einer Normografo-Feder („DURIAL“ 5) aufgetragen. Um das Zählen zu erleichtern, wurden die Laufrichtungen der austretenden Ameisen mit einem Plexiglas-Zusatzstück gebündelt. Dieses Zusatzstück entsprach in seinem

Querschnitt den Maßen des *T*-Weges. Als positiver Lauf wurde gewertet, wenn ein Tier die ganze Strecke *A*—*B* spurtreu belief. Da ein *S*-Test meist nur aus 100 Läufen bestand, wurde auf ein Auswechseln der Spuren während des Tests verzichtet. Zeigte dagegen ein Testtier eindeutige Markierbewegungen, so wurde der Versuch in jedem Falle abgebrochen und neu angesetzt.

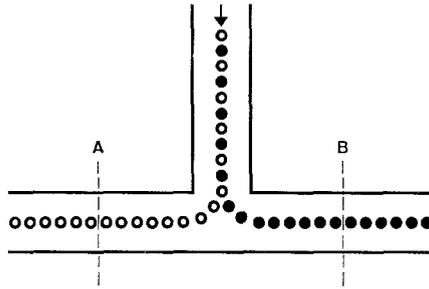


Abb. 2. Anordnung für die Versuche im *T*-Weg. • Testlösung, ◦ Kontroll- oder Konkurrenzlösung, *A* und *B* Zählgrenzen. Der Pfeil zeigt die Startposition der Testtiere

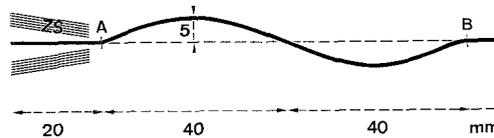


Abb. 3. Anordnung für die Versuche auf der Normspur. ZS Plexiglas-Zusatzstück, *A* und *B* Bewertungsgrenzen

Durch das Auswechseln der Spuren im *T*- und vereinzelt im *S*-Test ergaben sich Unterbrüche im Ablauf einer Versuchsserie. Um zu überprüfen, ob die einzelnen Zwischenwerte der ganzen Serie trotzdem zusammengezählt werden dürfen, wurden sie mit dem $2 \times N$ -Kontingenztest auf Heterogenität geprüft. Auf dem 1%-Niveau erwiesen sich in 27 von 117 geprüften Serien die Zwischenwerte als heterogen. Es handelte sich dabei ausschließlich um Ergebnisse von *T*-Weg-Versuchen. Diese Heterogenität wurde verursacht durch den symmetrischen Seitenwechsel der zwei aufgetragenen Lösungen. Durch das Zusammenfassen der Zwischenergebnisse eines Rechts- und eines Linkslaufes wurde erreicht, daß sich nur noch in zwei der 117 Serien die einzelnen Ergebnisse als heterogen erwiesen. Somit war es möglich, quantitative Aussagen auf Grund der Summe der Zwischenwerte einer Serie zu machen. Es wurde auf Abweichungen vom erwarteten 1:1-Verhältnis getestet und Differenzen zwischen zwei Serien im Vierfeldertest geprüft.

C. Spezifität der Spursubstanz

Eine Spursubstanz kann spezifisch sein für eine Kolonie, eine Kaste oder eine Art.

Während SCHNEIRLA (1944) für *Eciton* eine Koloniespezifität der Geruchsspur verneinte, fand MACGREGOR (1948), daß die Duftflecken

von *Myrmica ruginodis* NYL. nur von Arbeiterinnen der betreffenden Kolonie beachtet werden. Auch VOWLES (1955) vertritt die Ansicht, daß die Fährte spurenlegender Ameisenarten koloniespezifisch ist.

Einheitlicher sind die Resultate der Arbeiten über die Kastenspezifität. So zeigte SANTSCHI (1911) für eine Königin von *Camponotus maculatus barbaricus* EMERY und WATKINS (1964) für Männchen von *Neivamyrmex opacithorax* EMERY, daß sie imstande sind, den Spuren ihrer Arbeiterinnen zu folgen. Die *opacithorax*-Männchen sind sogar befähigt, die Spuren anderer *Neivamyrmex*-Arten zu lesen (WATKINS, 1964). Ebenso können Männchen und virginelle Weibchen von *Atta texana* BUCKLEY den Spuren ihrer Art folgen (MOSER und BLUM, 1963). Dasselbe gilt für Männchen und Weibchen von *Solenopsis saevissima* FR. SMITH (WILSON, 1962).

In scheinbarem Widerspruch stehen die Ergebnisse über die Art-spezifität. GOETSCH (1934), WILSON und PAVAN (1959), WILSON (1962) und BLUM und WILSON (1964) fanden für die Spursubstanz der betreffenden Arten eine strenge Artspezifität. Demgegenüber zeigten SCHNEIRLA (1944), BLUM et al. (1964), WATKINS (1964) und BLUM und ROSS (1965), daß die von ihnen untersuchten Spuren auch bei Arbeiterinnen anderer Arten das Folgeverhalten auslösen können. Für *Lasius fuliginosus* existieren noch keine Angaben über die Spezifität der Spursubstanz. Aus diesem Grunde untersuchte ich mit der T-Weg-Technik die Kolonie-, Kasten- und Artspezifität der Rektalampullen-Flüssigkeit dieser Art.

1. Nest- und Koloniespezifität

Eine *fuliginosus*-Kolonie kann aus dem Hauptnest und mehreren Tochternestern aufgebaut sein. Jedes dieser Nester hat sein eigenes Netz von Futterfährten, welche jedoch durch gemeinsame Geruchsspuren miteinander verbunden sein können (DOBRZANSKA, 1966). Diese Beobachtung schließt eine Nestspezifität der Spursubstanz innerhalb derselben Kolonie aus. Die Koloniespezifität kann aus folgendem Grunde nicht durch Freilandversuche überprüft werden: Setzt man eine *fuliginosus*-Arbeiterin auf die Spur einer fremden Kolonie, so wird sie von den dort patrouillierenden Tieren sofort angegriffen. Gelingt es ihr nicht, den Angreifern zu entkommen, so wird sie getötet. Durch die Verwendung künstlicher Spuren konnte diese Schwierigkeit umgangen werden.

Aus vier Kolonien in der Umgebung von Zürich und aus einer Kolonie in der Nähe von Schaffhausen wurden je 1000–2000 Arbeiterinnen abgesogen und in verschiedene Nestgefäße gebracht. Diese konnten wechselweise an die Arena angeschlossen werden. In einer ersten Serie wurde die Wirksamkeit der Standardlösung von Kolonie I auf die Arbeiterinnen der Kolonien 2–5 geprüft. Anschließend wurden die Standardlösungen der Kolonien 2–5 mit Arbeiterinnen aus Kolonie I getestet. Alle Versuche wurden im T-Weg mit je 200 Tieren durchgeführt.

Das Resultat ist eindeutig. In allen Versuchen liefen mehr als 98 % der getesteten Tiere durch den bedufteten Schenkel. Dieses Ergebnis spricht gegen eine Koloniespezifität der Spursubstanz von *Lasius fuliginosus*.

2. Kastenspezifität

Die Geschlechtstiere von *Lasius fuliginosus* patrouillieren im Freiland normalerweise nicht auf den Futterfährten ihres Nestes. Es ist deshalb fraglich, ob sie die Spuren der Arbeiterinnen lesen können, und ob sie in ihrer Rektalampulle einen Stoff besitzen, der auf die Arbeiterinnen spur-bildend wirkt:

Von einem schwärmenden Nest wurden je ungefähr 1000 Arbeiterinnen, virginelle Weibchen und Männchen abgesogen, nach Kaste separiert und in drei Nest-schalen gesperrt. Zuerst wurde im *T*-Weg untersucht, ob die Standardlösung der Arbeiterinnen bei Männchen und Weibchen das Spurfolgeverhalten auslösen kann. Die Wirkung der Rektalampullenlösung von Männchen und Weibchen wurde ebenfalls im *T*-Versuch geprüft. Da die Rektalampullen der Geschlechtstiere praktisch leer waren, verwendete ich dazu eine Lösung von 0,1 ml Wasser plus 30 Rektal-ampullen. Für jeden Versuch kamen 200 Tiere zum Einsatz. Die Resultate sind aus Tabelle I ersichtlich.

Tabelle I. Anzahl positiver Läufe im Spezifitätstest zwischen Arbeiterinnen und Geschlechtstieren ($n = 200$)

	T	Arbeiterinnen	Männchen	Weibchen
S				
Arbeiterinnen		199	197	193
	S	Arbeiterinnen	Männchen	Weibchen
T				
Arbeiterinnen		199	182	186

T Testtiere, *S* Spendertiere

Männchen und Weibchen besitzen die Fähigkeit, im *T*-Weg der künstlichen Spur von Arbeiterinnen zu folgen. Ihr Lauf ist jedoch langsam und wenig spurtreu. Oft bleiben sie stehen und verharren mit aufwärts gerichteten Fühlern, bis sie von nachdrängenden Tieren weitergeschoben werden. Dasselbe gilt für Versuche auf der Normspur.

Die Frage, ob die Geschlechtstiere aktive Spursubstanz besitzen, wird durch die Versuchsergebnisse bejaht. Obwohl ihre künstlichen Spuren im *T*-Weg gesichert weniger Arbeiterinnen führen als eine Arbeiterinnen-Standardlösung ($p < 0,01$), so können mit genügend konzentrierten Petroläther-Extrakten von Geschlechtstier-Abdomina

Normspuren gelegt werden, die von allen auslaufenden Arbeiterinnen verfolgt werden.

3. Artspezifität

Innerhalb der Gattung *Lasius* testete ich im T-Weg die Rektalampullen-Lösungen von *Lasius fuliginosus* LATR., *Lasius niger* L., *Lasius emarginatus* OLIV. und *Lasius flavus* FABR. mit je 200 Läufen. Bei *L. fuliginosus* verwendete ich auf 0,1 ml Wasser 10, bei *L. emarginatus* und *L. niger* 15 und bei *L. flavus* 20 Rektalampullen. Die Resultate dieser inter- und intraspezifischen Spursubstanztests sind in Abb. 4 dargestellt.

S \ T	<i>Lasius fuliginosus</i>	<i>Lasius niger</i>	<i>Lasius emarginatus</i>	<i>Lasius flavus</i>
<i>Lasius fuliginosus</i>	99	53	52	47
<i>Lasius niger</i>	84	99	68	63
<i>Lasius emarginatus</i>	83	83	97	55
<i>Lasius flavus</i>	57	61	57	68

Abb. 4. Inter- und intraspezifische Spursubstanztests zwischen verschiedenen *Lasius*-Arten ($n=200$). T Testart, S Spenderart, schraffiert: Anzahl Läufe durch den bedufteten Schenkel; die Zahlen stehen für die entsprechenden Prozentwerte. Schwarz: Anzahl Läufe durch den Kontrollschenkel (Wasser), Abweichungen vom erwarteten 1:1-Verhältnis sind satt umrandet ($p < 0,001$)

Die Rektalampullen-Flüssigkeit von *Lasius fuliginosus* ist innerhalb der getesteten *Lasius*-Arten hoch spezifisch. Dasselbe gilt für die Spursubstanz von *Lasius flavus*. Allerdings ist die führende Wirkung der *flavus*-Lösung auch auf die Arbeiterinnen der eigenen Art unerwartet schwach.

Die Rektalampullen-Flüssigkeiten von *Lasius niger* und *Lasius emarginatus* werden auch von anderen *Lasius*-Arten recht gut verstanden. Interessant ist, daß *Lasius niger* die Spursubstanz von *Lasius emarginatus* besser liest als umgekehrt ($p < 0,01$). Die Artunspezifität dieser zwei Spursubstanzen kommt auch durch Konkurrenzversuche im T-Weg zum Ausdruck: Die Arbeiterinnen der getesteten *Lasius*-Arten werden durch die *emarginatus*- oder *niger*-Spur gesichert von der eigenen Spur abgelenkt ($p < 0,01$, $n = 200$, Tabelle 2).

Auch bei diesen Konkurrenztests ist bemerkenswert, daß *niger*-Arbeiterinnen von der *emarginatus*-Spur stärker abgelenkt werden als dies im umgekehrten Ansatz der Fall ist ($p < 0,01$). Dieses Resultat stimmt mit den entsprechenden interspezifischen Spursubstanztests überein (vgl. Abb. 4). In weiteren Untersuchungen wurde die Rektalampullen-Flüssigkeit folgender Arten auf Wirksamkeit und Spezifität im T-Weg geprüft:

Unterfamilie Formicinae: *Formica rufa* L. (10)

F. cinerea rufibarbis FOREL (10)

Myrmicinae: *Myrmica laevinodis* NYL. (15)

Dolichoderinae: *Tapinoma erraticum* LATR. (30).

Die in Klammern aufgeführten Zahlen entsprechen der Anzahl Rektalampullen, welche auf 0,1 ml Wasser verwendet wurden. Abb. 5 gibt einen Überblick über die inter- und intraspezifische Wirkung der künstlichen Spuren aller getesteten Arten.

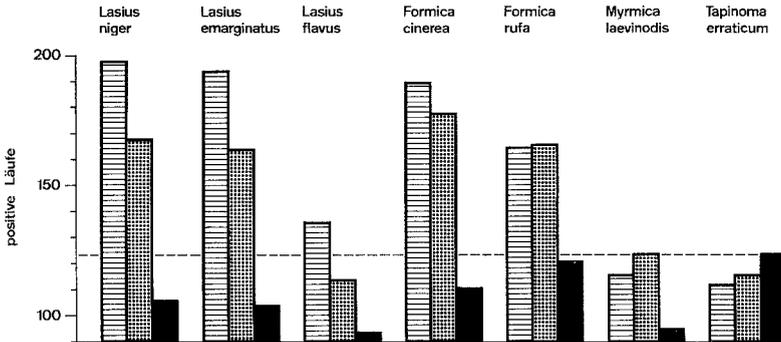


Abb. 5. Inter- und intraspezifische Wirkung der Rektalampullen-Flüssigkeit der getesteten Arten ($n = 200$). Schraffiert: Intraspezifische Wirkung. Punktiert: Wirkung der Spursubstanz der betreffenden Arten auf *fuliginosus*-Arbeiterinnen. Schwarz: Wirkung der *fuliginosus*-Spursubstanz auf Arbeiterinnen der betreffenden Arten. Die Signifikanzgrenze für Abweichungen vom erwarteten 1:1-Verhältnis ist als gestrichelte Linie eingezeichnet ($p < 0,001$)

Tabelle 2. Ablenkung der Arbeiterinnen verschiedener *Lasius*-Arten von ihrer eigenen Spur durch die Spursubstanz von *Lasius niger* oder *Lasius emarginatus* ($n = 200$)

Testart	Kontrollflüssigkeit resp. Spenderart der Konkurrenzlösung	Anzahl Läufe zugunsten der eigenen Spur
<i>Lasius fuliginosus</i>	Wasser	196 (98 %)
	<i>Lasius niger</i>	169 (85 %)
<i>Lasius niger</i>	Wasser	198 (99 %)
	<i>Lasius emarginatus</i>	156 (78 %)
<i>Lasius emarginatus</i>	Wasser	194 (97 %)
	<i>Lasius niger</i>	180 (90 %)
<i>Lasius flavus</i>	Wasser	136 (68 %)
	<i>Lasius niger</i>	99 (50 %)

Alle getesteten Arten der Unterfamilie Formicinae besitzen in der Rektalampulle eine auf die eigene Art spurbildend wirkende Substanz. Die Rektalampullen-Lösung von *Myrmica* und *Tapinoma* ist dagegen nicht signifikant führend.

Während *Lasius fuliginosus* mit Ausnahme von *Lasius flavus* alle künstlichen Spuren der getesteten Formicinen lesen kann, ist keine der

andern geprüften Arten imstande, der *fuliginosus*-Spur ebensogut zu folgen. Eine eventuelle Konzentrationsabhängigkeit dieser Artspezifität konnte mit folgendem Versuch überprüft werden:

Der Inhalt von je 50 Rektalampullen von *Lasius fuliginosus* und *Lasius niger* wurde in je 0,1 ml Wasser gelöst. Diese Ausgangslösungen wurden schrittweise um den Faktor fünf mit Wasser verdünnt. Die so erhaltenen Verdünnungsreihen wurden kreuzweise zwischen den zwei Spenderarten im *T*-Weg mit je 200 Arbeiterinnen geprüft. Als Kontrolle wurden die *fuliginosus*-Lösungen zudem auch intraspezifisch auf Wirksamkeit untersucht (Abb. 6).

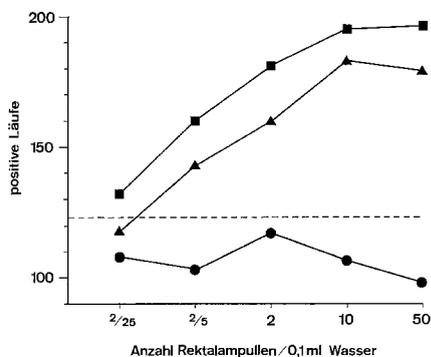


Abb. 6. Konzentrationsabhängigkeit der Artspezifität der Spursubstanz von *Lasius fuliginosus* und *Lasius niger* ($n = 200$). ■ *fuliginosus* ← *fuliginosus*, ▲ *fuliginosus* ← *niger*, ● *niger* ← *fuliginosus*. Die Pfeile deuten von der Spenderart zur Testart. Gestrichelte Linie = Signifikanzgrenze für Abweichungen vom erwarteten 1:1-Verhältnis ($p < 0,001$)

Die Spursubstanz von *Lasius fuliginosus* ist in allen angewendeten Konzentrationen gegenüber *niger*-Arbeiterinnen artspezifisch. Anders verhält sich die Spursubstanz von *Lasius niger*. Ihre führende Wirkung auf *fuliginosus*-Arbeiterinnen wird mit zunehmender Konzentration besser, erreicht jedoch nie den Wert der *fuliginosus*-Lösung; die erhaltene Kurve verläuft mehr oder weniger parallel zu derjenigen der Kontrollserie.

Damit ist gezeigt, daß die *fuliginosus*-Spursubstanz auch bei verschiedenen Konzentrationen gegenüber *Lasius niger* die Artspezifität bewahrt.

4. Diskussion

Wenn zwei Arten A und B ihre künstlichen Spuren gegenseitig nicht lesen können, so darf daraus geschlossen werden, daß die Spursubstanzen a und b sich chemisch stark unterscheiden (WILSON und PAVAN, 1959; WILSON, 1962; BLUM und ROSS, 1965). Ist jedoch die Wirkung der Spursubstanz a und der Spursubstanz b innerhalb der Arten A und B artunspecific, so kann angenommen werden, daß es sich um chemisch

gleiche oder mindestens ähnliche Produkte handelt (WILSON und PAVAN, 1959; BLUM et al., 1964).

Eine interessante Erklärungsmöglichkeit für die Unspezifität der in der Giftdrüse produzierten Spursubstanz dreier Arten der Unterfamilie Myrmicinae finden wir bei BLUM und ROSS (1965). Die Autoren sind der Ansicht, daß in diesem Falle die Art A nebst ihrer eigenen auch die Spursubstanzen der Arten B und C produziert und umgekehrt.

Diese Erklärung kann in etwas abgeänderter Form zur Deutung der Spezifitätsverhältnisse innerhalb der Gattung *Lasius* angewendet werden. Die Tatsache, daß die interspezifischen Tests stets einen geringeren Führungswert erbringen als die intraspezifischen Versuche, könnte auf einen Konzentrationseffekt zurückgeführt werden. Das Ergebnis des quantitativen Versuches zwischen *Lasius fuliginosus* und *Lasius niger* (Abb. 6) zeigt jedoch, daß die *niger*-Spur auch bei verschiedenen Konzentrationen der Spursubstanz-Lösungen nie die gleich große Wirkung auf *fuliginosus*-Arbeiterinnen ausübt wie die *fuliginosus*-Spur. Es ist deshalb anzunehmen, daß in unserem Falle die Art A nicht das Spursubstanzmolekül b der Art B produziert, sondern nur ein chemisch ähnliches Produkt b' oder b''. Dabei gilt für die Wirksamkeit: $b > b' > b''$. Diese Annahme reicht aus, um die Spezifitätsverhältnisse innerhalb der getesteten *Lasius*-Arten zu erklären (Tabelle 3).

Tabelle 3. Spurbildende Komponenten in der Rektalampullen-Flüssigkeit verschiedener *Lasius*-Arten

Art	Eigene Spursubstanz	Weitere Komponenten
<i>Lasius fuliginosus</i>	a	—
<i>Lasius niger</i>	b	a' c' d'
<i>Lasius emarginatus</i>	c	a' b'
<i>Lasius flavus</i>	d (?)	—

Hypothese: *Lasius fuliginosus* produziert nur ihre eigene Spursubstanz, die Rektalampullen-Flüssigkeit ist deshalb hoch artspezifisch. Die Rektalampulle von *Lasius niger* und *Lasius emarginatus* enthält neben ihrer eigenen Spursubstanz auch Komponenten, die den Spursubstanzen anderer *Lasius*-Arten chemisch ähnlich sind. Dadurch geht die Artspezifität verloren. *Lasius flavus* besitzt keine oder nur eine schwach wirksame Spursubstanz.

Auch die Resultate des erweiterten Spezifitätstests können auf diese Weise gedeutet werden: Alle getesteten Formicinen produzieren eine Verbindung, die der *fuliginosus*-Spursubstanz ähnlich ist und von *fuliginosus*-Arbeiterinnen verstanden wird. Die Rektalampulle von *fuliginosus* enthält dagegen keine Verbindung, die auf die getesteten Arten der Unterfamilie Formicinae spurbildend wirkt.

Ein Beweis für die Richtigkeit dieser Erklärung kann erst erbracht werden, wenn es gelingt, die verschiedenen Spursubstanzen zu isolieren und deren Struktur aufzuklären. Es wird sich dann auch zeigen lassen, ob eventuell eine unterschiedliche Leistungsfähigkeit der Rezeptoren verschiedener Arten in der Spezifitätsfrage eine gewisse Rolle spielt.

D. Stabilität und Inaktivierung der Spursubstanz

Die von einem Tier gelegte Spur ist nur wenige Minuten aktiv (GOETSCH, 1934; WILSON, 1962). Diese Kurzlebigkeit führt WILSON (1962) auf eine hohe Flüchtigkeit der Spursubstanz zurück. Auf Papier dauert die Wirksamkeit fünf- bis zehnmal länger als auf Glas, da durch stärkere Absorption die Evaporation gedrosselt wird (WILSON, 1962). Auch BLUM und PORTOCARRERO (1964) und BLUM und ROSS (1965) sind der Ansicht, daß die Größe des Dampfdruckes die Aktivitätsdauer einer Spur bestimmen kann. WALSH et al. (1965) vermuten jedoch auf Grund ihrer Erfahrungen bei der Isolierung der Spursubstanz von *Solenopsis saevissima*, daß auch chemische Reaktionen mit Luftsauerstoff oder Wasser an der Inaktivierung beteiligt sein könnten. Durch den ständigen Beitrag vieler Arbeiterinnen wird die Ausgangspur immer mehr verstärkt und führt unter günstigen Bedingungen zu einer tagelang wirkenden Geruchsfährte ("trunk route", SUDD, 1960). Ist die Spursubstanz wasserlöslich, so kann auch eine solche Spur durch starke Regenfälle ihre Wirksamkeit in kurzer Zeit einbüßen (BLUM und ROSS, 1965).

Für *Lasius fuliginosus* existieren in der Literatur verschiedene Angaben über die Aktivitätsdauer der Geruchsspuren. Nach BRUN (1914) behält eine lebhaft begangene Straße ihre Wirksamkeit während mehrerer Stunden. CARTHY (1951) ermittelte eine Inaktivierungszeit von einigen Minuten bis zu einer Stunde. HANGARTNER und BERNSTEIN (1964) beobachteten, daß künstliche Spuren ihre führende Wirkung durch das Eintrocknen verlieren, durch Wiederbefeuchten mit Wasser jedoch reaktiviert werden können.

Aus diesen Daten ergab sich die Fragestellung, welche Faktoren an der Inaktivierung der *fuliginosus*-Spur beteiligt sind und welche Rolle das Wasser bei diesem Vorgang spielt.

1. Einfluß des Luftsauerstoffes

Zur Überprüfung des Einflusses von reinem Sauerstoff brachte ich je 0,1 ml einer Standardlösung in zwei kleine Glastuben. Während 5 min leitete ich mit einer Kapillare knapp über der Lösung reinen Sauerstoff resp. Stickstoff ein. Nach sorgfältigem Verschuß mit Kunststoffpfropfen wurden beide Gläschen während 4 Tagen bei Zimmertemperatur belassen. Anschließend wurde die unter Sauerstoff gehaltene Lösung mit der Stickstoffkontrolle im *T*-Weg einem Konkurrenztest unterworfen. Ein zweiter Ansatz wurde erst nach 11 Tagen geprüft.

Um die Wirkung des Luftsauerstoffes festzustellen, wurde in einer weiteren Serie anstelle von reinem Sauerstoff Luft eingeleitet. Die Kontrolle stand auch in diesem Versuch unter Stickstoff. Der erste Ansatz wurde nach 3, der zweite nach 13 Tagen getestet. Tabelle 4 gibt die Zusammenstellung aller Daten.

Tabelle 4. *Konkurrenztests zwischen Standardlösungen, welche während verschiedener Zeiten dem Einfluß von reinem Sauerstoff, Stickstoff oder Luft ausgesetzt wurden; 1:1-Erwartung*

Expositionszeit in Tagen	O ₂	N ₂	Luft	n	p
4	224	276	—	500	<0,05
11	115	285	—	400	<0,01
3	—	51	49	100	>0,05
13	—	109	91	200	>0,05

Die Lösungen unter reinem Sauerstoff zeigten sowohl nach 4 als auch nach 11 Tagen Expositionszeit einen gesicherten Aktivitätsverlust gegenüber den Stickstoff-Kontrollen. Im Konkurrenztest mit dest. Wasser führte die während 11 Tagen unter Sauerstoff gestandene Lösung jedoch immer noch 87% der auslaufenden Tiere ($n = 200$). Der absolute Aktivitätsverlust ist demnach gering.

Für die Lösung unter Luft konnte gegenüber der Stickstoff-Kontrolle keine gesicherte Abnahme der Wirksamkeit nachgewiesen werden. Der Einfluß des Luftsauerstoffes kann aus diesem Grunde vernachlässigt werden.

2. Einfluß des Tageslichtes

Von zwei Reagenzglaschen mit je 0,1 ml Standardlösung wurde das eine ganz mit Staniol umwickelt. Das andere wurde nach Verschuß der Öffnung mit Staniol dem Tageslicht ausgesetzt. Nach 5 bzw. nach 22 Tagen verglich ich die beiden Lösungen im Konkurrenztest (Tabelle 5).

Tabelle 5. *Konkurrenztests zwischen belichteten und unbelichteten Standardlösungen; 1:1-Erwartung*

Expositionszeit in Tagen	Belichtet	Unbelichtet	n	p
5	214	186	400	>0,05
22	108	92	200	>0,05

Die belichtete Lösung war nach 22 Tagen gelblich gefärbt, während die unbelichtete Kontrolle wasserklar blieb. Die Ergebnisse der Konkurrenztests zeigen aber, daß dieser Farbwechsel nicht mit Aktivitätsverlust verbunden ist. Das Tageslicht kommt deshalb als inaktivierender Faktor nicht in Frage.

3. Einfluß von Hitze

Je 0,1 ml Standardlösung wurden in zwei 0,5 ml fassende Glasampullen eingeschmolzen. Zur Feststellung, ob durch Hitzebehandlung Aktivität verloren geht, legte ich die eine Ampulle in siedendes Wasser. Die andere wurde als Kontrolle bei Zimmertemperatur aufbewahrt. Nach 2 Std testete ich die abgekühlte, hitzebehandelte Lösung im Konkurrenztest mit der unbehandelten Kontrolle. Eine weitere Probe wurde während 8 Std dem siedenden Wasser ausgesetzt und anschließend im *T*-Weg geprüft (Tabelle 6).

Tabelle 6. Konkurrenztests zwischen hitzebehandelten und unbehandelten Standardlösungen; 1:1-Erwartung

Expositionszeit in Std	Hitzebehandelt	Unbehandelt	<i>n</i>	<i>p</i>
2	166	234	400	< 0,001
8	51	349	400	< 0,001

Durch extreme Hitzebehandlung wird eindeutig Aktivität verloren. Der Verlust ist bereits nach zweistündiger Versuchsdauer gesichert. Erstaunlich ist, daß die während 8 Std unter Hitzeeinfluß gestandene Lösung im Konkurrenztest mit dest. Wasser trotzdem noch alle auslaufenden Tiere führte (*n* = 200). Offenbar genügte die restliche Konzentration an Spursubstanz, um noch bei allen Tieren das Nachfolgeverhalten auszulösen.

4. Einfluß von Lauge und Säure

0,3 ml Standardlösung wurden dreigeteilt und jedem Reagenzglaschen entweder 0,02 ml 1 n Natronlauge, 0,02 ml 1 n Schwefelsäure oder 0,02 ml dest. Wasser zugesetzt. Die drei so erhaltenen Lösungen wurden nach 24 Std (Zimmertemperatur) im Konkurrenztest verglichen (Tabelle 7).

Tabelle 7. Konkurrenztests zwischen basischer, neutraler und saurer Standardlösung und destilliertem Wasser; 1:1-Erwartung

Basische Lösung	Neutrale Lösung	Saure Lösung	Destilliertes Wasser	<i>n</i>	<i>p</i>
—	93	107	—	200	> 0,05
1	149	—	—	150	< 0,001
0	—	100	—	100	< 0,001
65	—	—	235	300	< 0,001

Während für Säure keine inaktivierende Wirkung gefunden wurde, so brach bei Laugenzugabe die Aktivität der Standardlösung zusammen. Der Konkurrenzversuch zwischen der basischen Lösung und Wasser zeigte, daß die Rektalampullen-Flüssigkeit durch Zugabe von Natronlauge eine deutlich schreckende Wirkung bekam. Es konnte leicht gezeigt

werden, daß diese Schreckwirkung auf die Lauge selbst zurückzuführen ist. Wird 0,02 n Natronlauge mit dest. Wasser in Konkurrenz gesetzt, so verlassen 138 von 200 getesteten Arbeiterinnen den T-Weg durch den mit Wasser betupften Schenkel ($p < 0,001$). Um einen repräsentativen Wert für die Inaktivierung der Spursubstanz durch Natronlauge zu erhalten, ist es deshalb sinnvoller, als Kontrollflüssigkeit nicht Wasser, sondern Natronlauge zu verwenden. Ein so angesetzter Versuch ergab denn auch, daß die Wirksamkeit einer Standardlösung durch die zugegebene Base wohl massiv abnimmt, jedoch nicht vollständig verloren geht: Von 600 Ameisen verließen 241 den T-Weg durch den mit 0,2 n Natronlauge betupften Schenkel, während 359 Arbeiterinnen den mit basischer Standardlösung bedufteten Schenkel wählten ($p < 0,001$).

Der Aktivitätsverlust durch Laugenzugabe ist reversibel. Säuert man eine basische Standardlösung mit Schwefelsäure an, so wird die Spursubstanz wieder voll wirksam:

0,5 ml Standardlösung wurden im T-Weg mit dest. Wasser in Konkurrenz gesetzt und zwar a unbehandelt, b 15 min nach Zugabe von 0,1 ml 1 n Natronlauge und c 15 min nach Ansäuern mit 0,1 ml 1 n Schwefelsäure.

Tabelle 8. *Inaktivierung einer Standardlösung (SL) mit Natronlauge und Reaktivierung durch Ansäuern mit Schwefelsäure*

	SL	Wasser	n
SL unbehandelt	200	0	200
SL + NaOH	46	154	200
(SL + NaOH) + H ₂ SO ₄	198	2	200

Tabelle 8 zeigt, daß die Inaktivierung schon nach 15 min das bekannte Ausmaß erreichte, durch Säurezugabe jedoch wieder rückgängig gemacht werden konnte.

5. *Einfluß des Wassers*

Der Inhalt einer Rektalampulle wurde in 0,5 ml dest. Wasser gelöst. Die Hälfte dieser Lösung wurde mit der Normografo-Feder auf eine Normspur aufgetragen und sofort mit 100 Ameisen auf Wirksamkeit geprüft. Während der folgenden 9 Std wurde die Spur stündlich in trockenem und gleich anschließend in feuchtem Zustand mit je 100 Tieren getestet. Das Anfeuchten geschah durch Auftragen von dest. Wasser mit einer feinen Glaskapillare. Als Kontrolle wurde das Verhalten von 200 Arbeiterinnen gegenüber einer nur mit dest. Wasser befeuchteten Normspur überprüft.

Aus Abb. 7 geht hervor, daß zwei unabhängige Inaktivierungsvorgänge nebeneinander ablaufen. Die Spur verliert erstens durch das Austrocknen ihre Wirksamkeit. Der Prozeß ist reversibel; durch Anfeuchten mit Wasser wird die Fährte wieder aktiv (reversible Inaktivierung). Zweitens nehmen die Werte der wiederbefeuchteten Spur mit zunehmender

Versuchsdauer ab. Dieser Vorgang ist irreversibel (irreversible Inaktivierung). Im Kontrollversuch folgten nur 2 Tiere der mit dest. Wasser gelegten Spur ($n = 200$).

Die irreversible Inaktivierung könnte darauf zurückgeführt werden, daß bei jeder Wiederbefeuchtung ein Teil der Spursubstanz an der Kapillare hängen bleibt und auf diese Weise verlorengeht. Der folgende Ansatz zeigt jedoch, daß diese Erklärung nicht zutrifft:

Der Inhalt von fünf Rektalampullen wurde in 0,5 ml Wasser gelöst. Diese Lösung wurde mit der Normografo-Feder auf zehn Normspuren möglichst gleichmäßig verteilt. Eine Stunde nach dem Auftragen wurde Spur eins trocken und sofort anschließend feucht getestet. Nach einer weiteren Stunde wurde mit Spur zwei ebenso verfahren usw. Pro Test wurden je 100 Ameisen geprüft.

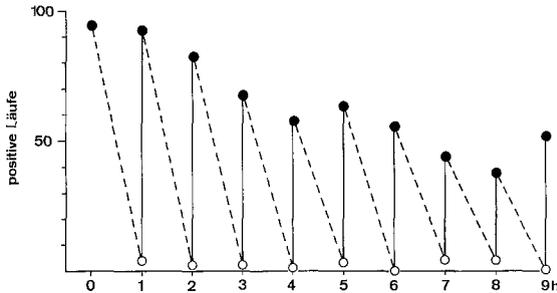


Abb. 7. Wiederholte Reaktivierung einer schwachen Spur mit Wasser ($n = 100$).
 • Positive Läufe auf der feuchten Spur, o Positive Läufe auf der ausgetrockneten Spur. — — Austrocknen, — Anfeuchten

Im trockenen Zustand erwiesen sich alle zehn Spuren als wirkungslos. Obwohl jede Spur nur einmal angefeuchtet wurde, sank auch hier die Anzahl positiver Läufe von anfänglich 74 (Spur 1) auf 46 (Spur 10). Durch eine lineare Regression kann gezeigt werden, daß die Abnahme der Aktivität auch jetzt noch gesichert ist ($p < 0,01$). Dies bedingt, daß zur Deutung der irreversiblen Inaktivierung eine andere Erklärung gefunden werden muß.

Zwei resp. zehn Rektalampullen wurden in 0,5 ml Petroläther aufgebrochen und die ganze Lösung auf eine Normspur aufgetragen. Nach dem vollständigen Verdunsten des Lösungsmittels wurde die Spur mit den zwei Hälften einer entsprechend gebrochenen, 3,8 mm dicken Glasplatte im Abstand von 0,2 mm beidseitig abgedeckt. Die Spaltbreite wurde so gewählt, daß die Ameisen mit ihren Fühlergeißeln nicht in direkten Kontakt mit der bedufteten Normspur kommen konnten. In beiden Ansätzen wurden 200 Arbeiterinnen geprüft.

Die zwei Rektalampullen starke Spur wurde von 63%, die mit zehn Rektalampullen beduftete Spur von 99% der auslaufenden Ameisen fehlerfrei begangen. Eine mit der gleichen Anordnung geprüfte Petrolätherspur wurde dagegen nur von zwei Tieren bis ans Ende verfolgt ($n = 200$). Diese Ergebnisse beweisen, daß die Spursubstanz in gas-

förmigem Zustand wirksam sein kann. Dank ihrer Flüchtigkeit diffundiert sie durch den Spalt an die Oberfläche der Glasplatte und löst dort das Nachfolgeverhalten aus. Der durch Evaporation bedingte Verlust an Spursubstanz-Molekülen reicht aus, um die irreversible Inaktivierung einer Spur zu erklären.

Wie ist nun aber die reversible Inaktivierung zu deuten und was geschieht bei der Reaktivierung durch Wasser? Das nachstehend beschriebene Experiment zeigt, daß die Aktivität einer künstlichen Spur nicht nur bei Anwesenheit von Wasser gesichert ist:

Der Inhalt von fünf Rektalampullen wurde in wäßriger Lösung auf eine Normspur aufgetragen und stündlich getestet. Alle 24 Std wurde die Spur mit Wasser angefeuchtet. Die Resultate von je 100 Läufen sind aus Abb. 8 ersichtlich.

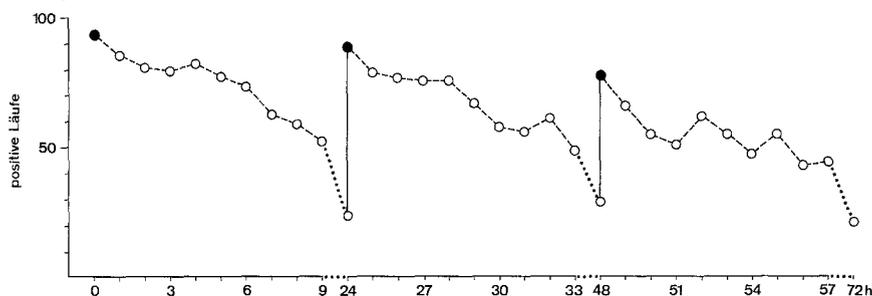


Abb. 8. Verlauf der reversiblen Inaktivierung einer starken Spur und deren Reaktivierung mit Wasser (Symbole vgl. Abb. 7)

Die Dauer der Wirksamkeit einer künstlichen Spur ist offenbar nicht abhängig vom Feuchtigkeitsgrad, sondern von der Menge aufgetragener Spursubstanz. Erhöht man die Konzentration der verwendeten Lösung um das zehnfache, so wird die reversible Inaktivierungsphase weit über den Zeitpunkt des Eintrocknens der Spur hinaus verlängert. Im zuerst beschriebenen Wiederbefeuchtungs-Versuch (Abb. 7) war infolge der geringen Spursubstanzmenge die reversible Inaktivierungsphase derart kurz, daß sie mit der Austrocknungszeit ungefähr zusammenfiel.

Verhindert man eine Spur am Eintrocknen, so ist nach Verlust der Aktivität keine Reaktivierung durch Wasser mehr möglich:

0,1 ml Wasser plus sechs Rektalampullen wurden halbiert und auf zwei Normspuren ausgestrichen. Nach sofortigem Test wurde die eine Spur in einer Arena mit trockenem, die andere in einer solchen mit wassergesättigtem Gipsausguß aufgespannt. Beide Arenen waren mit einer Glasplatte abgedeckt und konnten wechselweise ans Nest angeschlossen werden. In einstündigen Intervallen wurden beide Spuren mit je 100 Tieren geprüft. 5 min vor dem sechsten Test wurde mit einer Kapillare Wasser aufgetragen. Abb. 9 gibt Auskunft über die erhaltenen Resultate.

Die Spur auf trockenem Gips verhält sich den bisherigen Befunden entsprechend und kann nach der Inaktivierung durch Wasserzugabe reaktiviert werden. Die Aktivität der in der Feuchtkammer gelegenen

Spur nimmt anfänglich langsamer, dann immer schneller ab als die Wirksamkeit der trockenen Vergleichspur. Dadurch kommt es zu einer Überschneidung der zwei Kurven. Vorversuche haben gezeigt, daß die Lage des Schnittpunktes von der Menge aufgetragener Spursubstanz abhängt.

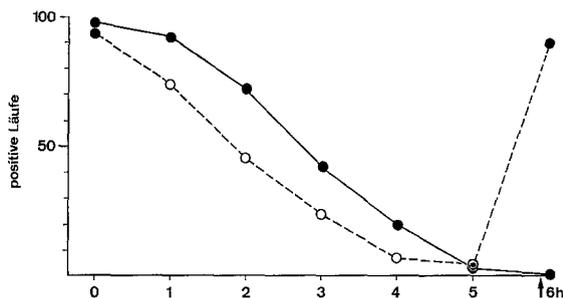


Abb. 9. Verlauf der Inaktivierung einer drei Rektalampullen starken Spur auf trockener und auf feuchter Unterlage und Reaktivierungsversuch mit Wasser ($n=100$). — Spur auf feuchter Unterlage, — — — Spur auf trockener Unterlage, • Positive Läufe auf feuchter Spur, ◦ Positive Läufe auf ausgetrockneter Spur. Der Pfeil markiert den Zeitpunkt der Wasserzugabe

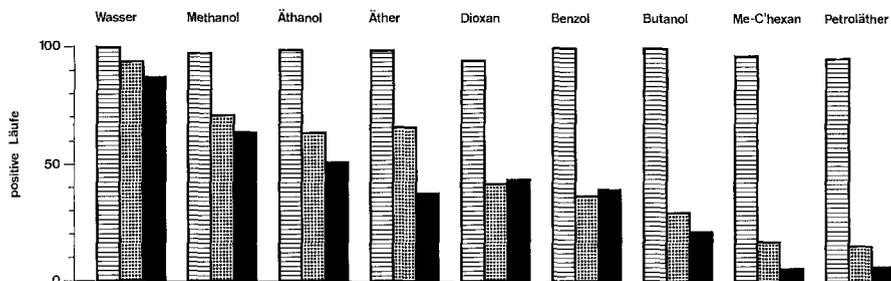


Abb. 10. Reaktivierende Wirkung verschiedener Lösungsmittel ($n=100$). Schraffiert: Positive Läufe auf frisch gelegter, feuchter Spur. Punktiert: 15 min nach dem Auftragen der entsprechenden Lösungsmittel. Schwarz: Eine Stunde nach dem Reaktivierungsversuch

In unserem Beispiel geschieht die Überschneidung erst nach 4—5stündiger Versuchsdauer. Das Erstaunliche ist, daß die auf nassem Gips gelegene Spur nach dem Verlust ihrer Aktivität durch Wasserzugabe nicht mehr reaktiviert werden konnte. Auch die Gipsunterlage erwies sich nach dem Entfernen der Normspur als inaktiv.

Ist die Wirkung des Wassers spezifisch oder haben auch andere Lösungsmittel reaktivierende Eigenschaften?

Der Inhalt von 18 Rektalampullen wurde in wässriger Lösung auf neun Normspuren verteilt. Jede Spur wurde sofort, d. h. in noch feuchtem Zustand getestet und hernach bei Zimmertemperatur belassen. Nach 8 Tagen waren sämtliche Spuren unwirksam und wurden mit je einem der neun nach speziellen Gesichtspunkten

ausgewählten Lösungsmittel angefeuchtet. 15 min resp. 1 Std nach dieser Wiederbefeuchtung wurden sie mit je 100 Arbeiterinnen auf Aktivität untersucht. Abb. 10 zeigt die Ergebnisse in der Reihenfolge der reaktivierenden Wirkung der getesteten Lösungsmittel.

Die Wirkung des Wassers ist nicht spezifisch; auch andere Lösungsmittel wirken reaktivierend. Obwohl in jedem Versuch die Reihenfolge leicht variiert, so ist immer ersichtlich, daß die reaktivierende Wirkung mit zunehmender Eluotropie des Lösungsmittels steigt. Das heißt, je besser ein Lösungsmittel ein adsorbiertes Molekül von der Unterlage zu verdrängen vermag, um so größer ist seine reaktivierende Wirkung. Im Kontrollversuch, in dem die reinen Lösungsmittel 15 min nach dem Auftragen getestet wurden, führte die mit Wasser befeuchtete Normspur eine Arbeiterin bis ans Ende ($n = 100$). Die anderen Lösungsmittel waren vollständig wirkungslos.

Daß die Größe der Reaktivierung nicht nur vom Lösungsmittel, sondern auch von der Adsorptionsfähigkeit der Unterlage abhängt, zeigt folgender Versuch:

0,1 ml Wasser plus vier Rektalampullen wurden halbiert und jede Hälfte auf Glas bzw. auf Papier normspurformig aufgetragen und sofort getestet. Im 24-Std-Rhythmus wurden beide Spuren trocken und anschließend feucht geprüft. Für jeden Test wurden 100 Ameisen verwendet.

Die trockenen Spuren waren in jedem Falle ohne führende Wirkung. Die nach dem Anfeuchten erhaltenen Werte können der Abb. 11 entnommen werden. Sie zeigen, daß die Reaktivierung mit Wasser auf Papier und auf Glas gelingt. Auf Papier ist die Anzahl der positiven Läufe nach dem Anfeuchten stets höher als auf Glas. Diese Differenz wird mit zunehmender Versuchsdauer größer, was bedeutet, daß die Aktivität der auf Glas gelegten Spur schneller abnimmt als diejenige auf Papier.

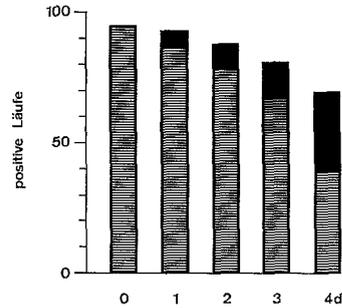


Abb. 11. Vergleich der Reaktivierung einer Spur auf Glas und auf Papier ($n = 100$). Schraffiert: Positive Läufe auf der wiederbefeuchteten Glas-Spur. Schraffiert plus schwarz: Positive Läufe auf der wiederbefeuchteten Papier-Spur

6. Diskussion

Bei der Beurteilung der Aktivitätsdauer einer künstlichen Spur ist zwischen einer reversiblen und einer irreversiblen Inaktivierung zu unterscheiden. Während Luftsauerstoff und Tageslicht als inaktivierende Faktoren vernachlässigt werden können, so wird bei Behandlung mit Hitze, reinem Sauerstoff oder Natronlauge ein gesicherter Abfall der

Wirksamkeit der Spursubstanz festgestellt. Dieser Verlust kann jedoch nicht zur Erklärung der irreversiblen Inaktivierung herbeigezogen werden, da unter natürlichen Bedingungen weder reiner Sauerstoff noch Hitze noch extreme pH-Schwankungen vorkommen. Die irreversible Inaktivierung kann deshalb nur durch Evaporation der Spursubstanz erklärt werden. Für die Richtigkeit dieser Annahme spricht der Befund, daß die Spursubstanz in gasförmigem Zustand wirksam sein kann.

Schwieriger zu deuten ist die reversible Inaktivierung. Eine einfache Erklärung wäre die folgende: Das Spursubstanz-Molekül ist wasserdampf-*flüchtig*. Wasserzugabe würde demzufolge Start der Wasserdampfdestillation und dadurch Auslösung des Nachfolgeverhaltens bedeuten. Fehlt das Wasser, so gehen nur wenige Moleküle von der Unterlage weg. Diese genügen nicht, um die Folgereaktion auszulösen. Obwohl sich im Laufe der chemischen Untersuchung zeigte, daß die Spursubstanz tatsächlich wasserdampfdestillierbar ist, so können mit obiger Theorie nicht alle Befunde befriedigend erklärt werden: Ist z. B. die Konzentration der aufgetragenen Spursubstanzlösung groß, so führt die künstliche Spur auch in trockenem Zustand. Ferner können mit dem Ätherextrakt gefriergetrockneter Ameisen hochwirksame Spuren gelegt werden, obwohl dabei praktisch kein Wasser zum Einsatz kommt (HUWYLER, 1966).

Mit der folgenden Modellvorstellung dagegen sind alle Resultate interpretierbar²: Jede Unterlage besitzt eine große Zahl von Adsorptionsstellen, durch welche Moleküle festgehalten werden können. Wasser besitzt eine größere Affinität zu solchen Adsorptionsstellen als die Spursubstanz. Dies bedingt, daß bei Anwesenheit von Wasser und Spursubstanz die Adsorptionsstellen durch Wassermoleküle besetzt werden. Das Wasser verdunstet aber dank tieferem Siedepunkt schneller als die Spursubstanz, welche die dadurch frei werdenden Adsorptionsstellen einnehmen kann.

Abb. 12 zeigt die Anwendung dieses Modells zur Erklärung der reversiblen Inaktivierung einer Spur.

Das Adsorptionsmodell erklärt auch die Daten der Abb. 10. Je eluotroper ein Lösungsmittel ist, d. h., je besser es ein adsorbiertes Molekül von der Unterlage zu verdrängen imstande ist, um so besser ist seine reaktivierende Wirkung. Verhindert man die Spur am Eintrocknen, so können die Spursubstanz-Moleküle nicht adsorbiert werden und bleiben frei flüchtig. Die Spur erschöpft sich rasch und irreversibel durch Evaporation (Abb. 9).

Die adsorbierende Oberfläche von Papier ist größer als diejenige von Glas. Auf Papier werden die Spursubstanz-Moleküle deshalb schneller adsorbiert; der Verlust an Spursubstanz durch Evaporation ist geringer. Die Werte einer reaktivierten Spur auf Papier sind deshalb höher als solche auf Glas (Abb. 11).

² Herrn Priv.-Doz. Dr. B. BÖHLEN vom Chemischen Institut der Eidg. Techn. Hochschule danke ich für seine Hilfe bei der Entwicklung dieses Modelles.

Die Gesamtheit der Ergebnisse kann folgendermaßen zusammengefaßt werden:

Auf feuchter Unterlage wird die Spur hauptsächlich inaktiviert durch Evaporation der Spursubstanz. Die Inaktivierungszeit ist abhängig von der Menge aufgetragener Spursubstanz. Der Vorgang ist irreversibel.

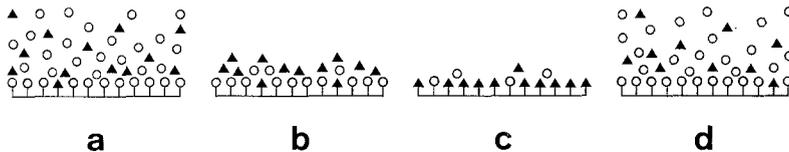


Abb. 12a—d. Reversible Inaktivierung und Reaktivierung einer künstlichen Spur (Modellvorstellung). ○ Wassermoleküle, ▲ Spursubstanzmoleküle, | | | | Adsorptionsstellen. a Situation kurz nach dem Auftragen der Lösung. Die Adsorptionsstellen werden sofort von Wassermolekülen besetzt. Die Spursubstanz bleibt frei flüchtig; die Folgereaktion wird ausgelöst. b Das freie Wasser ist größtenteils verdunstet. Die Spur ist optisch trocken. Die Evaporation der adsorbierten Wassermoleküle beginnt. Jede frei werdende Adsorptionsstelle kann von einem Spursubstanz-Molekül eingenommen werden. Dadurch nimmt die Wirksamkeit der Spur ab. Je konzentrierter die aufgetragene Lösung war, um so länger dauert es, bis alle Spursubstanz-Moleküle adsorbiert sind. c Das adsorbierte Wasser steht im Gleichgewicht mit der relativen Feuchtigkeit der Luft. Die in geringer Zahl weggehenden Spursubstanz-Moleküle genügen nicht zur Auslösung der Folgereaktion. d Durch Wasserzugabe werden die Spursubstanz-Moleküle wieder von den Adsorptionsstellen verdrängt und dadurch frei flüchtig. Ihre Konzentration ist infolge dauernder Evaporation (irreversible Inaktivierung) kleiner als in a, d. h.,

Wirksamkeit Spur d < Wirksamkeit Spur a

Auf trockener Unterlage wird die Spur hauptsächlich inaktiviert durch Adsorption der Spursubstanz. Die Inaktivierungszeit ist abhängig von der Adsorptionsfähigkeit der Unterlage und von der Menge aufgetragener Spursubstanz. Durch Befeuchten mit Wasser kann die Spur reaktiviert werden; der Vorgang ist reversibel.

In jedem Falle dürften sich die beiden Vorgänge überlappen. Auf trockener Unterlage ist die Evaporation nicht verhindert, sondern durch Adsorption nur stark gedrosselt. Dasselbe gilt auf feuchter Unterlage für die Adsorption.

E. Orientierung der *fuliginosus*-Arbeiterinnen im Spursubstanz-Duffeld

WILSON und BOSSERT (1963), sowie BOSSERT und WILSON (1963) haben für *Solenopsis saevissima* gezeigt, daß sich die Spursubstanz dank ihrer Flüchtigkeit dreidimensional im Raume ausbreitet, wobei die Duftkonzentration entlang der bedufteten Linie am größten ist und in seitlicher Richtung abnimmt. Das Diffusionsgefälle ist der einzige

Richtungsweiser im Duftfeld und kann von einem Tier auf zwei Arten festgestellt werden (LINDAUER und MARTIN, 1963):

„1. Es werden nacheinander an mehreren Stellen des Duftfeldes Riechproben entnommen, diese miteinander verglichen und so das Gefälle in Zielrichtung ausgemacht: Sukzessive Differenzwahrnehmung durch sog. *klinotaktische* Suchbewegungen. Das Ziel kann nach dieser Methode durch *monorhines* Abtasten des Duft-raumes, d. h. also mit Hilfe einseitiger Sinnesorgane aufgefunden werden.

2. Mit Hilfe bipolarer, zweiseitiger Sinnesorgane entnimmt das Tier *simultan* mindestens zwei Riechproben aus zwei verschiedenen Punkten des Duftfeldes und stellt durch unmittelbaren Vergleich die Fallrichtung fest; wenn es sich anschließend so lange dreht, bis von beiden Seiten die gleiche Duftintensität gemeldet wird, kann es entlang des Balanceweges das Duftzentrum erreichen: *tropotaktische* Orientierung.“

Es wäre nun interessant zu wissen, nach welchem Modus sich *Lasius fuliginosus* auf ihren Geruchsspuren orientiert. Da mit Ameisen in dieser Richtung noch nicht experimentiert wurde, untersuchte ich in Anlehnung an die Arbeit über die Orientierung der Honigbiene (LINDAUER und MARTIN, 1963; MARTIN, 1964), das Verhalten von einseitig fühl-er-amputierten Arbeiterinnen und Tieren mit überkreuzten Fühlern. Die dazu notwendigen Eingriffe an den Ameisen wurden folgendermaßen vorgenommen:

Die Amputation der Antennen geschah ohne Narkose. Die Tiere wurden an den Beinen festgehalten und die Fühler in der Mitte der Schäfte mit einer Schere abgetrennt. Bei der Überkreuzung der Fühler erwies es sich als vorteilhaft, die Ameisen bis zur Unbeweglichkeit abzukühlen. In diesem Zustand konnten sie meist ohne Schwierigkeit mit Minuzien auf einer Kunststoffplatte fixiert werden. Es wurde dabei sorgfältig darauf geachtet, daß die Tiere an keiner Stelle verletzt wurden. Das Verkleben der überkreuzten Fühlerschäfte gelang am besten mit rotem Nagellack (Abb. 13). Die Fühlergelenke zwischen Kopf und Schaft blieben absichtlich unverklebt, um dem Tier die Möglichkeit zu geben, den Fühlerkomplex zu heben und zu senken. Die Fühlergeißeln konnten in diesem Zustand nur nach außen abgewinkelt werden.

15 min nach dem Anbringen des Nagellackes konnten die Arbeiterinnen befreit werden. Mit den Versuchen wurde in allen Fällen erst 20 Std nach dem Eingriff begonnen.

1. Vergleich der Leistungsfähigkeit und des Laufschemas von behandelten und unbehandelten Tieren

Je 25 links oder rechts fühl-er-amputierte Tiere und 50 Arbeiterinnen mit überkreuzten Fühlern wurden zusammen mit 50 unbehandelten Kontrolltieren in ein Mikronest (10/6/4 cm) gesperrt und an der Arena angeschlossen. In einer ersten Serie wurde auf einer drei Rektalampullen starken Normspur die Anzahl positiver Läufe bei behandelten und bei unbehandelten Tieren gemessen. Ein positiver Lauf lag dann vor, wenn eine Ameise die ganze Normspur bis ans Ende verfolgte. In einer zweiten Serie wurde die zum Belaufen der 8,5 cm langen Normspur notwendige Zeit gestoppt. In allen Versuchen wurden die Spuren nach 15 min ausgewechselt und die getesteten Tiere ins Nest zurückgeschüttet.

Aus Tabelle 9 ist ersichtlich, daß für behandelte Ameisen weniger positive Läufe und längere Laufzeiten gemessen wurden als für intakte Kontrolltiere. Die Tiere mit überkreuzten Fühlern sind zudem gegenüber einseitig amputierten Arbeiterinnen weniger leistungsfähig. Die

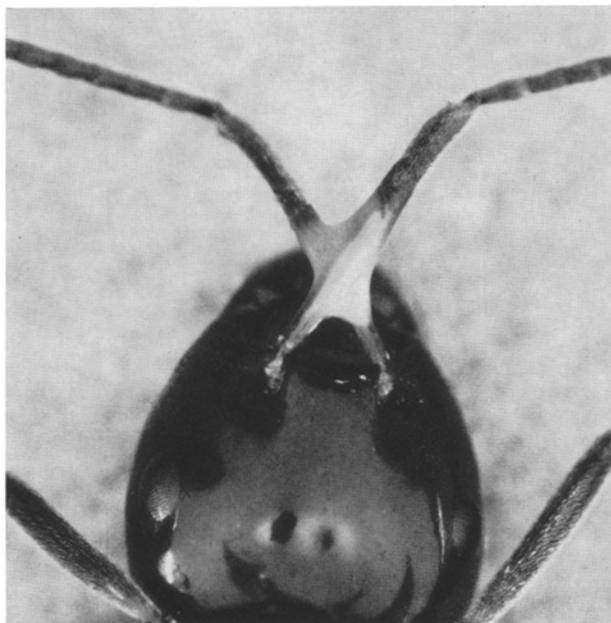


Abb. 13. Ausschnitt aus der überkreuzten und mit Nagellack verklebten Fühlerregion. Um den Kontrast zu erhöhen, wurde in diesem Falle weißer Nagellack verwendet

Tabelle 9. Vergleich der Leistungsfähigkeit behandelter und unbehandelter Arbeiterinnen auf der Normspur

	Unbehandelt	Einseitig fühler- amputiert	Antennen überkreuzt
Positive Läufe	92% ($n=200$)	84,5% ($n=200$)	65,4% ($n=78$)
Mittlere Laufzeit in sec	$3,5 \pm 0,06$ ($n=200$)	$6,3 \pm 0,15$ ($n=200$)	$19,5 \pm 1,34$ ($n=52$)

Differenz der positiven Läufe zwischen einseitig Amputierten und Kontrolltieren ist nur schwach gesichert ($p < 0,05$). Für alle anderen Unterschiede gilt $p < 0,01$.

Vergleicht man die Laufbahnen der behandelten Tiere mit denjenigen der intakten Ameisen auf einer geraden Spur, so werden diese Befunde verständlicher (Abb. 14).

Die unbehandelten Tiere pendeln mit dem ganzen Körper regelmäßig auf der Spur hin und her. Dadurch kommen die Fühlerspitzen abwechselnd in den Bereich höchster Duftkonzentration. Ist die Spur genügend

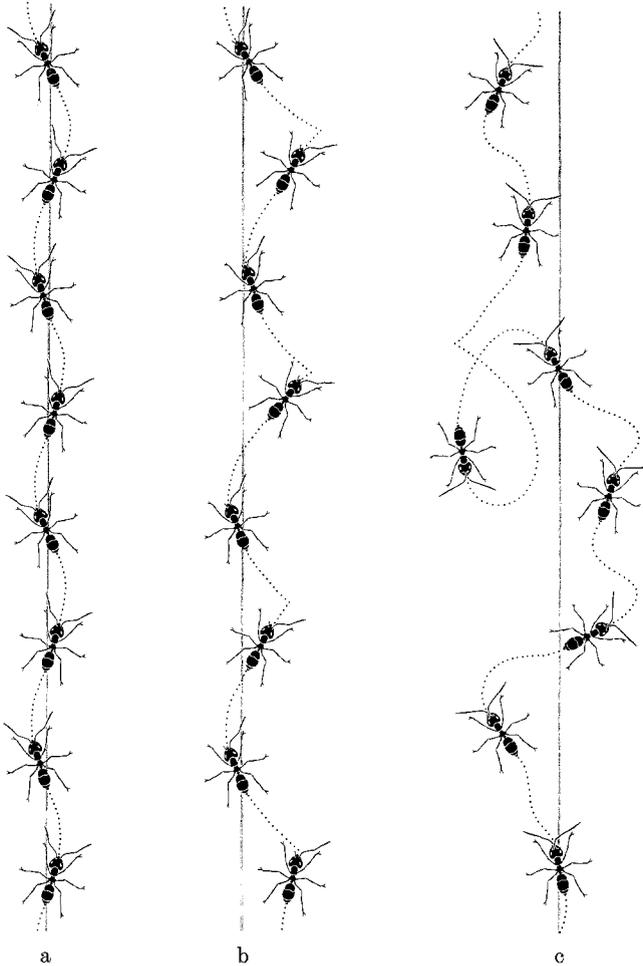


Abb. 14a—c. Schema der Laufbahnen intakter (a) und linksseitig fühlerramputierte Tiere (b) im Vergleich zu Arbeiterinnen mit überkreuzten Fühlern (c) auf einer geraden Duftspur

stark, so wird die Stellung der Fühler zum Körper während des Laufens nur unwesentlich verändert. Der Lauf ist regelmäßig und zügig. Die einseitig Amputierten zeigen eine deutliche Tendenz zur intakten Seite. Ihr girlandenförmiger Lauf wirkt unsicher.

Am ungenauesten verfolgen die Tiere mit überkreuzten Fühlern die Duftspur. Oft bleiben sie stehen und reinigen intensiv beide Fühler. Interessant ist, daß mehr als die Hälfte der getesteten Arbeiterinnen trotz seitenverkehrter Information imstande war, die Hauptrichtung der Spur mehr oder weniger einzuhalten.

*2. Reaktion der einseitig fühlamputierten Arbeiterinnen
im beidschenklig bedufteten T-Weg*

Wenn die einfühlerigen Ameisen bei Anwesenheit von Spursubstanzduft tatsächlich eine Drehtendenz zur intakten Seite zeigen, so ist zu erwarten, daß sie im beidschenklig bedufteten T-Weg häufiger aus dem auf der intakten Seite liegenden Schenkel auslaufen.

Der Inhalt von fünf Rektalampullen wurde in 0,5 ml Petroläther gelöst und im T-Weg beidschenklig aufgetragen. Mit dieser Anordnung wurden je 200 rechts- und linksseitig fühlamputierte Arbeiterinnen getestet. Das Auswechseln des T-Weges erfolgte alle 15 min (Tabelle 10).

Tabelle 10
Reaktion einseitig Amputierter im beidschenklig bedufteten T-Weg (n = 200)

Fühleramputierte Seite	Austritte aus dem rechten Schenkel	Austritte aus dem linken Schenkel
Rechts	14	186
Links	183	17

Das Resultat ist eindeutig. In beiden Fällen bevorzugten mehr als 90% der auslaufenden Tiere den Schenkel auf der intakten Seite. Für 400 Kontrollläufe mit unbehandelten Arbeiterinnen konnte dagegen keine signifikante Abweichung vom 1:1-Verhältnis gefunden werden ($p > 0,05$).

*3. Reaktion der einseitig fühlamputierten Arbeiterinnen
im diffusen Spursubstanz-Duftfeld*

Die Ergebnisse machen es wahrscheinlich, daß die einseitig Amputierten durch die Spursubstanz auf die intakte Seite abgedreht werden. Durch das Studium des Verhaltens im diffusen Duftfeld kann dieser vorläufige Befund besser überprüft werden:

Die in Abb. 15 dargestellte Halbkreisfläche (Durchmesser 10 cm) wurde möglichst gleichmäßig beduftet, indem eine Lösung von 0,5 ml Wasser plus 50 Rektalampullen mit einem Pinsel auf die Papierunterlage aufgetragen wurde. Die zu testenden Tiere konnten das Duftfeld nur im Mittelpunkt des Kreises betreten. Die Stelle, an der sie den Halbkreis überschritten, wurde für jedes Tier registriert. Arbeiterinnen, welche die Halbkreisfläche über den Durchmesser verließen, wurden den Sektoren 1 bzw. 12 zugerechnet. Alle 30 min wurde das beduftete Feld mit

Wasser leicht angefeuchtet, um die Wirksamkeit der Spursubstanz zu gewährleisten. In Abb. 16 sind die Ergebnisse der Läufe von je 100 rechts resp. links fühlerrampu- tierten Arbeiterinnen auf beduftetem und auf nur mit Wasser bestrichenem Feld zusammengestellt.

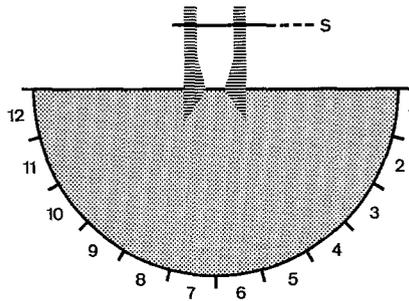


Abb. 15. Anordnung für die Versuche im Duftfeld (punktierte Fläche). *S* Schieber

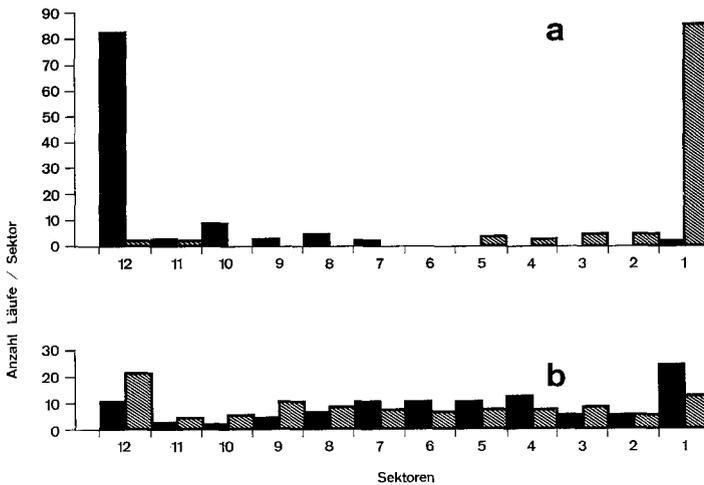


Abb. 16a u. b. Laufrichtungen einseitig fühlerrampu- tierten Arbeiterinnen auf bedufteter (a) und unbedufteter Halbkreisfläche (b). Schwarz: Linke Seite amputiert ($n = 100$). Schraffiert: Rechte Seite amputiert ($n = 100$)

VOWLES (1955) beobachtete, daß einseitig fühlerrampu- tierte Ameisen der Gattung *Eciton* auf einer unbehandelten Unterlage Drehbewegungen zur intakten Seite ausführen und im Spursubstanz-Duftfeld geradeaus laufen. Abb. 16 zeigt dagegen, daß operierte *fuliginosus*-Arbeiterinnen im diffusen Duftfeld eindeutig nach der intakten Seite abgedreht werden. Ihr bogenförmiger Lauf ist regelmäßig und zügig. Wendungen nach der operierten Seite konnten nur selten beobachtet werden. Im unbedufteten Feld zeigten die Tiere eine leichte Tendenz zur amputierten Seite.

Um eine eventuelle Abhängigkeit der Drehgröße von der Menge aufgetragener Spursubstanz zu testen, wurde die Versuchsanordnung der Abb. 17 verwendet:

Ein Kreis vom Radius 2,5 cm wurde mit dem Inhalt von 0, 2, 10 oder 50 Rektalampullen beduftet. Die operierten Tiere wurden durch einen sich verjüngenden Kanal aus Plexiglas auf die Mitte des Duftfeldes gezwungen. Im Moment, wo eine Ameise den Kreismittelpunkt erreicht hatte, wurde das Verjüngungsstück wie eine Zugbrücke hochgeklappt. Dadurch wurde dem Tier die volle Drehfreiheit gegeben.

Pro Konzentration wurden 200 linksseitig amputierte Arbeiterinnen getestet, wobei für jedes Tier wiederum die Stelle notiert wurde, an der es die Kreisfläche verließ. Alle 10 min wurde das Duftfeld ersetzt. Die Ergebnisse können der Abb. 18 entnommen werden.

Die Drehgröße einseitig amputierter Arbeiterinnen ist von der Stärke des gebotenen Duftfeldes abhängig. Eine Erhöhung der Duftstoffmenge bewirkt eine stärkere Drehung nach der intakten Seite. Diese Zunahme der Drehtendenz ist gesichert für die Erhöhung der Duftstoffmenge von 0 auf 2 und von 2 auf 10 Rektalampullen ($p < 0,01$), nicht signifikant dagegen für die Verstärkung des Duftfeldes von 10 auf 50 Rektalampullen ($p > 0,05$).

Auch in diesem Versuch zeigen die amputierten Tiere auf duftfreier Unterlage eine Drehtendenz zur operierten Seite. Ein Vergleich dieser Läufe mit denjenigen intakter Kontrolltiere bringt weitere Einblicke (Abb. 19).

Im Gegensatz zu einseitig fühlerramputierten Ameisen beschreiben intakte Arbeiterinnen nach ihrem Austritt entweder einen bogenförmigen Lauf nach links oder nach rechts³. Dadurch ergeben sich in den Laufhäufigkeiten zwei Maxima für die Sektoren 5 und 20. Die Länge des Vektors der resultierenden Orientierungsrichtung beträgt nur 0,12, was gegen eine gerichtete Verteilung der Messwerte spricht.

4. Reaktion der Arbeiterinnen mit überkreuzten Fühlern im T-Weg

Stößt ein Tier, dessen Antennen überkreuzt wurden, mit einer Fühlerspitze an einen Gegenstand, so zeigt seine Reaktion, daß es trotz unverklebter Fühlergelenke über die relative Stellung der Antennen zu seinem Körper (MARKL, 1962; LINDAUER und MARTIN, 1963) nicht mehr informiert ist: Anstatt sich vom Hindernis abzuwenden, dreht sich das Tier

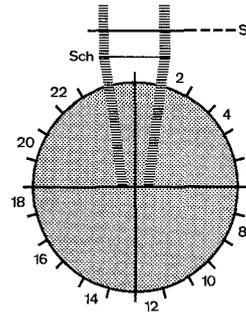


Abb. 17. Anordnung zur Prüfung der Drehgröße bei verschiedenen Konzentrationen des Duftfeldes. S Schieber, Sch Scharnier

³ Solche bogenförmigen Orientierungsläufe sind nach GOETSCH (1937) typisch für alle Ameisen; sie dienen der Erkundung der näheren Umgebung des Nestes.

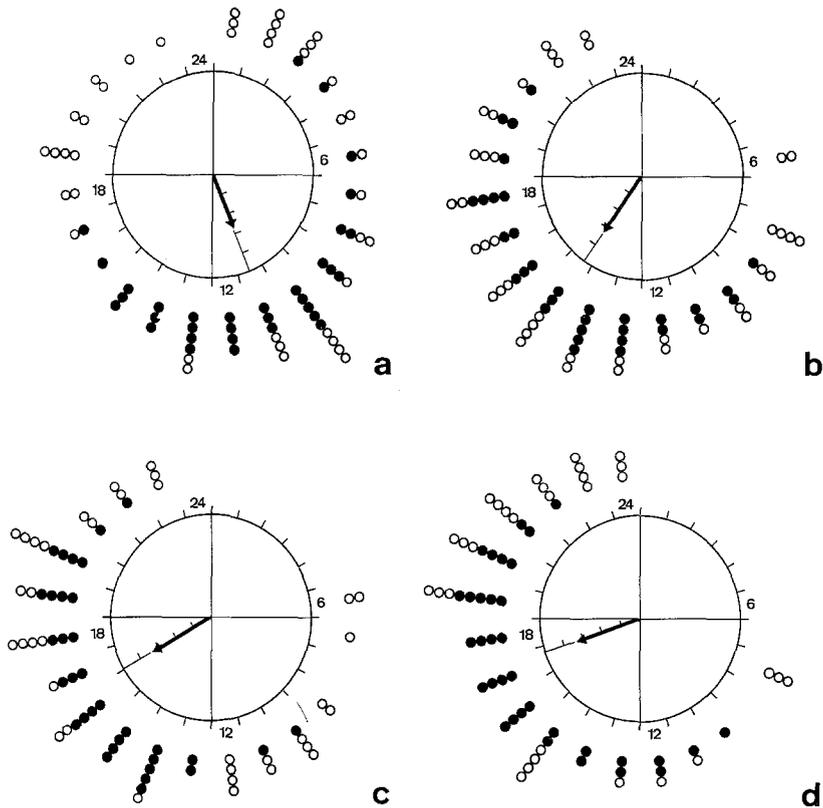


Abb. 18a—d. Laufrichtungen linksseitig amputierter Arbeiterinnen auf der mit 0 (a), 2 (b), 10 (c) oder 50 Rektalampullen (d) bedufteten Kreisfläche ($n = 200$). Jeder Punkt entspricht fünf Läufen, die Kreise repräsentieren einen Lauf. Die resultierenden Orientierungsrichtungen (vektorielle Mittelung) sind durch Pfeile markiert. Ihre Länge ist ein Maß für die Streuung. Sie variiert zwischen 0 und 1 (Kreisradius = 1) und fällt um so kleiner aus, je weniger gerichtet die Meßwerte verteilt sind (berechnet nach den Angaben bei MARKL, 1964)

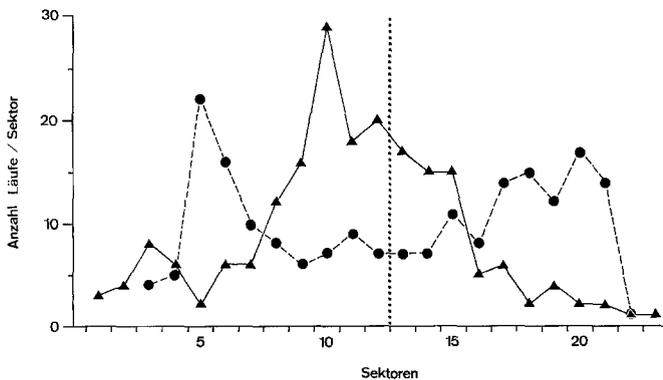


Abb. 19. Vergleich der Laufrichtungen linksseitig fühlramputierter Arbeiterinnen (▲) und intakter Kontrolltiere (●) auf duftfreier Kreisfläche ($n = 200$)

gegen den wegversperrenden Gegenstand. Da die Arbeiterinnen mit überkreuzten Fühlern offensichtlich seitenverkehrte Information erhalten, ist es von Interesse, ihr Verhalten im einseitig bedufteten T-Weg zu studieren. Dabei stellt sich die Frage, ob die Ameisen wie die Bienen (LINDAUER und MARTIN, 1963; MARTIN, 1964) am Entscheidungspunkt in den unbedufteten Schenkel einbiegen. In einem Vorversuch zeigte es

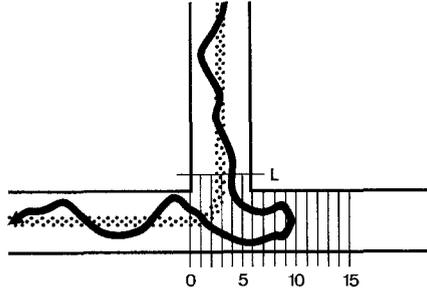


Abb. 20. Laufschemata einer Arbeiterin mit überkreuzten Fühlern im einseitig bedufteten T-Weg. Weitere Erklärungen im Text

sich, daß das tatsächlich der Fall ist. Die Tiere korrigieren jedoch meistens diesen Fehler, indem sie nach kurzer Distanz umkehren und den T-Weg durch den bedufteten Schenkel verlassen.

Um ein Maß für die Größe solcher Irrläufe zu erhalten, wurde das in Abb. 20 gezeigte Liniensystem dem durchsichtigen T-Weg unterlegt. Der Abstand von einer parallelen Linie zur anderen betrug $4\text{ mm} = 1$ Einheit. Es wurde für jedes auslaufende Tier registriert, um wieviele Einheiten es nach dem Überschreiten der Linie L in den falschen Schenkel einbog. Angebrochene Einheiten wurden abgerundet. Das Tier, dessen Lauf in Abb. 20 eingezeichnet ist, hat sich z. B. um 5 Einheiten in den duftlosen Schenkel verirrt. Das Übertreten der Linie 15 wurde als negativer Lauf gewertet. 30 Arbeiterinnen mit überkreuzten Fühlern liefen total 92 Läufe. Als Kontrolle wurden 100 Ameisen kältebehandelt und ihre Fühlerschäfte mit Nagellack bestrichen. Das Verhalten dieser Kontrolltiere wurde in insgesamt 100 Läufen geprüft. Die Testspur war zehn Rektalampullen stark und wurde alle 15 min ausgewechselt (Tabelle 11).

Tabelle 11. Ausmaß der Irrläufe von Tieren mit überkreuzten Fühlern und Arbeiterinnen mit normaler Fühlerstellung

Fühlerstellung	Total Läufe	Negative Läufe	Positive Läufe	Irrlauf-Einheiten der positiven Läufe											
				0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Überkreuzt	92	2	90	21	21	27	11	4	1	—	3	1	—	—	1
Normal	100	4	96	85	8	1	2	—	—	—	—	—	—	—	—

76,7% der 90 positiv laufenden Tiere mit überkreuzten Fühlern verirrt sich um eine oder mehr Einheiten in den unbedufteten Schenkel.

Bei den Kontrolltieren mit normaler Fühlerstellung waren es nur 11,5% ($n = 96$). Die durchschnittliche Größe der Irrläufe beträgt — bezogen auf die Gesamtzahl aller positiven Läufe — im ersten Fall 1,88, im zweiten Fall nur 0,17 Einheiten.

5. *Reaktion der unbehandelten Arbeiterinnen auf zwei parallel verlaufenden Duftspuren*

Das Verhalten der Arbeiterinnen mit überkreuzten Fühlern im einseitig bedufteten T-Weg liefert einen wesentlichen Beitrag zur Beweisführung der osmotropotaktischen Orientierung (LINDAUER und MARTIN, 1963). Für eine endgültige Schlußfolgerung muß noch der Beweis erbracht werden, daß auch unbehandelte Tiere imstande sind, mit ihren zwei Fühler- spitzen unabhängig voneinander Duftproben zu nehmen und zu vergleichen.

Werden auf Papier im Abstand von 4 mm zwei gleich starke Spuren gezogen, so wird diese Doppelspur von unbehandelten *fuliginosus*-Arbeiterinnen wie eine breite, einfache Spur gelesen (Abb. 21 a). Jeder Fühler wird über einer Spur getragen, die pendelnden Körperbewegungen sind gering. Ist die eine Spur nur halb so stark wie die andere, so pendelt das Tier um die intensiver beduftete Linie (Abb. 21 b).

Wird eine anfänglich identische Doppelspur auf der einen Seite plötzlich schwächer, so ergibt sich das Laufbild der Abb. 22. Die meisten

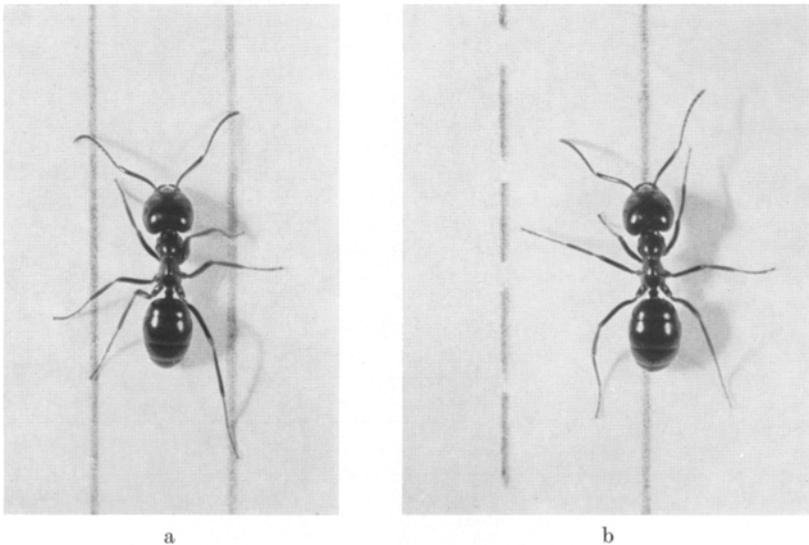


Abb. 21. Laufstellung einer *fuliginosus*-Arbeiterin auf zwei gleich starken (a) und auf zwei verschiedenen Spuren (b). Die gestrichelte Linie ist nur halb so stark beduftet wie die ausgezogene

Ameisen wechseln früher oder später aus ihrem neutralen Lauf auf die stärkere Spur. Der Wechsel ist spontan. Dieses Verhalten zeigt, daß die zwei Antennen bei asymmetrischer Stellung im Duftgefälle einen Konzentrationsunterschied zwischen linker und rechter Seite wahrnehmen können. Der folgende Versuch gibt Aufschluß über den Konzentrationsunterschied, der für den Spurwechsel erforderlich ist.

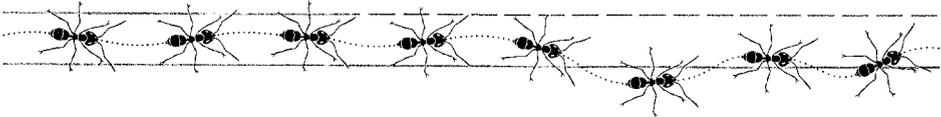


Abb. 22. Schema der Laufbahn einer Arbeiterin auf einer einseitig plötzlich schwächer werdenden Doppelspur. Die gestrichelte Linie ist nur halb so stark beduftet wie die ausgezogene

Die eine Linie einer 15 cm langen Doppelspur wurde auf der ganzen Länge zehnmal mit der Normografo-Feder bestrichen (fünf Rektalampullen auf 0,1 ml Wasser). Die ersten 3 cm der Parallelspur wurden ebenfalls mit dieser Spursubstanzmenge beduftet, während jeder folgende Zentimeter einmal weniger oft bestrichen wurde als der vorangegangene. Die letzten 3 cm waren duftlos. Kurz vor Versuchsbeginn wurden beide Spuren mit dest. Wasser angefeuchtet. Auf diese Weise konnte eine Doppelspur geschaffen werden, deren Konzentrationsunterschied zwischen linker und rechter Seite von Null auf eins anwuchs. 5 min nach Versuchsbeginn wurde mit der Normografo-Feder abermals in Richtung zunehmender Konzentration Wasser aufgetragen. Nach je 10 min wurde der Versuch neu angesetzt. Vor der Wiederbenetzung wurden insgesamt 459 Arbeiterinnen geprüft. Die Zahl der Testtiere nach der Reaktivierung mit Wasser betrug 451. Für jede getestete Ameise wurde der Konzentrationsunterschied registriert, bei welchem sie aus der neutralen Laufstellung auf die stärkere Spur wechselte. Abb. 23 bringt die Ergebnisse in Form summierter Häufigkeiten.

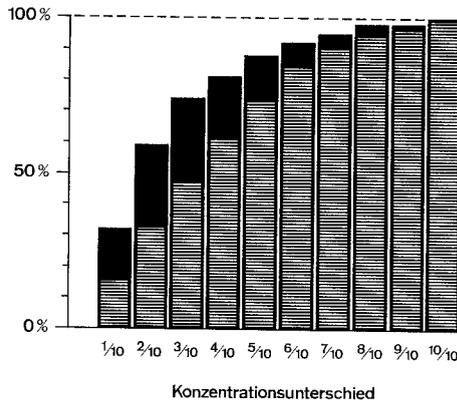


Abb. 23. Für den Spurwechsel erforderlicher Konzentrationsunterschied (summierte Häufigkeiten). Schraffiert plus schwarz: Vor der Reaktivierung ($n = 459$). Schraffiert: Nach der Reaktivierung ($n = 451$)

In der ersten Hälfte des Versuches wechselten etwa ein Drittel aller auslaufenden Tiere bei einem Konzentrationsunterschied von 1/10 auf die stärkere Spur. Bis zu einem Verhältnis der aufgetragenen Spursubstanz von 1:10 reagierten praktisch alle Tiere zugunsten der intensiver bedufteten Linie.

Durch das Bestreichen mit Wasser wurden die harten Übergänge zwischen den verschiedenen Konzentrationsstufen etwas verwischt. So ist es zu erklären, daß nach der Reaktivierung der Wechsel weniger prompt erfolgte. Eine kontinuierliche Reizabnahme ist offenbar weniger wirksam als eine solche, die stufenweise geschieht.

6. Diskussion

Aus der Drehbewegung einseitig fühlerrampuierter Insekten im Duftfeld schlossen verschiedene Autoren auf echte Osmotropotaxis (MURR, 1930; WARNKE, 1931; FLUEGG, 1934; HARTUNG, 1935). LINDAUER und MARTIN (1963) sowie MARTIN (1964) forderten aber für eine sichere Schlußfolgerung den Beweis, daß die zwei asymmetrisch im Duftgefälle stehenden Antennenspitzen einen Unterschied zwischen linker und rechter Seite wahrnehmen können. Dieser Nachweis gelang ihnen für die Honigbiene. Mit ähnlichen Methoden konnte nun auch für *Lasius fuliginosus* eine Beteiligung der Osmotropotaxis bei der Duftorientierung entlang der chemischen Spur gezeigt werden. Die Fähigkeit der Ameisen, mit überkreuzten Fühlern die Hauptrichtung einer Spur trotzdem einzuhalten, zeigt aber, daß die Orientierung auch auf klinotaktischem Wege erfolgen kann. Für die gleiche Annahme sprechen die Versuche mit einfühlerigen Tieren. Solche Tiere sind ebenfalls fähig, eine Geruchspur bis ans Ende zu verfolgen. Das Pendeln intakter Tiere entlang einer künstlich gelegten Spur zeigt das Unvermögen der Ameisen, ihre zwei Antennen dauernd in neutrale Stellung zum Konzentrationsmaximum zu bringen. Eine geringfügige seitliche Abweichung bringt den einen Fühler in den Bereich des Spursubstanz-Maximums, wodurch auf tropotaktischem Wege eine Drehung zur Seite der höheren Duftkonzentration einsetzt. Aus dieser Drehung resultiert wiederum eine asymmetrische Stellung der Antennen zum Duftgefälle usw. Die Pendelbewegungen werden mit zunehmender Spurbreite kleiner und sind auf breiten Duftstraßen im Freiland nicht mehr nachweisbar.

Literatur

- BLUM, M. S., J. C. MOSER and A. D. CORDERO: Chemical releasers of social behavior. II. Source and specificity of the odor trail substances in four attine genera (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche* **71**, 1—7 (1964).
 — and C. A. PORTOCARRERO: Chemical releasers of social behavior. IV. The hindgut as the source of the odor trail pheromone in the neotropical army ant genus *Eciton*. *Ann. ent. Soc. Amer.* **57**, 793—794 (1964).

- BLUM, M. S., and E. O. WILSON: The anatomical source of trail substances in formicine ants. *Psyche* **71**, 28—31 (1964).
- and G. N. ROSS: Chemical releasers of social behaviour. V. Source, specificity and properties of the odour trail pheromone of *Tetramorium guineense* (F.) (Formicidae: Myrmicinae). *J. Ins. Physiol.* **11**, 857—868 (1965).
- BOSSERT, W. H., and E. O. WILSON: The analysis of olfactory communication among animals. *J. theoret. Biol.* **5**, 443—469 (1963).
- BRUN, R.: Die Raumorientierung der Ameisen. Jena: G. Fischer 1914.
- CARTHY, J. D.: Odour trails of *Acanthomyops fuliginosus*. *Nature* **166**, 154 (1950).
- The orientation of two allied species of British ant. II. Odour trail laying and following in *Acanthomyops* (*Lasius*) *fuliginosus*. *Behaviour* **3**, 304—318 (1951).
- DOBZANSKA, J.: The control of the territory by *Lasius fuliginosus* LATR. *Acta Biol. exp. (Warsaw)* **26**, 193—213 (1966).
- FLUEGGE, CH.: Geruchliche Raumorientierung von *Drosophila melanogaster*. *Z. vergl. Physiol.* **20**, 463—500 (1934).
- GOETSCH, W.: Untersuchungen über die Zusammenarbeit im Ameisenstaat. *Z. Morph. u. Ökol. Tiere* **28**, 319—401 (1934).
- Die Staaten der Ameisen. Berlin: Springer 1937.
- HANGARTNER, W. u. ST. BERNSTEIN: Über die Geruchsspur von *Lasius fuliginosus* zwischen Nest und Futterquelle. *Experientia* **20**, 392—393 (1964).
- HARTUNG, E.: Untersuchungen über die Geruchsorientierung bei *Calliphora erythrocephala*. *Z. vergl. Physiol.* **22**, 119—144 (1935).
- HUWYLER, S.: Pers. Mitteilung (1967).
- LINDAUER, M. u. H. MARTIN: Über die Orientierung der Biene im Duftfeld. *Naturwissenschaften* **50**, 509—514 (1963).
- MACGREGOR, E. G.: Odour as a basis for orientated movement in ants. *Behaviour* **1**, 267—296 (1948).
- MARKL, H.: Borstenfelder an den Gelenken als Schweresinnesorgane bei Ameisen und anderen Hymenopteren. *Z. vergl. Physiol.* **45**, 475—569 (1962).
- Geomenotaktische Fehlorientierung bei *Formica polyctena* FÖRSTER. *Z. vergl. Physiol.* **48**, 552—586 (1964).
- MARTIN, H.: Zur Nahorientierung der Biene im Duftfeld. Zugleich ein Nachweis für die Osmotropotaxis bei Insekten. *Z. vergl. Physiol.* **48**, 481—533 (1964).
- MOSER, J. C., and M. S. BLUM: Trail marking substance of the Texas leaf-cutting ant: Source and potency. *Science* **140**, 1228 (1963).
- MURR-DANIELCZICK, L.: Über den Geruchsinn der Mehlmottenschlupfwespe *Habrobracon juglandis* ASHMEAD. *Z. vergl. Physiol.* **11**, 210—270 (1930).
- SANTSCHI, F.: Observations et remarques critiques sur le mécanisme de l'orientation chez les fourmis. *Revue suisse Zool.* **19**, 303—338 (1911).
- SCHNEIRLA, T. C.: A unique case of circular milling in ants, considered in relation to trail following and the general problem of orientation. *Amer. Mus. Novit.* **1253**, 1—26 (1944).
- STUMPER, R.: Etudes sur les fourmis. Recherches critiques sur l'odorat. *Bull. Soc. ent. Belg.* **3**, 24—30 (1921).
- SUDD, J. H.: The foraging method of Pharaoh's ant, *Monomorium pharaonis* (L.). *Anim. Behav.* **8**, 67—75 (1960).
- VOWLES, D. M.: The foraging of ants. *Brit. J. Anim. Behav.* **3**, 1—13 (1955).
- WALSH, C. T., J. H. LAW and E. O. WILSON: Purification of the fire ant trail substance. *Nature* **207**, 320—321 (1965).
- WARNKE, G.: Experimentelle Untersuchungen über den Geruchssinn von *Geotrupes silvaticus* PANZ. und *Geotrupes vernalis* LIN. *Z. vergl. Physiol.* **14**, 121—199 (1931).

- WATKINS, J. F.: Laboratory experiments on the trail following of army ants of the genus *Neivamyrmex* (Formicidae: Dorylinae). J. Kans. Ent. Soc. **37**, 22—28 (1964).
- WILSON, E. O.: Source and possible nature of the odor trail of fire ants. Science **129**, 643—644 (1959).
- and M. PAVAN: Glandular sources and specificity of some chemical releasers of social behavior in dolichoderine ants. Psyche **66**, 70—76 (1959).
- Chemical communication among workers of the fire ant *Solenopsis saevissima* (FR. SMITH). 1. The organisation of mass-foraging. 2. An information analysis of the odour trail. 3. The experimental induction of social responses. Anim. Behav. **10**, 134—164 (1962).
- and W. H. BOSSERT: Chemical communication among animals. Recent Progr. Horm. Res. **19**, 673—716 (1963).

Dr. WALTER HANGARTNER
Zoologisches Institut der Universität
CH 8006 Zürich, Künstlergasse 16