

**Dreidimensionale Orientierung anhand
vereinfachter Repräsentationen von Routen
und Räumen: Verhaltensversuche an der
Wüstenameise *Cataglyphis fortis***

Dissertation

zur Erlangung des akademischen Grades

doctor rerum naturalium

(Dr. rer. nat.)

im Fach Biologie

eingereicht an der

Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät I
der Humboldt-Universität zu Berlin

von

Dipl.-Biol. Gunnar Grah

(7. Februar 1975, Villingen-Schwenningen)

Präsident der Humboldt-Universität zu Berlin
Prof. Dr. Christoph Marksches

Dekan der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät I
Prof. Dr. Christian Limberg

Gutachter:

1. Prof. Dr. Bernhard Ronacher
2. Prof. Dr. Rüdiger Wehner
3. Prof. Dr. Harald Wolf

Tag der mündlichen Prüfung: 2. Oktober 2007

Zusammenfassung

Wüstenameisen (*Cataglyphis fortis*) orientieren sich mittels Wegintegration sowie, in visuell abwechslungsreichem Gelände, anhand von Landmarken.

In der vorliegenden Arbeit wurden in Verhaltensexperimenten die Orientierungsmechanismen von *C. fortis* im Kontext dreidimensionaler Routen untersucht.

1. Wüstenameisen sind in der Lage, Steigungen und Gefälle eines dreidimensionalen Laufs mit den korrespondierenden Grunddistanzen in ihren Heimvektor zu integrieren. Hierdurch bleibt eine zweidimensionale Wegintegration selbst in hügeligem Gelände akkurat.

2. Entlang bekannter Routen werden Eigenschaften eines Aufstiegs wie Winkel und Länge gespeichert. Wenn Auf- und Abstiege nur auf dem Hinweg zu einer Futterquelle auftreten, werden sie trotzdem auch auf dem Rückweg akzeptiert.

3. Erfolgreiche Aufstiege führen zu einer neu erlernten, generellen Akzeptanz von Rampen, selbst wenn ihr Auftreten inkongruent mit dem aktuell erlernten Lauf ist.

4. Haben Wüstenameisen im Test die Wahl zwischen einem Auf- bzw. Abstieg und einem horizontalen Kanal, entscheiden sie sich häufiger für die Rampen und legen auf ihnen größere Distanzen zurück, wenn auch das vorherige Training geneigte Streckenabschnitte besaß. Dies gilt auch, wenn die Kombination eines Auf- und Abstiegs im Training einen horizontalen Vektor zur Folge hatte. Die Reihenfolge von Auf- und Abstiegen wird jedoch nicht gespeichert, ebenso wenig die Distanz einer Rampe von Nest und Futterstelle.

5. Erzwungene vertikale Ablenkungen im Lauf einer Ameise werden nicht kompensiert. Der Heimvektor besitzt demnach keine vertikale Komponente, sondern funktioniert auf Basis der Korrektur geneigter Wegstrecken zu ihren entsprechenden Grunddistanzen.

Cataglyphis fortis verfügt demnach nicht über eine tatsächlich dreidimensionale Repräsentation ihrer Routen. Stattdessen ermöglicht ihr wahrscheinlich das Zusammenspiel einer Reihe einfacherer Navigationsmechanismen eine genaue Orientierung auch in hügeligem Terrain.

Schlagworte: *Cataglyphis fortis*; 3D; Orientierung; Verhalten

Abstract

Desert ants (*Cataglyphis fortis*) orientate by means of path integration, and the use of landmarks, if available.

In this thesis, behavioural experiments were conducted to elucidate *C. fortis*' orientation mechanisms in the context of three-dimensional routes.

1 Along a three-dimensional route, desert ants are able to incorporate the ground distances of slopes into their home vector. Thus, two-dimensional path integration remains accurate also in hilly terrain.

2 Along familiar routes, ants store and recall a slope's properties such as inclination and length. Even if ascents and descents only occur on the outbound trip, they are also accepted on the homebound run nevertheless.

3 Successful ascents result in a newly learnt, general acceptance of ramps, even if their occurrence is incongruent with a currently learnt route.

4 Given that desert ants can choose between a horizontal continuation of a channel and a ramp, they decide more often to walk on ramps if earlier training included sloped path segments, and continue to walk on them for greater distances. This is also the case if a combination of an ascent and descent results in a horizontal home vector during training. Neither their sequence nor the distance of a ramp from nest and feeder is stored and subsequently recalled.

5 Forced vertical detours in an ant's run are not compensated for. The home vector consequently possesses no vertical component, and instead is functional due to the correction of sloped path segments to their respective ground distances.

In summary, three-dimensional orientation in *C. fortis* is carried out by the combination of several mechanisms, namely (1) a global vector that corresponds to a plane projection of a route in the horizontal plane; (2) behavioural rules that are generally learnt; and (3) the storing and recollection of specific information along familiar routes.

Keywords: *Cataglyphis fortis*; 3-D; orientation; behaviour

Inhaltsverzeichnis

Zusammenfassung.....	2
Abstract.....	3
meinen Eltern	6
1. Allgemeine Einleitung.....	8
2. Allgemeiner Methodenteil	15
2.1. Tiere und Versuchsgebiet	15
2.2. Kanäle	15
2.3. Dressur und Test.....	16
2.3.1. Auslaufversuche	16
2.3.2. Rücklaufversuche.....	17
2.4. Statistik.....	18
3. Vektororientierung nach dreidimensionalen Ausläufen	19
3.1. Einleitung	19
3.2. Spezieller Methodenteil.....	19
3.2.1. 3D-Parcours (kritischer Test).....	19
3.2.2. Gerade 3D-Kontrolle	21
3.2.3. 2D-Kontrollen.....	21
3.2.4. Dressur und Test.....	21
3.2.5. Datenauswertung	22
3.2.6. Statistik.....	23
3.3. Ergebnisse	23
3.4. Diskussion	28
4. Speicherung von Teilstrecken und deren Eigenschaften	35
4.1. Einleitung	35
4.2. Spezieller Methodenteil.....	36
4.2.1. Vertikale Richtungswahl.....	36
4.2.2. Aufstiegsweiten.....	38
4.2.3. Steigungswinkel.....	39
4.2.4. Trennung von Aus- und Rücklauf	40
4.3. Ergebnisse	42
4.3.1. Vertikale Richtungswahl.....	42
4.3.2. Speicherung von Aufstiegsweiten	43
4.3.3. Steigungswinkel.....	45
4.3.4. Trennung von Aus- und Rücklauf	48
4.4. Diskussion	49
4.4.1. Vertikale Richtungswahl.....	49

4.4.2.	<i>Speicherung von Aufstiegsweiten</i>	50
4.4.3.	<i>Steigungswinkel</i>	51
4.4.4.	<i>Trennung von Aus- und Rücklauf</i>	54
5.	Langfristige Akzeptanz von Rampen	56
5.1.	Einleitung	56
5.2.	Spezieller Methodenteil.....	56
5.3.	Ergebnisse	59
5.4.	Diskussion	64
6.	Eigenschaften des globalen Vektors	68
6.1.	Einleitung	68
6.2.	Spezieller Methodenteil.....	69
6.2.1.	<i>Läufe zum Nest</i>	69
6.2.2.	<i>Läufe zur Futterquelle</i>	73
6.2.3.	<i>Versuch zum Nachweis eines echten 3D-Vektors</i>	74
6.3.	Ergebnisse	77
6.3.1.	<i>Läufe zum Nest</i>	77
6.3.2.	<i>Läufe zur Futterquelle</i>	83
6.3.3.	<i>Versuch zum Nachweis eines echten 3D-Vektors</i>	87
6.4.	Diskussion	88
7.	Allgemeine Diskussion	96
	Literaturverzeichnis	105
	Danksagung	110

meinen Eltern

Geh hin zur Ameise, du Fauler, sieh ihre Wege und werde weise.

Sprüche 6, 6

1. Allgemeine Einleitung

Die Salzseen und -marschen des nordafrikanischen Maghreb sind lebensfeindliche Orte. Auf den fast völlig planen, salzverkrusteten Oberflächen der Chotts und Sebkhass herrschen Temperaturen von bis zu 70 °C, denen nur wenige Lebewesen zu widerstehen vermögen. Für viele Tiere endet ein Ausflug in diese Regionen tödlich. Eine Art, die selbst in der Hitze des Tages die weiten, eintönigen Flächen auf der Suche nach verendeten Arthropoden durchstreift, ist die Wüstenameise *Cataglyphis fortis* (FOREL 1902, WEHNER 1983). Neben der Hitzetoleranz ist die Fähigkeit jeder einzelnen Ameise, sich akkurat zu orientieren und damit nach erfolgreicher Nahrungssuche auf schnellstem Weg wieder das kühle Nest zu erreichen, wichtigste Voraussetzung für die Bildung dieser ökologischen Nische. *Cataglyphis* bedient sich hierzu mehrerer Orientierungsmechanismen.

Gibt es keine Objekte, die als Landmarken dienen könnten, orientieren sich die Wüstenameisen mittels Wegintegration, die ihnen – unabhängig von der Form und Gewundenheit des Auslaufs – die Rückkehr zum Nest auf direktem Weg erlaubt (Müller und Wehner, 1988; Wehner, 2003; Wehner und Wehner, 1990). Hierzu bilden die Ameisen während ihrer gesamten Futtersuche einen fortwährend aktualisierten Vektor, der jederzeit die Himmelsrichtung und Entfernung des Nests enthält. Voraussetzung für die Bildung dieses Vektors sind Informationen über die Himmelsrichtung und Länge jedes einzelnen Wegabschnitts (Müller und Wehner, 1988; 1994). Neben den spektralen Eigenschaften des Himmelslichts und der Sonnenposition dient das Polarisationsmuster des blauen Himmels als wichtigstes Referenzsystem für den Azimut eines Laufs (Labhart und Meyer, 2002; Wehner, 1997). Mit den Ommatidien der dorsalen Randregion ihrer Komplexaugen nehmen die Ameisen das Muster der Schwingungsrichtungen des E-Vektors im polarisierten Himmelslicht wahr (Fent, 1985). Durch den Deckungsgrad dieses Musters mit einer neuronalen Matrize, die der räumlichen E-Vektor-Verteilung bei Sonnenauf- und -untergang entspricht, besitzen die Ameisen die Möglichkeit, den Azimut ihrer aktuellen Laufrichtung zu bestimmen (Wehner, 1994; Wehner, 2003).

Für die Abschätzung gelaufener Distanzen kommt bei Wüstenameisen dem durch die Eigenbewegung erzeugten optischen Fluss keine große Bedeutung zu, wenn auch seine Manipulation im ventralen Blickfeld der Tiere einen Effekt auf die Entfer-

nungsschätzung hat (Ronacher et al., 2000; Ronacher und Wehner, 1995). Vielmehr misst *Cataglyphis* ihre Wegstrecken idiothetisch mithilfe eines Schrittintegrators (Wittlinger et al., 2006; Wittlinger et al., 2007).

Die Kombination von Laufrichtung und -strecke jedes einzelnen Wegabschnitts zu einem globalen Vektor geschieht nicht in Form einer mathematisch korrekten Aufsummierung, wie die als Müller-Wehner-Fehler bezeichneten, systematischen Abweichungen in der Richtungsbestimmung bei gewinkelten Ausläufen zeigten (Müller und Wehner, 1988). Anhand der beobachteten Fehler wurde eine Reihe von Modellen vorgeschlagen, welche die Wegintegration in ihren Charakteristiken nachbilden (für einen Überblick siehe Merkle et al., 2006) und die zukünftig anhand ihrer Vorhersagen bestimmter Fehlertypen überprüft werden können. Bei natürlichen Ausläufen fällt die beobachtete Ungenauigkeit in der Richtungsbestimmung jedoch deutlich geringer aus als unter experimentellen Bedingungen, in denen einseitige Kursänderungen mit hohen Winkelbeträgen erzwungen wurden (Müller und Wehner, 1988). Neben möglichen Fehlern bei der Azimutbestimmung des globalen Vektors unterliegt auch die Entfernungsmessung systematischen Ungenauigkeiten, denn die Tiere unterschätzen eine gelaufene Strecke mit zunehmender Distanz (Sommer und Wehner, 2004).

Die Wüstenameisen kompensieren etwaige systematische Fehler ihres Wegintegrators und die daraus erwachsende Unsicherheit über die Position ihres Ziels, indem sie den spiralförmigen Lauf am Ende ihres vektorgeleiteten Heimwegs (Müller und Wehner, 1994) mit zunehmender gelaufener Distanz über eine größere Fläche ausweiten (Merkle et al., 2006). Kommen – beispielsweise an den Rändern der Salzsümpfe – auch kleine Erhebungen, Steine oder Pflanzen vor, kann sich *Cataglyphis* zusätzlich zu ihrer fortlaufenden Vektornavigation (Andel und Wehner, 2004) auch an diesen Landmarken orientieren. Deren räumliche Beziehung zueinander sowie zum Zielort der Ameise – beispielsweise dem Nest – ist selbstverständlich unabhängig von dem Weg, den ein Tier zuvor zurückgelegt hat. Damit ist diese Navigationsform keiner Unsicherheit unterworfen, wie sie bei der Vektororientierung auftritt. Landmarken können den Wüstenameisen gleich auf mehrerlei Weise zur Orientierung dienen. So kann das Panorama, das ein Ensemble von Objekten an einem bestimmten Ort wie dem Nest bildet, von den Tieren gespeichert werden. Bei der Annähe-

rung an das Ziel wird der gespeicherte „Schnappschuss“ mit dem aktuellen Bild zur Deckung gebracht, die am Ort der Speicherung maximal wird (Wehner et al., 1996). Aber nicht nur Orte, sondern auch Routen können mit Landmarken verknüpft und damit fehlerfrei immer wieder gelaufen werden. Dies kann durch die Assoziation bekannter Landmarken mit lokalen Vektoren (Collett et al., 1998) oder Motorprogrammen (Bisch-Knaden und Wehner, 2001) geschehen. Wenn der lokale Vektor, der mit einer Landmarkenformation verknüpft ist, die Ameise zum nächsten bekannten Ensemble führt und so fort, kann dadurch eine komplette Route entstehen (Collett et al., 2006). Eine derartige visuelle Leitung hat den Vorteil, dass sie selbst bei groben Fehlern des Wegintegrators (z. B. durch Windverdriftung des Tieres) zuverlässig zu einem Ziel führt. Allerdings ist die australische Wüstenameise *Melophorus bagoti* nicht in der Lage, eine im Kontext des Auslaufs gelernte Route auch für den Heimlauf zu verwenden (Wehner et al., 2006).

Orientierung in der dritten Dimension

Die Bildung eines zweidimensionalen globalen Vektors aus den gelaufenen Distanzen und den dazugehörigen Himmelsrichtungen aller Teilabschnitte geschieht nur auf einer ebenen Fläche akkurat. Auf einer Schräge geht eine gelaufene Strecke nicht mit ihrem vollen Betrag in die zurückgelegte Grunddistanz ein, sondern mit zunehmender Neigung gegen die Ebene mit einem immer kleiner werdenden Anteil, der an einer senkrechten Wand null würde. Da für die Bestimmung eines zweidimensionalen Globalvektors aber die horizontale Grunddistanz ausschlaggebend ist, würde ein Wegintegrator, der Distanzen allein anhand der zurückgelegten Laufstrecken misst, in hügeligem Terrain zu einem falschen Vektor führen. Um also auch in dreidimensional strukturiertem Gebiet mithilfe der Vektororientierung zurück zum Nest zu finden, müsste *Cataglyphis* in der Lage sein, die Neigung eines Laufabschnitts gegen die Horizontale wahrzunehmen und nur die entsprechende Grunddistanz in den Globalvektor einfließen zu lassen.

Obwohl *Cataglyphis fortis* in ihrem natürlichen Lebensraum kaum mit der Herausforderung einer Wegintegration entlang eines dreidimensional verlaufenden Pfades konfrontiert werden wird, ist sie doch zu einer angemessenen Korrektur gelaufener Distanzen zu ihren entsprechenden Grunddistanzen in der Lage (Wohlgemuth et al., 2001; Wohlgemuth et al., 2002). Der physiologische Mechanismus, mit dem die

Ameisen ihre Körperlage oder die Neigung des Untergrundes messen, konnte noch nicht abschließend identifiziert werden. Die Borstenfelder an der Basis der Antennen, zwischen den Gelenken der Rumpsegmente sowie an den Coxen und Trochanteren spielen für die Wahrnehmung der Schwerkraft und ihrer Wirkungsrichtung bei Ameisen und anderen Hymenopteren eine wichtige Rolle (Markl, 1962). Allerdings liegen die Borstenfelder der Coxen und Trochanteren zu verdeckt, um experimentellen Manipulationen zugänglich zu sein, und nach Operationen an den Antennen stellen die Tiere die Nahrungssuche ein (Wittlinger et al., 2007). Da aber selbst der Ausfall mehrerer Borstenfelder durch den sensorischen Eingang der verbleibenden Sinnesorgane kompensiert werden kann (Markl, 1962), ist ein abschließender Befund über die Bedeutung der Gravizeption anhand der Borstenfelder für die Korrektur von geneigten Wegstrecken zu ihren Grunddistanzen noch nicht möglich (Wittlinger et al., 2007). Das sichtbare Polarisationsmuster des Himmels und seine subjektiv empfundene Änderung, wenn eine Ameise auf ein geneigtes Wegstück läuft, scheint von den Tieren nicht zur Bestimmung ihrer Körperlage relativ zur Horizontalen herangezogen zu werden (Heß, 2007).

In den Versuchen, die erstmals die Korrektur von gelaufenen Distanzen auf geneigten Wegstücken zu ihren Grunddistanzen nachwies (Wohlgemuth et al., 2001; 2002), wurden die Ameisen in einer linear angeordneten Kanalstrecke dressiert und getestet, die entweder eine Reihe von Auf- und Abstiegen enthielt oder horizontal verlief. Damit war die Dressur streng genommen nur zweidimensional, bestehend aus der Horizontalen des linearen Kanals und der Vertikalen. Um zu zeigen, dass *Cataglyphis* auch bei tatsächlich dreidimensionalen Ausläufen die korrekten Grunddistanzen zur Bildung des Heimvektors in den Wegintegrator einspeist, war ein anderer methodischer Ansatz notwendig, der überdies zur unabhängigen Überprüfung der Befunde von Wohlgemuth et al. geeignet war. Das hierzu durchgeführte Experiment ist in Kapitel 3 beschrieben.

Die im dritten Kapitel dargestellten Befunde konzentrieren sich auf die Frage, ob Wüstenameisen auf Schrägen zur Messung der entsprechenden Grunddistanzen in der Lage sind und damit eine der Voraussetzungen erfüllen, um auch in dreidimensional strukturiertem Gelände einen korrekten horizontalen Globalvektor zur Orientierung einzusetzen. (Eine weitere Bedingung, auf die im Rahmen dieser Arbeit je-

doch nicht eingegangen wird, ist die korrekte Azimutbestimmung auf einer Schräge.) Mit diesen Experimenten wird jedoch erst einmal nur die Funktionalität eines zweidimensionalen Globalvektors in hügeligem Terrain untersucht. Unbeantwortet bleibt hierbei die Frage, welche Mechanismen zur Orientierung in dreidimensionalem Gelände möglich sind, und welche dieser Mechanismen tatsächlich von den Ameisen eingesetzt werden. Die weiteren Kapitel der vorliegenden Arbeit sind der Beantwortung dieser Frage gewidmet.

Hypothesen zur dreidimensionalen Orientierung

Auf der Basis des vorhandenen Wissens über die Orientierungsfähigkeiten der Wüstenameisen wurden drei Hypothesen formuliert, wie sich *Cataglyphis* in einer dreidimensional strukturierten Umwelt orientieren könnte (Abbildung 1). Aus diesen Annahmen wurden Vorhersagen über das Verhalten der Ameisen in verschiedenen Testsituationen abgeleitet und experimentell überprüft. Die Ergebnisse wurden in ihrer Gesamtheit zur Formulierung einer aktualisierten Hypothese herangezogen, welche die Befunde dieser Arbeit zu vereinen versucht.

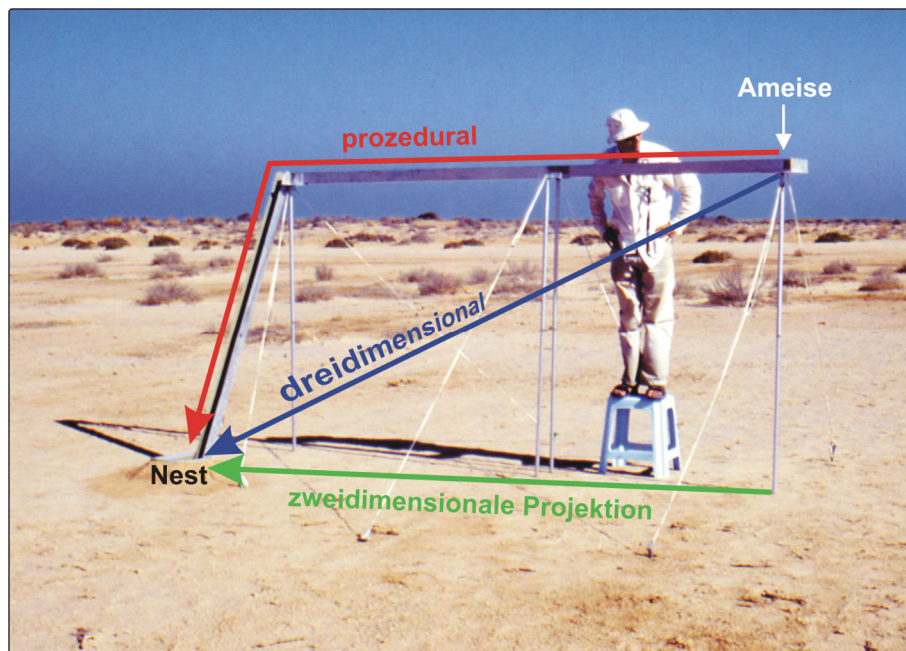


Abbildung 1: Die drei Hypothesen zur räumlichen Orientierung von *Cataglyphis fortis* und die resultierenden Repräsentationen des Wegs zurück zum Nest. Nähere Erläuterungen im Text.

Erste Hypothese: 2D-Repräsentation

Der Wegintegrator erzeugt einen globalen Vektor in der Horizontalebene. Teilstrecken auf Steigungen und Gefällen werden augenblicklich in ihre Grunddistanzen umgewandelt und nur dieser Wert in den Wegintegrator eingespeist, während jede weitere Information über die Dreidimensionalität einer Route verworfen wird. Dadurch ist die Umwelt in der Wahrnehmung der Ameisen bezüglich der Wegintegration eine 2D-Projektion auf die Horizontalebene und besitzt keine vertikale Ausdehnung.

Zweite Hypothese: 2D-Wegintegration mit prozeduraler Zusatzinformation

Die Ameisen kombinieren ihre zweidimensionale Wegintegration (wie oben beschrieben) mit zusätzlichen Informationen über die Dreidimensionalität der gelaufenen Strecke. Äquivalent zur Orientierung in der Ebene wird auch das Motorprogramm für eine Richtungsänderung in der Vertikalen an den aktuellen Status des Heimvektors (Knaden et al., 2006) oder an spezifische Landmarken (Bisch-Knaden und Wehner, 2001) gekoppelt. Die Reihenfolge von Auf- und Abstiegen wird gespeichert und bei zukünftigen Läufen bei der Entscheidung für alternativ angebotene Pfade herangezogen. Bleiben geneigte Teilstrecken entlang einer bekannten Route aus, reagieren die Ameisen wie bei fehlenden Landmarken mit abgekürzten Heimpläufen (Wehner et al., 1983). Damit ähnelt die dreidimensionale Orientierung von *Cataglyphis* der Navigation anhand eines Routengedächtnisses, wie sie für ebenes Terrain bekannt ist. In letzterem Fall verbinden die Ameisen lokale Vektoren (Collett et al., 2001) und Motorprogramme (Bisch-Knaden und Wehner, 2001; Collett et al., 2001) mit bekannten Landmarken, wodurch längere, eventuell sogar vollständige Routen entstehen, die durch lokale Vektoren definiert werden (Collett et al., 2006; Wehner, 2003; Wehner et al., 2006).

Dritte Hypothese: Dreidimensionaler Heimvektor

Der Wegintegrator der Wüstenameisen ist in der Lage, einen korrekten Vektor bezüglich aller drei Raumdimensionen zu bilden. *Cataglyphis* besitzt also einen echten 3D-Vektor. Prinzipiell wäre eine zweidimensionale Repräsentation, die stets die Grunddistanz einer Teilstrecke integriert (erste Hypothese), für eine akkurate Navigation zwischen dem Nest und einem Zielort ausreichend. Allerdings unterlaufen dem

Wegintegrator systematische Fehler (Müller und Wehner, 1988), wodurch die Bestimmung eines Zielortes mit wachsender Entfernung unsicherer wird (Merkle et al., 2006; Sommer und Wehner, 2004). Unter diesen Bedingungen dürfte es vorteilhaft sein, wenn der globale Vektor zusätzlich Informationen über die vertikale Komponente besitzt. Wenn eine gelaufene Route einen Auf- oder Abstieg enthält und der entstandene Vektor dadurch auch einen vertikalen Anteil aufweist, sollten Ameisen auf dem Heimweg versuchen, auch in Bezug auf die senkrechte Komponente den Vektorstatus des Ausgangsortes zu erreichen.

Methodische Limitierungen

Die experimentelle Unterscheidung zwischen den beschriebenen Hypothesen ist nicht trivial. Um beispielsweise die Dreidimensionalität des globalen Vektors zu überprüfen, müssten im Prinzip Versuche durchgeführt werden, die analog zu jenen in der Ebene sind (Müller und Wehner, 1988; Wehner und Wehner, 1986). Allerdings kann den Ameisen nicht an jedem Punkt ihres Laufs in Bezug auf alle drei Raumachsen dieselbe freie Richtungswahl ermöglicht werden, wie dies in zwei Dimensionen der Fall ist. Aus diesem Grund musste die Komplexität der dreidimensionalen Orientierung in Telexperimenten untersucht werden, die tatsächlich methodisch umsetzbar waren. Folglich lässt kein Einzelversuch für sich genommen eine endgültige Entscheidung zugunsten oder gegen eine der aufgestellten Hypothesen zu. Ihre gemeinsame Betrachtung erlaubt jedoch eine Reihe von Schlussfolgerungen über die Fähigkeiten von *Cataglyphis fortis*, sich in einem dreidimensionalen Raum zu orientieren.

2. Allgemeiner Methodenteil

2.1. Tiere und Versuchsgebiet

Alle Experimente wurden an Wüstenmeisen der Art *Cataglyphis fortis* (FOREL 1902, WEHNER 1983) in ihrem natürlichen Lebensraum durchgeführt. Die Versuchstiere stammten aus insgesamt zwölf Nestern einer Salzmarsch (34° 32' N, 10° 32' O) nahe der Stadt Maharès (Tunesien). In den meisten Versuchen erfuhr ein Tier vor seinem Versuchslauf nur eine Trainingssituation, und jedes Individuum wurde nur einmal getestet. Bei Experimenten, in denen dieselben Tiere mehrere Testsituationen durchliefen oder zwei Dressurformen aufeinander folgten, ist dies im entsprechenden speziellen Methodenteil vermerkt.

2.2. Kanäle

Die Ameisen wurden in Kanälen mit Hilfe von Kekskrümeln schrittweise zu einer Futterquelle hin trainiert. Eine senkrechte Einfassung aus Kunststoff umgab den Nesteingang und öffnete sich zum jeweiligen Dressurkanal. Sowohl im Training als auch in den Tests waren die Kanäle aus Metall, nach oben offen und besaßen eine Breite und Seitenwandhöhe von je 7 cm (Abbildung 2). Der für die Ameisen sichtbare Ausschnitt des Himmels betrug im Kanal zwischen 49° und 57°, abhängig von der Entfernung zu den Kanalwänden. Der Boden der Kanäle war mit feinem grauem Sand beklebt, um den Tieren eine griffige und dem Wüstenboden ähnliche Oberfläche zu bieten. Matter grauer Lack auf den Seitenwänden verhinderte irritierende Reflektionen des Metalls und diente außerdem dazu, den Ameisen jegliche Kontraste entlang ihres Dressurweges vorzuenthalten. Der obere Teil der Seitenwände war mit khakifarbenem Paketband beklebt und verringerte durch seine glatte Oberfläche die Zahl an Tieren, die seitlich aus dem Kanal ausstiegen. Die Form des Aufbaus sowie die Längen der Dressur- und Testkanäle werden für jeden Versuch im dazugehörigen speziellen Methodenteil beschrieben.

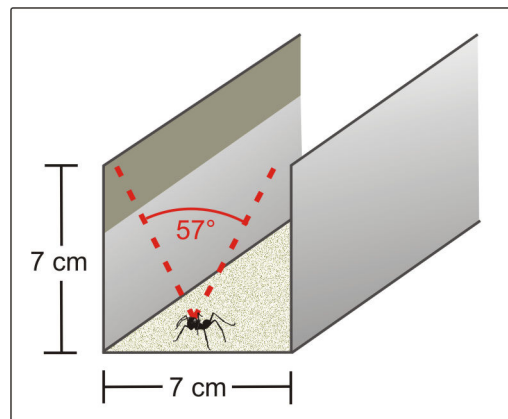


Abbildung 2: Schema der in allen Experimenten verwendeten Metallkanäle und des für die Ameisen sichtbaren Himmelsausschnitts.

2.3. Dressur und Test

Grundsätzlich lassen sich alle hier beschriebenen Experimente in zwei Gruppen einteilen: Im einen Fall wurden die Tiere auf dem Weg von ihrem Nest zu einer bekannten Futterquelle hin getestet (Auslaufversuche), im anderen auf dem Heimweg (Rücklaufversuche).

2.3.1. Auslaufversuche

Bei Versuchen mit Futter *suchenden* Ameisen (im Gegensatz zu Futter *eintragenden*) muss sichergestellt sein, dass die Tiere unterwegs zu derjenigen Futterquelle sind, die der Experimentator eingerichtet hat. Aus diesem Grund mussten Versuchstiere in Auslaufversuchen eine Mindestanzahl von erfolgreichen Besuchen an der Futterquelle absolviert haben. Dann nämlich konnte davon ausgegangen werden, dass die Ameisen auch bei einem folgenden Lauf diese Futterquelle ansteuern wollten. Daher wurden Arbeiterinnen in Auslaufversuchen mit farbigen Punkten aus Acryllack individuell markiert und ihre Besuche an der Futterquelle protokolliert, bis eine Mindestzahl von Läufen (5 bzw. 10) sichergestellt war.

Im Fall der Auslaufversuche befand sich im Kanal, der die Tiere während des Trainings zur Futterquelle führte, in Nestnähe eine Weiche. Mit ihrer Hilfe konnten einzelne Tiere aus der Menge der Ameisen in den parallel zum Dressurkanal verlauf-

fenden Testkanal umgeleitet werden. In den meisten Fällen wurden die Versuchstiere durch diese Umleitung nicht irritiert; war dies gelegentlich doch der Fall, wurde der Testlauf abgebrochen und das Tier zurück in den Dressurkanal versetzt.

2.3.2. Rücklaufversuche

Anders als bei Auslaufversuchen steht bei Rücklaufversuchen von vornherein fest, welches Ziel eine Ameise ansteuert: Sobald ein Tier ein Futterstück zwischen den Mandibeln trägt, macht es sich auf den Rückweg zum Nest (Wehner, 1982). Der Wegintegrator steuert diesen Heimlauf und zeigt schon beim ersten Besuch an der Futterquelle Himmelsrichtung und Entfernung des Nests genau an (Cheng et al., 2006). Daher ist es bei Rücklaufversuchen nicht erforderlich, dass Versuchstiere eine Mindestzahl an Läufen zwischen Nest und Futterort absolviert haben, bevor sie getestet werden können. In dieser Gruppe von Versuchen wurden die Tiere nicht individuell markiert. Mit den Tests wurde begonnen, sobald sich ein stetiger Strom von Tieren etabliert hatte, die zielstrebig die Futterquelle ansteuerten. Nach dem Test wurden die Tiere markiert, um versehentliche Mehrfachtests desselben Individuums auszuschließen.

Im Rampentest bei Läufen von der Futterquelle zurück zum Nest (Kapitel 6.2.1) wurde eine Weiche eingesetzt, um einzelne Ameisen in den Testkanal umzuleiten. In diesem Fall befand sich die Weiche kurz vor der Futterquelle. In allen anderen Rücklaufversuchen wurde das Futter tragende Versuchstier an der Futterquelle in ein Röhrchen gelockt und darin zum Testaufbau transportiert. Während des Transfers wurde das Röhrchen blickdicht und abgedunkelt gehalten, um eine Beeinflussung des Heimlaufvektors zu verhindern. In den meisten Fällen steuerten die Ameisen, wenn sie aus dem Röhrchen freigelassen wurden, zielstrebig heimwärts. Wenn selten einmal ein Tier offensichtlich irritiert war oder sein Futterstück verloren hatte, wurde der Testlauf abgebrochen.

2.4. Statistik

Zur statistischen Auswertung der Daten wurden zwei Computerprogramme benutzt: Allgemeine statistische Tests wurden mit Hilfe von *SPSS 12.0 für Windows* (SPSS Inc., Chicago, USA) gerechnet. Im Fall der Kreisstatistik kam das Programm *Oriana 2.0* (Kovach Computing Services, Pentraeth, Großbritannien) zum Einsatz. Die statistischen Testmethoden werden für die jeweiligen Experimente in den entsprechenden Abschnitten genannt.

3. Vektororientierung nach dreidimensionalen Ausläufen

3.1. Einleitung

Das in diesem Kapitel beschriebene Experiment diente zur Untersuchung der Frage, ob *Cataglyphis fortis* auch in vollständig dreidimensionalen Ausläufen in der Lage ist, die korrekte Grunddistanz geneigter Teilstrecken in den Heimvektor zu integrieren. Für lineare Versuchsanordnungen wurde diese Fähigkeit bereits belegt (Wohlgemuth et al., 2001; Wohlgemuth et al., 2002).

Wenn Ameisen in einem L-förmigen Kanal zu einer Futterquelle dressiert werden, hängt bei einem Heimweg auf freiem Feld der Azimut der Laufrichtung von den Längenverhältnissen der Kanalsegmente ab. Die eingeschlagene Kompassrichtung lässt damit Rückschlüsse darauf zu, welche Länge der Kanalsegmente vom Distanzintegrator der Ameisen gemessen wurde. Wenn nun eine Teilstrecke des L-förmigen Weges zur Futterquelle nicht ebenerdig verläuft, sondern eine Steigung und ein Gefälle enthält (Abbildung 3 A), kann aus der Richtung, die von den Tieren auf ihrem Heimweg eingeschlagen wird, die Distanz errechnet werden, mit welcher die schrägen Wegabschnitte in den Pfadintegrator einfließen. Zwei Ergebnisse sind am plausibelsten: Entweder werden Steigungen und Gefälle mit der gelaufenen Distanz integriert, oder die Ameisen aktualisieren ihren Heimvektor mit der korrespondierenden Distanz über Grund. Die Ergebnisse des dreidimensionalen Laufs wurden mit jenen von zweidimensionalen Kontrollversuchen verglichen, die in den Längen ihrer Kanäle der Lauf- bzw. Grunddistanz entsprachen.

3.2. Spezieller Methodenteil

3.2.1. 3D-Parcours (kritischer Test)

Im kritischen Test wurde mit Hilfe der Dressurkanäle ein „Hügel“ simuliert, den die Ameisen auf dem Weg zur Futterquelle überwinden mussten (Abbildung 3 A). Das erste Teilstück des Kanals führte 3 m in südlicher Richtung vom Nesteingang fort. Dort schloss das zweite Kanalstück im rechten Winkel an und führte in spiegelbildlich angeordneten Versuchsaufbauten entweder nach Westen oder nach Osten (in Abbildung 3 A ist die westliche Ausrichtung dargestellt). Dieser zweite Kanalab-

schnitt führte als Rampe aufwärts (Länge: 2 m, Steigung: 70°). Daran schloss ein kurzer horizontaler Kanal (0,35 m) in 1,9 m Höhe über dem Boden an, bevor eine weitere Rampe (Länge: 2 m, Gefälle: 70°) wieder auf das Grundniveau zurückführte. Diese abwärts führende Rampe endete in einem kurzen horizontalen Kanalstück, in dem sich direkt an der Basis des Abstiegs die Futterquelle befand.

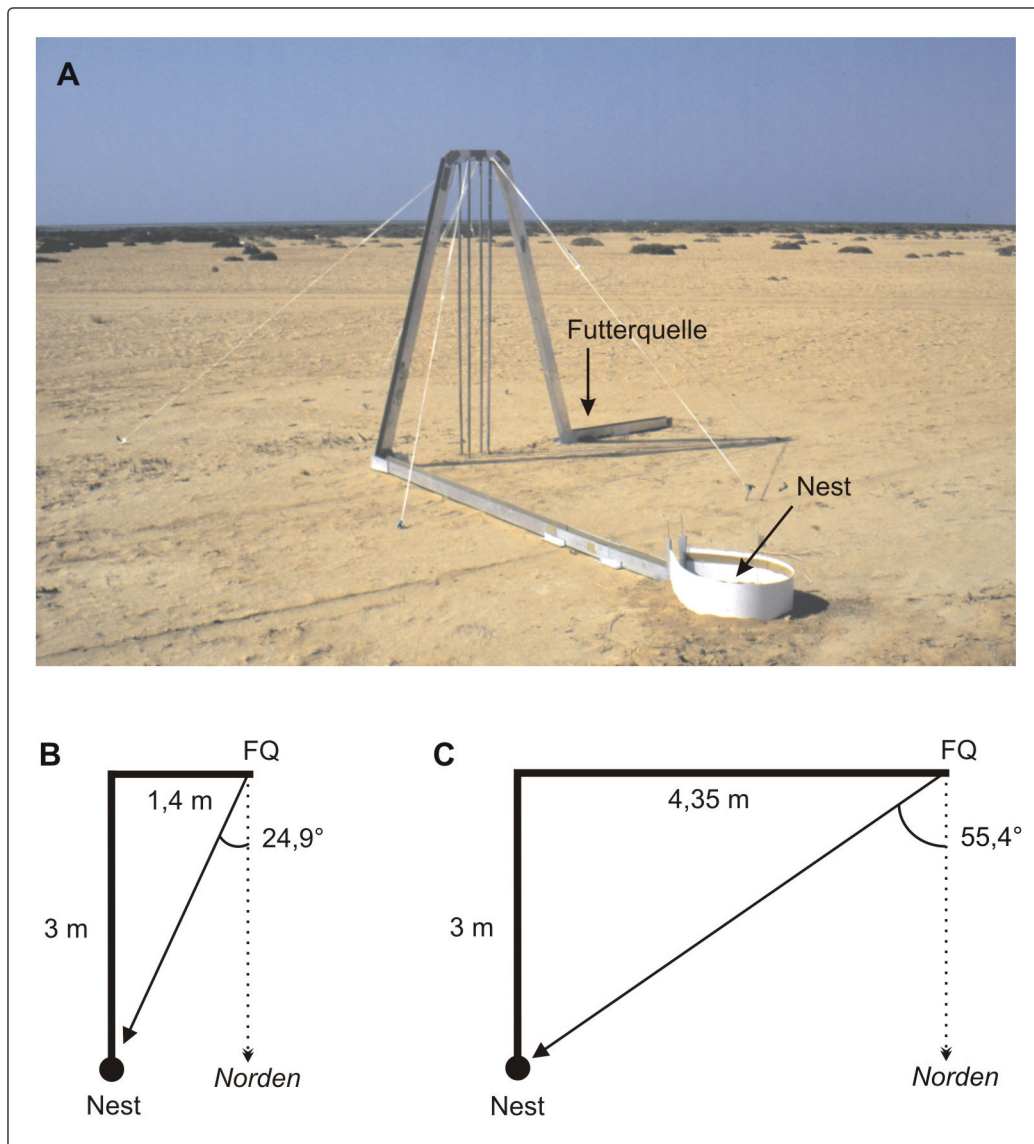


Abbildung 3: Vektororientierung nach dreidimensionalen Ausläufen, Versuchsaufbau und Dressurformen. (A) Versuchsaufbau für dreidimensionale Ausläufe (kritischer Test). (B) Schema der 2D-Kontrolle zur Grunddistanz. (C) Schema der 2D-Kontrolle zur Laufdistanz. „FQ“: Futterquelle.

3.2.2. Gerade 3D-Kontrolle

In einem ersten Kontrollexperiment führte der Weg ebenfalls über eine an- und absteigende Rampe. In diesem Fall war allerdings der gesamte Kanal in gerader Folge nach Süden ausgerichtet. Die Basis der ansteigenden Rampe (Länge: 2 m, Steigung: 70°) befand sich in 3 m Entfernung vom Nest. Entsprechend des kritischen Tests folgte ein kurzes horizontales Stück von 0,35 m Länge, an das sich die absteigende Rampe (Länge: 2 m, Gefälle: 70°) anschloss. Die Futterquelle befand sich wieder an der Basis der Abstiegsrampe.

3.2.3. 2D-Kontrollen

In einer zweiten Gruppe von Kontrollexperimenten befand sich kein künstlicher Hügel im Trainingsparcours, sondern die Dressurkanäle führten ebenerdig vom Nest fort (Abbildung 3 B und C). Das erste Teilstück des Dressurweges war wie im kritischen Experiment 3 m lang und nach Süden ausgerichtet. Der folgende Abschnitt lag im rechten Winkel dazu und war entweder nach Westen oder nach Osten hin ausgerichtet. Er endete bei einer Futterquelle, die in 1,4 m oder 4,35 m Entfernung von der Biegung im Kanal positioniert war. Diese Entfernungen entsprechen der Distanz über Grund (Grunddistanz) bzw. der tatsächlich gelaufenen Distanz (Laufdistanz) des kritischen 3D-Trainings. Folglich kann der Azimut des von den Ameisen eingeschlagenen Heimwegs im kritischen 3D-Test mit den Ergebnissen von Tieren verglichen werden, welche die entsprechenden Grund- und Laufdistanzen in der Horizontalen zurückgelegt hatten.

3.2.4. Dressur und Test

Ameisen wurden getestet, wenn sie den Weg vom Nest zur Futterquelle ohne zu zögern absolvierten. Zu testende Tiere wurden einzeln an der Futterquelle eingefangen und in einem dunklen Behälter zu einem Testfeld getragen, das sich in einiger Distanz zum Nest befand. Bei dem Testfeld handelte es sich um eine ebene, vegetationsfreie Fläche, auf die mit weißer Farbe ein Gitter aufgetragen worden war (10 × 10 m, Gitterbreite: 1 m). Ameisen wurden im Testfeld freigelassen, wenn sie ein Fut-

terstück in ihren Mandibeln trugen und damit sichergestellt war, dass sie versuchen würden, zum Nest zurückzukehren. Der Weg, den die Ameise innerhalb der nächsten drei Minuten zurücklegte, wurde auf karierten Protokollblättern festgehalten. In Abwesenheit bekannter Landmarken nutzt *Cataglyphis* den Status ihres Wegintegrators, um zum Nest zurückzukehren (Wehner, 1982; 2003). Dadurch konnte an der eingeschlagenen Richtung und zurückgelegten Entfernung der Futter eintragenden Ameisen abgelesen werden, welchen Wert der Wegintegrator an der Futterquelle nach einem dreidimensionalen Hinweg besaß. Diese Daten wurden mit den Ergebnissen der zweidimensionalen Kontrollläufe verglichen.

3.2.5. Datenauswertung

Um die mittlere Richtung der Heimläufe zu bestimmen, wurden auf den Protokollblättern zwei Kreise um den Startpunkt der Ameise gezogen, die einem Radius von 1 und 2 m im Testfeld entsprachen. Als Datenwert wurde der Azimut des Punktes aufgenommen, an dem der Weg der Ameise erstmals den jeweiligen Kreis überquerte. Diese Kreisdurchstoßpunkte (Wehner, 1968) haben sich bei der Auswertung von Läufen bei Wüstenameisen bewährt.

Außerdem wurde die Länge des Heimlaufvektors bestimmt. Hierzu diente die Distanz zwischen dem Startpunkt und der Position, an welcher die Ameise ihre erste deutliche Wende vollzog, die Laufrichtung also abrupt änderte. Diese plötzlichen Richtungsänderungen zeigen üblicherweise an, dass eine Ameise ihren Vektor komplett abgelaufen hat und mit einer Suchspirale beginnt, um den meist unauffälligen Nesteingang zu finden (Wehner und Srinivasan, 1981). Zusätzlich wurden die vollständigen Läufe auf einem Grafiktablett (*Digikon 3*; Kontron, Eching, Deutschland) mit dem Programm *GEDIT Graphics Editor and Run-Analyser 2.5* (Antonsen Mbaso-Soft, Zürich, Schweiz) digitalisiert. Die ersten 30 Sekunden der Läufe wurden für jede Trainingsbedingung zusammengefasst und graphisch dargestellt (Abbildung 4). Mit *GEDIT* wurden zudem die Suchdichten für jede Datengruppe berechnet. Hierzu wurden die innerhalb eines Teilquadrats (Gitterbreite: 0,25 m) gelaufenen Distanzen der Tiere durch die insgesamt während der dreiminütigen Beobachtungszeit zurückgelegten Laufweiten geteilt.

Die Ergebnisse dieser Experimente waren unabhängig von der generellen Ausrichtung des Dressurparcours. Wurden die Daten der nach Osten ausgerichteten Trainingssituationen an der Nord-Süd-Achse gespiegelt, unterschieden sie sich nicht von den Ergebnissen nach westwärts weisendem Training (Watson-Williams-Test: $p > 0,05$). Daher wurden die Daten der Ausläufe mit westlicher und östlicher Ausrichtung zusammengefasst und in der Folge als ein Datensatz betrachtet.

3.2.6. Statistik

Die Kreisstatistik folgt den von Batschelet (1981) empfohlenen Tests. Die Gerichtetheit der Kreisdurchstoßpunkte innerhalb einer Stichprobe wurde mit dem Rayleigh-Test untersucht. Unterschiede zwischen den mittleren Winkeln der Datensätze wurden durch den Mardia-Watson-Wheeler-Test mit einer Bonferroni-Korrektur für Mehrfachvergleiche ermittelt.

3.3. Ergebnisse

Unter allen Dressurbedingungen zeigten die Tiere über die ersten Meter hinweg relativ geradlinige Läufe in Richtung der erwarteten Nestposition (Abbildung 4). Auf diese zielgerichteten Laufabschnitte folgten abrupte, häufige Richtungswechsel, die den Beginn des Nestsuchverhaltens anzeigen (Wehner und Srinivasan, 1981).

Die Kreisdurchstoßpunkte aller Versuchsgruppen zeigten in 1 m und 2 m Entfernung vom Startpunkt eine starke Bündelung (Rayleigh-Test: für alle Tests $p < 0,001$; Abbildung 5). Hieraus ergaben sich in allen Fällen große Vektorstärken der zusammengefassten Läufe (Tabelle 1). Aus der geraden Kontrolle, bei der die Kanäle einschließlich des „Hügels“ in gerader Linie angeordnet waren, lässt sich zudem ableiten, dass Auf- und Abstieg die auf dem Heimweg eingeschlagene Richtung nicht beeinflussten: Die Kreisdurchstoßpunkte waren stark gebündelt (Rayleigh-Test: $p < 0,001$) und deckten sich klar mit dem Erwartungswert (Abbildung 5 D und Tabelle 1).

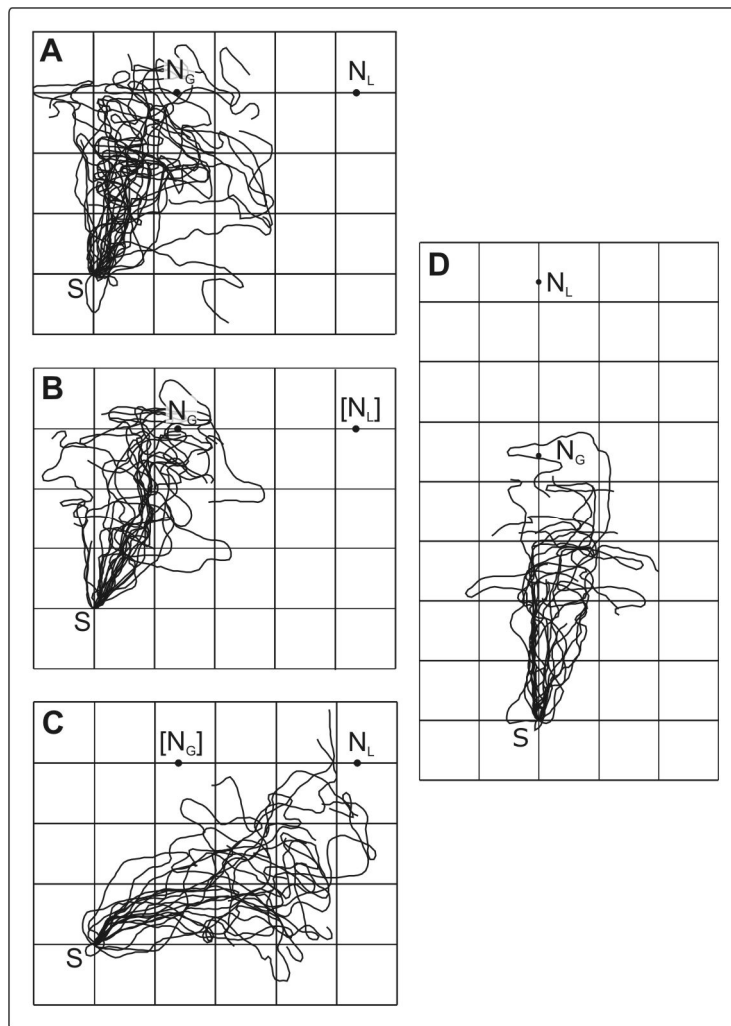


Abbildung 4: Zusammenfassung der Heimläufe von Wüstenameisen nach unterschiedlichen Dressuren. Dargestellt sind jeweils die ersten 30 s jedes Laufs. „S“: Startpunkt. (A) kritischer Test ($N = 27$). „ N_G “: relative Nestposition entsprechend der Grunddistanz; „ N_L “: relative Nestposition entsprechend der Laufdistanz. (B) Grunddistanz-Kontrolle ($N = 22$). „ N_G “: relative Nestposition. (C) Laufdistanz-Kontrolle ($N = 21$). „ N_L “: relative Nestposition. In (B) und (C) ist die relative Nestposition der jeweils anderen Kontrolle zum Vergleich in eckigen Klammern angegeben. (D) Gerade Kontrolle ($N = 20$).

Tabelle 1: Eigenschaften der Heimläufe nach unterschiedlichen Auslaufdressuren. Konfidenzintervall: 2m-Radius, 99 %. Die zwei Werte für den erwarteten Azimut nach 3D-Auslauf spiegeln die beiden Hypothesen zur Distanzmessung auf Steigungen wider. Nähere Erläuterungen hierzu im Text.

Auslauf	Vektorstärke		Mittlerer Azimut	Konfidenzintervall	Erwarteter Azimut	Abweichung vom Erwartungswert
	1 m	2 m				
3D	0,95	0,93	24,3°	± 11,5°	24,9° / 55,4°	0,6° / 31,1°
Grunddistanz	0,96	0,97	25,1°	± 8,2°	24,9°	0,2°
Laufdistanz	0,95	0,98	64,7°	± 7,2°	55,4°	9,3°
Gerade	0,97	0,98	4,3°	± 10,5°	0°	4,3°

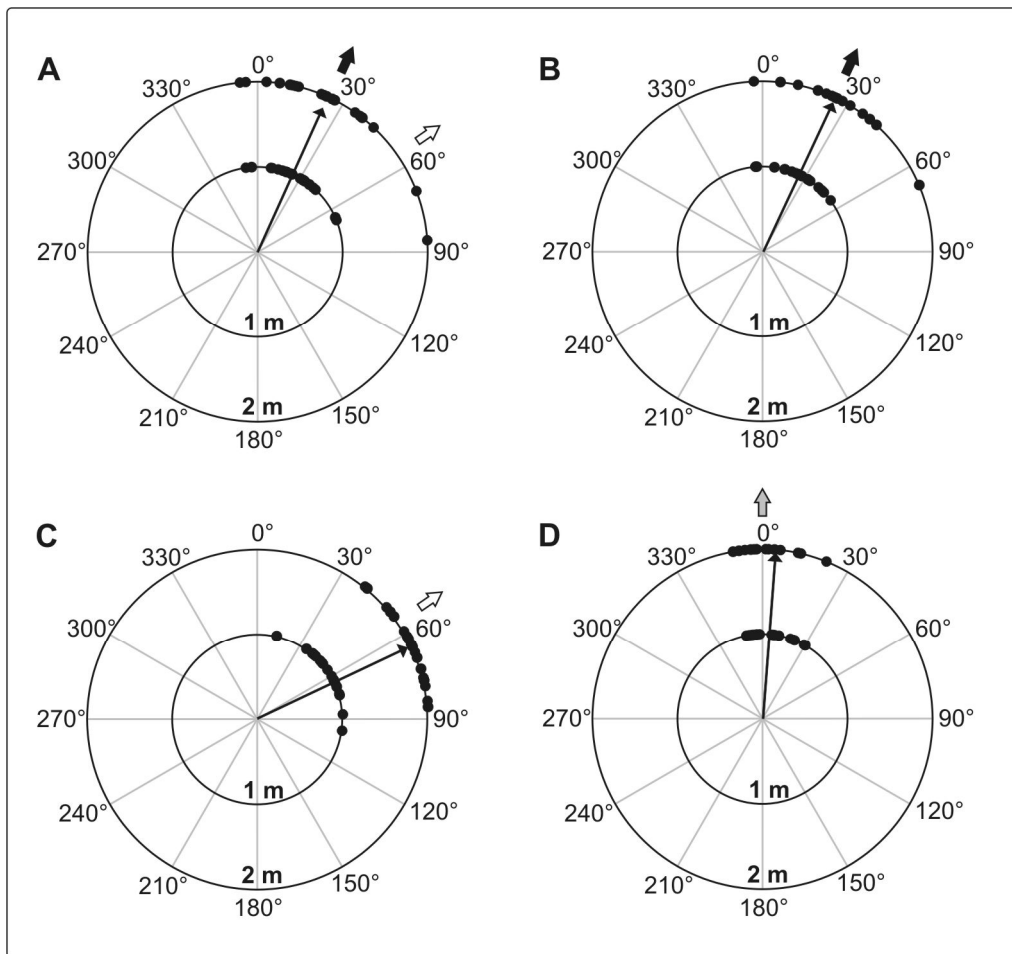


Abbildung 5: Heimlaufrichtung nach unterschiedlichen Auslauddressuren. (A) 3D-Auslauf ($N = 26$ bei 1 m; $N = 23$ bei 2 m); (B) Grunddistanz-Kontrolle ($N = 22$ bei 1 m; $N = 20$ bei 2 m); (C) Laufdistanz-Kontrolle ($N = 21$, beide Radien); (D) Gerader Auslauf ($N = 20$, beide Radien). Dargestellt sind die Kreisdurchstoßpunkte im Radius von 1 m und 2 m um den Startpunkt. Langer Pfeil: Mittlerer Vektor für den 2 m-Radius, wobei der volle Radius einer Vektorstärke von 1 entspricht. Kurze Pfeile: Wahrer relativer Azimut zum Nest nach Grunddistanz-Auslauf (schwarz), Laufdistanz-Auslauf (weiß) und geradem Auslauf (grau). In (A) sind zum Vergleich die Azimute entsprechend der Grunddistanz (schwarz) und der Laufdistanz (weiß) eingezeichnet.

An dieser Stelle soll noch einmal kurz die Grundidee des hier dargestellten Versuchs erläutert werden. Wenn Wüstenameisen unterwegs zu einer Futterquelle durch hügeliges Terrain laufen, sind zweierlei Möglichkeiten plausibel, wie die zurückgelegten Distanzen in den Wegintegrator einfließen. Die einfachere Möglichkeit ist, dass die gelaufene Strecke (*Laufdistanz*) gespeichert wird, unabhängig von der Steigung, die diese Wegstrecke besitzt. Diese Form der Distanzmessung führt zu einem Navigationsfehler, da die tatsächlich *über Grund* zurückgelegte Distanz kleiner ist als die gelaufene.

Die komplexere, aber auch im Fall eines hügeligen Weges genaue Distanzmessung speist die *Grunddistanz* eines an- oder absteigenden Streckenabschnitts in den Wegintegrator ein. Voraussetzung hierfür ist allerdings die Fähigkeit der Ameisen, Steigungen und Gefälle wahrzunehmen. Weiterhin müssen die Ameisen in der Lage sein, eine entsprechende Korrektur der propriozeptiv wahrgenommenen Laufdistanz zur Grunddistanz vorzunehmen.

In diesem Experiment wurden die Heimläufe von Wüstenameisen nach einem hügeligen Auslauf mit Läufen von Tieren verglichen, die einen von zwei zweidimensionalen Parcours zur Futterquelle zurückgelegt hatten. Diese Kontrolldressuren entsprachen einmal den Grunddistanzen und einmal den Laufdistanzen des 3D-Auslaufs. Erwartungsgemäß sollten die Ergebnisse des 3D-Auslaufs entweder der Grunddistanz- oder der Laufdistanz-Kontrolle ähneln.

Eine Voraussetzung, um die Ergebnisse des kritischen Tests mit jenen der 2D-Dressuren vergleichen zu können, ist eine deutliche Differenz in der Laufrichtung dieser beiden Kontrollen. Diese trat auf: Die mittleren Vektoren der Grunddistanz- und Laufdistanz-Tests unterschieden sich stark voneinander (Mardia-Watson-Wheeler-Test: $p < 0,001$ für 1m- und 2m-Radius). Der mittlere Azimut aller Kontrollläufe entsprach mit hoher Genauigkeit den erwarteten Werten (Tabelle 1).

Die Azimute der mittleren Heimkehrvektoren unterschieden sich stark zwischen Ameisen, die dem dreidimensionalen Parcours gefolgt waren (Abbildung 5 A), und jenen, die zu einer Futterquelle an der entsprechenden Laufdistanz trainiert worden waren (Abbildung 5 C; Mardia-Watson-Wheeler-Test: $p < 0,001$ für den 1m- und 2m-Radius). Dahingegen unterschieden sich die Azimute nicht zwischen dem 3D-Auslauf und seinem zweidimensionalen Pendant mit entsprechender Grunddistanz (Abbildung 5 B; Mardia-Watson-Wheeler-Test: $p > 0,1$ für den 1m- und 2m-Radius). Damit schlugen Ameisen, die einen dreidimensionalen Lauf zu einer Futterquelle absolviert hatten, auf dem Rückweg dieselbe Richtung ein wie Tiere, deren Weg zur Futterquelle einer Projektion des 3D-Laufs auf die Ebene entsprach (Abbildung 5 A und B).

Die Art des Auslaufs vom Nest zur Futterquelle beeinflusste auch die Länge des Heimvektors, bevor die Tiere in charakteristischen Spiralen mit der Suche nach dem

Nesteingang begannen. Die mittlere zurückgelegte Distanz war in der Laufdistanz-Kontrolle größer als bei der Grunddistanz-Kontrolle oder dem kritischen 3D-Test (Kruskal-Wallis-Test und Games-Howell-Folgetest: $p < 0,01$; Abbildung 6). Dieser Befund stimmt mit der größeren Entfernung zwischen Futterquelle und Nest in der Laufdistanz-Kontrolle überein (Laufdistanz-Kontrolle: 5,3 m; Grunddistanz-Kontrolle und 3D-Test: 3,3 m). Die zurückgelegten Weiten bei Grunddistanz-Kontrolle und 3D-Test unterschieden sich hingegen nicht voneinander (Games-Howell-Folgetest: $p > 0,9$). Allerdings war bei allen Dressurtypen der Heimweg deutlich verkürzt. Die Mediane der Distanzen lagen stets unter den tatsächlichen Entfernungen zwischen Futterquelle und Nest (Abbildung 6, gestrichelte Linien). Auch in der geraden Kontrolle liefen die Ameisen eine deutlich kürzere Distanz, als es ihren trainierten Ausläufen entsprochen hätte.

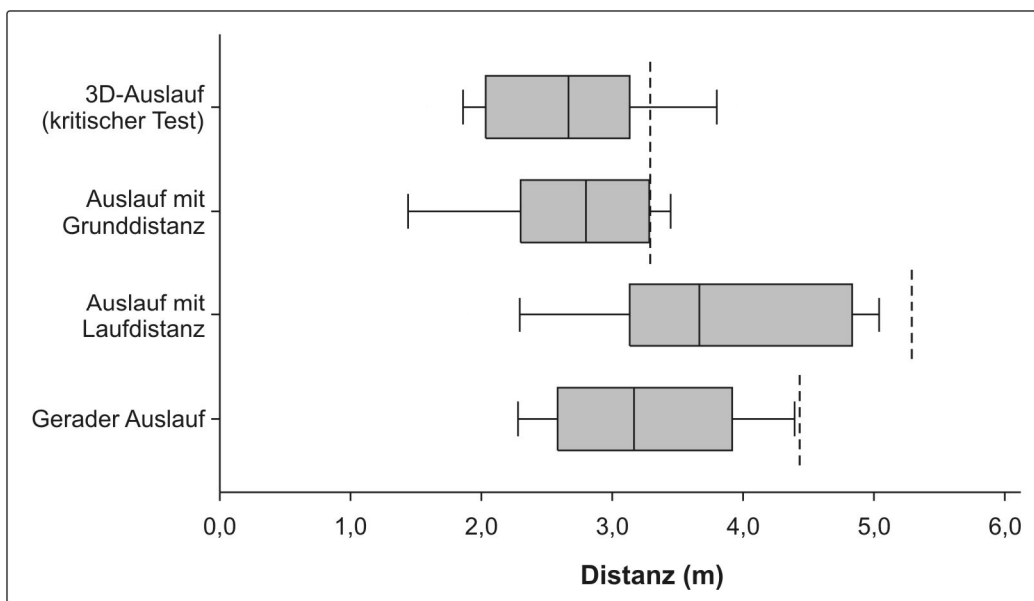


Abbildung 6: Länge des Heimlaufvektors nach unterschiedlichen Auslaufdressuren. Dargestellt sind Median, Interquartilbereich, 10. und 90. Perzentil. Die gestrichelten Linien zeigen die tatsächliche relative Nestdistanz an.

Die Suchdichtediagramme zeigen für alle Trainingssituation, dass die Aufenthaltshäufigkeiten zwischen dem Startpunkt des Heimweges und der erwarteten Nestposition am höchsten waren (Abbildung 7). Nach 3D-Training, Grunddistanz-Kontrolle und gerader Kontrolle erreicht der keulenförmige Bereich hoher Suchdichten gerade noch die erwartete Nestposition, während die Dichte im dahinter liegenden Sektor stark abnimmt (Abbildung 7 A, B und D). Dieses Phänomen verkürzter Heimläufe

ist im Falle der Laufdistanz-Kontrollen noch deutlich ausgeprägter. In diesem Fall wurden auch schon an der fiktiven Nestposition nur niedrige Suchdichten verzeichnet (Abbildung 7 C).

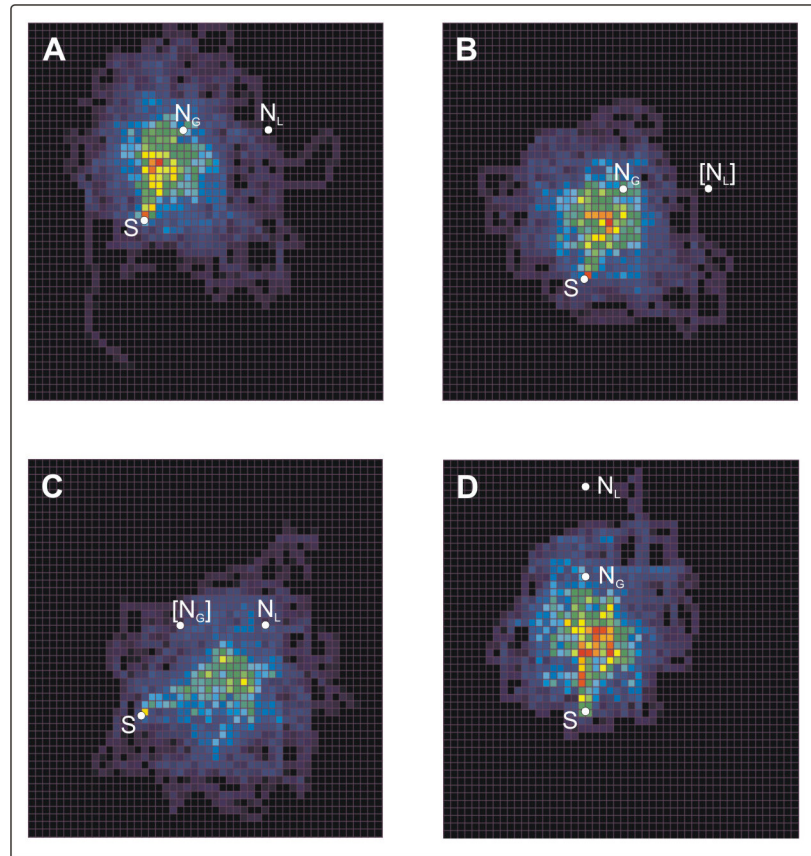


Abbildung 7: Suchdichteverteilungen nach unterschiedlichen Auslaufadressuren. Ein Pixel entspricht 25×25 cm. Die Suchdichte ist definiert als die aufsummierte Pfadlänge in einem Pixel, geteilt durch die gesamte Pfadlänge aller Pixel der jeweiligen Testsituation. Die erhaltenen Werte wurden farbcodiert, von schwarz (Minimum; 0) bis rot (Maximum; 0,85 in A; 0,93 in B und C; 0,77 in D). „S“: Startpunkt; (A) kritischer Test ($N = 27$). „N_G“: relative Nestposition entsprechend der Grunddistanz; „N_L“: relative Nestposition entsprechend der Laufdistanz; (B) Grunddistanz-Kontrolle ($N = 22$). „N_G“: relative Nestposition entsprechend der Grunddistanz; (C) Laufdistanz-Kontrolle ($N = 21$). „N_L“: relative Nestposition; (D) Gerade Kontrolle ($N = 20$). „N_G“: relative Nestposition entsprechend der Grunddistanz; „N_L“: relative Nestposition entsprechend der Laufdistanz. In (B) und (C) ist die relative Nestposition der jeweils anderen Kontrolle zum Vergleich in eckigen Klammern angegeben.

3.4. Diskussion

Die in diesem Kapitel behandelten Experimente untersuchten die Genauigkeit der Wegintegration bei Wüstenameisen, die entlang eines dreidimensionalen Weges zu einer Futterquelle trainiert worden waren. Im Besonderen war hierbei von Interesse, ob die Ameisen tatsächlich auf Steigungen und Gefällen die entsprechende Grund-

distanz in den Wegintegrator einspeisen, wie zuvor für lineare Serien künstlicher Hügel gezeigt worden war (Wohlgemuth et al., 2001; 2002). Der experimentelle Ansatz basierte dabei auf einer Übersetzung von Wegstrecken, die im Lauf zur Futterquelle zurückgelegt wurden, in einen Azimutwinkel beim folgenden Heimlauf (vergleiche Müller und Wehner, 1988). Durch diese Transformation wurden die Befunde nicht durch die häufig beobachtete Verkürzung des Heimlaufs (Müller, 1989; Sommer und Wehner, 2004) verwischt.

Der Wegintegrator misst auch die Distanzen dreidimensionaler Ausläufe akkurat

Die mittleren Heimlaufvektoren von Grunddistanz- und Laufdistanz-Kontrolle unterschieden sich in ihrem mittleren Azimut stark voneinander und entsprachen recht genau den erwarteten Werten (Abbildung 5 und Tabelle 1). Der Azimut des Heimvektors nach dreidimensionalem Auslauf entsprach dabei demjenigen der Grunddistanz-Kontrolle (vergleiche Abbildung 5 A und B). Diese Ergebnisse lassen zwei Rückschlüsse zu: Erstens, dass *Cataglyphis fortis* tatsächlich beim Lauf über Hügel die Grunddistanz ermitteln kann, und zweitens diese auch in sinnvoller Weise in ihren Wegintegrator einspeist. Damit liefern diese Befunde eine unabhängige Bestätigung und Erweiterung der Hypothesen von Wohlgemuth *et al.* (Wohlgemuth et al., 2001; 2002): Der Wegintegrator der Wüstenameisen funktioniert auch bei dreidimensionalen Läufen und ermöglicht den Tieren, sich auch dann in stark hügeligem Gelände genau zu orientieren, wenn Hin- und Rückweg voneinander abweichen.

Propriozeption als wahrscheinliche Basis der Raumlagewahrnehmung

Der genaue Mechanismus, mit dessen Hilfe Wüstenameisen Neigungen des Untergrunds wahrnehmen können, ist zurzeit noch ungeklärt. Borstenfelder an den Hüftgelenken, am Gelenk zwischen Kopf und Thorax sowie zwischen Petiolus und Gaster spielen bei *Formica polyctena* eine wichtige Rolle in der Wahrnehmung der relativen Stellung der Körperteile zueinander (Markl, 1962). Diese könnten es den Ameisen darüber hinaus ermöglichen, ihre Körperlage in Bezug zur Schwerkraft einzuschätzen. Allerdings bewirkte bei *Cataglyphis fortis* die Manipulation der Borstenfelder im Nacken und zwischen Petiolus und Gaster keine Änderung der Distanzwahrnehmung, wenn derart behandelte Tiere über eine Reihe künstlicher Hügel trainiert wurden (Wittlinger et al., 2007). Eine propriozeptive Wahrnehmung der Raumlage ist dennoch auch bei *Cataglyphis* nicht ausgeschlossen. Einige Borstenfelder (z. B. an

Coxa und Trochanter) liegen zu verdeckt, um experimentell manipuliert werden zu können, ohne dass die Ameisen dabei Schaden nehmen würden. Auch Operationen der Antennen, die ebenfalls eine Rolle in der Schweresinneswahrnehmung spielen, sind aus diesem Grund nicht praktikabel (Wittlinger et al., 2007). Diese nicht manipulierbaren Sinnesorgane könnten auch bei dem Ausfall anderer Borstenfelder noch ausreichend Informationen über die relative Lage der Extremitäten liefern. Allerdings ist Markl (1962) zufolge der Wegfall einzelner Borstenfelder nicht völlig kompensierbar. Dagegen sprechen jedoch die Beobachtungen von Wittlinger, dessen Ameisen auch nach Rasur bzw. Festlegung von Gelenken korrekt die Grunddistanz einer Hügelstrecke maßen (Wittlinger et al., 2007). Wohlgemuth et al. (2002) beluden Wüstenameisen auf ihrem Pronotum mit zusätzlichen Gewichten, um so die Schwerewahrnehmung der Tiere zu beeinflussen und dadurch eine Fehleinschätzung der Grunddistanz eines hügeligen Weges hervorzurufen. Auch diese Manipulation hatte keinen Effekt auf die korrekte Messung der Grunddistanz. Allerdings konnten in diesem Fall die Tiere nicht direkt nach der Manipulation getestet werden, sondern erst zu einem späteren Zeitpunkt. Es ist möglich, dass die Ameisen in der Zwischenzeit ihre Schweresinneswahrnehmung kalibrieren konnten, ähnlich wie es ihnen bei einer Veränderung der Beinlänge möglich ist (Wittlinger et al., 2006; 2007). Zusammenfassend lässt sich damit eine Rolle der Borstenfelder und Gelenke zwischen den Segmenten bei der Wahrnehmung der Schwerkraft und Körperlage im Raum nicht ausschließen, wobei die genannten Befunde diese Erklärung bei *Cataglyphis* jedoch unwahrscheinlicher werden lassen.

Allothetische Raumlagebestimmung

Über die Nutzung allothetischer Informationen, um die Körperlage im Raum zu bestimmen, z. B. durch die Wahrnehmung der Horizontlinie oder die Änderung der subjektiven Wahrnehmung von Sonnenposition, Polarisationsmuster oder den Spektraleigenschaften des Himmels, ist bislang bei *Cataglyphis* wenig bekannt. Wird während einer Dressur den Ameisen auf Rampen das Polarisationsmuster sowie die Sonnenposition vorenthalten, zeigen sie im Test unter freiem Himmel eine verringerte Akzeptanz angebotener Abstiege (Heß, 2007). Da der Schrittzähler des Wegintegrators jedoch nur arbeitet, wenn die Ameise anhand des Polarisationsmusters oder der Sonnenposition ihre Laufrichtung bestimmen kann (Ronacher et al., 2006; Som-

mer und Wehner, 2005), könnten die Auf- und Abstiege zwar wahrgenommen, dann aber nicht weiter verarbeitet worden sein. Laborversuche an *Cataglyphis fortis* und *C. nodus* legen weiterhin nahe, dass das Polarisationsmuster für die Raumlagerwahrnehmung nicht erforderlich ist (Heß, 2007).

Ob Wüstenameisen die Rotation des Abbildes ihrer Umwelt im optischen System zur Wahrnehmung von Änderungen der Körperlage nutzen können, ist bislang nicht klar. Allerdings ist eine genaue Kenntnis der Körperlage im Raum für fliegende Insekten von Bedeutung. Im Flug werden unerwünschte Drehungen um die Körperachsen mithilfe der optomotorischen Antwort kompensiert (siehe z. B. Srinivasan, 2001). Ein System, das im Flug Rotationen relativ zur Umwelt wahrnimmt, könnte auch bei Ameisen Informationen über eine Veränderung in der Körperlage in Bezug auf den Horizont etc. liefern.

Auch wenn der genaue Mechanismus der Neigungswahrnehmung noch nicht aufgeklärt ist, zeigt der hier beschriebene Versuch doch deutlich, dass die Messung von Wegstrecken bei *Cataglyphis* nicht bloß durch einen simplen Schrittzähler erfolgt. Vielmehr scheinen die gemessenen Entfernungen vor ihrer Einspeisung in den Wegintegrator mit einer Neigungsmessung in einer Weise gewichtet zu werden, dass bei Steigungen oder Gefällen die Grunddistanz Eingang in den globalen Vektor findet. Hierfür wäre rein mathematisch erforderlich, dass *Cataglyphis* die gelaufene Strecke (s) entsprechend einer Cosinusfunktion mit dem Winkel des Anstiegs zur Horizontalen (α) in die entsprechende Grunddistanz (g) umwandelt:

$$g = s \cdot \cos \alpha$$

Fehlerquellen allothetischer Raumlagerwahrnehmung

Die zweite wichtige Informationsquelle des Wegintegrators ist das Muster polarisierten Himmelslichts, das von *Cataglyphis* (und anderen Insekten) als wichtigster allothetischer Kompass genutzt wird (Fent, 1986; Wehner, 1997). Allerdings ist es bei dem hier dargestellten Experiment möglich, dass systematisch auftretende Fehler die Wahrnehmung der Kompassrichtungen beeinflussten. Hierbei handelt es sich jedoch nur um Vermutungen, die im Folgenden der Vollständigkeit halber Erwähnung finden sollen. Meine Versuche waren nicht geeignet, diese Fehler nachzuweisen oder sogar zu quantifizieren.

Zunächst einmal bestand eine Diskrepanz darin, welchen Teil des Himmels die Ameisen sahen: Während des Trainings und im Lauf zur Futterquelle, die dem Test direkt vorausging, hatten die Ameisen nur einen eingeschränkten Blick auf den Himmel. Im Testlauf, der auf freiem Feld stattfand, hatten die Tiere dagegen ein uneingeschränktes Gesichtsfeld. Hieraus ergeben sich systematische Unterschiede in der Wahrnehmung von Himmelsrichtungen (Müller, 1989). Die Größe und Richtung dieses Navigationsfehlers in den Kanalsegmenten hängt sowohl von der Laufrichtung (und damit der Ausrichtung des Kanals) als auch von dem sich daraus ergebenden Winkel relativ zum Sonnenazimut ab.

Ein weiterer systematischer Fehler in der Richtungswahrnehmung könnte auftreten, sobald sich eine Ameise auf einer Rampe befindet. Der von *Cataglyphis* verwendete Himmelskompass kann als ein Detektor verstanden werden, der die Ausrichtung der Symmetrieebene des E-Vektormusters im Himmelslicht wiedergibt (Rossel und Wehner, 1984; 1986; Wehner, 1982). Was tatsächlich geschieht, ist eine Mittelung der Polarisationsrichtungen und -intensitäten über einen großen Bereich des sichtbaren Himmels (Wehner, 1994). Wenn der Sonnenazimut nicht in einer Linie mit dem Kanal liegt und zudem der „unter der Rampe“ liegende Teil des Himmels verdeckt wird, ergibt die Mittelung des Polarisationsmusters einen abweichenden Azimut. Daher könnten die Ameisen, wenn sie sich auf einer Rampe befinden, fälschlicherweise eine Veränderung ihrer (horizontalen) Laufrichtung wahrnehmen. In der geraden Kontrolle trat ein derartiger Fehler nicht auf (Abbildung 5 D). Ein möglicher Grund ist, dass etwaige Fehler aus Auf- und Abstieg spiegelbildlich zueinander sind und sich dadurch gegenseitig aufheben. Diese Symmetrie, deren Ursache in der geraden Linie von Auf- und Abstieg liegt (und die damit ebenfalls für den kritischen Test gilt), ist unabhängig von der Position der Sonne und der daraus folgenden Orientierung des Polarisationsmusters. Da den Ameisen jedoch nicht nur das Polarisationsmuster, sondern auch die Position der Sonne selbst sowie die spektralen Gradienten des blauen Himmels als Richtungsgeber zur Verfügung stehen (Wehner, 1997), könnten auch sie zur Kompensation der hypothetisierten Fehler beitragen.

Nicht zuletzt ergeben sich aus unserem Wissen über den Wegintegrator der Ameisen Vorhersagen für systematische Fehler, deren Ursprung in der erzwungenen einseitigen Kursänderung zu suchen ist (Hartmann und Wehner, 1995; Merkle et al.,

2006; Müller, 1989; Müller und Wehner, 1988). Da alle diese Fehler sich in Abhängigkeit von der Tageszeit in unterschiedlich starker Weise überlagern, ist es nahezu unmöglich, den Gesamteinfluss vorherzusagen, den diese Fehlerquellen auf die Richtung haben, die von den Ameisen im Test eingeschlagen wurde. Tatsächlich entsprechen die gemessenen Laufrichtungen erstaunlich genau den Erwartungswerten (Abbildung 5 A, B und D). Lediglich im Fall der Laufdistanz-Kontrolle (Abbildung 5 C und Tabelle 1) zeigen die Ameisen einen deutlichen systematischen Fehler. Die Tiere kompensierten den zweiten Teil des L-förmigen Auslaufs zu stark und steuerten auf dem Rückweg zu weit ins Innere des Dreiecks, das von Nest, Kanalbiegung und Futterquelle gebildet wird (Abbildung 3 C). Dieser systematische Fehler bei L-förmigen Dressurkanälen wurde bei *Cataglyphis* zuerst beschrieben (Müller, 1989; Müller und Wehner, 1988) und später auch bei anderen Insekten sowie Säugetieren gefunden (Etienne et al., 1996; Séguinot et al., 1998). Allerdings lässt sich bislang noch nicht schlüssig erklären, wieso dieser sogenannte Müller-Wehner-Fehler nicht auch in der Grunddistanz-Kontrolle sowie im kritischen Test auftrat. Eine mögliche Erklärung ist, dass der zweite Teil des L-förmigen Kanals zu kurz war, um diesen Fehler hervorzurufen. Experimente, in denen der Müller-Wehner-Fehler auftrat, wurden mit deutlich längeren Kanälen durchgeführt (Müller, 1989; Müller und Wehner, 1988).

Verkürzte Heimläufe bei ungewohnten optischen Eindrücken

Die Genauigkeit des Wegintegrators bei dreidimensionalen Läufen lässt sich auch an der Strecke messen, die eine Ameise auf dem Heimweg in gerader Linie zurücklegt, bevor sie sich mit augenfälligen Spiralläufen auf die Suche nach dem Nesteingang macht. Diese Distanzen unterschieden sich bei dreidimensionalen Ausläufen und der Grunddistanz-Kontrolle nicht voneinander, wohingegen die Tiere aus der Laufdistanz-Kontrolle erwartungsgemäß weiter liefen (Abbildung 6, siehe auch Abbildung 7). Dieses Ergebnis stützt also ebenfalls den Befund, dass der Wegintegrator der Ameisen Steigungen und Gefälle in derselben Weise verarbeitet wie die entsprechenden Grunddistanzen in der Horizontalen. Allerdings ist erwähnenswert, dass in allen Fällen die vor dem Einsetzen des Suchverhaltens gelaufenen Distanzen kürzer als die erwarteten waren. Dieses Phänomen des „Unterschießens“ wurde wiederholt in Versuchen beobachtet, in denen der Auslauf vom Nest in einem Kanal, der

getestete Heimlauf dahingegen auf freiem Feld stattfand (Burkhalter, 1972; Collett et al., 1999; Collett et al., 2003; Müller, 1989; Wehner, 1982). Die wahrscheinlichste Erklärung für das vorzeitige Ende des vom Heimvektor gesteuerten Laufs ist die Diskrepanz zwischen dem visuellen Umfeld, wie es die Ameise aus ihrem Training für die Region um den Nesteingang erwartet, und der tatsächlichen Sicht, die sich ihr bietet. Die Speicherung von Landmarken in Nestnähe (Bisch-Knaden und Wehner, 2003) und die Fähigkeit des von Landmarken gesteuerten Routengedächtnisses, den Heimvektor des Wegintegrators zu unterdrücken (Andel und Wehner, 2004), konnte bereits demonstriert werden.

Die Suchdichtediagramme (Abbildung 7) zeigen, dass die Ameisen durch das Unterschießen die meiste Zeit ihrer Nestsuche auf derjenigen Seite der erwarteten Nestposition verbringen, die der Futterquelle zugewandt ist. Unter natürlichen Umständen, d. h. außerhalb eines Versetzungsexperiments, würden die Ameisen damit in einem Gebiet suchen, das ihnen bekannt sein müsste. Damit sollten die Ameisen in der Lage sein, visuelle Landmarken wiederzuerkennen, die sie erst vor kurzem wiederholt auf ihren Läufen zwischen Nest und Futterquelle passiert hatten, und die sie nun zurück zum Nesteingang leiten sollten (Sommer und Wehner, 2004).

4. Speicherung von Teilstrecken und deren Eigenschaften

4.1. Einleitung

Um sich entlang dreidimensionaler Wege zu orientieren, könnten Wüstenameisen ihren 2D-Wegintegrator mit Zusatzinformationen über Steigungen und Gefälle verknüpfen; dies ist die zweite Hypothese, die in der allgemeinen Einleitung vorgestellt wurde (Seite 13). Damit wären auch Richtungsänderungen entlang der Vertikalen ein Bestandteil des prozeduralen Routengedächtnisses, das bislang für die Ebene beschrieben wurde (Collett et al., 2006; Knaden et al., 2006).

Diese zweite Hypothese sollte überprüft und gleichzeitig genauer betrachtet werden. Hierzu wurde untersucht, welche Eigenschaften eines geeigneten Streckenabschnitts von den Ameisen erlernt und zu einem späteren Zeitpunkt wieder abgerufen werden. Die im folgenden Kapitel analysierten Qualitäten sind:

1. die vertikale Richtungswahl („auf“ oder „ab“)
2. die Weite eines Aufstiegs
3. der Winkel einer Steigung

Die vertikale Richtungswahl sowie der Steigungswinkel können dabei jedoch nur qualitativ untersucht werden: Akzeptieren Ameisen, für die der Hinweg zu einer Futterquelle im Training einen Aufstieg enthielt, auf dem Rückweg konsequenterweise nur einen Abstieg – oder ebenfalls eine aufwärts führende Rampe? Und ändert sich die Suche nach Futter auf einer Rampe, wenn der Aufstieg im Test eine andere Steigung aufweist als während der Dressur? Bezüglich der Aufstiegsweite kann dagegen quantitativ untersucht werden, welchen Einfluss die Position der Futterquelle auf einer Rampe auf das Suchverhalten hat.

Die vorgegebenen Routen der Teilerperimente eines Versuchs unterscheiden sich in Bezug auf die vertikale Dimension, sind aber hinsichtlich ihrer Abmessungen in der Ebene identisch. Sollte, wie es die erste Hypothese der Einleitung postuliert (Seite 12), die Repräsentation der Umwelt durch *Cataglyphis* ausschließlich zweidimensional sein, dürften sich die Ergebnisse der Teilveruche folglich nicht voneinander unterscheiden. Haben die vertikalen Eigenschaften der adressierten Routen jedoch einen Einfluss auf das Verhalten der Tiere im Test, liefern diese Experimente Argumente gegen eine reine 2D-Repräsentation.

Kontextbezogene Speicherung von Routen

Die australische Wüstenameise *Melophorus bagoti* zeigt eine kontextbezogene Speicherung landmarkenbasierter Routen: Unterscheiden sich Hin- und Rückweg eines Futterlaufes durch landmarkenreiches Gelände (weil der Lauf die Form eines Ringparcours annimmt), haben künstlich versetzte, auf dem Weg zum Nest befindliche Ameisen keine Schwierigkeiten nach Hause zu finden, wenn sie auf den erlernten Heimweg treffen. Führt ihr Lauf sie dagegen in den Bereich ihrer adressierten Auslaufroute, können sie die Landmarken nicht zur Heimkehr nutzen und verhalten sich desorientiert (Wehner et al., 2006). *Melophorus* kann offenbar nicht zu jeder Zeit auf alle visuellen „Schnappschüsse“ zugreifen, sondern muss ihnen im selben Kontext – Auslauf oder Heimweg – begegnen wie während der Lernphase.

Obwohl an *Cataglyphis fortis* noch kein vergleichbares Experiment beschrieben wurde, wirft es zumindest auch für die dreidimensionale Orientierung eine interessante Frage auf: Werden Auf- und Abstiege, ähnlich wie Landmarkenpanoramen bei *Melophorus bagoti*, an den Kontext des Laufs geknüpft und in der Folge auch wieder nur im selben Kontext akzeptiert? Ihre Beantwortung könnte helfen, die Art der Speicherung von Auf- und Abstiegen zu charakterisieren und eventuelle Parallelen zum visuellen Routengedächtnis festzustellen. Zu diesem Zweck wurden Wüstenameisen in einem Ringparcours zu einer Futterquelle dressiert, bei dem nur der Hinweg Rampen enthielt, der Rückweg jedoch flach verlief. Anschließend wurde die Akzeptanz von Aufstiegen bei diesen Tieren getestet, wenn sie auf dem Weg zur Futterquelle bzw. zum Nest waren.

4.2. Spezieller Methodenteil

4.2.1. Vertikale Richtungswahl

In diesem Versuch sollte durch ein Wahlexperiment die Frage geklärt werden, ob Wüstenameisen eine generelle Präferenz entweder für Auf- oder für Abstiege zeigen, und inwiefern diese Vorliebe durch vorhergehendes Training beeinflusst wird.

Drei Dressurformen gingen dem Testlauf voraus (Abbildung 8 A-C). Neben einem flachen Training und einer Dressur zu einer erhöhten Futterquelle, die über eine Rampe erreicht wurde, führte die dritte Dressurform über einen künstlichen Hügel

(„ Λ -Dressur“). Versuchstiere wurden jeweils nur in einem der drei Parcours trainiert und mussten die Futterquelle mindestens fünfmal besucht haben, bevor sie getestet wurden.

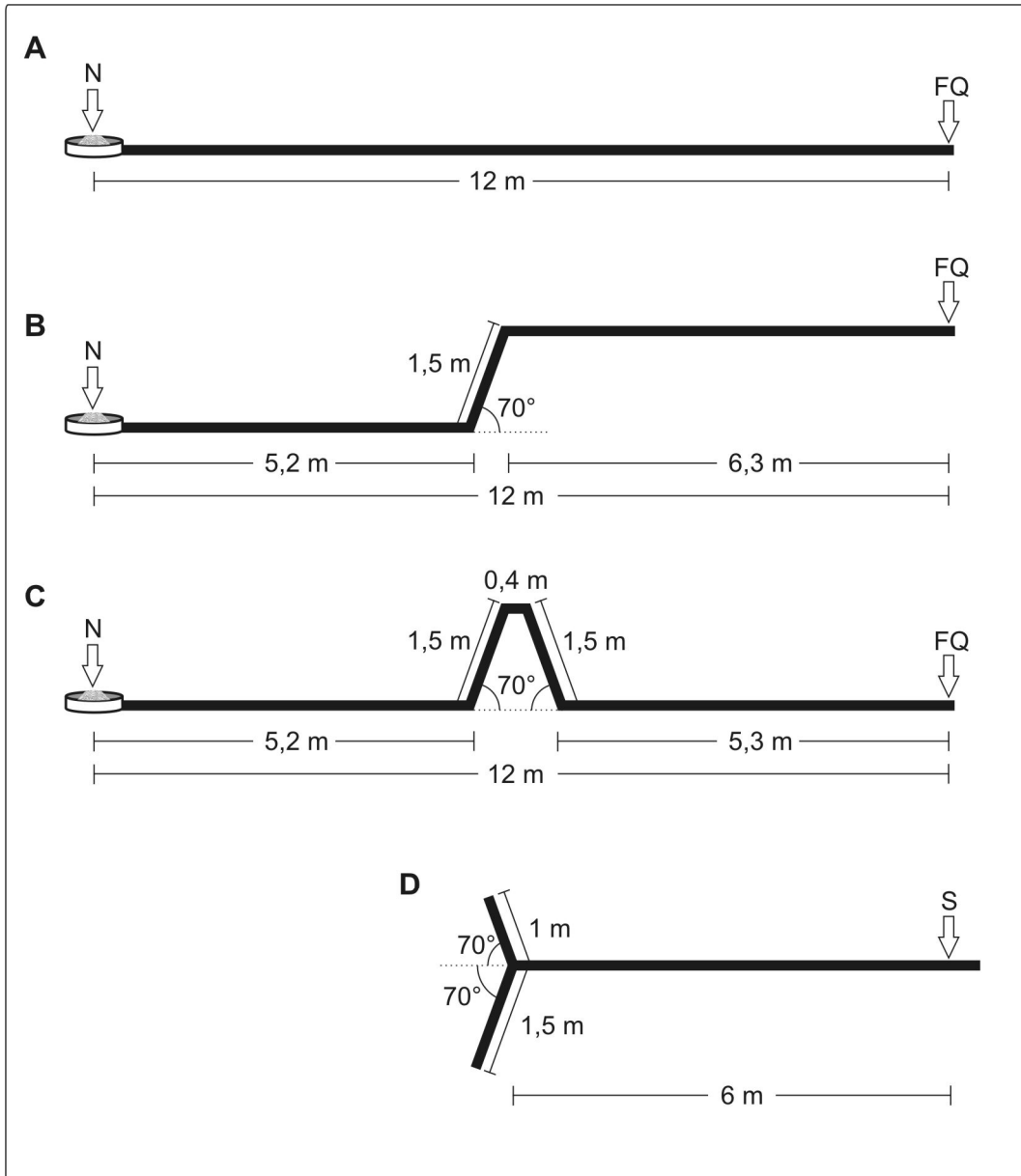


Abbildung 8: Versuch zur vertikalen Richtungswahl. Schema der Dressur (A-C) und des Testaufbaus (D). Dressuren: Kanäle führten vom Nest („N“) zu einer Futterquelle („FQ“). Der Weg dorthin verlief flach (A), über eine Rampe zu einer erhöht liegenden Futterquelle (B) oder über einen künstlichen Hügel zu einer ebenerdigen Futterquelle (C). Im Test (D) konnten am Startpunkt „S“ eingesetzte Tiere auf einem Heimlauf zwischen einer aufsteigenden und einer absteigenden Rampe wählen.

Nach erfolgreicher Dressur wurden die individuell markierten Tiere an der Futterquelle in ein Röhrchen gelockt und ihr Heimlaufverhalten in einem Testaufbau (Abbildung 8 D) untersucht. Dieser verlief erhöht und war parallel zum Dressurkanal ausgerichtet. Der Aufbau stellte die Tiere nach 6 m in einer Erweiterung des Kanals vor die Wahl, entweder eine aufsteigende oder eine absteigende Rampe zu betreten. Notiert wurden in diesem Experiment die Wahl der Rampe sowie die auf ihr zurückgelegte Strecke, bevor die Tiere das erste Mal umdrehten. Während eines Testlaufs wurden maximal zehn Umkehrpunkte notiert; hatte ein Tier bis dahin keine der Rampen betreten, wurde sein Fall nicht in der Auswertung berücksichtigt. Um Richtungspräferenzen ausschließen zu können, gab es zwei Testaufbauten, wobei im einen Fall die absteigende Rampe links und die aufsteigende Rampe rechts im Kanal lagen, im anderen Fall umgekehrt. Doppeltests von Individuen in beiden Testaufbauten zeigten im Fall der Λ -Dressur, dass keine Richtungspräferenz vorlag (Mc-Nemar-Test: $p = 0,29$). Im Fall von Flach- und Rampendressur stieg nur ein Tier auf, so dass eine Auswertung auf Richtungspräferenz weder möglich noch erforderlich war.

4.2.2. Aufstiegsweiten

Gruppen von Ameisen wurden zu Futterquellen trainiert, die in unterschiedlichen Höhen über dem Boden lagen. Ein horizontaler Kanal verlief vom Nest zu einer Rampe (Steigung: 70°), deren Basis in 6 m Entfernung stand. Eine Futterquelle war entweder auf Bodenhöhe (0 cm) angebracht oder nach einer Aufstiegsweite von 50 cm, 100 cm oder 150 cm. Die Rampe war direkt oberhalb der Futterquelle versperrt, so dass die Ameisen nur bis zur anvisierten Dressurhöhe aufsteigen konnten, aber nicht weiter.

Parallel zum Dressurkanal verlief ein Testkanal, der in der Nähe des Nests über eine Weiche mit dem Dressurkanal verbunden war. Der Testkanal führte zu einer Testrampe (Länge: 2 m, Steigung: 70°). Diese war im jeweiligen Versuch so positioniert, dass das obere Ende der Testrampe dieselbe Grunddistanz zum Nest aufwies wie die Futterquelle in der Dressur. Damit waren die Grunddistanz-Vektoren identisch, und zu beobachtende Unterschiede zwischen den Teilversuchen sollten damit auf die zuvor erfahrenen Dressurhöhen der Tiere zurückzuführen sein. Die Auf-

stiegsweiten wurden nicht dadurch vergrößert, dass der Vektor bezüglich seiner Grunddistanz am Kopf der Rampe endete und dadurch der Aufstieg erzwungen worden wäre. In einem entsprechenden Kontrollversuch wurden Ameisen auf eine Aufstiegsweite von 50 cm dressiert und anschließend entweder auf einer Testrampe an derselben Grunddistanz oder 1 m weiter vom Nest entfernt getestet. Die Weiten der ersten Aufstiege dieser beiden Gruppen unterschieden sich nicht voneinander (Mann-Whitney-U-Test: $p = 0,87$)

Neben dem Testkanal befand sich eine weitere 2-m-Rampe als Attrappe, deren Zweck war, im Dressur- wie im Testkanal denselben visuellen Eindruck einer neben dem Kanal stehenden Rampe zu erzeugen.

Ameisen, die individuell markiert worden waren und die mindestens zehn protokollierte Besuche an der Futterquelle absolviert hatten, wurden einzeln bei einem ihrer nächsten Ausläufe über die Weiche in den Testkanal geleitet und die Position der ersten zehn Umkehrpunkte wurde protokolliert. In die Auswertung floss jeweils die Weite des ersten Aufstiegs auf die Testrampe ein. Die Datensätze der Teilversuche wurden anschließend mit dem Kruskal-Wallis-H-Test verglichen und mit dem Games-Howell-Folgetest auf paarweise Unterschiede untersucht.

4.2.3. Steigungswinkel

Um die Reaktion der Wüstenameisen auf Veränderungen im Winkel einer Rampe zu untersuchen, wurden Versuchstiere auf eine Rampe dressiert und im anschließenden Test mit einem Anstieg konfrontiert, der wieder an derselben Position lag, jedoch eine andere Steigung aufwies.

Individuell markierte Ameisen wurden durch einen 6 m langen Kanal zu einer Rampe trainiert, die im Winkel von 45° anstieg. Nach 50 cm Laufdistanz auf der Schräge war eine Futterquelle angebracht. Die Besuche der einzelnen Ameisen wurden protokolliert. Nach mindestens zehn Läufen wurden einzelne Tiere zur Kontrolle über eine Weiche in Nestnähe in einen zweiten Kanal geleitet. Dieser führte zu einer Rampe von 290 cm Länge, die an derselben Grunddistanz wie die Dressurrampe stand und ebenfalls mit 45° anstieg. Die ersten zehn Umkehrpunkte wurden protokolliert und die Tiere anschließend wieder in den Dressurkanal gesetzt.

Nach weiteren fünf Läufen zur Futterquelle wurden die Tiere über eine weitere Weiche für den kritischen Test in einen dritten Kanal geleitet. Hier stand an derselben Grunddistanz wie in Dressur und Kontrolle eine 300 cm lange Rampe mit 70° Steigung. Es wurden wieder die ersten zehn Umkehrpunkte protokolliert.

Zur statistischen Auswertung wurden die Positionen der ersten Umkehrpunkte auf der Rampe herangezogen und die daraus ersichtlichen Weiten der ersten Aufstiege in Kontrolle und Test mit dem Wilcoxon-Test für paarweise verbundene Stichproben verglichen. Um besser zu veranschaulichen, in welchem Teil der Rampen sich die Tiere während des gesamten Testlaufs aufhielten, wurden außerdem die relativen Suchdichten auf den Rampen errechnet und grafisch dargestellt. Hierfür wurde die Rampe in Segmente von 10 cm Länge unterteilt und für jedes Tier die Aufenthaltshäufigkeit in jedem Segment errechnet, normiert und abschließend für alle Tiere summiert.

Um sicherzustellen, dass das beobachtete Verhalten auf die *Veränderung* der Steigung zwischen Dressur und Test zurückzuführen war, nicht aber auf die konkreten Winkel, wurde der Versuch reziprok wiederholt, d. h. mit einer Dressur und Kontrolle auf einer Rampe mit 70° Steigung und anschließendem Test auf 45°.

4.2.4. Trennung von Aus- und Rücklauf

Durch eine Trennung des Weges zur Futterquelle und zurück zum Nest konnte untersucht werden, ob ein kombinierter Auf- und Abstieg während des Auslaufs nur zu einer Akzeptanz von Rampen auf diesem Teil des Weges führte, oder auch im neuen Kontext des Rückweges.

Während der Dressur konnten die Ameisen bei ihrem Lauf zur Futterquelle stets nur einen Kanal nutzen, in den ein „Λ“ eingebaut war (Abbildung 9). Die Distanz zwischen Nest und Futterquelle betrug 6,7 m, der Aufstieg begann bei 3,5 m (Rampenlänge: 1,5 m; Steigung: 70°; erhöhtes horizontales Stück: 33 cm). Die Futterquelle lag ebenerdig und war wie das Nest von einer 10 cm hohen Manschette eingefasst. Der zur Futterquelle führende Kanal endete über der Einfassung (kleines Bild in Abbildung 9), in welche die Ameisen auf ihrem Weg fielen. Der Kanal für den Rückweg zum Nest verlief leicht ansteigend (maximale Steigung: 3,5°), um seinerseits

über der Manschette zu enden, die das Nest umgab. Die geringe Fallhöhe von 10 cm führte bei den Ameisen zu keinen erkennbaren Irritationen.

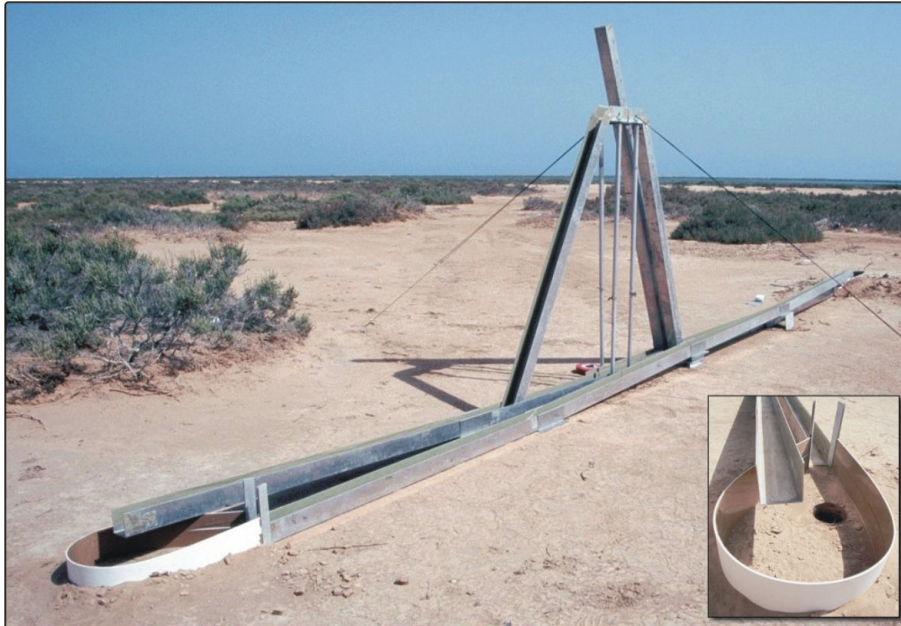


Abbildung 9: Aufbau für getrennte Aus- und Rückläufe. Auf dem Weg zum Futter mussten die Ameisen stets einen Auf- und Abstieg überqueren, der Rückweg verlief flach. Erhöhte Kanalenden (Einschaltbild) erlaubten die Nutzung von Hin- und Rückweg jeweils nur in der vorgesehenen Richtung.

Das Training zur Futterquelle verlief wie immer schrittweise. Da dies jedoch zu Beginn der Dressur bedeutet hätte, dass die Tiere in dieser Zeit die Λ -Konstruktion auch auf dem Rückweg überquert hätten, wurden die Tiere zunächst flach dressiert, bevor das „ Λ “ in den Kanal eingesetzt wurde. Die somit schon mit der Futterquelle vertrauten Tiere überquerten daraufhin problemlos den künstlichen Hügel, liefen im flachen Kanal zurück und hatten damit den Ringparcours erlernt.

Jedes Versuchstier war individuell markiert und wurde einmal auf dem Weg zur Futterquelle und einmal auf dem Rückweg getestet. Nach Einsatz der Λ -Konstruktion mussten die Tiere mindestens zehnmals die Futterquelle besucht haben, bevor sie getestet wurden. Der Test auf dem Hinweg fungierte dabei als Kontrolle und geschah über eine Weiche in Nestnähe. Die Testrampe war 2,0 m lang, stieg mit 70° an und stand direkt neben dem Aufstieg des Dressurkanals. Nach dem Test in der Kontrollsituation musste eine Ameise weitere fünfmal Futter eingetragen haben, bevor sie auch auf dem Rückweg getestet wurde. Zu diesem Zweck stand parallel zum Dressuraufbau ein Kanal, der zunächst für 1,85 m horizontal verlief. Dies entsprach der

Distanz von der Futterquelle zur hinteren Basis der Λ -Konstruktion. Daran schloss sich eine 1,9 m lange Testrampe mit 70° Steigung an. In Kontrolle und kritischem Test wurden die ersten zehn Kehrtwenden protokolliert. Die Aufstiegsweite bis zur ersten Kehrtwende wurde zwischen Kontrolle und kritischem Test mit dem Wilcoxon-Test für verbundene Stichproben verglichen. Der technisch bedingte Unterschied in der Länge der Testrampen – 200 cm in der Kontrolle, 190 cm im kritischen Test – wurde in der Analyse kompensiert, indem Aufstiegsweiten von 190 cm und größer zusammengefasst wurden.

4.3. Ergebnisse

4.3.1. Vertikale Richtungswahl

Die untersuchten Tiere zeigten eine klare Präferenz, auf die absteigende Rampe zu laufen (Tabelle 2). Flachdressierte Tiere drehten allerdings schon nach recht kurzer Strecke auf der abschüssigen Rampe das erste Mal um, während rampen- und Λ -dressierte Tiere in der Mehrzahl der Fälle auf den Rampen bis zu ihrem Ende liefen. Die Häufigkeiten, mit denen sich die Ameisen in den Dressuren für Auf- oder Abstiege entschieden, unterschieden sich nicht voneinander (χ^2 -Homogenitätstest: $p > 0,05$), wobei die geringe Besetzung der Zellen die Möglichkeit gesicherter statistischer Aussagen jedoch einschränkt.

Tabelle 2: Vertikale Richtungswahl. Anzahl der getesteten Tiere; Häufigkeiten, mit denen Tiere sich für Auf- bzw. Abstiege entschieden, sowie der Median der Strecke, die auf der jeweiligen Rampe vor der ersten Kehrtwende gelaufen wurde. Die aufsteigende Rampe endete nach 100 cm, die absteigende nach 150 cm. *: Kein Median, da nur ein Wert vorhanden.

Dressur	N	Aufstiege		Abstiege	
		n	Median	n	Median
Flach	22	0	-	22	58 cm
Rampe	29	1	100 cm*	28	150 cm
Λ	41	6	100 cm	35	150 cm

4.3.2. Speicherung von Aufstiegsweiten

Die Position der Futterquelle auf einer Rampe – an deren Basis bzw. nach einer Distanz von 50, 100 und 150 cm – führte im Test zu stark unterschiedlichen Aufstiegsweiten, bevor die getesteten Tiere zum ersten Mal auf der Rampe umkehrten (Abbildung 10; Kruskal-Wallis-H-Test: $p < 0,001$). Die Ergebnisse der Dressur zur Rampenbasis sind zur Verdeutlichung zusätzlich als Histogramm dargestellt (Abbildung 11).

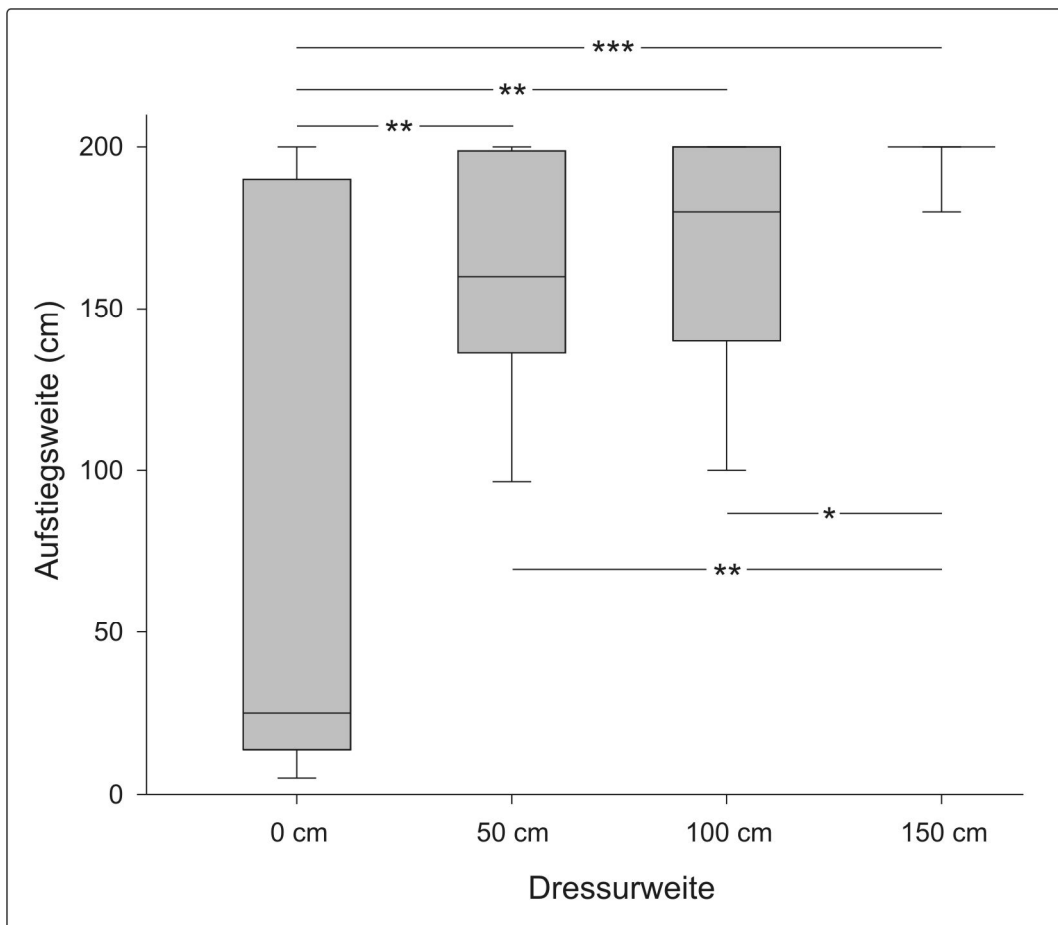


Abbildung 10: Aufstiegsweiten nach einer Dressur auf unterschiedliche Rampenhöhen. Dargestellt sind Median, Interquartilbereich, 10. und 90. Perzentil. Paarvergleich der unterschiedlichen Dressurtypen: Games-Howell-Folgetest.

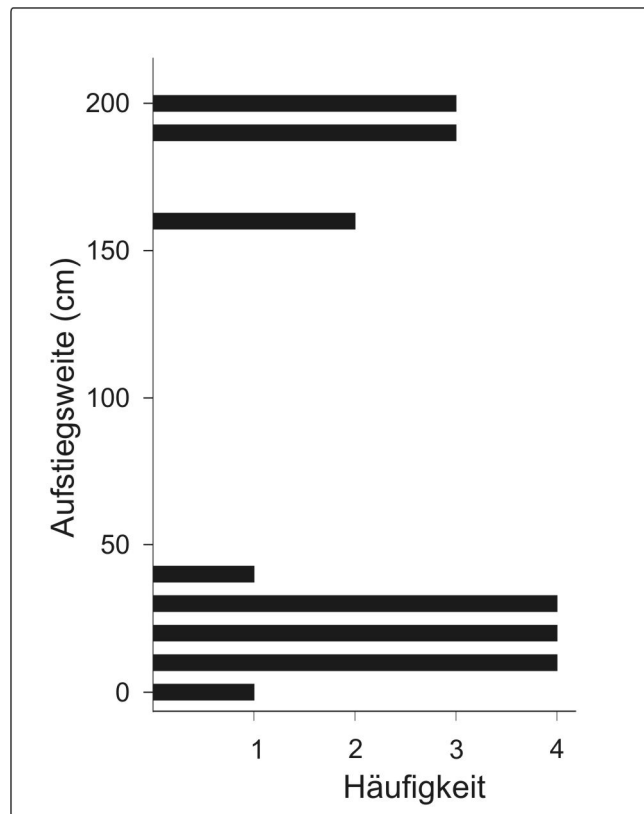


Abbildung 11: Häufigkeiten von Aufstiegsweiten nach der Dressur auf die Rampenbasis („0 cm“ in Abbildung 10).

Die horizontal verlaufende Dressur zur Rampenbasis löste im Test zwei unterschiedliche Suchverhalten aus: Während die Mehrzahl der Ameisen im unteren Bereich der Rampe umkehrte, stiegen einige Individuen weit auf die Testrampe auf. Alle Dressurtypen, bei denen die Ameisen schon in der Dressur mehrmals auf die Rampe gestiegen waren, resultierten in Aufstiegen bis ins oberste Viertel der Rampe. Die Läufe der rampendressierten Tiere unterschieden sich dabei zum Teil noch einmal untereinander. Während die Aufstieghöhen der 50cm- und 100cm-dressierten Tiere gleich waren, unterschieden sich beide von den Werten der 150cm-Dressur, deren Individuen fast alle bis ans obere Ende der Rampe liefen. Eine genauere Abgrenzung ist nicht möglich, da die Testrampe anscheinend zu kurz war. Die am oberen Ende gestauchten Verteilungen deuten darauf hin, dass die Ameisen auf einer längeren Testrampe noch weiter aufgestiegen wären.

4.3.3. Steigungswinkel

Ameisen, die auf eine Rampe mit einer Steigung von 45° dressiert worden waren, zeigten ein deutlich verändertes Suchverhalten, wenn sie im Test mit einer steileren Rampe konfrontiert wurden. In der Kontrolle mit einer Rampe der gleichen Neigung wie in der Dressur (Abbildung 12 A) stiegen die Tiere relativ weit auf, bevor sie das erste Mal umkehrten (Median = 167,5 cm). Im weiteren Verlauf der Suche deckten die Tiere die gesamte Länge der Rampe ab, wobei die Maxima der Aufenthaltsdichten im Bereich der Basis sowie im Bereich der ersten Kehrtwenden liegen.

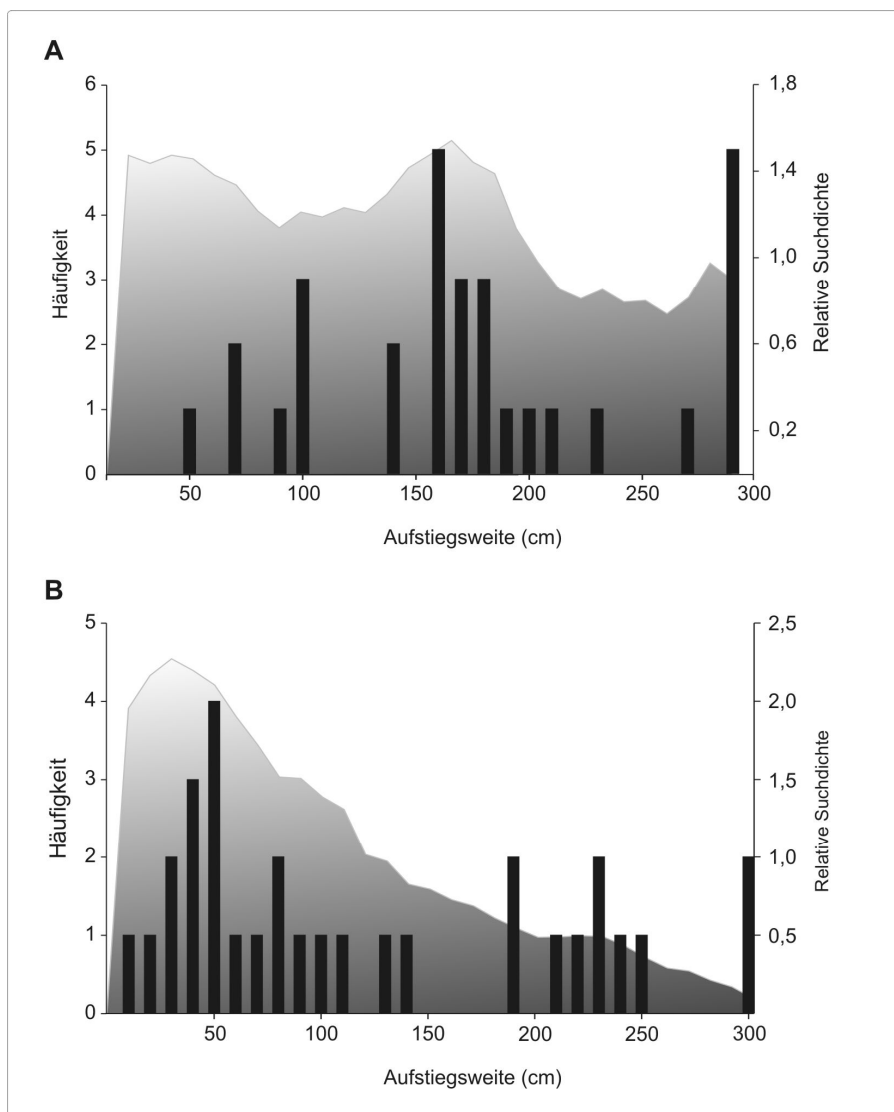


Abbildung 12: Suchverhalten auf Rampen unterschiedlicher Steigung ($N = 30$). (A) Kontrolle: Die Rampe wies wie im Training eine Steigung von 45° auf; (B) Kritischer Test: An derselben Grunddistanz stiegen die Ameisen auf eine Rampe mit 70° Steigung. Schwarze Balken: Histogramm der ersten Umkehrpunkte auf der Rampe. Gefüllte Fläche: Relative Suchdichte auf der Rampe im Verlauf der ersten zehn Umkehrpunkte.

Im kritischen Test auf einer Rampe mit stärkerer Steigung (Abbildung 12 B) kehrten viele Tiere schon nach einer relativ kurzen Strecke das erste Mal um (Median = 85 cm). Auch in ihrer weiteren Suche konzentrierten sich die Tiere auf den unteren Bereich der Rampe. Die Verteilung der ersten Umkehrpunkte unterschied sich stark zwischen Kontrolle und Test (Wilcoxon-Test: $N = 30$; $p < 0,01$).

Man könnte nun die Ergebnisse des vorangehend dargestellten Versuchs dahingehend interpretieren, dass die verkürzten Läufe im kritischen Test ihre Ursache nicht darin haben, dass die Steigung gegenüber der Dressursituation verändert wurde, sondern dass es explizit der steilere Anstieg war, der zu verkürzten Läufen führte. Um diese Hypothese zu prüfen, wurde das Experiment in reziproker Weise wiederholt: An eine Dressur auf eine Rampe mit 70° Steigung schlossen sich in diesem Fall ein Kontrolllauf mit derselben Steigung sowie ein kritischer Test mit 45° steilem Anstieg an. Die Ergebnisse entsprechen recht gut denjenigen des ersten Versuchs (Abbildung 13). Auch unter diesen Versuchsbedingungen stiegen die Tiere in der Kontrolle (70°) weit hinaus über die Dressurdistanz von 50 cm die Rampe auf, bevor sie das erste Mal umkehrten (Median = 245 cm). Die gesamten Suchläufe decken, wie in der Kontrolle des ursprünglichen Versuchs, auch in seiner reziproken Form einen Großteil der Rampe ab. Dagegen finden sich im kritischen Test (45°) bis auf einen Datenpunkt alle ersten Umkehrpunkte im unteren Bereich der Testrampe (Median = 100 cm). Auch der weitere Verlauf des Suchverhaltens konzentrierte sich im kritischen Test wieder auf die untere Hälfte. Auf der Basis der ersten Umkehrpunkte ließen sich damit wieder deutliche Unterschiede zwischen den Läufen in der Kontrolle und im kritischen Test feststellen (Wilcoxon-Test für verbundene Stichproben: $N = 21$; $p < 0,001$).

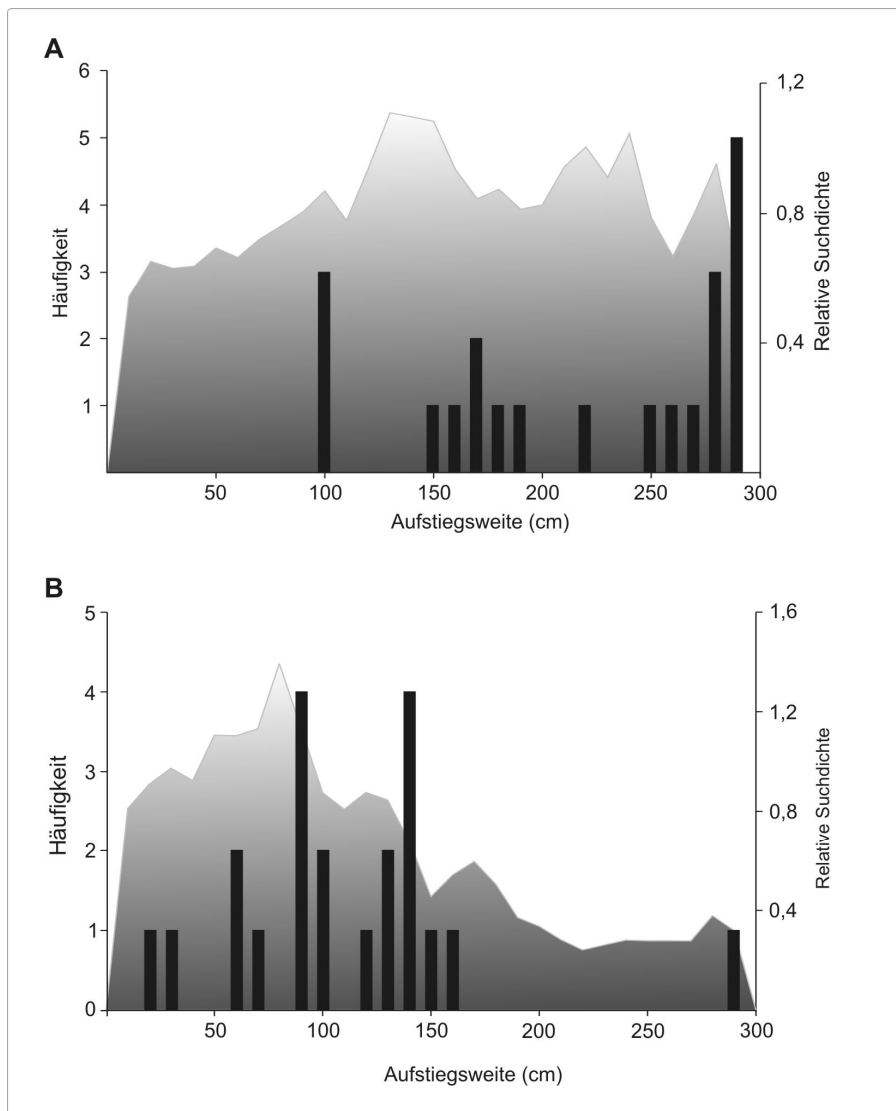


Abbildung 13: Suchverhalten auf Rampen unterschiedlicher Steigung ($N = 21$), reziproke Versuchsdurchführung. (A) Kontrolle: Rampe mit der gleichen Steigung wie in der Dressur (70°); (B) Kritischer Test: An derselben Grunddistanz stand eine Rampe mit 45° Steigung. Schwarze Balken: Histogramm der ersten Umkehrpunkte auf der Rampe. Gefüllte Fläche: Relative Suchdichte auf der Rampe im Verlauf der ersten zehn Umkehrpunkte.

4.3.4. Trennung von Aus- und Rücklauf

In diesem Versuch mussten Arbeiterinnen von *Cataglyphis* auf dem Weg vom Nest zur Futterquelle einen Auf- und Abstieg überwinden, nicht aber auf dem Rückweg. Diese Form der Dressur führte nicht dazu, dass die Tiere in anschließenden Tests Rampen nur auf dem Hinweg akzeptierten (Abbildung 14). Die Aufstiegsweiten auf Rampen unterschied sich nicht zwischen Hin- und Rückweg (Wilcoxon-Test für verbundene Stichproben: $p > 0,05$).

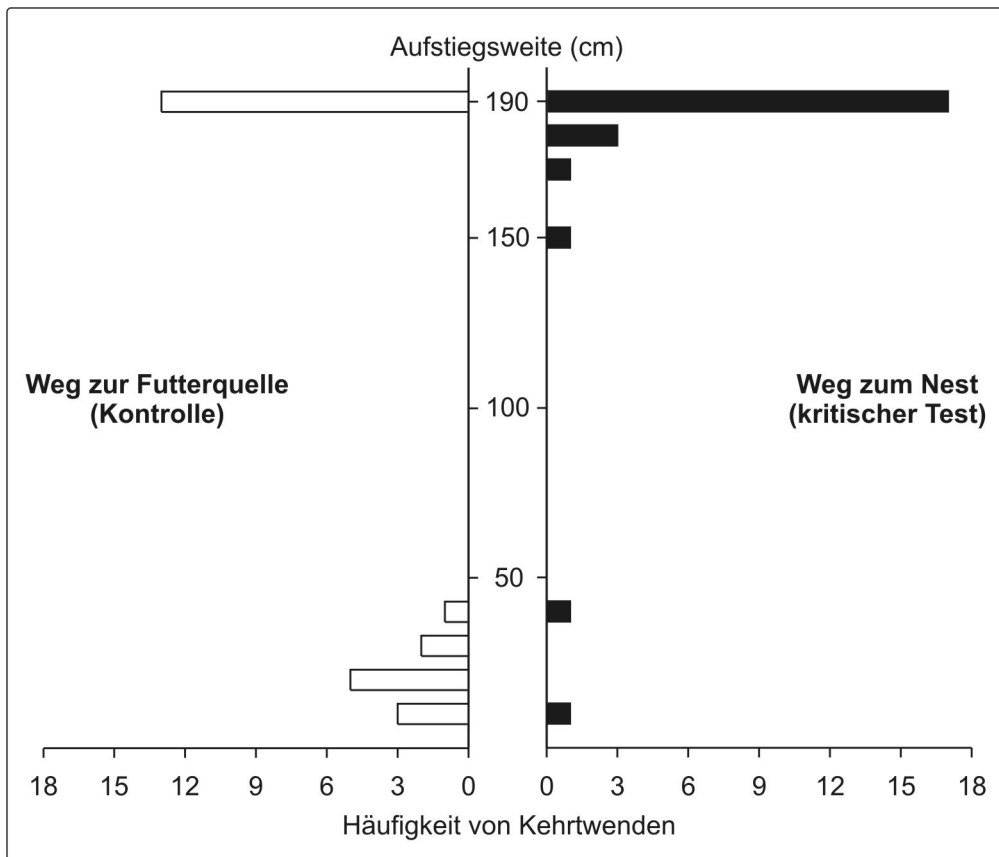


Abbildung 14: Verteilung der Aufstiegsweiten auf Rampen beim Lauf zur Futterquelle und zurück zum Nest. Die Tiere hatten während der Dressur einen Auf- und Abstieg nur auf dem Hinweg erlernt, der Rückweg war stets flach. Paarweiser Test mit $N = 24$.

4.4. Diskussion

4.4.1. Vertikale Richtungswahl

Wüstenameisen wählten im gegebenen Versuchsaufbau für ihren Heimweg deutlich häufiger eine absteigende Rampe als eine aufsteigende. Da dies auch für flachdressierte Tiere gilt, Ameisen also, die noch nie in ihrem Leben eine stark abschüssige Wegstrecke zurückgelegt hatten, könnte man auf eine allgemeine Präferenz von Gefällen gegenüber Steigungen schließen. Allerdings drehten die flachdressierten Ameisen bereits nach relativ kurzer abgestiegener Strecke das erste Mal um. Dies legt den Schluss nahe, dass sich die Tiere in der Folge doch gegen den abschüssigen Weg entschieden.

Bei rampentrainierten Tieren entsprach der Abstieg im Testaufbau der Rampe, welcher die Tiere im vorhergehenden Training auf dem Heimweg zum Nest begegnet waren. Die aufsteigende Rampe dagegen stellte zwar auch eine allgemeine vertikale Richtungsänderung dar, einen Anstieg hatten die Tiere jedoch nie auf dem Heimweg, sondern immer nur auf dem Auslauf hin zur Futterquelle überwunden. Bis auf ein Tier wählten alle Ameisen den Abstieg, der mit der vorhergehenden Erfahrung an dieser Stelle identisch war, und liefen bis ganz nach unten.

Auch bei den Λ -dressierten Ameisen entschied sich die überwiegende Zahl für die absteigende Rampe, die sie meistens vollständig hinunterliefen. Diese Form der Dressur resultierte allerdings in der höchsten Zahl an Tieren, die sich für die aufsteigende Rampe entschieden und diese auch bis zu ihrem Ende erklommen (6 von 41). Doch diese sechs Tiere können allenfalls als statistisch ungesicherter Trend angesehen werden, der keine gesicherten Rückschlüsse erlaubt.

Die Ergebnisse legen nahe, dass Teilstrecken nur in sehr allgemeiner Form abgespeichert werden, oder dass *Cataglyphis* auch stark von ihrer vorhergehenden Erfahrung abweichende Wegstrecken toleriert. In der Λ -Dressur wurden die Tiere durch einen Parcours trainiert, in dem sowohl beim Hin- als auch beim Rückweg zuerst ein Anstieg und dann ein Abstieg auftraten. Diese Reihenfolge scheint im Testlauf keinen starken Einfluss auf die Entscheidungen der Ameisen genommen zu haben, da sich die überwiegende Zahl der Versuchstiere für die absteigende Rampe entschied. Immerhin wählten nach dieser Dressurform einige Tiere auch die aufsteigende Ram-

pe, was bei Flach- und Rampendressur bis auf einen Fall nicht vorkam. Tolerieren Λ -trainierte Ameisen – unabhängig von der Reihenfolge – Auf- und Abstiege auf dem Rückweg, weil sie beide auch im Training kennenlernten, während rampendressierte Tiere fast ausschließlich die Abstiegsrampe wählten, die mit ihren Erfahrungen kongruent war?

Diese Auslegung lässt sich nicht mit Sicherheit vertreten, da die Entscheidung Λ -trainierter Ameisen zugunsten der aufsteigenden Rampe nicht deutlich genug ausfiel. Die allgemeine Bevorzugung der Abstiegsrampe könnte zudem ihre Ursache nicht im Abstieg an sich haben, sondern vielmehr durch den mit ihm verbundenen visuellen Eindruck motiviert sein. Wenn die Ameisen auf den Entscheidungspunkt zuliefen, an dem sie entweder den Weg zur auf- oder zur absteigenden Rampe wählten, war im einen Kanal die Sicht nach vorne durch die aufragende Rampe blockiert. Die Tiere liefen damit auf eine dunkle Wand zu. Im Kanal der Abstiegsrampe dagegen ging der Blick der Ameisen in Laufrichtung unversperrt bis zum Horizont. Dieser Kanal, der offensichtlich nicht zu einem Hindernis führte, könnte für die Ameisen attraktiver gewesen sein – selbst wenn sich die Versuchstiere im Fall der flachtrainierten Individuen letztendlich überwiegend gegen einen vollständigen Abstieg entschieden. Λ -dressierte Tiere könnten dagegen durch ihr vorhergehendes Training daran gewöhnt gewesen sein, auch einen Weg zu akzeptieren, der sie zu einem im Kanal aufragenden Hindernis führte.

Letztendlich lässt dieser Versuch den Schluss zu, dass Λ -trainierte Wüstenameisen eine Abstiegsmöglichkeit an der erwarteten Position auch dann akzeptieren, wenn ihr nicht – wie im vorhergehenden Training – ein Aufstieg vorausging.

4.4.2. Speicherung von Aufstiegsweiten

Wüstenameisen speichern bei einer erhöht positionierten Futterquelle nicht nur, dass der Weg dorthin einen Aufstieg enthält, sondern in gewissem Umfang auch die Distanz, die auf der Steigung zurückgelegt werden muss. Flachdressierte Tiere suchten in der Mehrzahl der Fälle im unteren Bereich der Rampe nach der erlernten Futterquelle. Ein Teil von ihnen stieg jedoch auf und erklomm die Rampe bis zum Ende. Möglicherweise weist die deutlich bimodale Verteilung der Kehrtwenden auf zwei

unterschiedliche Taktiken hin, mit denen Ameisen auf das Ausbleiben einer erwarteten Futterquelle reagieren können. Während ein Teil in der näheren Umgebung sucht, um diese Futterquelle eventuell doch noch zu finden, machen sich andere Individuen auf, um jenseits der bekannten Futterquelle liegendes, unbekanntes Terrain zu erkunden.

Bei den Versuchstieren, die schon in der Dressur auf eine Rampe aufgestiegen waren, ist klar erkennbar, dass nicht nur die Tatsache abgespeichert wurde, dass die Futterquelle auf einer Rampe gelegen war, sondern sich auch die Dressurweite im Suchverhalten niederschlägt. Je höher die Tiere im Training dressiert wurden, desto höher liegt der Median der Aufstiege (Abbildung 10). Allerdings zeigt sich auch, dass die Ameisen in jedem Fall deutlich höher aufsteigen, als es der Dressurweite entsprechen hätte. Eine genaue Quantifizierung ist nicht möglich, da die Tiere in sehr vielen Fällen das obere Ende der Testrampe erreichten und es damit unmöglich ist zu sagen, wie weit sie auf einer längeren Rampe noch aufgestiegen wären. In der Ebene zeigt *Cataglyphis* ein als Sektorentreue bezeichnetes Verhalten: Ist eine Nahrungsquelle erschöpft, so wird die Suche bevorzugt in derselben Himmelsrichtung ausgeweitet (Wehner, 1987 für *C. bicolor*; Wehner, 2003 für *C. fortis*). Ob die hier beschriebenen Aufstiege als Äquivalent zu dieser Sektorentreue anzusehen sind, lässt sich nicht mit abschließender Sicherheit sagen, da die Tiere in einem Kanal nicht dieselbe Freiheit der Richtungswahl genießen wie auf freiem Feld.

4.4.3. Steigungswinkel

Die Veränderung des Steigungswinkels einer Rampe gegenüber der vorhergehenden Dressur löst bei *Cataglyphis fortis* eine Veränderung im Suchverhalten aus. In den Kontrollversuchen des Experiments, bei denen die Steigung der Rampe in Dressur und Test identisch war, schossen die Tiere deutlich über die Position der Futterquelle während des Trainings hinaus. Die Suchdichteverteilung der Kontrollen (Abbildung 12 A und Abbildung 13 A) zeigt außerdem, dass sich die Suche der Ameisen über einen großen Teil der Rampe erstreckte. Dass es sich hierbei wahrscheinlich um die natürliche Reaktion der Ameisen auf das Ausbleiben einer erlernten Futterquelle handelt, legen zwei Dinge nahe. Erstens tritt dieses Suchverhalten sowohl in der

Kontrolle des ursprünglichen Versuchs (Dressur auf 45°) wie auch in seiner reziproken Form (Dressur auf 70°) auf. Und zweitens entspricht das im vorliegenden Experiment gefundene Verhalten recht gut demjenigen aus dem Versuch zur Speicherung der Aufstiegsweiten (4.3.2, Seite 43) bei einer Dressurweite von 50 cm.

Im kritischen Test wurden die Ameisen an derselben relativen Position wie während der Dressur auf eine Rampe mit anderer Steigung geleitet (70° Steigung im ursprünglichen Versuch, 45° im reziproken Aufbau). Die veränderte Neigung der Rampe hatte einen ausgeprägten Effekt auf das Suchverhalten der Tiere. Die ersten Umkehrpunkte auf der Rampe befanden sich deutlich näher an der Rampenbasis als in den entsprechenden Kontrollen. Die Verteilung der Suchdichten belegte weiter, dass die Ameisen nun ihre Suche auf den unteren Bereich der Rampe konzentrierten. Im ursprünglichen Versuch (Dressur: 45° ; Test: 70°) liegt der Gipfel der Suchdichteverteilung sogar recht exakt an der Stelle im Kanal, an der in Bezug auf die zurückgelegte Distanz auf der Rampe die Futterquelle zu finden sein müsste. Da aber in den bisherigen Versuchen *Cataglyphis* auf das Ausbleiben einer adressierten Futterstelle mit Überschießen reagierte, kann man diesen Befund als Zufall ansehen. Bereits in der spiegelbildlichen Anordnung des Versuchs (Dressur: 70° ; Test: 45°) liegt das Maximum der Suchdichte wieder deutlich jenseits der adressierten Position.

Zunächst belegen die Ergebnisse klar, dass die Ameisen im Versuch zwischen den Rampen mit 45° und 70° Steigung unterscheiden konnten. Was die zugrunde liegende Wahrnehmung der eigenen Lage im Raum anbelangt, ist dieser Befund nicht weiter überraschend. Geblendete, aber in Bezug auf ihre Propriozeptoren unversehrte Individuen der Art *Formica polyctena* konnten sich noch anhand der Schwerkraft orientieren, wenn die Neigung zur Horizontalen lediglich $3,5^\circ$ betrug (Markl, 1962).

Die im Vergleich zu den jeweiligen Kontrollen verkürzten Suchläufe im kritischen Test deuten darauf hin, dass sich ein Großteil der Tiere dagegen entschied, weit auf diese Rampe aufzusteigen, deren Steigung ihnen unbekannt war. Die Ameisen lehnten also eine Rampe mit einer von der Dressur abweichenden Steigung ab. Dies legt den Schluss nahe, dass die Neigung eines Streckenabschnitts, ebenso wie die darauf zurückgelegte Strecke, abgespeichert wird und eine Diskrepanz zwischen erlernter und erfahrener Strecke das Suchverhalten verändert.

Aus dem zuerst durchgeführten Versuch zur Unterscheidung von Steigungswinkeln (Dressur: 45°; Test: 70°) ließe sich theoretisch noch eine andere Interpretation ableiten. Es wäre denkbar, dass die Tiere auch einen Wegabschnitt anderer Steigung akzeptieren und das Zentrum ihres Suchbereichs entsprechend anpassen. Dies würde eine Analogie zum Verhalten in den Experimenten von Wohlgemuth *et al.* (2001) darstellen. Dort reagierte ein Großteil der Tiere auf eine grundsätzliche Änderung der angebotenen Kanalstrecke (Dressur: hügelig; Test: flach, und umgekehrt) mit einer Korrektur der gelaufenen Strecke, um unabhängig vom zurückgelegten Weg an derselben Grunddistanz zu suchen. Im hier beschriebenen Steigungswinkel-Versuch lässt sich die Position der Futterquelle auf der schrägen Rampe auf dreierlei Weise definieren, nämlich bezüglich (1) der gelaufenen Strecke, (2) der Grunddistanz und (3) der Höhe über dem Boden. Diese Werte ergeben sich aus den Formeln

$$h = s \cdot \sin \alpha$$

und

$$g = s \cdot \cos \alpha,$$

wobei h = Höhe, s = auf der Rampe gelaufene Strecke, α = Steigung der Rampe und g = Grunddistanz. Vergleicht man nun die Daten aus Kontrolle und kritischem Test anhand der errechneten Höhe bzw. der Grunddistanz, so unterscheiden sie sich nicht mehr in Bezug auf die Höhe (Wilcoxon-Test: $N = 30$; $p = 0,318$), aber in Hinsicht auf die Grunddistanz (Wilcoxon-Test: $N = 30$; $p < 0,001$). Dass die Tiere trotz dieses Befunds nicht die Höhe einer Futterquelle über Grund als Bezugspunkt ihrer Suchläufe heranziehen, zeigen die entsprechenden Ergebnisse der reziproken Versuchsdurchführung. Bei der Dressur auf 70° unterschieden sich Kontrollläufe bezüglich der Höhe (Wilcoxon-Test: $N = 21$; $p < 0,001$), nicht aber hinsichtlich der Grunddistanz (Wilcoxon-Test: $N = 21$; $p = 0,728$).

Die plausibelste Erklärung der beobachteten Läufe bleibt also, dass die Versuchstiere eine Rampe unbekannter Steigung ablehnen und ihre Suche nicht mehr auf die Futterquelle ausgerichtet ist. Es wäre denkbar, dass die Tiere die Rampenbasis erkunden, um den Aufstieg mit der ihnen bekannten Steigung wiederzufinden. Diese Vermutung kann jedoch nur durch weiterführende Experimente geklärt werden, bei denen die Tiere gleichzeitig aus Aufstiegen unterschiedlicher Steigung wählen können.

4.4.4. Trennung von Aus- und Rücklauf

Ameisen, deren Weg hin zur Futterquelle einen An- und Abstieg beinhaltete, nicht jedoch der Rückweg, akzeptierten im folgenden Test sowohl auf dem Weg zur Futterquelle wie auch auf dem Weg zum Nest einen Anstieg. Die Aufstiegsweiten unterschieden sich nicht statistisch, obwohl einige Tiere auf dem Weg zur Futterquelle (d. h. in der Kontrolle) ihre erste Kehrtwende im Bereich der Rampenbasis vollzogen (Abbildung 14).

Dass Wüstenameisen Informationen über Auf- und Abstiege speichern, haben die in diesem Kapitel beschriebenen Versuche bereits belegt. Allerdings fehlt bislang noch eine Antwort auf die Frage, in welcher Form vertikale Richtungsänderungen gespeichert werden. Eine Möglichkeit wäre, dass die auf einer Rampe zurückgelegte Teilstrecke ähnlich wie eine Landmarke – quasi als „Wegmarke“ – mit dem Aus- oder Rücklauf assoziiert wird. Landmarken werden von Ameisen entlang eines erlernten Weges antizipiert (Collett et al., 1992; Graham et al., 2003), wobei jedoch bei unterschiedlichem Hin- und Rückweg die Sequenz der Landmarken immer nur im entsprechenden Kontext des Hin- oder Rückweges zur routenbasierten Orientierung verwendet werden kann (Wehner et al., 2006). Ähnelte die Repräsentation eines Auf- bzw. Abstieges durch die Ameisen also dem der visuellen Landmarken, so würde man erwarten, dass das Auftauchen einer Rampe im falschen Kontext zu Irritationen bei den getesteten Ameisen führen würde. Dies ist im vorliegenden Experiment ganz klar nicht der Fall. Vielmehr traten zögerliche Aufstiege mit frühen Kehrtwenden auf der Rampe häufiger in der Kontrollsituation auf. Aus diesem Ergebnis lässt sich der Schluss ableiten, dass sich die Akzeptanz eines Aufstiegs nicht nur auf den Kontext (des Hin- oder Rücklaufs) beschränkt, in welchem er während einer Dressurphase erlernt wurde.

Die Ursache für die unerwarteten frühen Kehrtwenden in der Kontrolle ist unklar. Allerdings wurden sie auch schon während der Dressur bei den Ameisen beobachtet, und zwar auch bei Tieren, die den Ringparcours bereits mehrere Male durchlaufen hatten. Damit ist ein Effekt, der auf die eigentliche Testprozedur zurückgeht, auszuschließen. Möglicherweise spielt hierbei der Umstand eine Rolle, dass bei *Cataglyphis*, wenn sie sich mittels Wegintegration orientiert, ein Lauf zu einem bekannten Ort immer den um 180° invertierten, vorherigen Lauf widerspiegelt (Collett et al., 1999;

Wehner et al., 2002). Da dieser im Ringparcours keinen Aufstieg beinhaltete, könnten die Ameisen sowohl während der Dressur als auch während des Kontrolltests bei ihrer Begegnung mit der Rampe einen Weg ohne Aufstieg gesucht haben. Dementsprechend läge die Ursache der deutlich geringeren Zahl an frühen Kehrtwenden im kritischen Test darin, dass der unmittelbar vorausgehende Lauf zur Futterquelle einen An- und Abstieg enthielt und damit auch auf dem Rückweg eine Rampe akzeptabel war.

Allerdings sind diese Ergebnisse bei weitem nicht ausreichend, um eine abschließende Aussage über die Form der Speicherung von Anstiegen zu machen. Sie dienen vielmehr als erster Hinweis darauf, dass sich die Repräsentation von Rampen durch die Ameisen noch nicht klar einer Kategorie von Gedächtnisinhalten zuordnen lässt.

5. Langfristige Akzeptanz von Rampen

5.1. Einleitung

Die in Kapitel 4.3.4 (Seite 48) beschriebenen Versuche mit getrennten Aus- und Rückläufen zeigten, dass *Cataglyphis* einen Aufstieg auf dem Weg zum Nest auch dann akzeptierte, wenn sie während der Dressur Rampen nur im Kontext des entgegengesetzten Weges, vom Nest zur Futterquelle, begegnet war. Dieser Befund provoziert eine Folgefrage, die den untersuchten Kontext, in dem Wüstenameisen mit Auf- oder Abstiegen konfrontiert werden, noch weiter fasst: Wie reagieren die Tiere auf Rampen, die weder räumlich noch zeitlich mit den zuvor erlernten Routen zu einer Futterquelle übereinstimmen? Haben also die Läufe über Auf- und Abstiege hin zu einer Futterquelle den Effekt, dass Steigungen und Gefälle auch dann akzeptiert und gelaufen werden, wenn die Ameisen ihnen entlang der Route zu einem ganz anderen Ort oder zu einem späteren Zeitpunkt begegnen?

5.2. Spezieller Methodenteil

Dressur in entgegengesetzten Richtungen

Um diesen Fragen nachzugehen, wurden Wüstenameisen in einem Parcours dressiert, der eine Rampe enthielt, und darauf folgend die Akzeptanz für Abstiege in einem gänzlich anderen Kontext untersucht. Im kritischen Test wurden Ameisen am ersten Dressurtag über eine Rampe zu einer erhöhten Futterquelle geführt, während in der Kontrollsituation der Weg flach verlief (Abbildung 15 A bzw. B). Die Tiere wurden individuell markiert und ihre Besuche an der Futterquelle notiert. Eine Mindestanzahl von fünf Besuchen wurde vorausgesetzt, um ein Tier am folgenden Tag zu testen. Die Mehrzahl der Tiere besuchte im Verlauf der Dressur die Futterquelle jedoch weit über zehnmal.

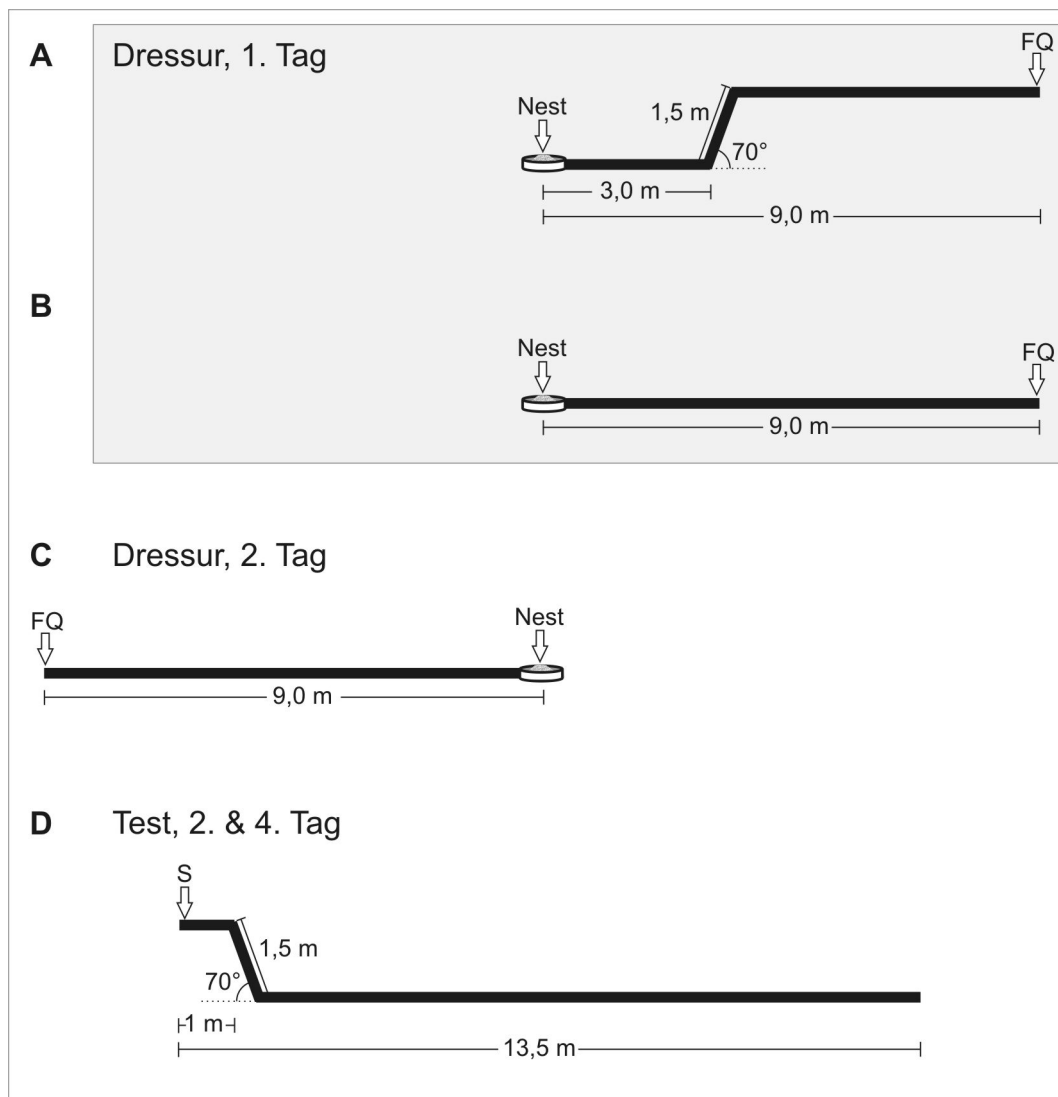


Abbildung 15: Schemata der Dressur- und Testaufbauten im Versuch zur langfristigen Akzeptanz von Rampen. Dressuren: (A) kritischer Test, erster Tag; (B) Kontrolle, erster Tag; (C) Dressur am zweiten Tag in der entgegengesetzten Himmelsrichtung; (D) Testsituation für kritischen Test und Kontrolle. „FQ“: Futterquelle; „S“: Startpunkt des Testlaufs.

Am Folgetag wurden die Tiere sowohl im kritischen Test als auch in der Kontrolle in der entgegengesetzten Himmelsrichtung zu einer ebenerdigen Futterquelle dressiert. Damit sollte das neue Training so wenig Ähnlichkeit wie möglich mit der Dressur des Vortages haben.

Dressur in derselben Richtung

Der kritische Test wurde auch noch einmal in einer Anordnung wiederholt, bei welcher die Dressuren am ersten und zweiten Tag in dieselbe Himmelsrichtung liefen. In diesem Fall entsprachen sich die Wege am ersten und zweiten Tag also hin-

sichtlich der Grundposition der Futterquelle sowie der Himmelsrichtung des dorthin führenden Weges. Der im Testkanal auftretende Abstieg war jedoch nicht mit dem an diesem Tag zuvor absolvierten, flachen Auslauf kongruent, sondern mit dem am Vortag erfahrenen Training.

Test und Auswertung

Bei der flachen Dressur, die dem Test vorausging, war keine Mindestzahl von Besuchen an der Futterquelle mehr notwendig, und Individuen mit ausreichendem Training am Vortag wurden in den Testkanal versetzt. Dieser verlief zunächst für 1 m erhöht und führte dann über eine Rampe zu einem ebenerdigen Kanal von 12 m Länge (Abbildung 15 D).

Im Test wurden die ersten zehn Kehrtwenden eines Tiers notiert. Daraus wurde die Häufigkeit der Tiere ermittelt, die entweder direkt abstiegen oder zunächst auf der Rampe wieder umkehrten. Die Tiere des kritischen Tests in entgegengesetzter Richtung zur Dressur am ersten Tag wurden nach einem Tag Pause noch einmal getestet, um die längerfristige Akzeptanz von Abstiegen zu untersuchen. Die Häufigkeit, mit der Tiere auf der Rampe oder im daran anschließenden flachen Kanal umkehrten, wurde mit dem χ^2 -Homogenitätstest verglichen. Zellen, die zu einer heterogenen Verteilung beitrugen, wurden mittels der quadrierten standardisierten Residuen ermittelt.

Darüber hinaus wurde anhand der gesamten zehn Umkehrpunkte die relative Suchdichte innerhalb des gesamten Testkanals ermittelt und graphisch dargestellt. Dafür wurde der gesamte Kanal in Abschnitte von 10 cm Länge unterteilt und für jedes Tier die relative Aufenthaltshäufigkeit in jedem dieser Abschnitte errechnet. Die Daten wurden für jedes Tier normiert und anschließend für den kritischen Test und die Kontrolle aufsummiert. Dieser Datensatz kann allerdings nicht sinnvoll statistisch ausgewertet werden, da es sich um eine Mischung aus verbundenen und unverbundenen Datenpunkten handelt. Sein Zweck ist allein die graphische Veranschaulichung des Suchverhaltens innerhalb der jeweiligen Stichproben. Stattdessen wurde das Nestsuchverhalten der Ameisen anhand der Faktoren *Genauigkeit* und *Unsicherheit* betrachtet.

Die Genauigkeit der Nestsuche wurde anhand der Distanz zwischen der erwarteten Nestposition und dem Median der Umkehrpunkte jeder Ameise gemessen. Diese Werte wurden mit dem Kruskal-Wallis-H-Test auf Unterschiede überprüft, die anschließend mit dem Games-Howell-Folgetest lokalisiert wurden.

Unter Unsicherheit wird in diesem Zusammenhang verstanden, wie gewiss sich die Ameisen in ihrer Einschätzung der Nestposition waren. Der Bereich, in dem eine Wüstenameise nach dem Nest sucht, vergrößert sich beispielsweise mit der zwischen Futterquelle und Nest zurückgelegten Distanz (Merkle et al., 2006). Dies wird als Anpassung an die größeren Fehler des Wegintegrators bei längeren Distanzen verstanden. In geraden Kanälen resultiert dies in einer Vergrößerung des Bereichs zwischen den Kehrtwenden (Sommer und Wehner, 2004). Bleiben die Dressurdistanzen gleich, können Unterschiede in der Größe des Suchbereichs Hinweise darauf liefern, ob andere Faktoren einen Einfluss auf die Unsicherheit der Nestposition haben. Als Maß für die Größe des Suchbereichs wurde für jedes Individuum der Interquartilsbereich der zehn notierten Umkehrpunkte bestimmt. Die so erhaltenen Werte jeder Stichprobe wurden mit dem Kruskal-Wallis-H-Test verglichen.

5.3. Ergebnisse

Wüstenameisen übertragen eine erlernte Akzeptanz von Auf- und Abstiegen auch auf völlig andere Futtersuchläufe. Im kritischen Test, bei dem die Dressur am Vortag eine Rampe enthielt, drehten nur wenige Tiere während des Abstiegs um, obwohl dieser völlig inkongruent mit dem direkt zuvor gemachten, horizontalen Auslauf war (Abbildung 16). Auch am vierten Tag des Experiments, d. h. nach drei Tagen mit Futtersuchläufen in völlig flachem Terrain, akzeptierte der größte Teil der Versuchstiere noch die Rampe im Test und stieg sie ohne Zögern ab. Lagen die Futterquellen der beiden Dressurtag in derselben Richtung, war die Akzeptanz einer Rampe auf dem Heimlauf noch höher. Tiere aus der Kontrolle, die nie auf eine Rampe trainiert worden waren, drehten dagegen in über der Hälfte der Fälle auf dem Abstieg erst einmal um und signalisierten damit eine Ablehnung der Rampe.

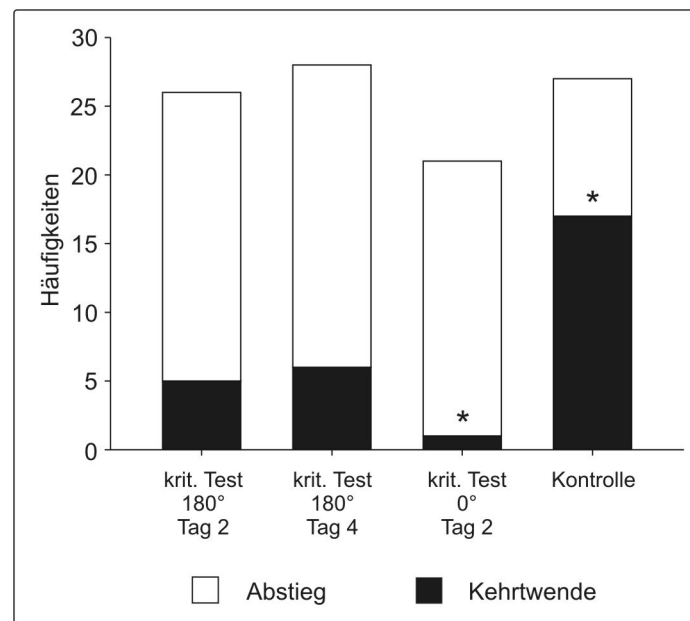


Abbildung 16: Häufigkeiten von Ameisen, welche die Rampe im getesteten Heimlauf vollständig abstiegen bzw. auf ihr eine Kehrtwende durchführten. 180°: Dressur am ersten und zweiten Tag führte in entgegengesetzte Richtungen (siehe Abbildung 15); 0°: An beiden Dressurtagen lag die Futterquelle in derselben Richtung. *: Häufigkeiten von Kehrtwenden, die signifikant von einer homogenen Verteilung abweichen.

Die Häufigkeitsverteilung von Kehrtwenden und vollständigen Abstiegen war damit stark unterschiedlich, mit einer stark überproportionalen Anzahl von Kehrtwenden in der Kontrolle einerseits, und von ununterbrochenen Abstiegen im kritischen Test der 0°-Situation andererseits (χ^2 -Homogenitätstest: $p < 0,001$ und quadrierte standardisierte Residuen).

Die Auswertung der relativen Suchdichten ergab, dass der Abstieg im Testkanal auch die folgende Suche nach dem Nest beeinflusste (Abbildung 17, folgende Seite).

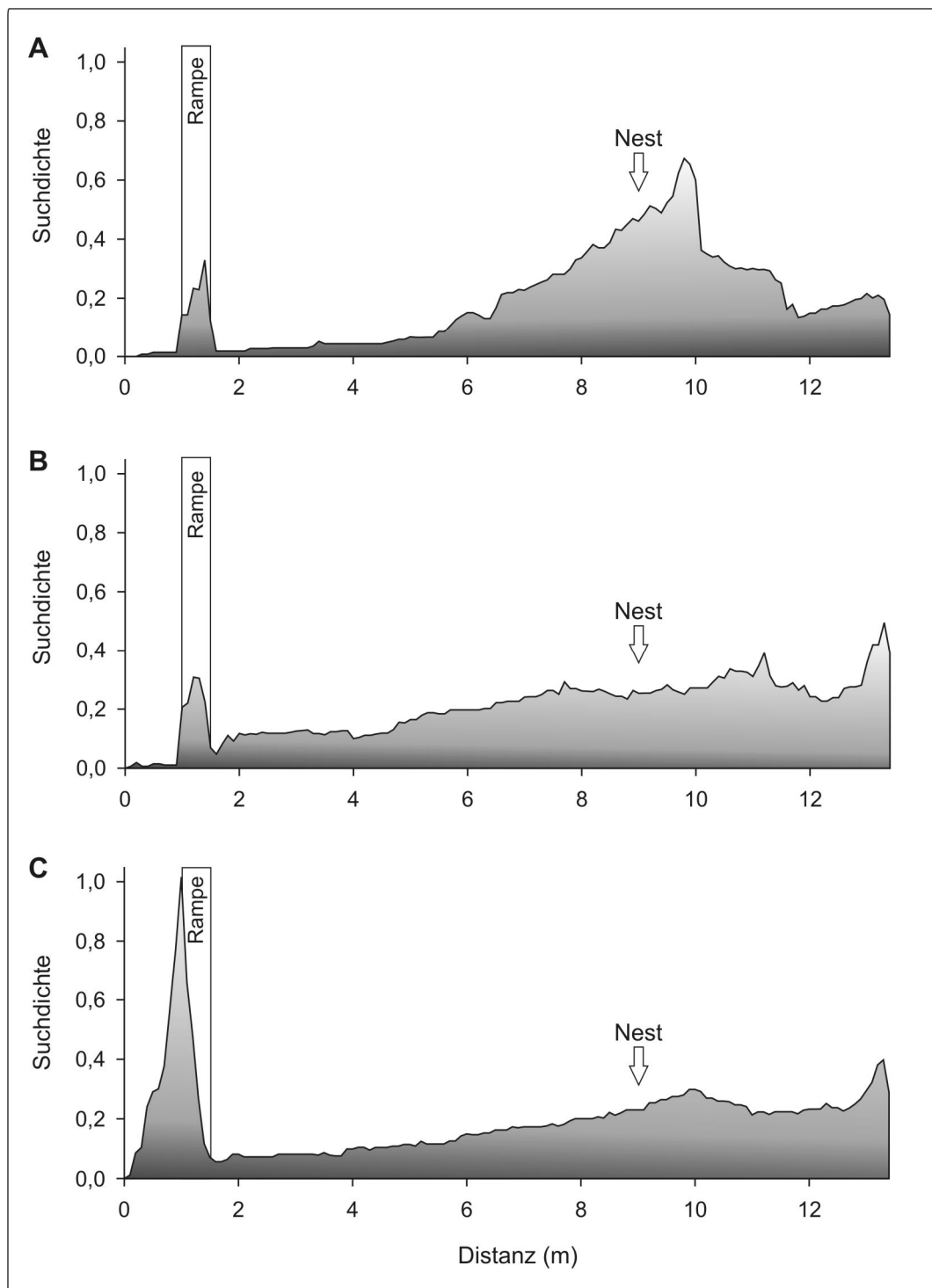


Abbildung 17: Suchdichten bei Heimläufen in einem Testkanal, der im Gegensatz zum vorausgehenden flachen Auslauf einen Abstieg („Rampe“) enthielt. Eingezeichnet ist die entsprechend der Grunddistanz erwartete Nestposition. Normierte und aufsummierte Suchprofile einzelner Ameisen. (A) kritischer Test am zweiten Tag des Versuchs, $N = 26$; (B) kritischer Test am vierten Tag, $N = 28$; (C) Kontrolle am zweiten Tag, $N = 27$.

Im kritischen Test an Tag 2 war – trotz des „unpassenden“ Abstiegs im Testkanal – die Suche der Ameisen relativ präzise im Bereich der erwarteten Nestposition konzentriert. An Tag 4 hingegen war die Nestsuche trotz der guten Akzeptanz des Abstiegs (Abbildung 16) völlig diffus. Im Fall der Kontrolltiere zeigt das Suchdichtediagramm (Abbildung 17 C) ein großes Maximum an der Rampenposition, verursacht durch die Suchläufe im erhöht liegenden Startbereich des Testkanals, die sich an die Kehrtwende auf der Rampe anschlossen. Wenn die Ameisen den ebenerdigen Teil des Testkanals erreicht hatten, verlief die Suche nach dem Nest ebenfalls sehr ungerichtet und ergab lediglich einen leichten Anstieg der Aufenthaltshäufigkeiten in Richtung des Kanalendes, sowie ein sehr schwaches Maximum ca. einen Meter hinter der erwarteten Nestposition.

Im Fall des kritischen Tests, bei dem die Kanäle in der Rampendressur am ersten Tag und der flachen Dressur am zweiten Tag in dieselbe Richtung wiesen, war trotz der überwiegenden Akzeptanz des Abstiegs (Abbildung 16) die Suche nach dem Nest nicht auf dessen erwartete Position konzentriert (Abbildung 18). Mehr als zwei Meter hinter dieser ist ein leichtes Maximum erkennbar, die größte Dichte erreichten die Suchläufe jedoch am hinteren Ende des Kanals.

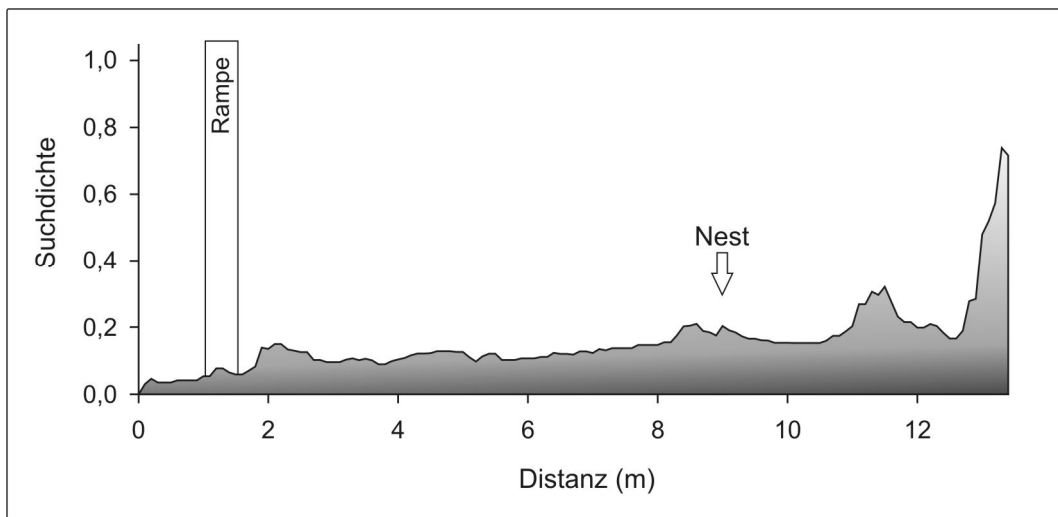


Abbildung 18: Suchdichteverteilung im kritischen Test, bei dem die Rampendressur am ersten Tag sowie die Flachdressur am zweiten Tag in dieselbe Richtung stattfanden. Die erwartete Nestposition ist markiert. Normierte und aufsummierte Suchprofile einzelner Ameisen, $N = 21$.

Die Untersuchung des Fehlers bei der Lokalisation der Nestposition ergab, dass Ameisen, die im kritischen Test am ersten und zweiten Tag in entgegengesetzte Richtungen dressiert worden waren (kritischer Test, 180°, Tag 2), mit einem mittleren Fehler von 1,2 m am präzisesten waren (Abbildung 19; Kruskal-Wallis-H-Test: $p < 0,01$ und Games-Howell-Folgetest). Die Wiederholung des Tests nach einem Tag Pause (kritischer Test, 180°, Tag 4) sowie das Experiment mit Dressur und Test in derselben Himmelsrichtung (kritischer Test, 0°, Tag 2) und die Kontrolle mit einer flachen Dressur am ersten Tag führten alle zu größeren Fehlern in der Nestsuche und unterschieden sich hierbei nicht voneinander (Games-Howell-Folgetest).

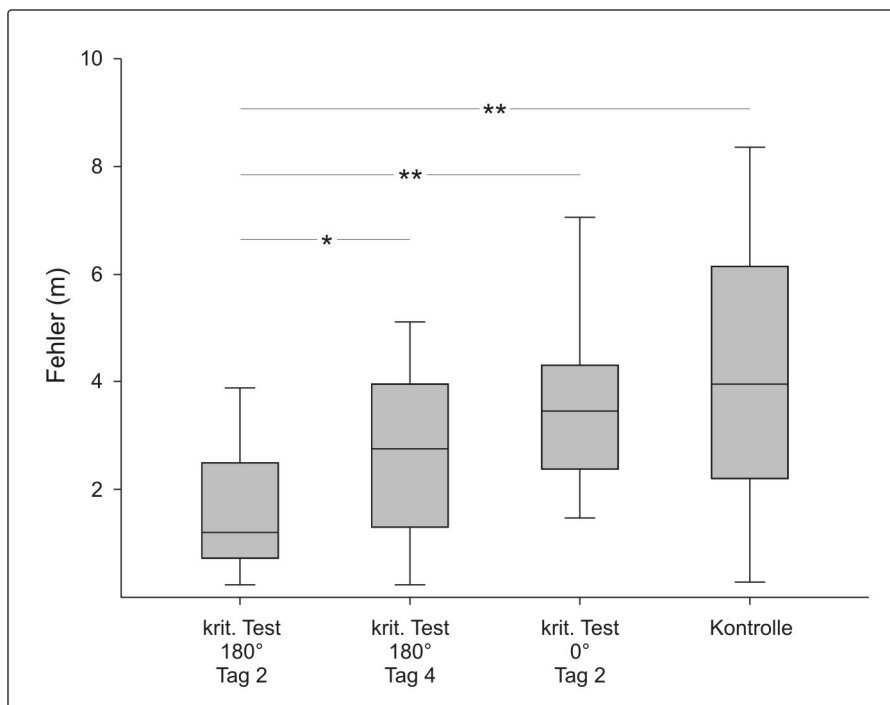


Abbildung 19: Fehler in der Nestsuche, gemessen als die Distanz zwischen der erwarteten Nestposition und den Medianen der Kehrtwenden. Dargestellt sind Median, Interquartilbereich, 10. und 90. Perzentil. Paarweiser Vergleich mit Games-Howell-Folgetest.

Die Interquartilbereiche der Kehrtwenden, und damit die Unsicherheit der Ameisen über die Position des Nests (siehe Kapitel 5.1, Seite 56), unterschied sich nicht zwischen den Teilversuchen (Kruskal-Wallis-H-Test: $p > 0,1$).

5.4. Diskussion

Sowohl aus experimenteller wie auch aus ökologischer Sicht ist die Frage interessant, in welcher Form *Cataglyphis* Informationen über Auf- und Abstiege speichert: Werden sie als Bestandteil der aktuell zu einer Futterquelle gelaufenen Route erlernt und ausschließlich in diesem Kontext akzeptiert? Oder werden steile Wegabschnitte allgemein von den Arbeiterinnen angenommen, sofern sie zuvor als Teil der Umwelt kennen gelernt wurden?

Die Ergebnisse zeigten, dass die Ameisen die Akzeptanz von Rampen generalisierten, Rampen also unabhängig von ihrer Kongruenz mit dem direkt vorausgehenden Lauf abgestiegen wurden. Während die Ameisen aus der Kontrollgruppe häufig auf der Rampe kehrtmachten und damit eine grundsätzliche Ablehnung anzeigten, stiegen die meisten Versuchstiere des kritischen Tests ohne zu zögern ab (Abbildung 16: vergleiche „Kontrolle“ mit „180°, Tag 2“). Diese Akzeptanz wurde auch dann noch aufrechterhalten, wenn die Tiere nach einem Tag Pause abermals getestet wurden, die Begegnung mit der Rampe also bereits drei Tage zurücklag („180°, Tag 4“). Am seltensten kehrten Ameisen jedoch auf der Rampe um, wenn die Himmelsrichtung der Dressur am ersten und zweiten Tag identisch war („0°, Tag 2“).

Die häufig auf der Rampe kehrtmachenden Tiere aus der Kontrolldressur belegen, dass Abstiege von den Wüstenameisen nicht grundsätzlich akzeptiert werden. Obwohl der Lauf auf der Testrampe in die Himmelsrichtung des Nests geführt und damit dem Kurs entsprochen hätte, den auch der Heimvektor vorgab, signalisierte ein großer Teil der Tiere eine Ablehnung dieses Streckenabschnitts. Die Verteilung der Suchdichten (Abbildung 17 C) zeigt darüber hinaus, dass die Tiere, wenn sie den ebenerdigen Teil des Testkanals erreicht hatten, ihre Nestsuche nicht auf den Bereich der erwarteten Position konzentrierten. Die Tiere waren offenbar durch den unerwarteten Abstieg irritiert und nicht in der Lage, anhand ihres kontinuierlich laufenden Heimvektors die Nestposition ausfindig zu machen. Ein Beleg hierfür ist auch der große Fehler, den die Ameisen bei der Nestsuche machten (Abbildung 19). Diese Ungenauigkeit ist jedoch nicht darauf zurückzuführen, dass die Tiere noch keine Korrektur von gelaufener Distanz zu Grunddistanz auf einer Schräge hätten bewerkstelligen können. In diesem Fall wäre ein Verschieben der Werte größter Suchdichte hinter die Nestposition zu erwarten gewesen. Tatsächlich besitzt die Suchdichtever-

teilung ein leichtes Maximum etwa einen Meter hinter der erwarteten Position, was recht genau dem Ort höchster Suchdichte bei rampendressierten Tieren entspricht (Abbildung 17 A).

Die Tiere im kritischen Test zeigten im Vergleich zur Kontrolle eine deutlich größere Akzeptanz der Testrampen und hielten diese auch nach drei Tagen noch bei. Das Auftreten von Abstiegen wird von den Tieren damit nicht nur kontextbezogen für den aktuellen Lauf erlernt, sondern für einen beträchtlichen Teil des verbleibenden Lebens beibehalten, selbst wenn in der Zwischenzeit keine Auf- und Abstiege mehr erfahren wurden. Die verbleibende Lebensdauer fouragierender Wüstenameisen beträgt nur wenige Tage, durchschnittlich sechs im Fall der verwandten Art *Cataglyphis bicolor* (Schmid-Hempel und Schmid-Hempel, 1984). Der Größenzuwachs in den Pilzkörpern des Gehirns von *Cataglyphis*, der während ihrer Tätigkeit als Fouragierer auftritt, könnte auch der Speicherung solcher, für die Orientierung relevanter Informationen dienen (Kühn-Bühlmann und Wehner, 2006).

Im kritischen Test bei entgegengesetzten Dressurrichtungen („180°, Tag 2“) führte das inkongruente Auftreten einer Rampe nicht zu einer Beeinträchtigung des Heimlaufs der Tiere. Die Nestsuche konzentrierte sich kurz hinter der korrekten Grunddistanz (Abbildung 17 A), und die Distanz zwischen Suchzentrum und erwarteter Nestposition war deutlich geringer als in der Kontrolle (Abbildung 19). Diese Fähigkeit erwies sich allerdings in weiteren Teilversuchen als wenig robust. Nach einem Tag Pause zeigten die Tiere aus dem kritischen Test (Abbildung 16: „180°, Tag 4“) zwar noch immer eine hohe Akzeptanz für den Abstieg im Testkanal, eine exakt auf die erwartete Nestposition ausgerichtete Suche konnte jedoch nicht mehr beobachtet werden. Die Ursache hierfür ist unklar, hängt aber möglicherweise mit dem Erinnerungsvermögen der Ameisen zusammen. Im kritischen Test am zweiten Tag waren seit der Rampendressur 24 Stunden vergangen, in der Wiederholung am Tag 4 jedoch bereits 72. Ob die Fähigkeit, eine Schräge angemessen in den vektorgestützten Heimlauf zu integrieren, mit der Zeit wieder verlernt wird, könnten nur zusätzliche Experimente mit unterschiedlichen zeitlichen Intervallen zwischen Rampenexposition und Test zeigen. Untersuchungen zum Erinnerungsvermögen zeigten jedoch, dass Informationen zur vektor- und landmarkengestützten Orientierung über

einen deutlich längeren Zeitraum hinweg gespeichert werden können (6 Tage für Vektor- und >20 Tage für Landmarkeninformationen: Ziegler und Wehner, 1997).

Die vektorgestützte Nestsuche wurde auch dann deutlich ungenauer, wenn die Rampendressur am ersten und die Flachdressur am zweiten Tag in dieselbe Himmelsrichtung verliefen („0°, Tag 2“). In diesem Versuch akzeptierte die größte Zahl an Tieren eine Rampe im Test (Abbildung 16), die folgende Nestsuche jedoch verlief äußerst ungenau (Abbildung 18). Das Suchdichtediagramm zeigte sogar ein Maximum am Ende des Testkanals, was darauf schließen lässt, dass die Tiere in einem längeren Kanal noch weiter von der hypothetischen Nestposition entfernt gesucht hätten. Wieso die Orientierungsleistung in diesem Versuch deutlich schlechter ausfiel als im Versuch mit entgegengesetzten Dressurrichtungen (vergleiche Abbildung 19, „0°, Tag 2“ mit „180°, Tag 2“), kann nicht abschließend beantwortet werden. Eine mögliche Ursache könnte sein, dass sich die Futterquelle im 0°-Versuch an beiden Dressurtagen in Bezug auf ihre Distanz vom Nest und den einzuschlagenden Azimut an derselben Position befand. In den Läufen, die dem Test am Tag 2 direkt vorausgingen, war der Standort des Futters durch einen horizontalen Lauf erreichbar. Am Vortag hingegen hatten die Versuchstiere die Futterquelle an derselben Grundposition über einen Weg erreicht, der eine Rampe enthielt. Diese Diskrepanz zwischen dem aktuellen und dem am Vortag erlernten Lauf zu zwei Futterquellen, die bezüglich ihrer zweidimensionalen Position (definiert durch Distanz und Richtung) identisch waren, könnte zu der beobachteten Irritation geführt haben. Frühere Versuche an Wüstenameisen zeigten, dass der globale Vektor kontinuierlich aktualisiert wird, auch wenn die Zielorientierung anhand von Landmarken erfolgt (Andel und Wehner, 2004). Allerdings wurde auch in diesem Experiment die Suche nach der Nestposition mit zunehmendem Widerspruch zwischen Vektor- und Landmarkenorientierung diffuser. Anscheinend wurden auch im Versuch von Andel und Wehner die Ameisen durch eine Diskrepanz zwischen den Orientierungsmodi irritiert und reagierten darauf mit verkürzten Rückwegen oder im Extremfall einem vollständigen Abbruch ihres Laufs.

Bemerkenswerterweise unterschieden sich die Interquartilbereiche der zehn protokollierten Kehrtwenden nicht zwischen den Teilversuchen. Der Interquartilbereich der Kehrtwenden beschreibt die Breite des Suchbereichs im Testkanal und kann da-

her als Maß für die Unsicherheit der Ameisen bei der Lokalisierung der Nestposition verwendet werden (Sommer und Wehner, 2004). Die Unsicherheit steigt unter natürlichen Bedingungen (Merkle et al., 2006) und in Kanaltests (Sommer und Wehner, 2004) mit der gelaufenen Distanz. Im hier beschriebenen Versuch führte die Rampe im Test bei flachdressierten Tieren (d. h. der Kontrolle) zu einer offensichtlichen Irritation. Auch bei der Wiederholung des kritischen Tests nach einem Tag Pause („180°, Tag 4“) und bei identischer Dressurrichtung („0°, Tag 2“) waren die Tiere bei ihrer Nestsuche klar desorientiert. Trotzdem kompensierten sie den größeren Fehler in der Nestortbestimmung nicht durch eine Vergrößerung des Suchbereichs.

6. Eigenschaften des globalen Vektors

6.1. Einleitung

Im vierten Kapitel dieser Arbeit wurde beschrieben, welche Eigenschaften an- oder absteigender Teilstrecken von *Cataglyphis fortis* registriert werden und ihr Suchverhalten in Testsituationen beeinflussen. Im Folgenden soll nun untersucht werden, auf welche Weise Wegabschnitte mit einer vertikalen Komponente in den globalen Vektor eingehen.

Eine kurze Rekapitulation der in der allgemeinen Einleitung formulierten Hypothesen (Seite 12) zeichnet dabei den Umriss dieses letzten Experimentalkapitels vor. Die Annahme, bei der Repräsentation der Umwelt handele es sich um eine flächige Projektion auf die Horizontalebene (Erste Hypothese), konnte bereits durch die Ergebnisse von Kapitel 4 (Seite 35) widerlegt werden. Noch ist aber die Frage unbeantwortet, ob die dreidimensionale Orientierung der Wüstenameisen auf einem mit prozeduralen Zusatzinformationen versehenen 2D-Globalvektor (Zweite Hypothese), oder aber einem bezüglich aller drei Raumachsen voll funktionalen Vektor (Dritte Hypothese) basiert.

Zur Untersuchung der zweiten Hypothese wurden Experimente durchgeführt, bei denen Ameisen auf dem Weg zu einer Futterquelle entweder eine Rampe aufsteigen oder einen Auf- und Abstieg überqueren mussten. Bei einem ihrer folgenden Heim- bzw. Ausläufe wurde getestet, ob aus mehreren zur Wahl stehenden Rampen jene bevorzugt wurde, die in ihrer Distanz zu Nest und Futterquelle mit der Dressursituation übereinstimmte. Dieses Versuchsparadigma folgte der Annahme, dass auch Richtungsänderungen in der vertikalen Dimension an einen spezifischen Status des Globalvektors gekoppelt sein könnten, wie dies bei Richtungsänderungen in der Ebene der Fall ist (Knaden et al., 2006). Die Auslauf-Experimente basieren auf einer früheren Arbeit von Landsberger (2004), die mit einer kleinen Stichprobe an *Cataglyphis nodus* durchgeführt worden war. Ihre Methode wurde leicht abgewandelt und das Experiment wiederholt, um eine bessere Vergleichbarkeit mit meinen anderen Versuchen zu gewährleisten.

Die Richtigkeit der Hypothese eines echten 3D-Vektors wird durch die Ergebnisse der im Folgenden beschriebenen Heim- und Auslaufexperimente stark infrage

gestellt. Darüber hinaus sollte jedoch die Existenz des 3D-Vektors in einem eigens dafür entworfenen Experiment abschließend überprüft werden. Bei einem echten 3D-Vektor muss man erwarten, dass er für alle drei Raumdimensionen ähnliche Eigenschaften besitzt. Daher erschien es plausibel, ein Versuchsparadigma, das die Funktion des Heimvektors in der Ebene bereits eindrucksvoll nachgewiesen hatte, auf die Vertikale anzuwenden. Trafen Wüstenameisen im ursprünglichen Experiment während ihres Heimwegs auf ein Hindernis, das sie vom direkten Kurs zum Nest ablenkte, wurde der Heimvektor während des aufgezwungenen Umweges derart aktualisiert, dass die Tiere am Ende der Barriere den korrekten Winkel in Richtung des Nests einschlugen (Schmidt et al., 1992). Analog hierzu mussten in meinem Experiment zum Nachweis eines 3D-Vektors die Ameisen auf dem Heimweg eine Rampe absteigen, was zu einer vertikalen Komponente des *realen* Vektors führte. Ist auch der von den Ameisen *intern repräsentierte* Vektor dreidimensional, so sollten sie diese vertikale Ablenkung zu kompensieren versuchen, wenn sich ihnen die Gelegenheit hierzu bietet.

6.2. Spezieller Methodenteil

6.2.1. Läufe zum Nest

Die Versuchstiere wurden zunächst entsprechend eines von drei Dressurparadigmen trainiert (Abbildung 20, folgende Seite). Hierbei handelte es sich um (1) eine horizontale Trainingsstrecke als Kontrolle, (2) eine Dressur mit einem Anstieg (Rampendressur), sowie (3) einen Parcours mit einem An- und Abstieg (Λ -Dressur). Alle drei Kanalformen kamen bereits im Training zur vertikalen Richtungswahl (Kapitel 4.2.1, Seite 36) zum Einsatz.

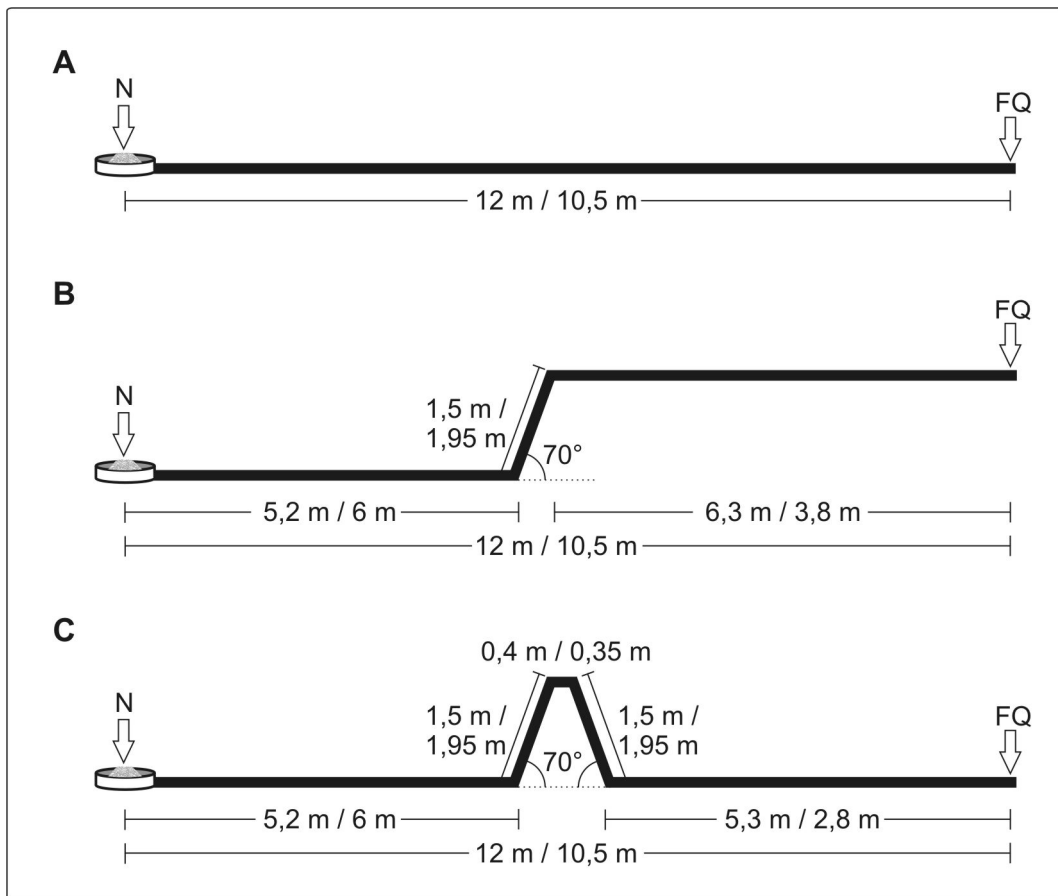


Abbildung 20: Schematischer Aufbau der Dressurkanäle zwischen Nest („N“) und Futterquelle („FQ“). (A) Flachdressur; (B) Rampendressur; (C) Λ-Dressur. Die Dimensionen vor dem Schrägstrich beziehen sich auf die Rücklaufversuche, die dahinter auf die Auslaufversuche. Diese Unterschiede sind rein technisch bedingt.

Rampentests

Nach der Übungsphase wurden einzelne Versuchstiere in einen Testkanal versetzt (Flach- und Λ-Dressur) oder über eine Weiche dorthin geleitet (Rampendressur). Der Testkanal (Abbildung 21) verlief erhöht in derselben Himmelsrichtung wie der Trainingskanal. Er verfügte über sechs Weichen, an denen sich eine Ameise entscheiden konnte, entweder geradeaus weiter zu laufen oder auf einer absteigenden Rampe den Weg nach unten zu nehmen.

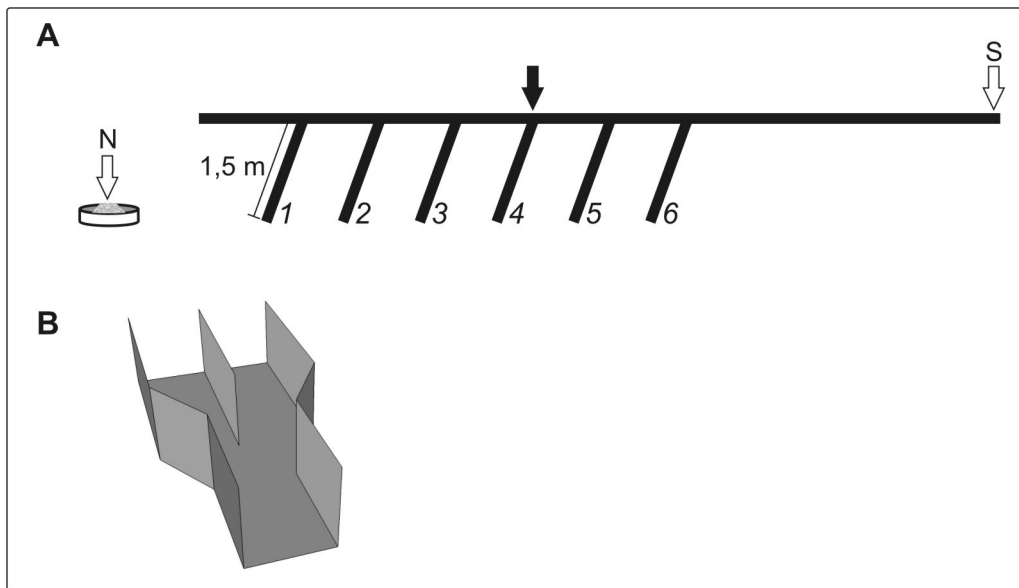


Abbildung 21: Testkanal für Läufe zum Nest. (A) Schematische Ansicht des erhöht laufenden Kanals mit sechs Abstiegsmöglichkeiten. Entfernung der Entscheidungspunkte vom Nest: 2,6 / 4,2 / 5,7 / 7,3 / 8,9 / 10,45 m. Der Startpunkt lag bei „S“, „N“ bezeichnet das Nest. Schwarzer Pfeil: Rampe in derselben Distanz zum Nest wie Aufstieg in Rampen- und Λ -Dressur; (B) Perspektivische Ansicht der Weiche, die an den sechs Entscheidungspunkten zum Einsatz kam. Die eine Seite des geteilten Kanals schloss dabei an das folgende horizontale Segment an, die andere führte zu einer absteigenden Rampe.

Dabei führte an einem Versuchstag jeweils der linke Teil der Weiche zu den Abstiegen, am folgenden der rechte. Dieser Faktor hatte jedoch keinen Einfluss auf die Ergebnisse (χ^2 -Homogenitätstest: $p > 0,1$ für alle Dressuren), wodurch eine Zusammenfassung der jeweiligen Datensätze zulässig war. Nach einem Testlauf wurde das jeweilige Versuchstier markiert, um einen neuerlichen Test auszuschließen, und zurück ins Nest gesetzt.

Der Lauf einer Ameise wurde verfolgt, bis entweder zwei Minuten verstrichen waren oder das Tier zehn Kehrtwenden vollzogen hatte. Ein Lauf wurde auch als beendet angesehen, wenn die Ameise eine der Rampen in voller Länge abgestiegen war und damit eine klare Entscheidung zu ihren Gunsten angezeigt hatte. Außerdem wurde ein Lauf für beendet erklärt, wenn ein Tier das dem Nest am nächsten befindliche blinde Ende des horizontalen Kanals erreicht hatte. Die Beobachtung der Tiere an dieser Stelle zeigte, dass sie lokal nach einem Weg aus dem Kanal suchten, dabei aber nicht mehr bis zur letzten Weiche oder darüber hinaus zurückliefen.

Die aus den Läufen gewonnenen Daten wurden in mehrerlei Hinsicht ausgewertet. Als erstes wurde für die jeweilige Dressurform bestimmt, wie viele Tiere während

ihres Laufes eine Rampe mehr als 20 cm weit abstiegen. Diese Häufigkeiten sollten einen ersten Anhaltspunkt dafür liefern, ob das unterschiedliche Training einen Einfluss auf die generelle Akzeptanz von Abstiegen hatte, und wurden mit dem χ^2 -Homogenitätstest verglichen. Unterschiede zwischen den Stichproben wurden anhand eines paarweisen Vergleichs mit Fishers Exaktem Test und einer einfachen Bonferroni-Korrektur für Mehrfachtests ermittelt. Außerdem wurde bei absteigenden Tieren die Weite des jeweils ersten Abstiegs betrachtet. Dadurch ließ sich nicht nur die generelle Akzeptanz von Rampen abschätzen, sondern auch die Distanz, welche die Ameisen nach den unterschiedlichen Dressurparadigmen auf einem Gefälle zu laufen bereit waren. Unterschiede wurden durch den H-Test von Kruskal und Wallis festgestellt und mit dem Games-Howell-Folgetest lokalisiert.

Um eine mögliche Bevorzugung bestimmter Rampen zu untersuchen, wurde die Häufigkeit bestimmt, mit der jede einzelne Rampe von den Tieren für ihren ersten Abstieg ausgewählt wurde. Zu diesem Zweck wurde die Summe vollständiger Abstiege auf einer Rampe ermittelt, ebenso wie die Summe der Durchläufe, bei denen sich die Tiere am Kopf der jeweiligen Rampe gegen den Abstieg und für den horizontal fortlaufenden Kanal entschieden. Für die Hauptanalyse wurden nur Abstiege betrachtet, die bis zum Fuß der Rampe führten. Frühere Kehrtwenden auf einer Rampe wurden dagegen als Anzeiger dafür angesehen, dass die jeweilige Ameise sich letztendlich gegen einen Abstieg an der entsprechenden Position entschieden hatte.

Natürlich sollte dieses strikte Kriterium nicht dazu führen, dass wichtige Befunde kaschiert würden. Daher wurde die Analyse der Rampenwahl mit einem schwächeren Kriterium wiederholt. In diesem Fall wurde die Wahl einer Rampe gezählt, wenn der erste Abstieg weiter als 20 cm auf ihr hinabführte.

Die Häufigkeiten von Abstiegen und Durchläufen an den sechs Rampen wurden mit dem χ^2 -Homogenitätstest untersucht. Im Falle eines signifikanten Ergebnisses wurde anhand der quadrierten standardisierten Residuen festgestellt, welche Zahl von Abstiegen oder Durchläufen zur Heterogenität des Ergebnisses beigetragen hatte.

Distanztests

In einem weiteren Test wurden die Versuchstiere nach dem Training zur Futterquelle in einen geraden, ebenerdigen Kanal von 14 m Länge gesetzt, der dieselbe

Ausrichtung hatte wie der Dressurkanal. Für diesen Versuch wurde als Kontrolle eine weitere Form des Trainings eingeführt. Hierbei handelte es sich um eine Rampendressur, bei welcher die Basis des Aufstiegs nicht bei 5,2 m, sondern bei 9,0 m lag. Die Positionen der ersten zehn Kehrtwenden der Tiere wurden notiert und für die Analyse des Suchverhaltens jeweils der erste Umkehrpunkt jedes Tiers herangezogen. Der statistische Vergleich der Suchbereiche nach den unterschiedlichen Dressuren erfolgte mit Hilfe des Kruskal-Wallis-H-Tests, kombiniert mit dem Games-Howell-Folgetest für paarweise Vergleiche.

6.2.2. Läufe zur Futterquelle

Das Wahlverhalten der Ameisen bei mehreren angebotenen Rampen wurde auch in der entgegengesetzten Richtung, das heißt bei Läufen aus dem Nest zu einer bekannten Futterquelle, untersucht. Arbeiterinnen wurden individuell markiert und nach mindestens fünf protokollierten Besuchen an der Futterquelle für Testläufe verwendet. Wie schon bei den Rücklaufversuchen wurden die Tiere entweder flach, über eine Rampe, oder über ein Λ dressiert (Abbildung 20). Im Test hatten die Tiere an sechs verschiedenen Stellen im Kanal die Möglichkeit, entweder eine Rampe aufzusteigen oder flach weiterzulaufen (Abbildung 22). Der horizontale Kanal endete in 15,5 m Entfernung vom Nest. Die Testbedingungen waren in weiten Teilen mit denen aus dem Rücklaufversuch identisch. Läufe wurden protokolliert bis zwei Minuten verstrichen, zehn Kehrtwenden gemacht oder eine der Rampen bis zu ihrem Ende erklommen worden waren. Die Läufe wurden allerdings nicht beendet, wenn ein Tier das hintere Ende des flachen Kanals erreicht hatte, da in diesem Experiment die Suche häufig zu den Rampen zurückführte.

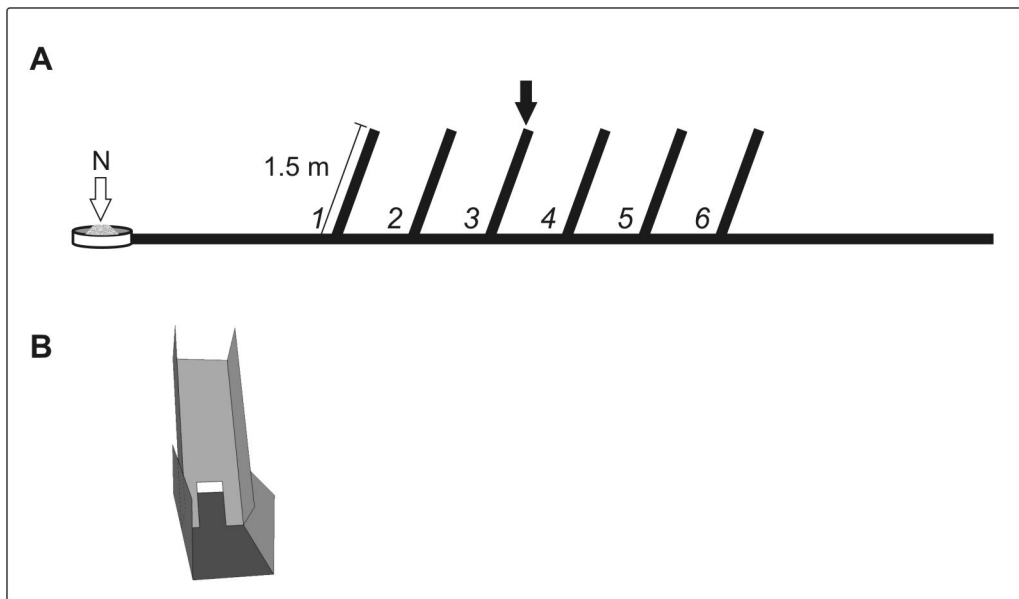


Abbildung 22: Testkanal bei Läufen vom Nest („N“) zur Futterquelle. (A) Testkanal mit sechs Aufstiegsrampen. Diese befanden sich in 3 / 4,5 / 6 / 7,5 / 9 / 10,5 m Entfernung vom Nest. Schwarzer Pfeil: Rampe an derselben Position wie der Aufstieg in Rampen- und A-Training; (B) Perspektivische Ansicht der Rampenbasen, an deren Seiten die Ameisen die Rampe erklimmen oder im Zentrum horizontal weiterlaufen konnten.

Es wurden wiederum der Anteil aufgestiegener Tiere, die Aufstiegsweite sowie die Wahl der Rampe protokolliert. Auch in diesem Versuch wurde zunächst nur ein vollständiger Aufstieg auf eine der Rampen als klare Entscheidung zu ihren Gunsten gewertet. Im Anschluss wurden die Daten aber wieder in Hinblick auf das schwächere Kriterium analysiert, bei dem bereits ein Aufstieg, der weiter als 20 cm auf eine Rampe führte, als Entscheidung gewertet wurde. Die statistische Auswertung erfolgte wie in Kapitel 6.2.1 (Seite 69) beschrieben.

6.2.3. Versuch zum Nachweis eines echten 3D-Vektors

Wenn der Heimvektor der Wüstenameisen in allen drei Raumdimensionen zurück zum Nest weisen sollte, so müsste eine erzwungene Umlenkung in der Vertikalen von den Tieren ebenso kompensiert werden, wie sie es in den horizontalen Dimensionen zu tun pflegen (Schmidt et al., 1992; Wehner, 2003). Diese Vorhersage wurde getestet, indem Ameisen nach einem flachen Auslauf auf dem Rückweg mit einem Abstieg konfrontiert wurden.

Dressur

Die Versuchstiere wurden individuell markiert und durch einen ebenen Kanal zu einer Futterquelle dressiert, die sich in 6 m Entfernung vom Nest befand (Abbildung 23 A). Die Kanalwände waren mit einer Reihe von Landmarken versehen, die in Form und Funktion denen von Andel und Wehner (2004) glichen. Die Landmarken standen im Abstand von 50 cm zueinander, waren 12 cm hoch und hatten einen dreieckigen Grundriss. Sie waren so an den Wänden des Kanals angebracht, dass eine Seite rechtwinklig zur Wand in den Kanal ragte. Diese Seite war schwarz bemalt, um sie noch stärker hervorzuheben. Die andere Seite bildete mit der Kanalwand einen stumpfen Winkel und war im selben Farbton wie die Wand gehalten, wodurch sie möglichst unauffällig sein sollte. Die Landmarken waren so angebracht, dass sie auf dem Heimweg besonders gut für die Ameisen erkennbar waren. Die Tiere sollten die Landmarken mit ihrem Rücklauf assoziieren und diesen auch dann ausführen, wenn er (im kritischen Test) einen Abstieg enthielt.

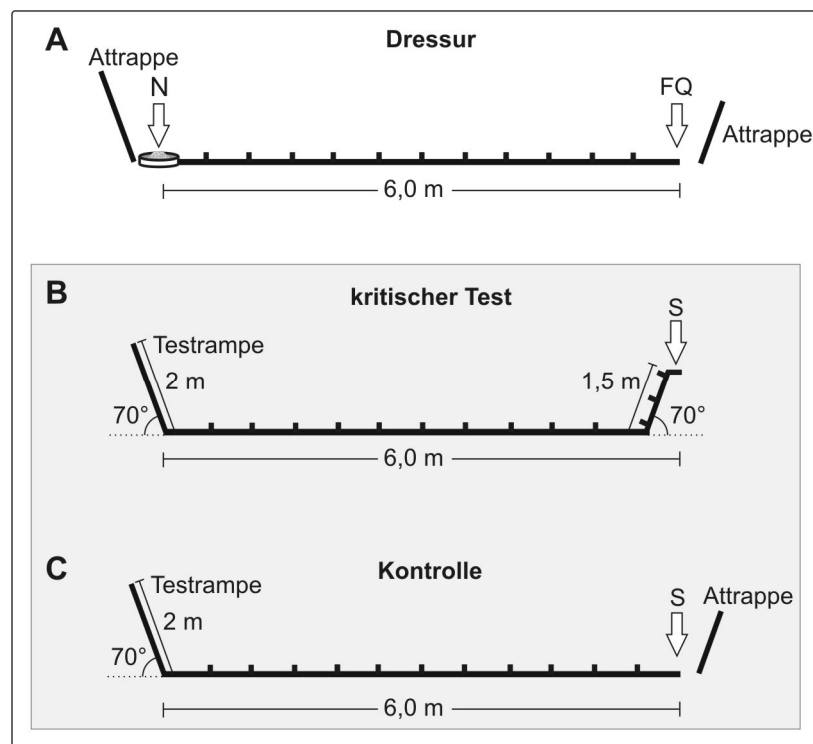


Abbildung 23: Dressur- und Testaufbauten zur Prüfung des Heimvektors auf Dreidimensionalität. (A) Dressur im ebenen Kanal vom Nest („N“) zu einer Futterquelle („FQ“). Rampenattrappen hinter Nest und Futterquelle sorgten für einen ähnlichen visuellen Eindruck in Dressur und Test; (B) Kritischer Test, in dem der Heimweg direkt hinter dem Startpunkt („S“) einen Abstieg enthielt und an der Nestposition mit einer Testrampe endete; (C) Kontrolle mit einem ebenen Heimweg und ebenfalls einer Testrampe an der Nestposition. Die Markierungen am Kanal stellen Landmarken dar (siehe Text).

Hinter dem Nest und der Futterquelle wurden Rampen mit 2 m bzw. 1,5 m Länge als Attrappen aufgestellt. Sie besaßen keine Verbindung zum Dressurkanal, sondern sorgten während des Trainings für einen ähnlichen visuellen Eindruck, wie ihn die Versuchstiere in den folgenden Tests haben würden. Ameisen wurden im Aufbau des kritischen Tests (Abbildung 23 B) oder in der Kontrollsituation (Abbildung 23 C) getestet, wenn von ihnen im Training mindestens zehn Besuche an der Futterquelle protokolliert worden waren.

Tests

Individuen mit ausreichendem Training wurden an der Futterquelle eingefangen und in den Testkanal versetzt. Im kritischen Test befand sich der Startpunkt in einem kurzen, erhöhten Kanalstück, das direkt an eine nach unten führende Rampe anschloss (Abbildung 23 B). Am Fuß der Rampe folgte ein ebener Kanal, der in 6 m Grunddistanz vom Startpunkt an einer 2 m langen Testrampe endete. Im Kontrollversuch lag der Startpunkt im ebenerdigen Kanal, der ebenfalls in der Heimlaufrichtung zu einer 6 m entfernten Testrampe führte (Abbildung 23 C). Beide Testkanäle waren mit den gleichen Landmarken bestückt wie der Dressurkanal. In der Kontrolle sorgte eine Rampenattrappe für ein ähnliches Landmarkenpanorama wie in den anderen Kanälen.

Daten und Auswertung

Die Weite des ersten Aufstiegs auf die Testrampe war die in diesem Versuch untersuchte Größe. Im kritischen Test drehten einige der Tiere mehrfach auf der absteigenden Rampe um, bevor sie das ebenerdige Kanalstück erreichten – ein Hinweis darauf, dass die Landmarken in diesen Fällen möglicherweise ihren Zweck nicht erfüllten und diese Tiere den Abstieg nur zögerlich unternahmen. Tiere, die auf der ersten Rampe kehrten, unterschieden sich in ihren Aufstiegshöhen auf die Testrampe jedoch nicht von Tieren, die ohne zu zögern abgestiegen waren (Mann-Whitney-U-Test: $p > 0,5$ bei 16 zögerlichen und 21 direkten Abstiegen). Daher wurden alle Daten des kritischen Tests gemeinsam betrachtet. Die Datensätze aus Kontrolle und kritischem Test wurden mit dem Mann-Whitney-U-Test verglichen.

6.3. Ergebnisse

6.3.1. Läufe zum Nest

Untersucht wurden die Rückläufe zum Nest nach drei unterschiedlichen Dressurparadigmen (Abbildung 20 A-C): (1) flach, (2) über eine aufsteigende Rampe, und (3) über eine Kombination von auf- und absteigender Rampe („ Λ “). Die dritte Dressurform führte zu einem Gesamtvektor, der – wie in der Flachdressur – keine vertikale Komponente aufwies, obwohl die zurückgelegte Route – wie im Fall der Rampendressur – einen Aufstieg enthielt.

Abstiegshäufigkeiten

Der Anteil an Ameisen, der ohne umzukehren weiter als 20 cm auf einer der Rampen nach unten lief, war bei Tieren aus der flachen Dressur deutlich niedriger als nach Rampen- und Λ -Dressur, wobei sich diese beiden Gruppen nicht voneinander unterschieden (Abbildung 24 A. χ^2 -Homogenitätstest: $p < 0,001$ und Fishers Exakter Test mit Bonferroni-Korrektur).

Abstiegsweiten

Die Form der Dressur hatte zudem einen ausgeprägten Effekt auf die Strecke, welche die Ameisen bei ihrem ersten Abstieg auf einer Rampe liefen, bevor sie das erste Mal umkehrten (Abbildung 24 B). Die meisten flachdressierten Tiere, die eine Rampe betraten, kehrten bereits nach einer kurzen Strecke um und liefen die Rampe wieder herauf (Median der Abstiegsweiten = 20 cm). Diese Kehrtwenden unterschieden sich deutlich von den weiten Abstiegen der Tiere aus Rampen- und Λ -Dressur (Kruskal-Wallis-H-Test: $p < 0,001$ und Games-Howell-Folgetest), die in den meisten Fällen das untere Ende der 150 cm langen Rampe erreichten und sich nicht voneinander unterschieden (Median beider Abstiegsweiten = 150 cm).

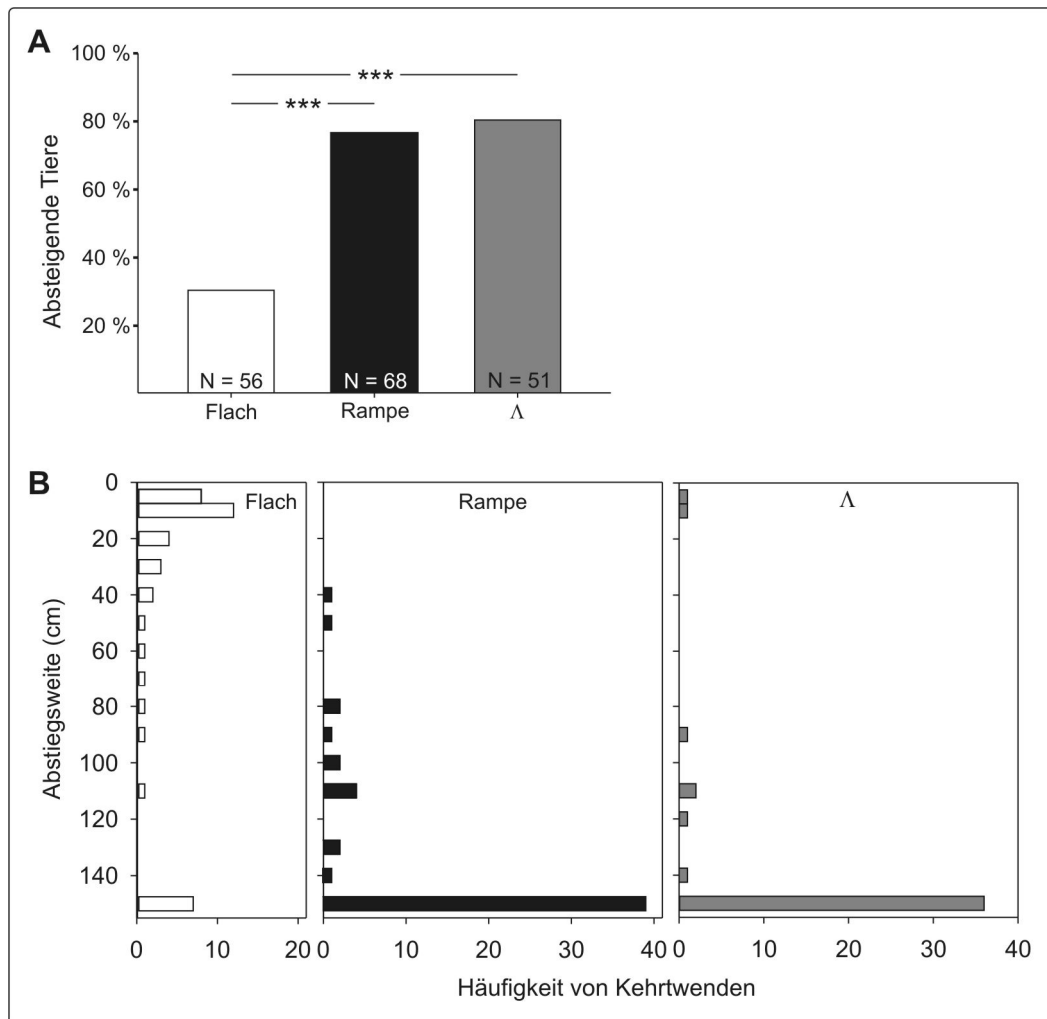


Abbildung 24: Rampentest bei Läufen zum Nest. (A) Anteil von Tieren, die nach den drei Dressurtypen mehr als 20 cm auf einer der angebotenen Rampen abstiegen; (B) Häufigkeitsverteilung der Kehrtwenden entlang der Rampen beim ersten Abstieg. Läufe, die bis zum Fuß der Rampe reichten, sind im untersten Balken aufsummiert.

Wahl der Abstiegsrampe

Wenn *Cataglyphis* den Lauf zwischen dem Nest und einer Futterquelle in einzelne Wegstrecken zerlegt, die hintereinander abgerufen werden – worauf erste Ergebnisse hinweisen (Knaden et al., 2006), so ergibt sich daraus die Erwartung, dass die Position eines Aufstiegs innerhalb der Route gespeichert, und Rampen an diesem Ort auch im Test häufiger akzeptiert werden sollten. Die Untersuchung der Abstiegshäufigkeiten auf den sechs verfügbaren Testrampen unterstützt diese Annahme jedoch nicht (Abbildung 25).

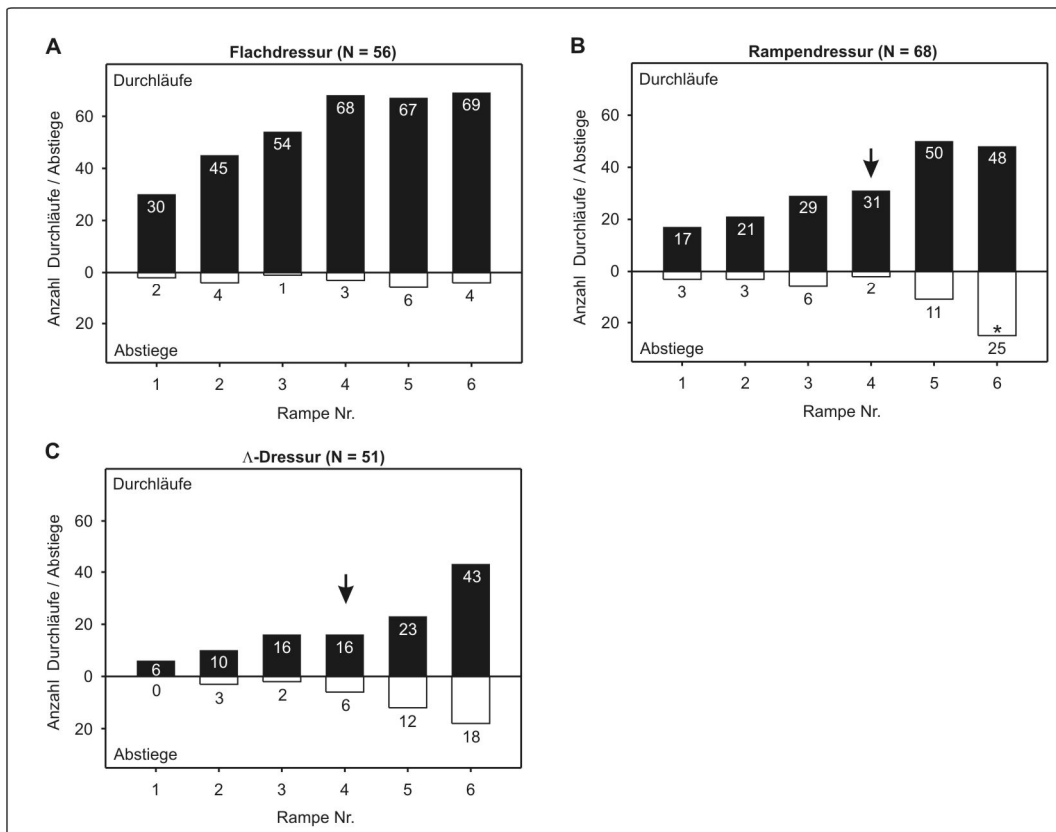


Abbildung 25: Wahl der Rampe für einen Abstieg bei Läufen von der Futterquelle zum Nest. Abgebildet sind die Entscheidungen, an den Weichen von sechs aufeinander folgenden Rampen horizontal weiterzulaufen (schwarze Balken) oder eine Rampe vollständig abzusteigen (weiße Balken). Rampe Nr. 1 war dem Nest am nächsten, Rampe Nr. 6 der Futterquelle, und wurde folglich als erste von den Ameisen erreicht. Schwarzer Pfeil: Rampe, deren Position der aufsteigenden Rampe in den vorhergehenden Trainingsläufen entspricht. (A) Flachdressur; (B) Rampendressur; (C) Λ -Training. „N“ bezeichnet die Anzahl getesteter Tiere, die Zahlen in den Balken verweisen auf die Anzahl der entsprechenden Entscheidungen.

Lediglich nach der Rampendressur (Abbildung 25 B) konnte eine heterogene Verteilung der Entscheidungen für einen Abstieg festgestellt werden (χ^2 -Homogenitätstest: $p < 0,05$). Diese beruhte jedoch auf einer überproportionalen Wahl der ersten von den Ameisen erreichten Rampe (Rampe Nr. 6; ermittelt anhand der quadrierten standardisierten Residuen). Im Falle der Flach- und Λ -Dressur (Abbildung 25 A und C) waren die Gesamtzahlen der Abstiege jedoch zu klein, um mögliche heterogene Verteilungen in der Rampenwahl der Tiere nachzuweisen. Wie die Gesamtlänge der Balken (schwarzer und weißer Teil) zeigt, nahm die Summe der Entscheidungen von Rampe Nr. 6 hin zur nestnah gelegenen Rampe Nr. 1 deutlich ab. Dies gilt in besonderem Maße für die Tests nach Rampen- und Λ -Training. In diesen Versuchsteilen stiegen die Ameisen häufig die erste Rampe, die sie betraten, vollstän-

dig ab und beendeten damit ihren Testlauf, bevor sie die folgenden Rampen erreichten.

Um sicherzugehen, dass das verwendete Kriterium eines vollständigen Abstiegs als Entscheidung eines Tieres zugunsten einer Rampe nicht versehentlich einen tatsächlich vorliegenden Effekt verdeckte, wurde die Analyse von Abstiegen und Durchläufen noch einmal mit einem schwächeren Kriterium wiederholt. Unter diesem wurde ein Abstieg bereits als Entscheidung für eine Rampe gewertet, wenn dieser lediglich mehr als 20 cm die Rampe hinab führte. Diese Bedingung ist argumentativ schwächer, da sie Kehrtwenden jenseits einer Abstiegsweite von 20 cm nicht als Entscheidung des Tieres *gegen* die entsprechende Rampe wertet. Aber auch unter ihr änderte sich das Ergebnis der Analyse nicht (Tabelle 3). Die Verteilung der Abstiege nach der Flachdressur war nun eindeutig als homogen nachweisbar. Im Fall der Rampendressur war die Verteilung auch weiterhin heterogen, hauptsächlich verursacht durch die vielen Abstiege an Rampe Nr. 6. In geringem Maß hatte nun auch die unterproportionale Zahl der Abstiege an Rampe Nr. 4 Anteil an der beobachteten Heterogenität. Der Test nach Λ -Dressur ergab auch unter dem schwächeren Kriterium keine ausreichende Zahl von Abstiegen, um Heterogenität nachzuweisen.

Dass die Summen der Entscheidungen bei beiden Kriterien nicht übereinstimmen, ist in der Form der Datenauswertung begründet. Ein Lauf wurde immer so lange verfolgt, bis eine Ameise eine eindeutige Entscheidung für eine Rampe getroffen hatte. Unter dem schwächeren Kriterium reichte hierfür eine Abstiegsweite von 20 cm, nach deren Erreichen die Analyse beendet wurde. Drehte ein Tier nach mehr als dieser Weite, aber vor dem Ende der Rampe um, so wurde dies unter dem stärkeren Kriterium als Entscheidung *gegen* diese Rampe und damit letztendlich als Durchlauf gewertet. In diesem Fall wurde der Lauf weiter beobachtet, bis das Tier eine Rampe vollständig abstieg oder das nestnahe Ende des horizontal laufenden Kanals erreicht hatte.

Tabelle 3: Wahl der Rampe für einen Abstieg bei Läufen von der Futterquelle zurück zum Nest. Kriterium für die Wertung war eine Abstiegsweite von mehr als 20 cm. Die Gesamtzahlen der Entscheidungen pro Rampe unterscheiden sich von denen in Abbildung 25, da unter beiden Kriterien Läufe unterschiedlich weit analysiert wurden (siehe Text).

Flachdressur (N = 60)						
	Rampe 1	Rampe 2	Rampe 3	Rampe 4	Rampe 5	Rampe 6
Durchläufe	22	36	49	55	54	65
Abstiege	5	4	3	4	11	6
<i>Abstiege (%)</i>	18,5	10,0	5,8	6,8	16,9	8,5
Rampendressur (N = 68)						
	Rampe 1	Rampe 2	Rampe 3	Rampe 4	Rampe 5	Rampe 6
Durchläufe	15	20	24	29	31	42
Abstiege	3	2	6	2	12	27
<i>Abstiege (%)</i>	16,7	9,1	20,0	6,5	27,9	39,1
Λ-Dressur (N = 51)						
	Rampe 1	Rampe 2	Rampe 3	Rampe 4	Rampe 5	Rampe 6
Durchläufe	6	9	15	15	22	37
Abstiege	0	4	1	6	13	18
<i>Abstiege (%)</i>	0,0	30,8	6,3	28,6	37,1	32,7

Rückläufe in einem flachen Kanal

Innerhalb der Rücklauf-Experimente wurde eine weitere Frage untersucht: Wie verhalten sich die Ameisen, wenn nach unterschiedlichen Dressurformen der Rücklauf zum Nest in einem völlig ebenen Kanal stattfindet? Die Annahme, dass die Repräsentation von dreidimensionalen Läufen ausschließlich aus einer zweidimensionalen Projektion in die Horizontalebene bestünde, würde zu dem Schluss führen, dass die Tiere in allen Dressurparadigmen gleichermaßen ihr Suchverhalten an der Grunddistanz der Nestposition konzentrieren sollten. An der Position der Futterquelle hätten die Tiere dann lediglich einen zweidimensionalen Heimvektor aufgebaut, der in Richtung und Distanz zum Nest zurück wiese, und der in einem flachen Kanal ungehindert abgelaufen werden könnte.

Wenn andererseits Auf- und Abstiege mit den entsprechenden Status des Wegintegrators abgespeichert würden, könnte man ein Suchverhalten der Tiere außer an der erwarteten Position des Nestes auch am Standpunkt der Rampen erwarten. Damit würde die prozedurale Speicherung von gelaufenen Strecken (Knaden et al., 2006) auch Richtungsänderungen in der Vertikalen einschließen.

Versuchstiere, die wie oben beschrieben dressiert wurden, aber nicht zuvor an den Rampenwahl-Experimenten teilgenommen hatten, wurden von der Futterquelle in einen 14 m langen Kanal versetzt, der parallel zum Dressurkanal ausgelegt war. Die Grunddistanz zum Nest betrug für die Ameisen 12 m. Die erste Kehrtwende im Heimlauf der Tiere wurde als Anzeiger für den Beginn ihres Suchverhaltens gewertet, wobei an dieser Stelle noch nicht zwischen der Suche nach dem Nest oder nach einem Merkmal der erlernten Route unterschieden werden kann (Abbildung 26).

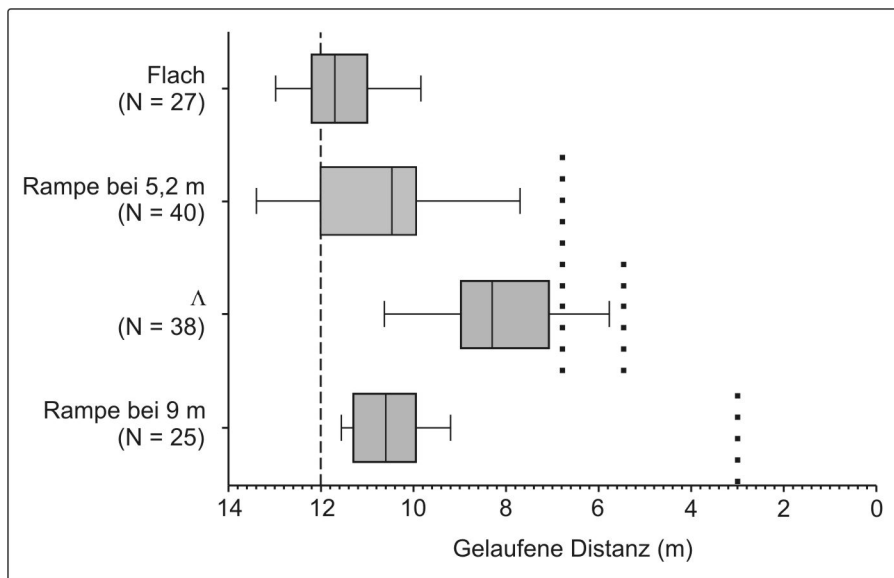


Abbildung 26: Verteilung der ersten Kehrtwenden beim Rücklauf zum Nest in einem flachen Kanal. Startpunkt der Läufe war bei 0 m. Dargestellt sind Median, Interquartilbereich, 10. und 90. Perzentil. Die gepunkteten Linien zeigen die Position von Rampen in der vorhergehenden Dressur an; die gestrichelte Linie gibt die relative Position des Nests an. „Rampe bei 5,2 m“ entspricht der üblichen Dressur in diesem Versuch, „Rampe bei 9 m“ bezeichnet ein in diesem Versuch neu hinzugekommenes Training (siehe Text).

Die vier durchgeführten Trainingsformen beeinflussten das Suchverhalten der Ameisen (Kruskal-Wallis-H-Test: $p < 0,001$). Nach der Flachdressur zeigten sie einen Beginn ihres Suchverhaltens (Median der ersten Kehrtwenden = 11,7 m), welcher der tatsächlichen Nestdistanz von 12 m am nächsten kam. Alle anderen Dressurtypen führten zu stärker verkürzten Läufen. Dieses Unterschießen war nach der Λ -Dressur

am ausgeprägtesten, deren Daten sich von allen anderen Dressuren unterschieden (Games-Howell-Folgetest: $p < 0,001$ in allen Fällen; Median = 8,3 m). Auch nach dem Training über eine Rampe in 5,2 m Entfernung zum Nest zeigten die Versuchstiere einen verkürzten Heimlauf (Median = 10,45 m). Allerdings führt eine stärkere Streuung der Daten trotz des deutlichen Unterschieds in der Lage des Medians zu keinem signifikanten Unterschied zu den Daten der Flachdressur (Games-Howell-Folgetest: $p > 0,1$).

Da nach der Dressur sowohl auf die 5,2m-Rampe als auch über das Λ der Suchbeginn zwischen den hypothetischen Positionen der Rampen und des Nestes lag, lässt sich mit den vorliegenden Daten noch nicht klären, wonach die Tiere eigentlich suchten. Sind es die Rampen als Wegmarken einer gespeicherten Sequenz von Teilstrecken, oder zeigen die Tiere ein Suchverhalten nach dem Nest, das – wie auch schon in Kapitel 3 beschrieben – wegen der Veränderung im visuellen Eindruck des Rücklaufs abgekürzt wurde?

Zur Beantwortung dieser Frage wurde ein weiteres Training über eine Rampe eingeführt, wobei der Anstieg diesmal mit 9 m Distanz deutlich weiter vom Nest entfernt lag. Suchen die Ameisen im flachen Kanal die fehlende Rampe, so sollten in diesem Test die betrachteten Kehrtwenden weiter von der Nestposition entfernt sein als im Test mit der Rampenposition bei 5,2 m. Handelt es sich dagegen um Nestsuchverhalten, erwartet man keinen Unterschied in den Werten zwischen den beiden Rampendressuren. Das Ergebnis des Zusatzexperiments (Median = 10,6 m) unterstützt die letztgenannte Hypothese: Das Suchverhalten beider Dressuren unterschied sich nicht (Games-Howell-Folgetest: $p = 0,9$).

6.3.2. Läufe zur Futterquelle

Aufstiegshäufigkeiten

Die Ergebnisse bei der Untersuchung von Ausläufen hin zu einer Futterquelle spiegeln in allen wichtigen Punkten die Befunde der Rücklaufversuche wider. Der Anteil an Tieren, die auf dem Weg zur Futterquelle im Testkanal auf eine der sechs angebotenen Rampen aufstiegen, unterschied sich wieder stark in Abhängigkeit von der zuvor durchlaufenen Dressurform (χ^2 -Homogenitätstest: $p < 0,001$). Deutlich

weniger flachdressierte Ameisen stiegen weiter als 20 cm eine Rampe hinauf als Tiere aus Rampen- und Λ -Dressur, deren Häufigkeiten sich nicht voneinander unterscheiden (Abbildung 27 A).

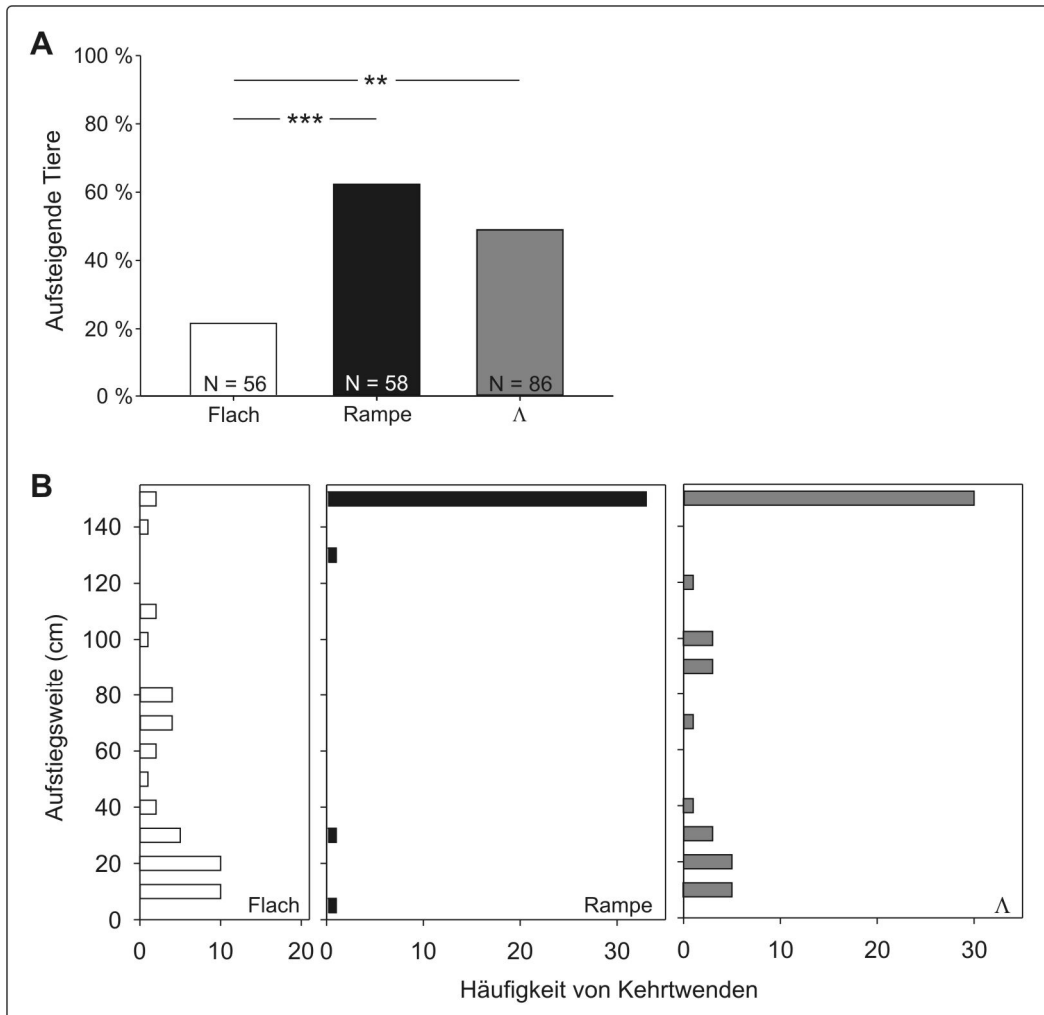


Abbildung 27: Rampentest bei Läufen zur Futterquelle. (A) Anteil von Tieren, die nach den jeweiligen Dressurformen mehr als 20 cm auf einer der sechs Rampen aufstiegen; (B) Häufigkeitsverteilung der Kehrtwenden entlang der Rampen beim ersten Aufstieg. Läufe, die das obere Ende der Rampe erreichten, sind im obersten Balken aufsummiert.

Aufstiegsweiten

Auch die Verteilung der Kehrtwenden entlang der Rampen entspricht prinzipiell den Ergebnissen aus dem Rücklaufexperiment (Abbildung 27 B, vergleiche auch mit Abbildung 24 B). Allerdings gab es im Auslaufexperiment nach dem Training im Λ -Kanal auch eine größere Zahl an Ameisen, welche die Rampe nicht bis zu ihrem Ende aufstiegen. Daher unterscheiden sich die Ergebnisse der Aufstiegsweiten deutlich

zwischen allen drei Dressuren (Kruskal-Wallis-H-Test: $p < 0,001$ und Games-Howell-Folgetest: $p < 0,01$ für alle Vergleiche).

Wahl der Aufstiegsrampe

Unter der Vorgabe des strikten Kriteriums, dass nur vollständige Aufstiege auf eine Rampe als eindeutige Entscheidung zu ihren Gunsten zu zählen seien, ergab die Analyse der Rampenwahl keine Ergebnisse (Abbildung 28).

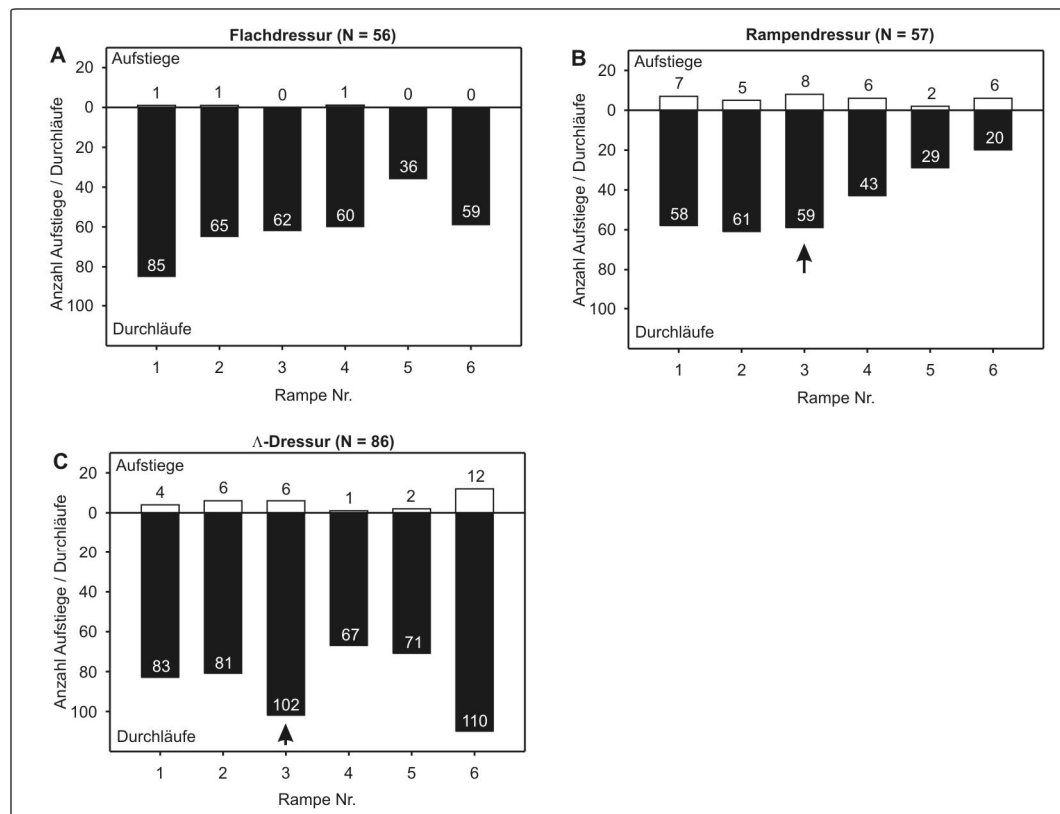


Abbildung 28: Wahl der Rampe für einen Aufstieg bei Läufen vom Nest zur Futterquelle. Abgebildet sind die Entscheidungen, an den Weichen von sechs aufeinander folgenden Rampen horizontal weiterzulaufen (schwarze Balken) oder eine Rampe vollständig aufzusteigen (weiße Balken). Rampe Nr. 1 befand sich am nächsten zum Nest, Rampe Nr. 6 am nächsten zur Futterquelle. Schwarzer Pfeil: Rampe, deren Position der aufsteigenden Rampe in den vorhergehenden Trainingsläufen entsprach. (A) Flachdressur; (B) Rampendressur; (C) Λ-Training. „N“ bezeichnet die Anzahl getesteter Tiere, die Zahlen in den Balken verweisen auf die Anzahl der entsprechenden Entscheidungen.

Nach flacher Dressur (Abbildung 28 A) entschieden sich die getesteten Tiere nur in 3 von 370 Fällen für einen vollständigen Aufstieg, was offensichtlich keine Aussage über die Rampenwahl erlaubt. Die Verteilung der Aufstiegsentscheidungen nach der Rampendressur ergab keine heterogene Verteilung (χ^2 -Homogenitätstest: $p > 0,1$). Und obwohl nach der Λ-Dressur eine relative große Zahl an Entscheidungen zu-

gunsten eines kompletten Aufstiegs auf Rampe 6 fiel, verhinderten die über alle Rampen ermittelten geringen Aufstiegszahlen eine Auswertung durch den χ^2 -Homogenitätstest. Daher wurde auch in diesem Fall die Analyse mit einem schwächeren Kriterium wiederholt und bereits jeder Aufstieg, der weiter als 20 cm auf eine der Rampen führte, als Entscheidungen zu ihren Gunsten gewertet (Tabelle 4).

Tabelle 4: Rampenwahl bei Läufen zu einer Futterquelle. Kriterium für die Wertung eines Aufstiegs war eine auf der Rampe gelaufene Distanz von mehr als 20 cm. Die Gesamtzahlen der Entscheidungen pro Rampe weichen von denen in Abbildung 28 ab, da unter den zwei Kriterien Läufe unterschiedlich weit analysiert wurden.

Flachdressur (N = 80)						
	Rampe 1	Rampe 2	Rampe 3	Rampe 4	Rampe 5	Rampe 6
Durchläufe	104	78	76	67	40	49
Aufstiege	6	4	7	6	0	9
<i>Aufstiege (%)</i>	5,5	4,9	8,4	8,2	0,0	15,5
Rampendressur (N = 59)						
	Rampe 1	Rampe 2	Rampe 3	Rampe 4	Rampe 5	Rampe 6
Durchläufe	60	62	58	44	29	20
Aufstiege	7	6	8	7	3	6
<i>Aufstiege (%)</i>	10,4	8,8	12,1	13,7	9,4	23,1
Λ-Dressur (N = 88)						
	Rampe 1	Rampe 2	Rampe 3	Rampe 4	Rampe 5	Rampe 6
Durchläufe	85	81	97	69	71	93
Aufstiege	4	6	8	1	3	20
<i>Aufstiege (%)</i>	4,5	6,9	7,6	1,4	4,1	17,7

Nun konnten die Datensätze aller drei Dressurtypen auf Heterogenität überprüft werden. Im Falle von Flach- und Rampentraining ergab die Rampenwahl im Test keine Bevorzugung oder Ablehnung bestimmter Rampen (χ^2 -Homogenitätstest: $p > 0,05$ in beiden Fällen). Der unter dem strikten Kriterium sich abzeichnende Trend nach der Λ -Dressur, der auf eine Bevorzugung der Rampe Nr. 6 hinwies,

konnte nun bestätigt werden (χ^2 -Homogenitätstest: $p < 0,001$ und quadrierte standardisierte Residuen).

6.3.3. Versuch zum Nachweis eines echten 3D-Vektors

Sollte der Heimvektor der Wüstenameisen in allen drei Dimensionen des Raums zurück zur Nestposition weisen, dann sollte seine vertikale Komponente manipulierbar sein und dadurch nachgewiesen werden können. Die zugrunde liegende Überlegung dieses Versuchs war, Tiere zunächst in einem ebenen Kanal zu einer Futterquelle hin zu dressieren. Nach erfolgreichem Training wurden die Versuchstiere für den kritischen Test an das obere Ende einer Rampe versetzt, welche die Ameisen absteigen mussten, wenn sie zurück in Richtung ihres Nests laufen wollten. Damit enthielt ihr Rücklauf eine (negative) vertikale Komponente. An der erwarteten Nestposition befand sich eine Rampe, und die Weite der Aufstiege auf diese Rampe wurde gemessen. Wenn der erzwungene anfängliche Abstieg der Ameisen dem Heimvektor eine vertikale Komponente hinzugefügt haben sollte, so müssten die Tiere die aufsteigende Rampe nutzen, um die vertikale Ablenkung von ihrem direkten Heimweg zu kompensieren.

In der Kontrolle dieses Experiments wurde eine weitere Gruppe von Ameisen getestet, die in einem ebenen Kanal die Distanz zwischen Futterquelle und Nest ablaufen konnten, bevor auch hier eine aufsteigende Rampe in den Kanal eingesetzt war. Die Tiere der Kontrolle hatten damit keine vertikale Ablenkung zu kompensieren und sollten daher bei der Suche nach dem Nest nur wenig die Testrampe hinauflaufen, vergleichbar den Aufstiegen der flach dressierten Tiere im Aufstiegsweiten-Experiment (Kapitel 4.3.2, Seite 43).

Die Ergebnisse des Experiments sind recht klar. Die Tiere stiegen in der Kontrolle und im kritischen Test gleich weit auf die Rampe auf, die an der erwarteten Nestposition stand (Abbildung 29; Mann-Whitney-U-Test: $p > 0,1$).

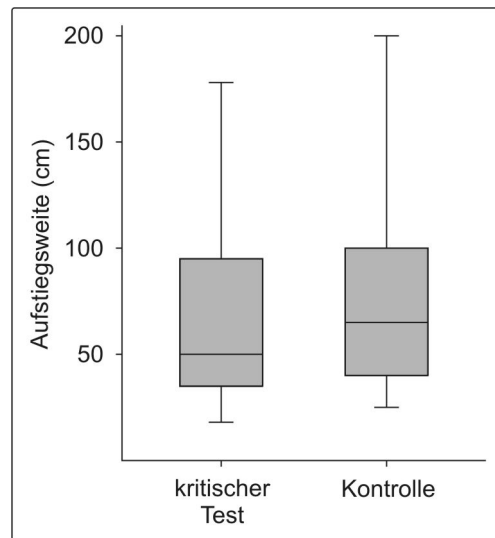


Abbildung 29: Versuch zum Nachweis einer vertikalen Komponente des Heimvektors. Dargestellt ist die Verteilung der Weiten des ersten Aufstiegs auf die Testrampe im kritischen Test ($N = 37$) und in der Kontrolle ($N = 39$) mit Median, Interquartilbereich, 10. und 90. Perzentil.

6.4. Diskussion

Die in diesem Kapitel vorgestellten Versuche, mit denen die Eigenschaften des globalen Vektors untersucht wurden, ergeben im Hinblick auf eine Reihe der gestellten Fragen erst in der gemeinsamen Betrachtung ein aussagekräftiges Bild. Daher ist dieser Diskussionsteil nicht entsprechend der einzelnen Versuche, sondern thematisch geordnet.

Informationen über Auf- und Abstiege werden nicht verworfen

Frühere Experimente hatten gezeigt, dass *Cataglyphis* beim Lauf auf Steigungen und Gefällen in der Lage ist, die entsprechende Grunddistanz zu berechnen und in ihren Wegintegrator eingehen zu lassen (Wohlgemuth et al., 2001; 2002). Eine Hypothese, mit der diese Ergebnisse erklärt werden können, geht davon aus, dass die Repräsentation der Umwelt durch die Ameisen ausschließlich zweidimensional angelegt ist. Wegabschnitte, die in einem Winkel zur Horizontalen verlaufen, würden nach dieser Annahme in Echtzeit auf ihre Grunddistanz umgerechnet und ausschließlich diese Information in den Pfadintegrator eingespeist. Die Tiere hätten damit keinen Zugriff mehr auf Informationen über die räumliche Struktur des Weges. Diese Hypothese würde zu der Vorhersage führen, dass sich das Verhalten flach- und ram-

pendressierter Ameisen nicht unterscheiden sollte, wenn sie im Test mit Auf- oder Abstiegsmöglichkeiten konfrontiert würden. Diese Annahme wird durch die in diesem Kapitel vorgestellten Ergebnisse klar entkräftet. Der Anteil von Ameisen, der im Heim- oder Auslauftest auf eine Rampe ab- bzw. aufstiegen, unterschied sich deutlich zwischen flach- und rampentrainierten Individuen (Abbildung 24 A und Abbildung 27 A).

Neben den Häufigkeiten, mit denen die Versuchstiere auf die Rampen liefen, sind die auf den Schrägen zurückgelegten Strecken ein weiterer Beleg für eine unterschiedliche Repräsentation und Speicherung von Routen mit und ohne vertikalen Komponenten. Denn nicht nur die Zahl der auf die Rampen laufenden Ameisen war nach der Flachdressur geringer, sondern auch die vor der ersten Kehrtwende auf den Rampen zurückgelegten Distanzen fielen deutlich kürzer aus als nach der Rampendressur (Abbildung 24 B und Abbildung 27 B). Dieses unterschiedliche Verhalten erlaubt den Rückschluss, dass die Ameisen entweder Informationen darüber gespeichert hatten, dass sich die Futterquelle an einer Position oberhalb der Nesthöhe befand, oder darüber, dass der Weg dorthin einen Aufstieg enthielt. Damit kann die Hypothese einer rein zweidimensionalen Repräsentation der Läufe bei *Cataglyphis* ausgeschlossen werden. Allerdings bleibt zu beachten, dass Steigungen und Gefälle entweder nur sehr allgemein gespeichert werden, oder aber zu sehr generellen Verhaltensmaximen führen: Wie der in Kapitel 5 (Seite 56) beschriebene Versuch zeigte, resultieren erfolgreiche (d. h. belohnte) Aufstiege in einer generellen Akzeptanz von Rampen. Es ist also wahrscheinlich, dass in dem an dieser Stelle besprochenen Versuch die Rampen nicht aufgestiegen wurden, weil die Ameisen sie als notwendiges Wegstück zum Erreichen ihres Ziels verstanden, sondern weil sie in der Dressur eine generelle Akzeptanz für sie erlernt hatten.

Der Anteil flach dressierter Ameisen, die überhaupt Rampen betraten, mag auf den ersten Blick hoch erscheinen: 30 % liefen im Heimlauf-Versuch auf eine der Rampen, bei den Tieren im Auslauf-Versuch waren es immerhin ~20 %. Und das, obwohl der Testlauf für flach trainierte Tiere der erste Kontakt mit einer Rampe überhaupt war. Die darauf folgenden Läufe auf den Rampen waren jedoch nur relativ kurz, bevor die Tiere das erste Mal umdrehten, sich also gegen diesen Ab- oder

Aufstieg entschieden. Damit kann vermutet werden, dass es sich bei diesen kurzen Läufen auf die Rampen um einen Ausdruck des generellen Suchverhaltens handelt.

Die Analyse der Aufstiegsweiten bei Läufen zur Futterquelle ergab signifikante Unterschiede zwischen allen drei Dressurformen. Der Grund hierfür sind Tiere in der Λ -Dressur, die nicht vollständig aufstiegen (Abbildung 27 B). Die Ursache für diese frühen Kehrtwenden, die im reziproken Versuch kaum auftraten (Abbildung 24 B), ist unklar. Möglicherweise handelt es sich hierbei um ein Artefakt des Versuchsaufbaus. In diesem frühen Experiment der vorliegenden Arbeit lagen die Kekskrümel an der Futterquelle auf einem offenen Teller. In allen später durchgeführten Versuchen befanden sie sich in kleinen Kunststoffröhrchen. Damit ist nicht auszuschließen, dass in diesem Experiment eine stärkere Duftwolke von der Futterquelle ausging und auch in dem direkt neben dem Dressurkanal liegenden Testkanal wahrgenommen werden konnte. Die von einer Futterquelle ausgehenden Düfte und ihre Gradienten spielen bei der Zielorientierung von *Cataglyphis* eine bedeutende Rolle (Wolf und Wehner, 2000). Zwar wurden die Versuchsaufbauten stets so angeordnet, dass sich der Testkanal im Bezug zur vorherrschenden Windrichtung in Luv des Dressurkanals befand. Bei den Luftverwirbelungen, die durch die Kanäle erzeugt werden, ist trotzdem nicht auszuschließen, dass das Futter auch im Testkanal olfaktorisch wahrnehmbar war. Die in Bodennähe besonders starke, nach oben hin abnehmende Duftkonzentration könnte von einigen Tieren im Testkanal bemerkt worden sein. Diese Duftwolke wäre dann auch im Test zur Flachdressur vorhanden gewesen, nicht aber bei der Rampendressur, denn bei dieser befand sich die Futterquelle im erhöhten Trainingskanal und damit 1,4 m über dem horizontalen Testkanal. Der Vergleich mit den Ergebnissen des reziproken Versuchs legt jedoch nahe, dass eine Duftwolke, wenn sie tatsächlich eine Rolle spielte, abgesehen von den kürzeren Aufstiegen nach der Λ -Dressur keinen weiteren Einfluss auf die Ergebnisse hatte.

Auf- und Abstiege werden nicht mit dem korrespondierenden Status des Wegintegrators gespeichert

Eine Möglichkeit, um präzise zwischen dem Nest und einer ergiebigen Futterquelle zu navigieren, könnte für *Cataglyphis* darin bestehen, den zweidimensional operierenden Heimvektor in die dritte Dimension zu erweitern, indem Auf- und Abstiege mit den entsprechenden Werten des Wegintegrators abgespeichert würden. Dieser Mechanismus wäre insbesondere dort sinnvoll, wo es einen Unterschied macht, an

welchem Ort ein Auf- oder Abstieg erfolgt. Ein Beispiel (das allerdings in dieser Form nicht auf die Ökologie von *C. fortis* zutrifft) wäre eine Futterquelle auf einem Baum, die nur dann erreicht werden kann, wenn ein Tier am korrekten Stamm aufsteigt. Eine Ameise müsste also die Distanz abspeichern, in der sie eine vertikale Richtungsänderung vorgenommen hatte, und diese bei folgenden Läufen abermals ausführen. Aus dieser Hypothese folgt die Vorhersage, dass nach einer Dressur über eine Rampe oder ein „ Λ “ im Test mit mehreren zur Auswahl stehenden Auf- bzw. Abstiegen jener bevorzugt würde, der in seiner Distanz von Nest und Futterquelle der Dressurbedingung entspricht. In Abbildung 25 und Abbildung 28 sind diese Rampen mit einem Pfeil markiert. Die Folge wäre eine entsprechende, heterogene Verteilung der Abstiegsentscheidungen auf den angebotenen Rampen. Die Ergebnisse der Heimlauf- und Auslaufversuche stützen eine solche Annahme jedoch nicht. Weder nach der Rampen- noch nach der Λ -Dressur trat eine Häufung von Ab- bzw. Aufstiegsentscheidungen an der Dressurdistanz auf (Abbildung 25 B, C und Abbildung 28 B, C). Die einzige statistisch belegbare Präferenz trat im Heimlaufversuch nach Rampendressur an Rampe Nr. 6 auf, die von den Tieren als erste erreicht wurde. In dieser Analyse wurden nur vollständige Ab- bzw. Aufstiege an einer Rampe als Entscheidung gewertet, denn ein abgekürzter Lauf auf einer Rampe ist streng genommen als eine Entscheidung gegen diese Rampe zu sehen, selbst wenn das Individuum sich anfänglich für sie entschieden hatte.

Der Befund, dass die dressuräquivalenten Rampen nicht bevorzugt wurden, hatte auch nach einer neuerlichen Analyse der Daten noch Bestand. Bei dieser Auswertung wurde ein schwächeres Kriterium für die Wahl einer Rampe angewandt, bei dem bereits Ab- und Aufstiege von mehr als 20 cm Weite als (wenn auch nicht endgültige) Entscheidung zugunsten einer Rampe galten (Tabelle 3 und Tabelle 4). Eine Erklärung der gefundenen Häufungen von Abstiegen – jeweils auf die Rampe Nr. 6 im Heimlauf-Experiment nach der Rampendressur sowie im Auslauf-Versuch nach der Λ -Dressur – ist mit den hier untersuchten Hypothesen zur Orientierung von *Cataglyphis* nicht möglich.

Die Ergebnisse der Rampenwahl bei Aus- und Rücklaufversuchen unterstützen damit nicht die Hypothese einer dreidimensionalen Orientierung, bei der Befehle zur Richtungsänderung in der Vertikalen an spezifische Werte des Heimvektors geknüpft

werden. Damit findet die Beobachtung, dass in flachen Kanälen lokale Vektoren an den globalen Vektor gekoppelt sind (Knaden et al., 2006) in der dreidimensionalen Orientierung von *Cataglyphis fortis* keine Entsprechung.

Ausbleiben von Auf- und Abstiegen

Bei den Versuchen mit Rückläufen der Ameisen von einer Futterquelle zum Nest wurden die Tiere in einem Teilversuch für ihren Heimweg in einen Kanal versetzt, der – im Gegensatz zum vorherigen Training und dem direkt zuvor absolvierten Auslauf – gar keine Rampen enthielt. Hiermit sollte die Reaktion der Ameisen auf ein plötzliches Ausbleiben bereits erlernter Auf- und Abstiege untersucht werden. Das Fehlen bekannter visueller Landmarken führt bei Wüstenameisen zu einer generellen Verkürzung des Heimlaufs vor dem Beginn des Nestsuchverhaltens (Wehner et al., 1983). Erfolgt die Speicherung von geeigneten Wegabschnitten nach einem ähnlichen Prinzip, so sollte ein Kanal ohne Rampen ebenfalls einen Einfluss auf den Rücklauf der Ameisen haben. Tatsächlich zeigten die Versuchstiere nach der Rampen- und Λ -Dressur einen verkürzten Heimlauf (Abbildung 26, „Rampe bei 5,2 m“ und „ Λ “). Allerdings erlauben diese Ergebnisse noch keine endgültige Aussage darüber, ob sich das beobachtete Suchverhalten tatsächlich auf das Nest, oder aber auf die plötzlich fehlende Auf- bzw. Abstiegsmöglichkeit bezog. Dass *Cataglyphis* nicht nur nach den Endpunkten, sondern auch nach auf dem Weg liegenden Orten einer Richtungsänderung sucht, konnte in horizontalen Trainingsituationen bereits gezeigt werden (Knaden et al., 2006). Um also das Ziel des Suchverhaltens – Nest oder Rampe – zu bestimmen, wurde eine weitere Rampendressur eingeführt, bei welcher sich der Anstieg deutlich näher an der Futterquelle befand. Sollte das beobachtbare Suchverhalten der fehlenden Rampe gelten, müsste sich das Zentrum der Suche im Vergleich zur ersten Rampendressur damit verschieben. Dies war nicht der Fall, wie die gleiche Verteilung der ersten Umkehrpunkte der beiden Rampendressuren zeigt (Abbildung 26, „Rampe bei 5,2 m“ und „Rampe bei 9 m“).

Die Ergebnisse der flachen Rückläufe sind ein weiterer Hinweis darauf, dass sich die Ameisen in diesem Fall nicht durch einen dreidimensionalen operierenden Wegintegrator nach Hause leiten ließen. Ein derartiger Heimvektor hätte nach der Λ -Dressur – zumindest bei einem Teil der Versuchstiere – dazu führen müssen, dass die Tiere ihrem horizontal zum Nest weisenden Vektor gefolgt wären und ihre Suche an

dessen korrekter Grunddistanz konzentriert hätten. Widerspruch in der Ebene eine durch Landmarken definierte Route der Richtungsvorgabe des Heimvektors, konnte eine Aufspaltung in landmarken- und vektorbasierte Läufe beobachtet werden (Sassi und Wehner, 1997; Wehner, 2003). Die Ergebnisse des flachen Rücklaufs widersprechen klar der Annahme eines dreidimensional arbeitenden Heimvektors, denn lediglich 2 von 38 getesteten Tieren machten ihre erste Kehrtwende an der erwarteten Nestposition.

Allerdings lässt sich mit diesem Versuch noch nicht die Frage beantworten, wieso sich die Verteilung der Kehrtwenden zwischen den Versuchsgruppen der beiden Rampendressuren einerseits und der Stichprobe der Λ -Dressur andererseits unterscheidet. Eine mögliche Erklärung hierfür könnte sein, dass im Fall der Λ -Dressur ein Aufstieg und ein Abstieg fehlten und diese größere Inkongruenz von erlerntem und erfahrenem Weg eine stärkere Verkürzung des Heimlaufs zur Folge hatte. Alternativ könnte das „ Λ “, das auf jedem Rückweg zum Nest einen deutlicheren visuellen Eindruck als eine Rampe hervorrief, in der Dressur zusätzlich als optische Landmarke fungiert und dadurch den Rücklauf stärker verkürzt haben.

Die Beobachtung verkürzter Heimläufe in einem flachen Kanal bei vorausgehender Rampen- oder Λ -Dressur steht in gewissem Widerspruch zu den Ergebnissen von Wohlgemuth et al. (2002), bei denen dieses Phänomen nicht auftrat. In deren Versuchen wurden Wüstenameisen entweder über eine Reihe künstlicher Hügel dressiert und darauf der Rücklauf in einem flachen Kanal getestet, oder die Dressur war flach und der Test führte über eine Hügelserie. Eine mögliche Erklärung ist, dass in den Versuchen von Wohlgemuth et al. die Diskrepanz der Parcours in Training und Test so groß war, dass die Versuchstiere ausschließlich den globalen Heimvektor nutzten, um ihr Nest zu lokalisieren. Hierbei ist zu bemerken, dass einige Tiere in diesen Versuchen fast augenblicklich nach Beginn des Testlaufs – und zwar sowohl im flachen wie auch im hügeligen Testkanal – Suchverhalten zeigten, ohne zuerst den Heimvektor abgelaufen zu haben (Wohlgemuth et al., 2002, Abbildung 1 C).

Im von mir durchgeführten Experiment trafen die Tiere lediglich auf *einen* Anstieg (im Rampentraining) oder auf *einen* An- und Abstieg (in der Λ -Dressur), nicht auf eine ganze Serie. Daraus folgt, dass der Unterschied zwischen Dressur- und Testsituation in diesem Experiment deutlich geringer war als bei Wohlgemuth et al. Unter die-

sen Bedingungen könnten die Ameisen einen landmarkengestützten Heimlauf unternommen haben, bei dem die Rampen als Orientierungspunkte dienen sollten. Deren Ausbleiben im flachen Testkanal könnte dann zu der bereits bekannten Verkürzung des Heimlaufs (Wehner et al., 1983) geführt haben.

Der globale Vektor besitzt keine vertikale Komponente

Durch die Fähigkeit zur Wegintegration in der Ebene sind Wüstenameisen in der Lage, nach dem Fund von Nahrung auf direktem Wege zu ihrem Nest zurückzukehren, und zwar unabhängig von dem – in vielen Fällen verschlungenen – Weg, den sie zuvor suchend zurückgelegt hatten (Müller und Wehner, 1988; Wehner, 2003; Wehner und Wehner, 1990). Wäre der hierzu genutzte Heimvektor dreidimensional, so sollten sich die Tiere des Λ -Trainings ähnlich verhalten wie flachdressierte Tiere. Denn im Λ -förmigen Parcours heben sich Auf- und Abstieg bezüglich ihres Beitrags zum Vektor gegenseitig auf, der folglich mit dem Vektor der Flachdressur identisch ist. Damit sollten Ameisen nach dem Λ -Training ebenso zögerlich auf ihrem Heimweg ab-, und auf dem Weg zur Futterquelle aufsteigen, wie es bei flachdressierten Tieren der Fall war. Bei beiden Versuchsgruppen würde der Lauf auf einer Rampe die Ameisen von ihrem gespeicherten Vektor, der zum Nest bzw. zur Futterquelle weist, ablenken. Im Gegensatz zu dieser Vorhersage unterschied sich das Verhalten der Λ -dressierten Tiere im Test grundlegend von dem der flachdressierten und entsprach vielmehr den Ergebnissen, die aus den Tests nach der Rampendressur bekannt waren (Abbildung 24 und Abbildung 27).

Das stärkste Argument gegen die Dreidimensionalität des Heimvektors stellen jedoch die Ergebnisse des Versuchs dar, in welchem direkt die Existenz einer vertikalen Vektorkomponente untersucht wurde. Die Ergebnisse zeigten keinerlei Hinweis darauf, dass ein erzwungener Abstieg dem Vektor eine vertikale Komponente hinzugefügt hätte (Abbildung 29). Dies wäre allerdings bei einem in allen drei Raumdimensionen funktionalen Vektor zu erwarten gewesen. Aus den Ergebnissen der hier vorgestellten Versuche lässt sich damit nur der Schluss ableiten, dass der globale Vektor, der Wüstenameisen zum Ausgangspunkt eines Laufes zurückleitet, auf die zwei Dimensionen der Horizontalen beschränkt ist. Die vertikalen Komponenten eines dreidimensionalen Auslaufs werden nicht in derselben Weise vom Wegintegrator verarbeitet, wie dies in der Horizontalen der Fall ist (Merkle et al., 2006; Müller und

Wehner, 1988), obwohl eine Korrektur von gelaufener Distanz zur entsprechenden Grunddistanz auf Schrägen vorgenommen wird (Wohlgemuth et al., 2001; Wohlgemuth et al., 2002). Damit scheinen Informationen über Auf- und Abstiege nicht im globalen Vektor, sondern in einem parallel arbeitenden Orientierungsmechanismus verarbeitet und als separate Informationen über den zurückgelegten Weg gespeichert zu werden.

7. Allgemeine Diskussion

Die Experimente der vorliegenden Arbeit erlauben in ihrer gemeinsamen Betrachtung eine Reihe von Rückschlüssen darauf, in welcher Weise die vertikale Dimension Eingang in die Orientierungsmechanismen von *Cataglyphis fortis* findet. Diese Folgerungen ergeben allerdings kein völlig uniformes und in sich geschlossenes Bild. Grund hierfür ist die Tatsache, dass sich Wüstenameisen bei ihrer Orientierung nicht auf einen Mechanismus allein stützen, sondern den Tieren mehrere Systeme zur Verfügung stehen, zwischen denen sie je nach Verfügbarkeit, Kongruenz und innerem Status auswählen (Wehner et al., 1996). Beispielsweise wird der globale Heimvektor permanent aktualisiert (Andel und Wehner, 2004; Sassi und Wehner, 1997), kann jedoch in visuell abwechslungsreichen Gebieten zugunsten der Orientierung an Landmarken in den Hintergrund treten (Collett et al., 1998; Sassi und Wehner, 1997; Wehner, 1968). Das Erinnerungsvermögen für Landmarken ist dabei von deren Entfernung zum Nest abhängig (Bisch-Knaden und Wehner, 2003). Bei bekannten Hindernissen können egozentrische Informationen anstatt des Himmelskompasses zur Bestimmung der Laufrichtung verwendet werden, was zu einer Entkopplung von Landmarken- und Vektororientierung führt (Bisch-Knaden und Wehner, 2001). Nicht zuletzt nutzt *Cataglyphis* den Wind, sowohl als Richtungsanzeiger als auch zur Zielorientierung auf eine Futterquelle (Wolf und Wehner, 2000; 2005).

Vor dem Hintergrund dieser Zahl von Mechanismen zur Wegfindung, zwischen denen die Ameisen wählen können, ist es für den Experimentator schwer zu bestimmen, welchen Orientierungsmodus sein Versuchstier zu einem bestimmten Zeitpunkt einsetzt und folglich in diesem Moment einer Untersuchung überhaupt zugänglich macht. Daher kann hier nur der Versuch unternommen werden, die gefundenen Ergebnisse zur dreidimensionalen Orientierung in einer Weise in das bekannte Theoriegefüge einzubinden, die zu den wenigsten Widersprüchen führt. Letzte Gewissheit über das Zusammenspiel aller Navigationsmechanismen und die dabei stattfindende Verarbeitung von Informationen über die dritte Raumdimension kann es dabei jedoch nicht geben.

Der globale Vektor und die dritte Dimension

Bei jeder Exkursion, die sie vom Nest fortführt, bildet eine Wüstenameise einen globalen Vektor, der kontinuierlich aktualisiert wird und damit bezüglich der Länge und des Azimuts stets zurück zum Ausgangspunkt weist (Wehner und Wehner, 1990). Die Entfernungsmessung ist selbst dann korrekt, wenn der Weg zur Futterquelle die Ameisen in einem zweidimensionalen Parcours über eine Reihe von Hügeln führte (Wohlgemuth et al., 2001; Wohlgemuth et al., 2002). In Kapitel 3 wurde dieser Befund in einem unabhängigen Experiment bestätigt und darüber hinaus gezeigt, dass auch bei einem echten dreidimensionalen Auslauf der globale Vektor akkurat funktioniert.

Diese Versuche lassen allerdings noch die Frage unbeantwortet, weshalb der globale Vektor im dreidimensionalen Lauf funktional bleibt. Eine mögliche Erklärung besteht darin, dass auf Schrägen gelaufene Distanzen zur entsprechenden (horizontalen) Grunddistanz umgerechnet werden und nur mit dem Betrag der letzteren in den Wegintegrator eingehen. Damit bliebe der Globalvektor zweidimensional und entspräche einer Projektion des Laufs auf die Horizontalebene. Alternativ dazu könnte die Wegintegration tatsächlich in allen drei Raumdimensionen erfolgen und in einen echten 3D-Vektor resultieren (Srinivasan, 2001). Diese Annahme kann jedoch nach den Ergebnissen der vorliegenden Arbeit nicht mehr aufrechterhalten werden. Der in Kapitel 6.3.3 (Seite 87) beschriebene Versuch zum Nachweis eines solchen 3D-Vektors erbrachte kein positives Ergebnis: Eine in der Vertikalen aufgezwungene Ablenkung vom direkten Heimweg wurde – im Gegensatz zu ihrem horizontalen Pendant (Schmidt et al., 1992; Wehner, 2003) – von den Ameisen nicht kompensiert. Die Ergebnisse von Versuchstieren, die in Kapitel 6 (Seite 68) über einen Auf- und Abstieg („ Λ “) dressiert wurden, hatten stets große Ähnlichkeit mit den Ergebnissen von Rampendressuren, nie jedoch mit denen der Flachdressur. Da aber Λ - und Flachdressur in einem identischen Gesamtvektor zwischen Nest und Futterquelle resultierten, können diese Ergebnisse als weiterer Beleg dafür dienen, dass der globale Vektor nicht dreidimensional ist.

Trotz dieser Befunde funktioniert der Heimvektor nicht ausschließlich zweidimensional. *Cataglyphis* speichert Informationen über Aufstiege, tut dies allerdings in sehr allgemeiner Weise. Aufstiege werden nicht – im Sinne eines prozeduralen Ge-

dächtnisses (Knaden et al., 2006) – an spezifische Werte des Wegintegrators geknüpft, sondern nach einer Lernphase, in der Auf- und Abstiege Teil erfolgreicher Exkursionen zu einer Futterquelle waren, generell und langfristig akzeptiert (Kapitel 5, Seite 56). Allerdings kann das Auftreten von schrägen Wegabschnitten die Zielfindung des globalen Vektors stören, beispielsweise wenn längere Zeit keine Anstiege erfahren wurden (Abbildung 17 B), oder wenn die Dressuren in Bezug auf Azimut und Grunddistanz identisch waren (Abbildung 18).

Die dritte Dimension im Kontext des Routengedächtnisses

Ähnelten sich die Routen der Dressur- und Testbedingung insofern, als dass sich der Aufstieg bei beiden an derselben Position befand, veränderten sich die Läufe der Ameisen auf der Rampe, wenn der Steigungswinkel nicht demjenigen aus der Dressur entsprach. Dieses Verhalten steht etwas im Widerspruch zu den Ergebnissen der Versuche zum globalen Vektor (siehe vorheriger Abschnitt). Hatten die Tiere in letzteren eine große Akzeptanz auch gegenüber Rampen gezeigt, die an anderer Stelle innerhalb des Testkanals auftraten, oder sogar mit dem unmittelbar vorhergehenden Lauf völlig inkongruent waren, so zeigten sie in Versuchen mit großer Ähnlichkeit von Dressur und Test ein abweichendes Verhalten. Die Änderung des Steigungswinkels veranlasste die Ameisen, nicht mehr nach der ihnen bekannten Futterquelle zu suchen, sondern führte zu einer verstärkten Suche im unteren Bereich der Rampe, möglicherweise nach einer alternativen Aufstiegsmöglichkeit (Kapitel 4.3.3, Seite 45).

Die Ameisen passten die Weite ihrer Suchläufe im Test außerdem an die Position der Futterquelle auf der Rampe während des Trainings an (Kapitel 4.3.2, Seite 43). Zwar schossen die Tiere im Testlauf stets über die erlernte Aufstiegsweite hinaus; der Effekt der Dressurhöhe auf die Aufstiegsweite war jedoch trotzdem klar ersichtlich. Ob auch die Speicherung von Auf- und Abstiegen in Kapitel 6 (Seite 68) eine solche Höheninformation enthielt, ließ sich im Rahmen der durchgeführten Experimente nicht klären. Da die Testrampen in den Versuchen zum globalen Vektor nicht länger als die Dressurrampen waren, und die Ameisen offensichtlich dazu neigen, zu weit zu laufen, war eine Messung der maximalen Ab- bzw. Aufstiegsweite in diesen Experimenten aus technischen Gründen nicht möglich.

Im Versuch, bei dem der Weg hin zur Futterquelle stets über einen Auf- und Abstieg führte, der Rückweg zum Nest jedoch eben war (Kapitel 4.3.4, Seite 48) zeigte sich, dass die Akzeptanz von Rampen, im Kontext des Hinwegs antrainiert, auch für den Rückweg wirksam ist, selbst wenn dieser zuvor niemals einen Aufstieg enthielt. Eine kontextspezifische Speicherung, wie sie für landmarkenbasierte Routen gefunden wurde (Wehner et al., 2006), scheint es damit nicht zu geben. Ebenso wenig ist die Akzeptanz eines Abstiegs daran gebunden, dass er in derselben Reihenfolge wie in der Dressur auftritt (Kapitel 4.3.1, Seite 42).

Während die vertikale Dimension lediglich durch die Korrektur von geneigten Teilstrecken zu ihren Grunddistanzen und eine allgemein erlernte Akzeptanz von Auf- und Abstiegen Eingang in den globalen Wegintegrator findet, scheint sie im Zusammenhang einer prozeduralen, kontextabhängigen Repräsentation (Wehner, 2003) eine größere Rolle zu spielen. Wie genau geneigte Teilstrecken in das aus landmarkenbasierten lokalen Vektoren geknüpfte Routengedächtnis (Collett et al., 1998; 2006) eingebunden werden, bleibt jedoch unklar. Eine einleuchtende, allerdings schwer falsifizierbare Erklärung ist, dass Informationen wie Steigungswinkel und Aufstiegsweite an die visuelle Landmarke geknüpft wurden, welche die Rampe darstellte. Zwar wurden die Dressur- und Testkanäle so einheitlich wie möglich gestaltet, um die Orientierung an Landmarken weitgehend auszuschließen. Die Rampen stellten jedoch einen visuellen Eindruck dar, der offensichtlich unvermeidbar war. Durch den nicht zu umgehenden visuellen Eindruck der Rampen lässt sich ebenfalls nicht endgültig klären, ob die verkürzten Heimläufe bei fehlenden Auf- und Abstiegsmöglichkeiten (Kapitel 6.3.1, Seite 77) auf den veränderten visuellen Eindruck zurückgehen. Allerdings war in der Rampendressur die Steigung auf dem Rückweg optisch wenig auffällig, da sich die Rampe erst nach erfolgtem Abstieg (und damit im Rücken der Ameisen) stark gegen den Himmel absetzte. In der Λ -Dressur dagegen war der künstliche „Hügel“ auch auf dem Rückweg auffällig, und nach dieser Dressur zeigten die Versuchstiere die stärkste Verkürzung ihrer Heimläufe.

Dreidimensionale Orientierung bei Waldameisen

Der Orientierung von Ameisen entlang dreidimensionaler Routen wurde bislang nur eingeschränkte wissenschaftliche Aufmerksamkeit zuteil – und das, obwohl die meisten Arten in räumlich stärker strukturierten Habitaten leben als die Wüsten-

ameise *Cataglyphis fortis*. Des Weiteren können die Ergebnisse der wenigen Studien zu diesem Thema nur eingeschränkt mit den Befunden der vorliegenden Arbeit in Beziehung gesetzt werden. Zum einen unterscheiden sich Methoden und konkrete Fragestellungen, darüber hinaus spielt bei den meisten Ameisen, im Gegensatz zu *Cataglyphis*, der Einsatz von Spurpheromonen eine bedeutende Rolle. An *Formica lugubris* und *F. nigricans* wurden im Labor (Fourcassie und Beugnon, 1988) bzw. im Freiland (Beugnon und Fourcassie, 1988) Versuche durchgeführt, bei denen Arbeiterinnen eine senkrechte Säule erklimmen und an deren Ende zwischen vier horizontalen Armen entscheiden mussten, um zu einer Futterquelle zu gelangen.

Die Experimente ergaben, dass die Waldameisen flexibel zwischen mehreren Sinnesmodalitäten wählen, um den Weg zu einer bereits bekannten Futterquelle zu finden. In Laborexperimenten orientierten sich Arbeiterinnen von *Formica lugubris* entlang vertikaler Wegstrecken bevorzugt anhand der (konstant gehaltenen) Richtung des Lichteinfalls, während in der Horizontalebene die Pheromonspur zur Futterquelle als wichtigste Orientierungshilfe genutzt wurde (Fourcassie und Beugnon, 1988). Fiel eine der Modalitäten aus, konnten die Ameisen immer noch den Weg zur Futterquelle mit Hilfe der jeweils anderen finden. Die höchste Effizienz erreichten die Versuchstiere jedoch, wenn ihnen beide Orientierungshilfen zur Verfügung standen. Freilandversuche an *Formica nigricans* zeigten, dass unter natürlichen Bedingungen die Nutzung mehrerer Methoden zur Zielfindung keiner festen Hierarchie folgte (Beugnon und Fourcassie, 1988). Visuelle Landmarken sowie Pheromonspuren spielten beide eine wichtige Rolle bei der Orientierung, während dem Himmelslicht keine Bedeutung zukam. Insgesamt zeigten die Ameisen die größte Effizienz, wenn Landmarken, Pheromonspur und der propriozeptiv erlernte Richtungswechsel an der Grenze vom vertikalen zum horizontalen Wegsegment in Übereinstimmung waren. Der Ausfall einzelner Modalitäten konnte jedoch stets kompensiert werden. Die Bedeutung des Steigungswinkels und die Speicherung von Aufstiegsweiten waren jedoch, ebenso wie eine mögliche Vektororientierung oder der Einsatz eines prozeduralen Routengedächtnisses, kein Bestandteil der Fragestellung.

Raumorientierung und Rekrutierung bei Bienen

Während bei Ameisen, mit Ausnahme des Hochzeitsflugs, Positionsänderungen in der Vertikalen nur indirekt entlang der topographischen Struktur der Oberfläche er-

folgen, können zeitlebens geflügelte Hymenopteren wie die Bienen ihre Routen zu jeder Zeit frei in allen drei Raumdimensionen wählen. Ein Vergleich der 3D-Orientierung zwischen diesen beiden Gruppen von Hautflüglern erscheint damit sinnvoll.

Experimente an Honigbienen (*Apis mellifera*), die durch kontrastreich gemusterte Tunnel flogen, ergaben keine Hinweise auf eine Vektororientierung in allen drei Raumdimensionen (Dacke und Srinivasan, 2007). Vielmehr zeigten die Tiere in ihren Schwänzeltänzen zur Rekrutierung von Artgenossen, dass sie zur Entfernungsbestimmung ausschließlich den optischen Fluss der im Flug vorüberziehenden Kanalwände nutzten, unabhängig von der räumlichen Ausrichtung der Tunnel. Sowohl bei schräg zur Horizontalen aufgestellten, geraden Dressurröhren, wie auch bei L-förmigen Anordnungen signalisierten die Versuchstiere im Test nicht die resultierende Vektordistanz, sondern die Strecke, deren totaler optischer Fluss mit der vorherigen Dressur übereinstimmte. Diese über den optischen Fluss ermittelte Entfernungsangabe ist, im Zusammenspiel mit der im Schwänzeltanz ebenfalls enthaltenen Richtungskomponente, völlig ausreichend, wenn die Dreidimensionalität einer Flugroute durch die Topographie vorgegeben ist, z. B. weil sich eine Futterquelle am oberen Ende eines Abhangs befindet, welcher den Bienen gar keine andere Wahl lässt, als in den Steigflug zu gehen (von Frisch, 1965). Allerdings nutzen Bienen in der Horizontalen zwei unterschiedliche Systeme zur Wegintegration. Müssen Arbeiterinnen zwischen Bienenstock und Futterquelle ein hohes Hindernis umfliegen, geben sie im Tanz zwar als Entfernung die gesamte geflogene Distanz an, signalisieren hinsichtlich der Himmelsrichtung jedoch den Azimut eines direkten Fluges (Dacke und Srinivasan, 2007; von Frisch, 1965). Die Versuche von Dacke und Srinivasan zeigen, dass in Entsprechung auch bei dreidimensionalen Routen die gesamte Entfernung, gemessen anhand des optischen Flusses, signalisiert wird. Dies allein schließt die Kommunikation eines 3D-Vektors noch nicht aus.

Ob, und wenn ja, wie die Position einer Futterquelle im dreidimensionalen Raum an die Artgenossinnen weitergegeben wird, ist jedoch noch unklar. Dacke und Srinivasan schlossen aus ihren Versuchen, dass die Höhe eines Ortes oder der dorthin zu steuernde Steigungswinkel nicht mittels des Schwänzeltanzes signalisiert wird (Dacke und Srinivasan, 2007). Allerdings wurde das Rekrutierungsverhalten in diesen 3D-

Versuchen an Honigbienen noch nicht akustisch analysiert. Zum kommunikativen Repertoire der Bienen gehören jedoch neben den Tänzen auch mit dem Thorax erzeugte Tonpulse, die von Artgenossinnen als Luft- oder Substratschall wahrgenommen werden (für einen Überblick siehe Hrncir et al., 2006). Bei stachellosen Bienen der Art *Melipona panamica* unterschied sich der beim Abladen erzeugte Tonpuls in Abhängigkeit davon, ob sich die Futterquelle ebenerdig oder in Höhe des Blätterdachs (40 m) befand (Nieh und Roubik, 1998). Studien an den Arten *Melipona mandacaia* und *M. bicolor* ergaben artspezifische Unterschiede in der Fähigkeit, Sammlerinnen zu einer erhöht liegenden Futterquelle zu leiten (Nieh et al., 2003). Welchen Anteil das Rekrutierungsverhalten im Stock an der Kommunikation der Position von Futter hat, oder inwieweit Duftmarken entlang des Weges (Nieh et al., 2003) bzw. am Ziel selbst (Schmidt et al., 2003) eine Rolle spielen, ist jedoch nicht abschließend geklärt. Allerdings können Versuche über die Fähigkeit, die Position einer Futterquelle zu kommunizieren, noch keine definitive Aussage über die Komplexität der internen Repräsentation des Raumes treffen. Die artspezifischen Unterschiede, die innerhalb der Gattung *Melipona* beobachtet wurden, könnten entweder darin begründet sein, dass *M. mandacaia*, die semiaride Habitate mit niedriger Vegetation bewohnt, nur über eine mehr oder weniger zweidimensionale Repräsentation ihrer Umwelt verfügt. Alternativ könnte diese Art lediglich nicht in der Lage sein, eine tatsächlich vorhandene, vollständig dreidimensionale Repräsentation des Raumes auch an Artgenossinnen zu kommunizieren.

Allerdings zeigten Versuche von Esch und Burns mit einer Futterquelle, die an einem Ballon in bis zu 90 m Höhe angebracht war, dass erfahrene Bienen unabhängig von der Topographie des Geländes die frei schwebende Futterquelle auf relativ direktem Weg ansteuerten (Esch und Burns, 1996). Die mittlere Zahl an Schwänzelpulsbewegungen, mit denen die Sammlerinnen neue Bienen zu dieser Futterquelle rekrutierten, entsprach dabei nicht der tatsächlichen, sondern einer stark verkürzten Distanz. Dieser Befund kann durch eine Entfernungsmessung anhand des wahrgenommenen optischen Flusses schlüssig erklärt werden. Dass die vertikale Position der Futterquelle von den erfahrenen Sammlerinnen intern repräsentiert wurde, lässt sich auf Grund der direkten Zielansteuerung vermuten. Ob dies auch bedeutet, dass Bienen einem echten dreidimensionalen Vektor folgen, ist allerdings, vor allem in Anbetracht der Ergebnisse von Dacke und Srinivasan, noch unklar.

3D-Orientierung und ihr ökologischer Kontext

Auf das Wesentliche reduziert, lassen sich die Erkenntnisse der vorliegenden Arbeit folgendermaßen zusammenfassen: Obwohl *Cataglyphis fortis* anscheinend nicht zu einer vollständig dreidimensionalen Repräsentation ihrer Umwelt in der Lage ist, kann sie sich trotzdem in hügeligem Terrain korrekt orientieren.

Die Korrektur von geneigten Wegstrecken zu ihrer jeweiligen Grunddistanz erlaubt es den Ameisen im Zusammenspiel mit ihrem Himmelskompass, einen Ort auf der Oberfläche eindeutig zu definieren. Dadurch ist es ihnen möglich, diesen Punkt auch auf Wegen zu erreichen, die aufgrund von Unterschieden in ihren Steigungen und Gefällen andere Laufdistanzen aufweisen. Dass geneigte Wegstrecken nur dann akzeptiert werden, wenn sie zuvor bereits Bestandteil erfolgreicher Exkursionen waren, könnte dabei als Sicherungsmechanismus dienen, der die Tiere daran hindert, willkürlich in Gruben hinab oder auf Hügel aufzusteigen, solange dort keine lohnende Nahrungsquelle zu erwarten ist.

Bei dreidimensionalen Routen könnte außerdem das visuelle Panorama mit lokalen Vektoren verknüpft werden. Dabei wäre denkbar, dass Landmarken – analog zur Orientierung in der Ebene (Bisch-Knaden und Wehner, 2001; Collett et al., 1998; Collett et al., 2001; Wehner, 2003) – mit Informationen über geneigte Wegstrecken wie den Steigungswinkel oder die auf einer Schräge zurückzulegende Distanz verknüpft werden. Die Versuche zum globalen Vektor erbrachten jedoch keine Hinweise darauf, dass Richtungsänderungen in der Vertikalen an den entsprechenden Status des globalen Heimvektors geknüpft werden, wie dies in der Ebene der Fall ist (Knaden et al., 2006). Hiervon einmal abgesehen, sind die Fähigkeiten von *Cataglyphis fortis*, sich auch im dreidimensional strukturierten Raum zu orientieren, bemerkenswert. Dies gilt umso mehr, wenn man das natürliche Habitat dieser Art berücksichtigt. *Cataglyphis fortis* ist eine Bewohnerin der Salzmarschen (Sebkhas) und Salzseen (Chotts) Tunesiens und Algeriens (Wehner, 1983) – Lebensräumen also, die sich gerade dadurch auszeichnen, weitgehend frei von natürlichen Erhebungen oder Senken zu sein. Die Fähigkeit, sich auch in Bezug auf die dritte Raumdimension präzise orientieren zu können, scheint damit heute nicht mehr unter einem hohen Selektionsdruck zu stehen. Allerdings sind die heutigen Sebkhas und Chotts des Maghreb erst vor wenigen Jahrtausenden im Zuge der jüngsten Austrocknungsphase dieser Region

entstanden (Wehner, 1983). Folglich liegt auch die Besiedlung dieser Habitate durch *Cataglyphis fortis*, evolutiv gesehen, erst relativ kurze Zeit zurück.

Bei den südamerikanischen Bienen der Gattung *Melipona* besaß nur die im stark räumlich strukturierten Regenwald lebende *M. bicolor* die Fähigkeit, Artgenossinnen auch in Bezug auf die vertikale Position einer Futterquelle zielgenau zu rekrutieren, während die steppenbewohnende *M. mandacaia* hierzu nicht in der Lage war (Nieh et al., 2003). Analog könnte eine Betrachtung der räumlichen Orientierungsfähigkeiten auch bei anderen *Cataglyphis*-Arten lohnend sein, zum Beispiel bei *Cataglyphis viaticus*, die den gebirgigen Norden Tunesiens und damit ein viel stärker dreidimensional strukturiertes Habitat bewohnt (Wehner et al., 1994).

Unabhängig davon, ob sich bei *Cataglyphis viaticus* eines Tages eine vollständige dreidimensionale Raumrepräsentation oder eine Verknüpfung lokaler 3D-Vektoren mit dem Globalvektor nachweisen lassen wird: Die Fähigkeit von *Cataglyphis fortis*, sich mit einer Kombination unterschiedlicher Navigationsmechanismen auch in für ihre Art unnatürlichen dreidimensionalen Experimenten zu behaupten, bleibt in jedem Fall bemerkenswert.

Literaturverzeichnis

- Andel, David und Wehner, Rüdiger (2004): Path integration in desert ants, *Cataglyphis*: how to make a homing ant run away from home, Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences 271 [1547], Seite 1485-1489.
- Batschelet, Edward (1981): Circular statistics in biology, Academic Press, London, New York, Toronto, Sydney, San Francisco.
- Beugnon, Guy und Fourcassie, Vincent (1988): How do red wood ants orient during diurnal and nocturnal foraging in a three dimensional system? II. Field experiments, *Insectes Sociaux* 35 [1], Seite 106-124.
- Bisch-Knaden, Sonja und Wehner, Rüdiger (2001): Egocentric information helps desert ants to navigate around familiar obstacles, *Journal of Experimental Biology* 204 [24], Seite 4177-4184.
- Bisch-Knaden, Sonja und Wehner, Rüdiger (2003): Landmark memories are more robust when acquired at the nest site than en route: Experiments in desert ants, *Naturwissenschaften* 90 [3], Seite 127-130.
- Burkhalter, Andreas (1972): Distance measuring as influenced by terrestrial cues in *Cataglyphis bicolor* (Formicidae, Hymenoptera), Wehner, Rüdiger, *Information Processing in the Visual Systems of Arthropods* Seite 303-308, Springer, Berlin, Heidelberg, New York.
- Cheng, Ken; Narendra, Ajay und Wehner, Rüdiger (2006): Behavioral ecology of odometric memories in desert ants: acquisition, retention, and integration, *Behavioral Ecology* 17 [2], Seite 227-235.
- Collett, Matthew; Collett, Thomas S.; Bisch, Sonja und Wehner, Rüdiger (1998): Local and global vectors in desert ant navigation, *Nature* 394 [6690], Seite 269-272.
- Collett, Matthew; Collett, Thomas S. und Wehner, Rüdiger (1999): Calibration of vector navigation in desert ants, *Current Biology* 9 [18], Seite 1031-1034.
- Collett, Thomas S.; Collett, Matthew und Wehner, Rüdiger (2001): The guidance of desert ants by extended landmarks, *Journal of Experimental Biology* 204 [9], Seite 1635-1639.
- Collett, Thomas S.; Dillmann, Elisabeth; Giger, Andrew D. und Wehner, Rüdiger (1992): Visual Landmarks and Route Following in Desert Ants, *Journal of Comparative Physiology. A, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 170 [4], Seite 435-442.
- Collett, Thomas S.; Graham, Paul und Durier, Virginie (2003): Route learning by insects, *Current Opinion in Neurobiology* 13 [6], Seite 718-725.
- Collett, Thomas S.; Graham, Paul; Harris, Robert A. und Hempel-de-Ibarra, Natalie (2006): Navigational Memories in Ants and Bees: Memory Retrieval when Selecting and Following Routes, *Advances in the Study of Behavior* 36, Seite 123-172.
- Dacke, Marie und Srinivasan, Mandyam V. (2007): Honeybee navigation: distance estimation in the third dimension, *Journal of Experimental Biology* 210 [5], Seite 845-853.
- Esch, Harald E. und Burns, John E. (1996): Distance estimation by foraging honeybees, *Journal of Experimental Biology* 199 [1], Seite 155-162.

-
- Etienne, Ariane S.; Maurer, Roland und Séguinot, Valérie (1996): Path integration in mammals and its interaction with visual landmarks, *Journal of Experimental Biology* 199 [1], Seite 201-209.
- Fent, Karl (1985): Himmelsorientierung bei der Wüstenameise *Cataglyphis bicolor*: Bedeutung von Komplexaugen und Ocellen, Dissertation, Universität Zürich.
- Fent, Karl (1986): Polarized skylight orientation in the desert ant *Cataglyphis*, *Journal of Comparative Physiology. A, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 158 [2], Seite 145-150.
- Fourcassie, Vincent und Beugnon, Guy (1988): How do red wood ants orient when foraging in a three-dimensional system? I. Laboratory experiments, *Insectes Sociaux* 35 [1], Seite 92-105.
- Graham, Paul; Fauria, Karine und Collett, Thomas S. (2003): The influence of beacon-aiming on the routes of wood ants, *Journal of Experimental Biology* 206 [3], Seite 535-541.
- Hartmann, Georg und Wehner, Rüdiger (1995): The ant's path integration system: a neural architecture, *Biological Cybernetics* 73 [6], Seite 483-497.
- Heß, Doreen (2007): Einfluss visueller Information auf die 3D Orientierung bei der Wüstenameise: *Cataglyphis fortis*, Diplomarbeit, Institut für Biologie, Humboldt-Universität zu Berlin.
- Hrncir, Michael; Barth, Friedrich G. und Tautz, Jürgen (2006): Vibratory and Airborne-Sound Signals in Bee Communication (Hymenoptera), *Drosopoulous, Sakis und Claridge, Michael F., Insect sounds and communication: physiology, behaviour, ecology and evolution* Seite 421-436, CRC Press, Boca Raton.
- Knaden, Markus; Lange, Christina und Wehner, Rüdiger (2006): The importance of procedural knowledge in desert-ant navigation, *Current Biology* 16 [21], Seite R916-R917.
- Kühn-Bühlmann, Simone und Wehner, Rüdiger (2006): Age-dependent and task-related volume changes in the mushroom bodies of visually guided desert ants, *Cataglyphis bicolor*, *Journal of Neurobiology* 66 [6], Seite 511-521.
- Labhart, Thomas und Meyer, Eric P. (2002): Neural mechanisms in insect navigation: polarization compass and odometer, *Current Opinion in Neurobiology* 12 [6], Seite 707-714.
- Landsberger, Meik (2004): Vektornavigation bei der Wüstenameise *Cataglyphis nodus*: Mechanismen der Wegintegration unter Einfluss der dritten Dimension, Diplomarbeit, Zoologisches Institut und Museum Alexander König, Rheinische Friedrich-Wilhelms-Universität, Bonn.
- Markl, Hubert (1962): Borstenfelder an den Gelenken als Schweresinnesorgane bei Ameisen und anderen Hymenopteren, *Zeitschrift für vergleichende Physiologie* 45 [5], Seite 475-569.
- Merkle, Tobias; Knaden, Markus und Wehner, Rüdiger (2006): Uncertainty about nest position influences systematic search strategies in desert ants, *Journal of Experimental Biology* 209 [18], Seite 3545-3549.
- Merkle, Tobias; Rost, Martin und Alt, Wolfgang (2006): Egocentric path integration models and their application to desert arthropods, *Journal of Theoretical Biology* 240, Seite 385-399.

-
- Müller, Martin (1989): Mechanismus der Wegintegration bei *Cataglyphis fortis* (Hymenoptera, Insecta), Dissertation, Universität Zürich.
- Müller, Martin und Wehner, Rüdiger (1988): Path integration in desert ants, *Cataglyphis fortis*, Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 85(14), Seite 5287-5290.
- Müller, Martin und Wehner, Rüdiger (1994): The hidden spiral: Systematic search and path integration in desert ants, *Cataglyphis fortis*, Journal of Comparative Physiology. A, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology 175 [5], Seite 525-530.
- Nieh, James C.; Contrera, Felipe A. L.; Ramirez, Santiago und Imperatriz-Fonseca, Vera L. (2003): Variation in the ability to communicate three-dimensional resource location by stingless bees from different habitats, Animal Behaviour 66 [6], Seite 1129-1139.
- Nieh, James C. und Roubik, David W. (1998): Potential mechanisms for the communication of height and distance by a stingless bee, *Melipona panamica*, Behavioral Ecology & Sociobiology 43 [6], Seite 387-399.
- Ronacher, Bernhard; Gallizzi, Katharina; Wohlgemuth, Sandra und Wehner, Rüdiger (2000): Lateral optic flow does not influence distance estimation in the desert ant *Cataglyphis fortis*, Journal of Experimental Biology 203 [7], Seite 1113-1121.
- Ronacher, Bernhard und Wehner, Rüdiger (1995): Desert ants *Cataglyphis fortis* use self-induced optic flow to measure distances travelled, Journal of Comparative Physiology. A, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology 177 [1], Seite 21-27.
- Ronacher, Bernhard; Westwig, Eileen und Wehner, Rüdiger (2006): Integrating two-dimensional paths: do desert ants process distance information in the absence of celestial compass cues?, Journal of Experimental Biology 209, Seite 3301-3308.
- Rossel, Samuel und Wehner, Rüdiger (1984): How bees analyse the polarization patterns in the sky - experiments and model, Journal of Comparative Physiology. A, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology 154 [5], Seite 607-615.
- Rossel, Samuel und Wehner, Rüdiger (1986): Polarization Vision in Bees, Nature 323 [6084], Seite 128-131.
- Sassi, Simona und Wehner, Rüdiger (1997): Dead reckoning in desert ants, *Cataglyphis fortis*: can homeward-bound vectors be reactivated by familiar landmark configurations?, Proceedings of the 25th Göttingen Neurobiology Conference 1997, Seite 484.
- Schmid-Hempel, Paul und Schmid-Hempel, Regula (1984): Life duration and turnover of foragers in the ant *Cataglyphis bicolor* (Hymenoptera, Formicidae), Insectes Sociaux 31, Seite 345-360.
- Schmidt, I.; Collett, Thomas S.; Dillier, Franz-Xaver und Wehner, Rüdiger (1992): How desert ants cope with enforced detours on their way home, Journal of Comparative Physiology. A, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology 171 [3], Seite 285-288.

-
- Schmidt, Veronika M.; Zucchi, Ronaldo und Barth, Friedrich G. (2003): A stingless bee marks the feeding site in addition to the scent path (*Scaptotrigona* aff. *depilis*), *Apidologie* 34, Seite 237-248.
- Séguinot, Valerie; Cattet, Jennifer und Benhamou, Simon (1998): Path integration in dogs, *Animal Behaviour* 55 [4], Seite 787-797.
- Sommer, Stefan und Wehner, Rüdiger (2004): The ant's estimation of distance travelled: experiments with desert ants, *Cataglyphis fortis*, *Journal of Comparative Physiology. A, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 190 [1], Seite 1-6.
- Sommer, Stefan und Wehner, Rüdiger (2005): Vector navigation in desert ants, *Cataglyphis fortis*: celestial compass cues are essential for the proper use of distance information, *Naturwissenschaften* 92, Seite 468-471.
- Srinivasan, Mandyam V. (2001): Homing in on ant navigation, *Nature* 411, Seite 752-753.
- Srinivasan, Mandyam V. (2001): Visual Navigation: The Eyes Know Where Their Owner is Going, Zanker, Johannes M. und Zeil, Jochen, *Motion Vision - Computational, Neural, and Ecological Constraints* Seite 181-186, Springer, Berlin, Heidelberg, New York.
- von Frisch, Karl (1965): *Tanzsprache und Orientierung der Bienen*, Springer, Berlin.
- Wehner, Rüdiger (1968): Optische Orientierungsmechanismen im Heimkehrverhalten von *Cataglyphis bicolor* (Formicidae, Hymenoptera), *Revue suisse de Zoologie* 75, Seite 1076-1085.
- Wehner, Rüdiger (1982): Himmelsnavigation bei Insekten. Neurophysiologie und Verhalten, *Neujahrsblatt der Naturforschenden Gesellschaft in Zürich* 184.
- Wehner, Rüdiger (1983): Taxonomie, Funktionsmorphologie und Zoogeographie der saharischen Wüstenameise *Cataglyphis fortis* (Forel 1902) stat. nov. (Insecta: Hymenoptera: Formicidae). *Senckenbergiana Biologica* 64, Seite 89-132.
- Wehner, Rüdiger (1987): Spatial organization of foraging behavior in individually searching desert ants, *Cataglyphis* (Sahara desert) and *Ocymyrmex* (Namib desert). Pasteels, Jacques M. und Deneubourg, Jean-Louis, *From individual to collective behavior in social insects* Seite 15-42, Birkhäuser, Basel.
- Wehner, Rüdiger (1994): Himmelsbild und Kompaßauge - Neurobiologie eines Navigationssystems, *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft* 87 [2], Seite 9-37.
- Wehner, Rüdiger (1997): The ant's celestial compass system: Spectral and polarization channels, Lehrer, M., *Orientation and Communication in Arthropods* Seite 145-185, Birkhäuser, Basel.
- Wehner, Rüdiger (2003): Desert ant navigation: how miniature brains solve complex tasks, *Journal of Comparative Physiology. A, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 189 [8], Seite 579-588.
- Wehner, Rüdiger; Boyer, Martin; Loertscher, Florian; Sommer, Stefan und Menzi, Ursula (2006): Ant Navigation: One-Way Routes Rather Than Maps, *Current Biology* 16 [1], Seite 75-79.
- Wehner, Rüdiger; Gallizzi, Katharina; Frei, C. und Vesely, M. (2002): Calibration processes in desert ant navigation: Vector courses and systematic search, *Journal of Comparative Physiology. A, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 188 [9], Seite 683-693.

-
- Wehner, Rüdiger; Harkness, Robert D. und Schmid-Hempel, Paul (1983): Foraging strategies in individually searching ants, *Cataglyphis bicolor* (Hymenoptera: Formicidae), Lindauer, Martin, Akademie der Wissenschaften und der Literatur, Mainz, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse, Fischer, Stuttgart.
- Wehner, Rüdiger; Michel, Barbara und Antonsen, Per (1996): Visual navigation in insects: Coupling of egocentric and geocentric information, *Journal of Experimental Biology* 199 [1], Seite 129-140.
- Wehner, Rüdiger und Srinivasan, Mandyam V. (1981): Searching behaviour of desert ants, genus *Cataglyphis* (Formicidae, Hymenoptera), *Journal of Comparative Physiology. A, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 142 [3], Seite 315-338.
- Wehner, Rüdiger und Wehner, Sibylle (1986): Path Integration in Desert Ants - Approaching a Long-Standing Puzzle in Insect Navigation, *Monitore Zoologico Italiano-Italian Journal of Zoology* 20 [3], Seite 309-331.
- Wehner, Rüdiger und Wehner, Sibylle (1990): Insect navigation: use of maps or Ariadne's thread?, *Ethology Ecology & Evolution* 2 [1], Seite 27-48.
- Wehner, Rüdiger; Wehner, Sibylle und Agosti, Donat (1994): Patterns of biogeographic distribution within the *bicolor* species group of the North African desert ant, *Cataglyphis* Foerster 1850, *Senckenbergiana Biologica* 74 [1/2], Seite 163-191.
- Wittlinger, Matthias; Wehner, Rüdiger und Wolf, Harald (2006): The Ant Odometer: Stepping on Stilts and Stumps, *Science* 312 [5782], Seite 1965-1967.
- Wittlinger, Matthias; Wehner, Rüdiger und Wolf, Harald (2007): The desert ant odometer: a stride integrator that accounts for stride length and walking speed, *Journal of Experimental Biology* 210 [2], Seite 198-207.
- Wittlinger, Matthias; Wolf, Harald und Wehner, Rüdiger (2007): Hair plate mechanoreceptors associated with body segments are not necessary for three-dimensional path integration in desert ants, *Cataglyphis fortis*, *Journal of Experimental Biology* 210 [3], Seite 375-382.
- Wohlgemuth, Sandra; Ronacher, Bernhard und Wehner, Rüdiger (2001): Ant odometry in the third dimension, *Nature* 411 [6839], Seite 795-798.
- Wohlgemuth, Sandra; Ronacher, Bernhard und Wehner, Rüdiger (2002): Distance estimation in the third dimension in desert ants, *Journal of Comparative Physiology. A, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 188 [4], Seite 273-281.
- Wolf, Harald und Wehner, Rüdiger (2000): Pinpointing food sources: Olfactory and anemotactic orientation in desert ants, *Cataglyphis fortis*, *Journal of Experimental Biology* 203 [5], Seite 857-868.
- Wolf, Harald und Wehner, Rüdiger (2005): Desert ants compensate for navigation uncertainty, *Journal of Experimental Biology* 208, Seite 4223-4230.
- Ziegler, P. E. und Wehner, Rüdiger (1997): Time-courses of memory decay in vector-based and landmark-based systems of navigation in desert ants, *Cataglyphis fortis*, *Journal of Comparative Physiology A: Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 181 [1], Seite 13-20.

Danksagung

Ich bedanke mich herzlich bei Prof. Dr. Bernhard Ronacher für die ausgezeichnete Betreuung dieser Arbeit, insbesondere dafür, dass er mich dieses interessante Thema bearbeiten ließ, für die fruchtbaren Diskussionen zur Vielzahl meiner Experimente, und nicht zuletzt für die freundliche Atmosphäre in unserer Zusammenarbeit.

Außerdem danke ich Prof. Dr. Rüdiger Wehner für die Möglichkeit, meine Experimente in Maharès durchführen und die dortige Infrastruktur nutzen zu können. Ihm und Prof. Dr. Harald Wolf möchte ich weiterhin für die konstruktive Kritik meiner Ergebnisse und Versuchsplanungen danken, sowie dafür, dass sie ihr Wissen über die Wüstenameisen mit mir teilten.

Diese Arbeit gäbe es nicht ohne das große Engagement meiner Helfer Jan Clemens, Anne Einhäupl, Anne Hanschke, Doreen Heß und Julja Koch. Ihnen allen gebührt mein großer Dank für die vielen Arbeitsstunden auf dem Feld und die schöne gemeinsame Zeit in Tunesien.

Tobias Merkle war meine Anlaufstelle für alle akuten methodischen, biologischen und statistischen Fragen, die während der Feldsaison auftraten. Dafür, dass er mich an seinem umfangreichen Wissen teilhaben ließ, vor allem aber für seine Freundschaft möchte ich ihm herzlich danken.

Ich danke weiterhin allen Beteiligten der Forschungsaufenthalte 2004-2006, die sich um die organisatorische Seite kümmerten und für die angenehmen Arbeits- und Lebensbedingungen in Maharès sorgten. Helmuth Heise von der Universität Zürich und dem Team für Feinmechanik der Universität Ulm danke ich für den Bau meiner vielen Kanäle, Weichen und Verbindungsstücke.

Allen Mitgliedern der Arbeitsgruppe Verhaltensphysiologie danke ich für die gemeinsame Zeit, die freundschaftliche Atmosphäre und die unterhaltsamen Kaffeepausen.

Sven Knapinski hat mich auf dieses Dissertationsthema aufmerksam gemacht, nach Berlin gelockt und vom ersten Tag an bei allem unterstützt. Vielen Dank!

Was wäre ich ohne *Soirée des Hommes* (Frieder, Nico, Lotzi, Phip und X)? Ich mag es mir nicht einmal vorstellen. Danke für alles!

Anne: Danke, dass Du für mich da bist.

Mein besonderer Dank gilt meiner Familie für ihren Rückhalt, auf den ich mich immer verlassen kann.
