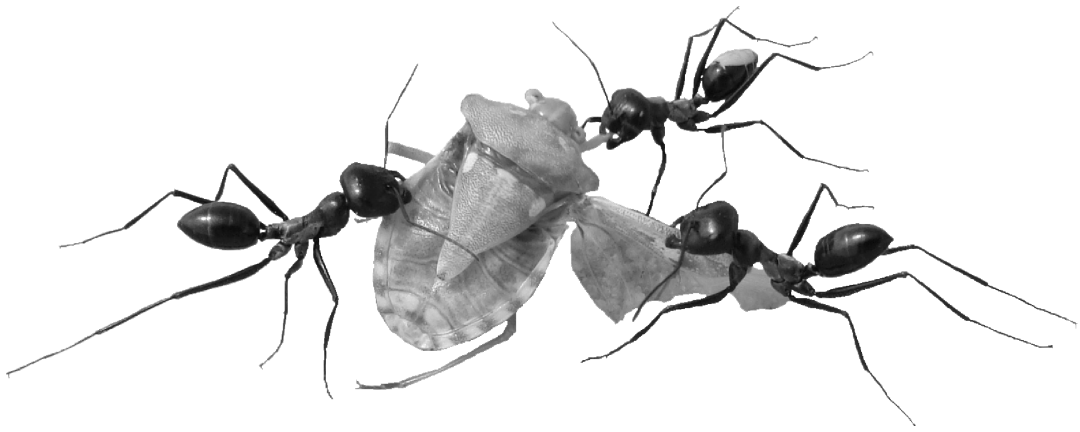
Universität Ulm | 89069 Ulm | Deutschland

Fakultät für Naturwissenschaften
Institut für Neurobiologie

Zielfindungsstrategien bei Wüstenameisen (*Cataglyphis fortis*)

Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades Dr. rer. nat. der Fakultät für Naturwissenschaften der Universität Ulm



Vorgelegt von:
Siegfried Bolek aus Biberach an der Riß

Ulm, 2012

Amtierender Dekan:
Prof. Dr. Axel Groß

Gutachter:
Erstgutachter: Prof. Dr. Harald Wolf
Zweitgutachter: Prof. Dr. Manfred Ayasse

Betreuer:
Prof. Dr. Harald Wolf

Tag der mündlichen Prüfung: 13.07.2012

Ignoranti quem portum petat nullus suus ventus est

Wenn man nicht weiß, welchen Hafen man ansteuert, ist kein Wind günstig

Seneca der Jüngere, Moralische Briefe an Lucilius, VIII, LXXI, 3; Übersetzung von Wikiquotes

Inhaltsverzeichnis

1 Zusammenfassung **9**

2 Einleitung **13**
2.1 Die Gattung *Cataglyphis* . . . 14
2.2 Wegintegration bei *C. fortis* . . . 16
2.3 Ergänzende Suchstrategien der Wüstenameisen . . . 18
2.4 Analyse des Suchverhaltens . . . 19
2.5 Methoden der Ameisenforschung . . . 23
2.5.1 Feldexperimente . . . 23
2.5.2 Kanalexperimente . . . 26
2.6 Unterschiede in der Definition des Wendepunkts . . . 26
2.7 Themen und Stand der Forschung . . . 30
2.7.1 Futtersuchstrategien der Wüstenameisen . . . 30
2.7.2 Ventraler optischer Fluss und Entfernungseinschätzung . . . 33

3 Veröffentlichte Manuskripte **35**
3.1 Establishing food site vectors in desert ants . . . 35
3.2 What counts for ants: How return behaviour and food search of *Cataglyphis* ants are modified by variations in food quantity and experience . . . 40

4 Unveröffentlichte Manuskripte **55**
4.1 Re-visiting of plentiful food sources and food search strategies in desert ants . . . 55
4.2 Follow the (grey) channel: Use of leading structures by North African desert ants . . . 67

5 Weitere Arbeiten **82**
5.1 Ablaufen des Restvektors in Abhängigkeit von der Länge des Restvektors 82
5.1.1 Einleitung . . . 82
5.1.2 Material und Methoden . . . 83
5.1.3 Ergebnisse . . . 84
5.1.4 Diskussion . . . 84
5.2 Vergleich des Nestsuchverhaltens und des Futtersuchverhaltens auf freiem Feld . . . 86
5.2.1 Einleitung . . . 86
5.2.2 Methoden . . . 86
5.2.3 Ergebnisse . . . 88

5.2.4 Diskussion . . . 93
5.2.4.1 Vergleich der Abstände der Suche vom Suchzentrum im Verlauf der Nest- und Futtersuchläufe . . . 93
5.2.4.2 Vergleichbarkeit der Ergebnisse der Nestsuchläufe mit publizierten Werten . . . 93
5.2.4.3 Vergleich der Suchbreiten der Futtersuchläufe . . . 94
5.2.4.4 Vergleich der Nest- und Futtersuche in Bezug auf den Abstand des Suchzentrums von der Nest- bzw. Futterstellenposition . . . 94
5.2.4.5 Vergleich der Nest- und Futtersuche in Bezug auf die Breite der Suchausdehnung . . . 96
5.3 Der Einfluss des ventralen optischen Flusses auf die Entfernungseinschätzung 97
5.3.1 Einleitung . . . 97
5.3.2 Fragestellung . . . 98
5.3.3 Material und Methoden . . . 99
5.3.4 Ergebnisse . . . 103
5.3.4.1 Verhaltensexperimente . . . 103
5.3.4.2 Elektroretinogramme . . . 110
5.3.5 Diskussion . . . 110
5.3.5.1 Verhaltensexperimente . . . 110
5.3.5.2 Elektroretinogramme . . . 118

6 Literaturverzeichnis 119

7 Abschließende Bemerkungen und Danksagung 127

8 Erklärung zur sauberen wissenschaftlichen Arbeit 129

9 Publikationsliste 130
9.1 Publizierte Artikel . . . 130
9.2 Vorträge auf wissenschaftlichen Veranstaltungen . . . 130
9.3 Posterpräsentationen auf wissenschaftlichen Veranstaltungen . . . 131

10 Lebenslauf 132

1 Zusammenfassung

Diese Dissertation behandelt das faszinierende Navigationsverhalten der tunesischen Wüstenameise *Cataglyphis fortis* ([Forel], 1902) (Wehner (1983)). In diesem weiten Forschungsgebiet habe ich mich im Laufe der Promotion mit zwei Themengebieten näher beschäftigt. Das erste Thema war die Futtersuche der Tiere, insbesondere wie die Tiere den Wert einer Futterquelle abschätzen und welche Strategien die Tiere nutzen, um eine Futterquelle wieder aufzusuchen. Das zweite Thema war ein Teilaspekt des Mechanismus der Vektornavigation. Hier untersuchte ich die Fähigkeit der Tiere mittels des ventralen optischen Flusses Entfernungen abzuschätzen.

Bei den Experimenten zur Futtersuche wurde untersucht, wie die Tiere einen Vektor vom Nest zur Futterstelle bilden, welche Kriterien die Tiere nutzen um zu entscheiden ob sie zu einer Futterstelle zurückkehren sollen und inwiefern die Suchen nach dem Nest und nach einer Futterstelle vergleichbar sind.

Die Längenkomponente eines Futterstellenvektors bilden Arbeiterinnen von *C. fortis* indem sie die Weglängen ihres letzten Laufs vom Nest zur Futterstelle und von der Futterstelle zurück zum Nest linear mitteln. Diese Strategie der Tiere wurde mittels eines Experiments nachgewiesen, bei dem die Tiere auf eine Futterstelle in 20 m Entfernung zum Nest trainiert wurden, für den Rücklauf jedoch bis auf 10 m Entfernung zum Nest zurückgetragen wurden. Bei ihrem nächsten Auslauf suchten die so behandelten Tiere in einer Entfernung nach der Futterstelle, die zwischen den Suchentfernung zweier Kontrollgruppen lag, die jeweils auf eine Futterstelle in 10 m und 20 m trainiert wurden. Dies zeigt, dass die Tiere bei der Erstellung ihres Futterstellenvektors sowohl die Längeninformation ihres letzten Futtersuchlaufs, als auch ihres letzten Heimlaufs nutzen. Dabei ist davon auszugehen, dass die Tiere nicht die tatsächlich zurückgelegte Laufstrecke, sondern nur die Luftliniendistanzen berücksichtigen. Dies wurde zwar in den durchgeführten Experimenten nicht getestet, jedoch zeigte sich diese Eigenschaft der Tiere bereits in mehreren anderen Experimenten (z.B. Wohlgemuth u. a. (2002); Merkle u. Wehner (2010)). Details zu diesen Versuchen können in der Veröffentlichung in „The Journal of Experimental Biology“ im Abschnitt 3.1, Seite 35 (Bolek u. a. (2012a))

nachgelesen werden.

Der Entscheidung, einen Futterstellenvektor für den nächsten Auslauf zu nutzen, muss eine Bewertung der Futterstelle vorausgehen. Diese Bewertung muss ergründen, ob es sich für die Ameise lohnt zu einer Futterstelle zurückzukehren. Als Grundlage dieser Bewertung nutzen die Tiere die Futtermenge in einer Futterstelle und die Erfahrung die sie mit dieser Futterstelle gesammelt haben. Dies wurde in einem Experiment untersucht, in dem die Futtermenge in einer Futterstelle und die Anzahl der Anläufe der Tiere im Training variiert wurden. Um den Einfluss der Futtermenge zu untersuchen wurde es Arbeiterinnen von *C. fortis* erlaubt, einmal eine Futterstelle anzulaufen, die unterschiedlich viele Futterkrümel beinhaltete (1, 5, 25 und >800 Futterkrümel). Anschließend wurden sie getestet. Um den Einfluss der Vertrautheit mit einer Futterstelle zu untersuchen, wurden Tiere getestet die mindestens fünf mal auf eine Futterstelle mit einem, fünf oder vielen Futterkrümeln angelaufen waren. Es zeigte sich, dass sowohl eine hohe Futtermenge (>800 Futterkrümel) als auch die Vertrautheit mit der Futterstelle die Tiere dazu brachten, beim nächsten Auslauf intensiv nach der Futterstelle zu suchen. Nachdem es sich gezeigt hatte, dass die Tiere 25 Futterkrümel noch nicht als „viele“ ansehen, stellte sich die Frage, wie die Tiere Futtermengen abschätzen. Eine Hypothese war, dass die Tiere die Dichte bewerten in der das Futter vorliegt. Um dies zu Testen wurde eine kleine Futterstelle konstruiert, die ebenfalls 25 Futterkrümel beinhalten konnte, jedoch in einer 16 Fach höheren Packungsdichte als dies in einer Standardfutterstelle der Fall ist. Es zeigte sich, dass die Tiere nach einem einmaligen Besuch dieser Futterstelle beim nächsten Futtersuchlauf zwar intensiver nach der Futterstelle suchten als bei einem einmaligen Besuch einer Standardfutterstelle mit 25 Futterkrümeln, jedoch noch nicht so intensiv wie beim einmaligen Besuch einer Standardfutterstelle mit vielen Futterkrümeln. Dies könnte bedeuten, dass die Tiere Futterstellen nach einer Größe wie Futterdichte über Fläche bewerten. Eine große Futterstelle, die jedoch eine geringe Futterdichte besitzt, wäre demnach weniger wertvoll als eine kleine Futterstelle mit hoher Futterdichte (wenn auch auf einer geringen Fläche). Das Manuskript zu diesen Versuchen befindet sich in Abschnitt 3.2 auf Seite 40 und ist am 23. 05. 2012 zur Veröffentlichung in „The Journal of Experimental Biology“ (Bolek u. a. (2012b)) akzeptiert worden. Im Manuskript „Re-visiting of plentiful food sources and food search strategies in desert ants“ (Abschnitt 4.1 auf Seite 55), das sich bei der Zeitschrift „Frontiers in Neuroscience“ im Reviewprozess befindet, wird auf diesen Effekt bei Suchen auf einem Testfeld eingegangen.

Beim Vergleich der Suche der Ameisen nach dem Nest mit der Suche nach einer

Futterstelle fallen zunächst große Übereinstimmungen auf. Die Suchläufe sind jeweils zweigeteilt. Zuerst erfolgt ein geradliniger Anlauf, bei dem ein Vektor abgelaufen wird, Anschließend erfolgt eine Suche, die auf ein Suchzentrum zentriert ist. Darüber hinaus sind sowohl die Nestsuchen als auch die Futtersuchen gut in Kanalexperimenten nachbildbar. Neben diesen Gemeinsamkeiten finden sich jedoch auch Unterschiede zwischen diesen zwei Suchmodi. Zunächst ist dies die von der Futtermenge und der Vertrautheit der Futterstelle abhängige Variabilität der Futtersuche, die bei der Nestsuche nicht auftritt. Des weiteren zeigen die Tiere bei bekannten Futterstellen höhere Suchgenauigkeiten und geringere Suchausdehnungen, als sie dies bei der Suche nach ihrem Nest zeigen. Details zu diesem Vergleich von Nestsuche und Futtersuche sind im Abschnitt 5.2 auf Seite 86 zu finden. Außerdem unterscheidet sich die Futtersuche der Tiere von der Nestsuche in ihrem Gebrauch linearer Leitstrukturen. Bei Futtersuchen nutzen die Tiere nach mehrmaligen Anläufen in Kanälen die Kanalwände als Leitstrukturen, die sie zum Futter geleiten. Dies äußert sich in einer Verschiebung des Suchzentrums zu größeren Suchdistanzen hin. Wenn die Tiere daran gehindert werden die Kanalwände zu sehen, indem ihnen die ventralen und lateralen Augenhälften mit undurchsichtigem Lack bedeckt werden, so tritt diese Verschiebung des Suchzentrums nicht mehr auf. Eine solche Verschiebung des Suchzentrums trat in den vielen Versuchen zur Nestsuche, die mit den Ameisen in Kanälen durchgeführt wurden, bisher nicht auf. Auf diesen Einfluss linearer Leitstrukturen wird im Manuskript „Follow the (grey) channel: Use of guiding structures by North African desert ants“ im Abschnitt 4.2 auf Seite 67 näher eingegangen. Dieses Manuskript wird derzeit darauf vorbereitet bei der Zeitschrift „The Journal of Experimental Biology“ eingereicht zu werden.

Die Untersuchungen zur Vektornavigation der Tiere konzentrierten sich darauf, welchen Einfluss der ventrale optische Fluss auf die Entfernungseinschätzung der Tiere hat. Hierzu wurden sowohl Verhaltensexperimente in Tunesien, als auch elektrophysiologische Experimente in Ulm durchgeführt.

Die Verhaltensexperimente konzentrierten sich darauf, ein Phänomen zu untersuchen, das während meiner Diplomarbeit zutage trat. In der Diplomarbeit zeigte sich, dass Tiere, die während des Trainings den ventralen optischen Fluss wahrnehmen konnten, während des Tests jedoch nicht, eine deutlich verkürzte Heimlaufdistanz aufwiesen. In weitergehenden Versuchen wurde den Tieren nur Teile des ventralen Augenbereichs oder der ventrale Augenbereich nur eines Auges abgedeckt. Die Rücklaufdistanzen dieser Versuchsgruppen ordneten sich zwischen der Rücklaufdistanz der originalen Versuchgruppe mit vollständig verdecken ventralen Augenbereichen und der von Kontrollgruppen

ein. Dies weist darauf hin, dass die Distanzeinschätzung mittels des ventralen optischen Flusses kumulativ über den gesamten ventralen Augenbereich der Ameisen erfolgt. Ein Ansatz um dieses Verhalten zu erklären stützt sich auf die Arbeiten von Ronacher und Wehner (Ronacher u. Wehner (1995)), die zeigen konnten, dass Erhöhungen des ventralen optischen Flusses zu einer Verkürzung der Rücklaufdistanz führen. Davon ausgehend wurde eine Hypothese entwickelt, nach der das Nervensystem der Ameisen den fehlenden Output elementarer Bewegungsdetektoren des visuellen Systems zusammen mit der Information des motorischen Systems, dass aktive Fortbewegung stattfindet, dahingehend fehlinterpretiert, dass sehr schnelle Fortbewegung stattfindet. Dieser Ansatz kann jedoch nicht klären, warum bei einem umgekehrten Versuchsaufbau, bei dem die Tiere mit bedeckten ventralen Augenbereichen trainiert werden und ohne Abdeckungen getestet, keine Veränderung (insbesondere keine Erhöhung) der Rücklaufdistanz im Vergleich zu Kontrollgruppen festzustellen ist. Die Details zu diesen Versuchen können in Abschnitt 5.3 auf Seite 97 gefunden werden.

Die elektrophysiologische Untersuchung des zeitlichen Auflösungsvermögens verschiedener Augenbereiche der Ameisen mittels Elektroretinogrammen ergab keine Unterschiede zwischen den verschiedenen Augenregionen. Dies zeigt, dass hinsichtlich des zeitlichen Auflösungsvermögens keine Spezialisierung der Augenbereiche stattgefunden hat. Diese Ergebnisse sind ebenfalls im Abschnitt 5.3 auf Seite 97 zu finden.

2 Einleitung

Mobilität und Orientierung haben für die Menschheit seit jeher eine große Rolle gespielt. Bereits die frühen Jäger- und Sammlerkulturen mussten wissen, wo Nahrung zu erwarten war und welche Nahrungsquellen bereits ausgebeutet wurden. Ebenso wichtig war das Wissen über geeignete Lagerplätze. Mit der fortschreitenden kulturellen Entwicklung schuf der Mensch immer mehr technische Hilfsmittel, von Karten, Sextanten und Uhren bis hin zu satellitengestützter Navigation, um Navigations- und Orientierungsprobleme zu meistern.

Im Tierreich lassen sich ebenfalls viele Beispiele komplexen Orientierungsverhaltens beobachten. Sehr bekannt sind die Wanderungsbewegungen der Großsäuger in Afrika, wie z.B. im Serengeti Nationalpark. Noch beeindruckender sind die Wanderungsbewegungen einiger fliegender Lebewesen, wie der Küstenseeschwalben, die bis zu 80.000 km in einem Jahr zurücklegen können (Egevang u. a. (2010)), oder der Monarchfalter in Nordamerika, die über mehrere Generationen hinweg bis zu 3.600 km (Brower (1996)) zurücklegen. Doch auch Orientierungsleistungen über kleinere Entfernungen begeistern Naturforscher seit langer Zeit. So berichtet Don Félix de Azara, einer der ersten Naturforscher in der Neuen Welt, entusiastisch von einer Wespe, die über eine Entfernung von 163 Schritten eine getötete Spinne zu ihrem Bau schleppt (Azara (1809)). Auf welche Weise sich die Wespe über diese große Entfernung orientieren konnte, war zu Azaras Zeiten jedoch noch unbekannt. Erst über 150 Jahre später wurden die zugrundeliegenden Mechanismen der Orientierung an anderen Insekten, vor allem an Bienen (*Apis mellifera*) und Wüstenameisen (*Cataglyphis bicolor* und *Cataglyphis fortis*) aufgeklärt.

Die Wüstenameisen der Gattung *Cataglyphis*, gehören wie Azaras Wespen zu den Hymenopteren (Hautflüglern). Ihr arabischer Name حرّامي الحلة, was übersetzt „Dieb des Kochtopfs“ heißt (Harkness u. Wehner (1977)), weist bereits darauf hin, dass diese Ameisen ebenfalls dazu in der Lage sind Futterquellen sehr gezielt auszubeuten. Obwohl Ameisen der Gattung *Cataglyphis* wohl bereits von Herodot (ca. 450 v. Chr.) und Plinius (ca. 60 n. Chr.) beschrieben wurden (Harkness u. Wehner (1977)), begann die systematische Erforschung dieser Arten erst Anfang des 20. Jahrhunderts mit dem Schweizer

Arzt und Naturforscher Felix Santschi (Wehner (1990)). Santschi fand heraus, dass die Ameisen die Sonne zur Orientierung nutzen und dass den Tieren bereits ein kleiner Ausschnitt des Himmels zur erfolgreichen Orientierung ausreicht (von Frisch (1949)). Jedoch publizierte Santschi in afrikanischen Fachzeitschriften, die im europäischen Wissenschaftsbetrieb kaum beachtet wurden. Somit blieben er und seine bahnbrechenden Erkenntnisse weitgehend unbeachtet und mit seinem Tod 1940 ruhte die Erforschung der Wüstenameisen für über 20 Jahre. Erst Ende der 1960er Jahre rückte die Gattung *Cataglyphis* wieder in den Fokus der wissenschaftlichen Aufmerksamkeit, oder genauer gesagt in den Fokus zweier entmutigter Doktoranden. Die Geschichte der „Wiederentdeckung“ von *Cataglyphis* beginnt mit Rüdiger Wehner und Randolf Menzel, die von ihrem Doktorvater Martin Lindauer nach Israel gesandt wurden, um dort Experimente mit Bienen durchzuführen. Zum Verdruss der beiden Doktoranden zeigten die Bienen jedoch kein Interesse für ihre Experimente, sondern nur für die nahen Orangenbäume, die in voller Blüte standen. Während einer Mahlzeit bemerkten diese beiden jungen Wissenschaftler Ameisen, die die heruntergefallenen Essenskrümel aufnahmen und damit flink zu den unscheinbaren Eingängen ihrer in einiger Entfernung liegenden Nester liefen. Nach einigem Beobachten schlussfolgerten die beiden Doktoranden, dass die Ameisen keinen Duftspuren folgten, sondern, ähnlich wie Bienen, eine interne Navigation nutzen mussten. Diese Beobachtungen waren der Beginn für die nun seit über 50 Jahren anhaltende Erforschung des Orientierungsverhaltens von Wüstenameisen der Gattung *Cataglyphis*.

2.1 Die Gattung Cataglyphis

Zur Zeit sind 65 verschiedene Arten von *Cataglyphis* bekannt (ITIS (2012)). Die Habitate befinden sich in ariden Gebieten in Asien, Nordafrika und Südeuropa (Wehner (1983)). Es wird vermutet, dass die Ausbreitung der Gattung *Cataglyphis* von Asien ausgehend über eine nördliche, europäische Route (*cursor* Gruppe) und eine südliche, afrikanische Route (*bicolor* und *niger* Gruppen) verlief, die in Nordafrika wieder zusammentrafen. Mit Ausnahme von *C. floricola*, die Petalen als Nahrungsquelle nutzt, ernähren sich alle Arten von toten Arthropoden (Lenoir u. a. (2009)), die von solitären Fouragierern eingetragen werden. Ameisen der Gattung *Cataglyphis* nutzen weder Pheromonspuren noch werden Nestgenossinnen rekrutiert (Dietrich u. Wehner (2003)). Im Laufe der Evolution haben die Wüstenameisen mehrere Anpassungen an ihren heißen und trockenen Lebensraum entwickelt. Physiologische Anpassungen umfassen unter anderem eine ge-

ringere Transpirationsrate bei hohen Temperaturen im Vergleich mit Arten gemäßigter Zonen, Überlebensfähigkeit bei hohen Körpertemperaturen (*C. bicolor* bis zu 55,1 °C ± 1,1 °C, vermutlich durch die Synthese von Hitzeschockproteinen bereits vor einer Hitzeexposition) und lange Beine, mit denen der Abstand zum erhitzten Boden erhöht wird (Lenoir u. a. (2009)). Am Beispiel von *Cataglyphis bombycinus* lassen sich weitere faszinierende Anpassungen der Wüstenameisen aufzeigen. Als eine Spezialistin für die sehr heißen Sanddünengebiete der Sahara besitzt *C. bombycinus* (im Gegensatz zu anderen Arten) silbern schimmernde Haare auf der Körperoberfläche, die die Sonnenstrahlung reflektieren und somit das Aufheizen des Körpers verringern. Dennoch beschränkt sich die Fouragierzeit von *C. bombycinus* auf die Zeit des Tages, in der die Temperaturen in Ameisenhöhe (ca. 4 mm) zwischen ca. 46,5 °C und 53,6 °C liegen. Die untere Grenze stellt dabei die Temperatur dar, bis zu der Wüsteneidechsen der Art *Acanthodactylus dumerili* aktiv sind und die Ameisen jagen können. Die obere Grenze wiederum stellt die kritische Temperatur dar, ab der die Ameisen selbst den Hitzetod erleiden (Wehner u. a. (1992)).

Eine Mindesttemperatur, um Prädatoren zu vermeiden, stellt selbst unter den hoch angepassten Wüsenameisen eine Spezialität von *C. bombycinus* dar. Andere Arten beginnen ihre Aktivität außerhalb des Baus jedoch ebenfalls erst, nachdem die Temperaturen eine gewisse Höhe erreicht haben. Eine obere Temperaturschranke, ab der die Ameisen die Aktivität außerhalb des Baus einstellen und sich in die relative Kühle (ca. 32 °C, persönliche Mitteilung Dr. Matthias Wittlinger) des unterirdischen Baus zurückziehen, ist ebenfalls ein häufig zu beobachtendes Verhalten bei Ameisen der Gattung *Cataglyphis*. Zur Mittagszeit verringert dies den Hitzestress, den die Sammlerinnen erleiden (ein Luxus, der experimentell arbeitenden Biologen in der Regel nicht zur Verfügung steht). Eine weitere Verhaltensweise zur Minimierung von Hitzestress ist das Erklettern von Gegenständen und Bodenstrukturen. Damit gelangen die Tiere in höhere und damit kühlere Luftschichten und können ihre Körper abkühlen (Wehner u. a. (1992)).

Die individuelle Navigation der Ameisen, die eine Hauptmotivation der Erforschung der Tiere darstellt, kann ebenfalls als Verhaltensanpassung der Tiere an den heißen Lebensraum angesehen werden (Ruano u. a. (2000)).

Während sich die Erforschung der Navigationsleistungen der Wüstenameisen anfangs auf *C. bicolor* (z.B. Wehner u. Menzel (1969)) konzentrierte, rückte später *C. fortis* in den Fokus der Forschung. Die Kolonien von *C. fortis* sind mehrjährig, monogyn und monodom, das heißt, jede Kolonie besitzt eine Königin und ein Nest. Kolonien von *C. fortis* sind bislang in Tunesien und Nordalgerien gefunden worden (Wehner (1983)).

Das Habitat von *C. fortis* sind Flächen, die regelmäßigen Überschwemmungen ausgesetzt sind. Solche Gebiete werden in Nordafrika als Schott (Salzseen, die im Sommer austrocknen) oder Sabcha (abflusslose flache Becken) bezeichnet. Durch die regelmäßigen Überschwemmungen sind diese Gebiete weitestgehend eben und strukturlos. Die Eingänge der unterirdischen Ameisennester sind im Normalfall unauffällige kleine Öffnungen im Boden (allerdings kann sich nach mehreren windarmen Tagen Aushub des unterirdischen Nestbaus zu kleinen Hügeln ansammeln). Nachdem ihr Habitat trocken gefallen ist, suchen die Arbeiterinnen der Kolonien solitär in der Umgebung des Nestes nach Beute, meist tote Arthropoden, die der Hitze zum Opfer gefallen sind. Bei diesen Futtersuchläufen können sich die Arbeiterinnen mehrere hundert Meter vom Nest entfernen, finden jedoch dank einer hochentwickelten individuellen Navigation sicher zu ihrem Nest zurück (Wehner u. Wehner (1990)).

2.2 Wegintegration bei C. fortis

Die erstaunlichen Navigationsleistungen der Wüstenameisen basieren hauptsächlich auf der als Wegintegration bezeichneten internen Navigation der Tiere. Diese Wegintegration ist näherungsweise als Vektornavigation vorstellbar. Hierfür bestimmen die Tiere beim Auslauf aus dem Nest ständig ihre Laufrichtung und die von ihnen zurückgelegte Wegstrecke. Diese kurzen Wegstücke werden vektoriell zu einem globalen Vektor aufaddiert. Dadurch sind die Tiere stets über ihre relative Position in Bezug auf Richtung und Entfernung zum Nest informiert. Die Tiere sind darüber hinaus nicht nur in der Lage einen globalen Vektor während eines Auslaufs zu bilden und ihn als Heimvektor zur Rückkehr zum Nest zu nutzen, sondern sie können sich ebenfalls den Vektor zu einem entfernten Ziel merken und dieses bei folgenden Ausläufen ansteuern (Merkle u. Wehner (2009)). Für diese Wegintegration ist es notwendig, dass die Tiere Informationen über Laufrichtung und zurückgelegte Wegstrecken sammeln können. Zur Erfassung von Bewegungsrichtungen stehen den Tieren drei Kompasssysteme zur Verfügung. (i) Ein Polarisationskompass, der aus dem Polarisierungsmuster des von der Atmosphäre gestreuten Lichts (Rayleigh-Streuung) Richtungen ermittelt, (ii) ein Sonnenkompass, der die Position der Sonne als Referenz zur Richtungsbestimmung nutzt und (iii) ein Windkompass, der die häufig konstante Windrichtung als Referenz nutzt. Unter normalen Umständen dominiert bei der Navigation der Polarisationskompass. Erst wenn dieser nicht zur Verfügung steht, werden die anderen Kompasse genutzt. In diesen Fällen vertrauen die Tiere dem Sonnenkompass vor allem bei niedrigem bis mittleren Sonnenstand

(Müller u. Wehner (2007)). Der Windkompass wird dagegen vor allem genutzt, wenn die Sonne hoch am Himmel oder unter dem Horizont steht (zu diesen Zeiten kann der Sonnenkompass keine genauen Richtungsinformationen liefern).

Zurückgelegte Distanzen werden von den Tieren über einen Schrittintegrator (Wittlinger u. a. (2006)) sowie die Messung des ventralen optischen Flusses (Ronacher u. Wehner (1995)) ermittelt. Nach derzeitigem Erkenntnisstand trägt dabei der ventrale optische Fluss nur einen kleinen Teil zur gesamten Distanzmessung bei, in der Größenordnung von 10 %. Die Details der sensorischen Mechanismen der Distanzmessung liegen noch weitgehend im Dunkeln. Bekannt ist, dass der Schrittintegrator die Schrittlänge und Schrittfrequenz berücksichtigt und dass bei der Messung des optischen Flusses die Mustergeschwindigkeit maßgeblich ist.

Die Details der Richtungsmessung sind dagegen bereits besser verstanden. Der vorwiegend genutzte Polarisierungskompass nutzt die durch die Rayleigh-Streuung hervorgerufene teilweise Polarisierung des Sonnenlichts in der Atmosphäre, ein Phänomen, das vor allem bei kurzwelligem Licht vorkommt. Die Ameisen nehmen diese Polarisierung mit spezialisierten Ommatidien im dorsalen Augenbereich wahr. Dieser Augenbereich wird dorsale Randregion genannt. Die Ommatidien in diesem Bereich haben ihr Empfindlichkeitsmaximum im UV-Bereich und besitzen durch ihren Aufbau darüber hinaus eine hohe Sensitivität für jeweils eine bestimmte Polarisationsrichtung. Die verschiedenen Polarisationsrichtungen, für die die Photorezeptoren am empfindlichsten sind, sind über die gesamte dorsale Randregion in einem gleichmäßigen, fächerartigen Muster verteilt. Anhand von Vergleichen mit anderen Tierarten mit Polarisierungssensitivität wird vermutet, dass diese polarisierungsempfindlichen Photorezeptoren auf wenige, eventuell nur drei, integrierende Neurone verschalten, die zusammen alle Polarisierungsrichtungen abdecken. Diese integrierenden Neurone sollen wiederum auf sogenannte Kompassneurone verschalten, die jeweils dann aktiv sind, wenn das Tier in eine bestimmte Himmelsrichtung ausgerichtet ist. Diese hypothetischen Kompassneurone würden letztendlich die Richtungsinformation bereitstellen (review: Wehner (2003)). Derartige Neurone wurden im Zentralkomplex der Wüstenheuschrecke (*Schistocerca gregaria*) bereits nachgewiesen (review: Homberg u. a. (2011)). Zur Funktionsweise des Sonnenkompasses liegen weniger Erkenntnisse vor. Von Bienen (*Apis mellifera*) ist bekannt, dass der Sonnenkompass die Photorezeptoren des gesamten Auges nutzt und dass einstrahlendes langwelliges Licht als Sonnenrichtung interpretiert wird. Dagegen wird kurzwelliges Licht als antisolare Hemisphäre interpretiert (Rossel u. Wehner (1984)). Aufgrund der Verwandtschaft von Bienen und Wüstenameisen (jeweils Hymenopteren) und der häufigen Übereinstimmung

anderer Prinzipien der Orientierung kann angenommen werden, dass der Sonnenkompass der Wüstenameisen ähnlich aufgebaut ist. Über die Mechanismen des Windkompasses ist wiederum nur bekannt, das die Antennen in der Wahrnehmung der Windrichtung eine wichtige Rolle spielen (Wolf u. Wehner (2000)). Welche Teile der vielgliedrigen Antennen für diese Windwahrnehmung im Detail verantwortlich sind und wie die weitere Verarbeitung im Nervensystem erfolgt ist jedoch weiterhin unbekannt (Scheller (2011)).

2.3 Ergänzende Suchstrategien der Wüstenameisen

Die Wegintegration der Ameisen ist als interne Navigation zwangsläufig mit Ungenauigkeiten behaftet, die sich im Laufe eines Auslaufs zu immer größeren Navigationsfehlern aufaddieren. Diese Fehler entstehen vor allem dann, wenn eine Ameise während ihres Laufs viele Richtungsänderungen vollführt (Merkle u. Wehner (2010)). Zum Ausgleich dieser Ungenauigkeiten stehen den Arbeiterinnen von *C. fortis* mehrere zusätzliche Orientierungsstrategien zur Verfügung. Prinzipiell steuert eine Arbeiterin von *C. fortis* ein Ziel an, indem sie den Vektor zu diesem Ziel abläuft. Wird das Ziel dabei nicht direkt gefunden, so beginnen die Ameisen mit einem Suchlauf in Form größer werdender Spiralen, die um den angepeilten Zielpunkt zentriert sind (Müller u. Wehner (1994)). Die Suchdichteverteilung gleicht dabei einer 2-dimensonalen Normalverteilung mit dem Zentrum über dem Endpunkt des Anlaufvektors. Zusätzlich zu diesen internen Orientierungsmechanismen nutzen die Tiere Landmarken, sofern diese zur Verfügung stehen.

Als Landmarken können dabei sehr unterschiedliche Dinge genutzt werden. Neben „klassischen“ Landmarken in Form von Objekten (Knaden u. Wehner (2005)) können die Tiere auch olfaktorische Reize (Steck u. a. (2009)) und farbige sowie taktile Bodenmarken (Seidl u. Wehner (2006)) als Landmarken nutzen. Dabei werden Landmarkeninformationen von den Tieren nur akzeptiert, wenn sie ihren Vektor bereits zu einem beträchtlichen Teil abgelaufen haben (Seidl u. Wehner (2006)). Besonders die Verwendung von Objekten als Landmarken durch die Ameisen wurde ausführlich untersucht. Es wird davon ausgegangen, dass sich die Tiere Objektlandmarken als zweidimensionales Bild merken. Die Erkennung und das Wiederauffinden einer Objektlandmarke erfolgt dadurch, dass das Tier versucht das aktuelle Bild der Umgebung mit dem gespeicherten möglichst weitgehend in Übereinstimmung zu bringen (Wehner u. a. (1996)). Da weder intraokularer (Wehner u. a. (1996)) noch interokularer Transfer stattfinden (Wehner u. Müller (1985)), muss die Umgebung wieder mit denselben Augenabschnitten fixiert werden. Jede Objektlandmarke oder Ansammlung von Objektlandmarken hat ein gewisses

Einzugsgebiet (in der Literatur als Catchment Area bezeichnet), das von der Struktur der Umgebung abhängt. Im Einzugsgebiet führt die Strategie, das aktuelle Bild möglichst dem gespeicherten Bild anzugleichen, zum Erfolg. Dieses Einzugsgebiet kann daher als Bereich der Orte definiert werden, bei denen eine Image Difference Function, die angibt, wie sehr das aktuelle Bild vom gespeicherten Bild abweicht, bis zum Erreichen des gesuchten Ortes monoton fallend ist (Philippides u. a. (2011)). Die Umgebung wird also dem gespeicherten Bild immer ähnlicher. Dieses Einzugsgebiet muss zum Auffinden eines Ziels allerdings erst erreicht werden. Dies geschieht in der Regel mit Hilfe der Wegintegration oder von richtungsweisenden Landmarken.

Die Nutzung von Objektlandmarken erfolgt auf zwei unterschiedliche Weisen. Einerseits können Ziele durch Objekte direkt markiert werden, indem sie z.B. in einer bestimmten Anordnung um dieses Ziel herum gruppiert sind. In diesem Fall würden sich die Ameisen in das Einzugsgebiet dieser Objektlandmarken bewegen und dann dem Gradienten der Image Difference Function zum gewünschten Ziel folgen. Andererseits können Landmarken mit einem lokalen Vektor versehen werden, der jedoch nur eine Richtungs-, aber keine Entfernungsinformation trägt (Collett u. a. (1998)). In diesem Fall kann bei einer Abfolge von Objektlandmarken jede Marke die Ameise jeweils in die Richtung des Einzugsgebiets der nächsten Marke weisen.

Die Kombination dieser Strategien ermöglicht es den Ameisen mit einer hohen Wahrscheinlichkeit ihr Ziel zu finden, auch wenn die Wegintegration sie nur in die Nähe des Ziels geführt hat.

2.4 Analyse des Suchverhaltens

Um die Ergebnisse von Experimenten zu dokumentieren, werden in der Regel Daten über das Suchverhalten der Ameisen erhoben. Da das Suchverhalten im Normalfall um den Zielpunkt zentriert ist, kann aus ihm die Lage des Ziels abgelesen und im Kontext der jeweiligen Versuche interpretiert werden. Die Ansätze, nach denen diese Daten interpretiert werden, werden im Folgenden geschildert.

Bei der Analyse komplexer Systeme werden allgemein zwei Ansätze unterschieden. Dies sind der Top-down und der Bottom-up Ansatz. Top-down bezeichnet dabei den Versuch, aus einer allumfassenden Sicht kommend die Details und Ursachen herauszuarbeiten (vom Großen zum Kleinen). Dagegen ist Bottom-up die umgekehrte Herangehensweise, die bei den Details beginnt und so versucht, die großen Zusammenhänge und Wirkungen zu erklären (vom Kleinen zum Großen).

Diese beiden Ansätze können anhand der Erforschung des Polarisationskompasses der Ameisen anschaulich gemacht werden. Der Top-down Ansatz bei der Analyse war, die Tiere auf dem freien Feld zunächst zu beobachten und anhand von Versetzungsexperimenten zu erkennen, dass die Tiere einen Heimvektor besitzen (Wehner u. Wehner (1986)). Danach wurden den Tieren spezifische Polarisationsebenen des Lichts geboten und aus den Verhaltensänderungen schloss man, dass die Polarisation des Lichtes ein entscheidender Richtungshinweis für die Tiere ist (Duelli u. Wehner (1973)). Schließlich konnte durch Überlackieren verschiedener Augenregionen der dorsale Randbereich identifiziert werden, der für das Erkennen des Polarisierungsmusters am Himmel verantwortlich ist (Wehner (1989)). Bei diesem Top-down Ansatz wurden somit von der allgemeinen Beobachtung der Navigation der Tiere beginnend immer detailliertere Experimente durchgeführt, die für die Orientierungsleistung der Tiere schließlich die Wichtigkeit der dorsalen Randregion zeigten.

Der Bottom-up Ansatz in diesem Beispiel war, mit der Untersuchung der Photorezeptoren der Ameisenaugen zu beginnen. Zuerst wurde der zelluläre Aufbau der Ommatidien untersucht und festgestellt, dass die Ameisen Komplexaugen vom Typ des Appositionsauges besitzen (Brunnert u. Wehner (1973)). Darüber hinaus wurden die spektralen Empfindlichkeiten und Polarisationssensitivitäten der Einzelaugen und der Ocelli vermessen (Mote u. Wehner (1980)). Schließlich konnten aufgrund ihrer Anatomie und der Antworteigenschaften auf polarisiertes kurzwelliges Licht ebenfalls die Photorezeptoren der dorsalen Randregion als Teil des Polarisationskompasses identifiziert werden (Labhart (1986)).

Die meisten Experimente in dieser Dissertation folgen dem Top-down Ansatz. Daher lohnt es sich, einige Gedanken auf die Vor- und Nachteile dieses Ansatzes zu verwenden. Der größte Vorteil des Top-down Ansatzes ist, dass die Experimente mit sehr geringem technischen Aufwand durchzuführen sind. Dies minimiert den Materialaufwand im Feld, verringert die Anzahl möglicher Fehlerquellen und Fehlfunktionen und verringert nicht zuletzt auch den finanziellen Aufwand. Darüber hinaus ist beim Top-down Ansatz der Verhaltenskontext immer offensichtlich und die Einordnung von experimentellen Ergebnissen fällt daher meist relativ leicht. Die großen Nachteile eines Top-down Ansatzes sind, dass die Ursachen eines experimentellen Ergebnisses erst in weiteren Versuchen herausgearbeitet werden müssen, dass die Umwelteinflüsse im Freiland nicht so gut kontrolliert werden können wie in einem Laborexperiment und dass speziell bei Verhaltensbeobachtungen nur das Endergebnis eines mehrstufigen Prozesses beobachtet wird und so die Ergebnisse kritisch zu betrachten und einzuordnen sind. Dass nur das Ergebnis eines

mehrstufigen Prozesses beobachtet werden kann, wird in Abbildung 2.1 anhand eines Modells dargestellt.

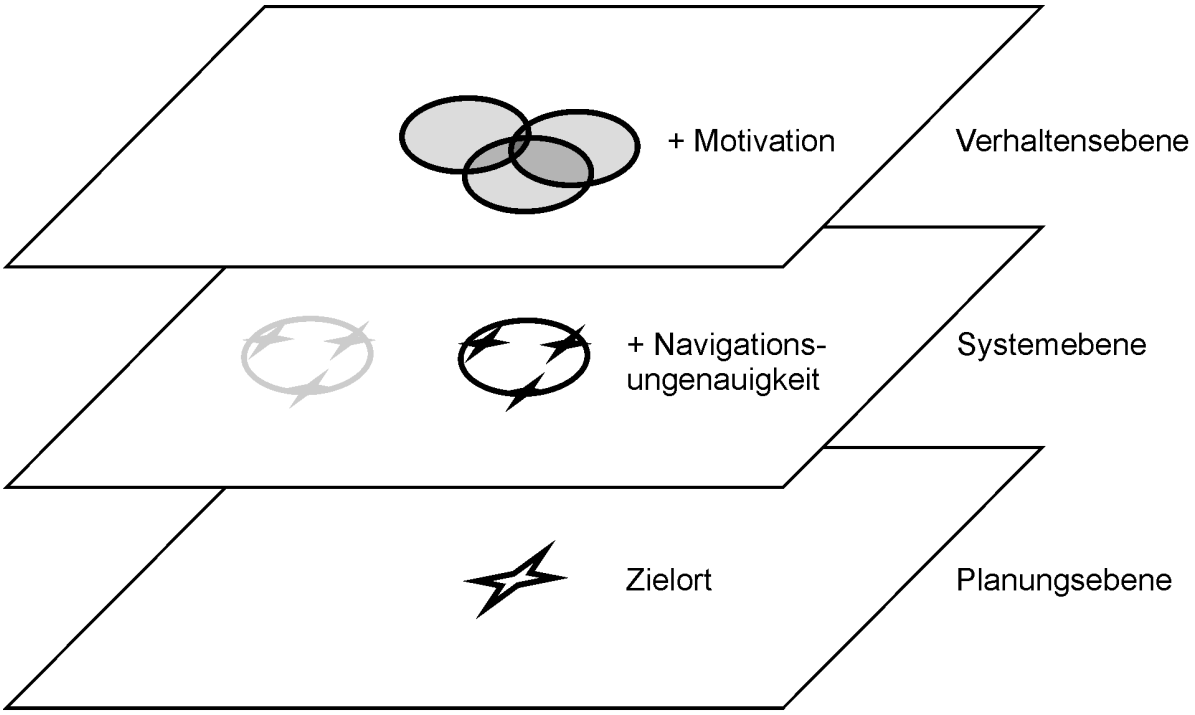


Abbildung 2.1: Modell zur Interpretation des Verhaltens der Ameisen. In der untersten Planungsebene ist dargestellt, zu welchem Ort die Ameise gelangen möchte, dies entspricht einem auf den Zielpunkt weisenden Vektor. In der mittleren Systemebene ist dargestellt, wie Einflüsse des Navigationssystems, beispielsweise Navigationsungenauigkeit (Kreis) oder Manipulationen von Experimentatoren (hellgrauer Kreis), den Endpunkt des Vektors der Ameise (Gruppe von Sternen als Abbildung der Navigationsungenauigkeit) verschieben. In der obersten Verhaltensebene ist dargestellt, dass je nach Motivation der Ameise die Suche nicht nur an einem Ort, sondern in einem gewissen Suchgebiet stattfindet (grau gefüllte Kreise). Zusätzlich ist dargestellt, dass sich mehrere Suchen trotz der zufälligen Abweichungen in der Nähe des ursprünglichen Zielortes am stärksten überschneiden (dunkelgraue Fläche in den Schnittflächen der Suchkreise)

In der untersten Ebene (Planungsebene) ist dargestellt, dass die Ameise einen gewissen Ort erreichen möchte. Dies repräsentiert einen Vektor, den die Ameise gespeichert hat und der zum Nest, einer Futterquelle oder einem sonstigen interessanten Punkt weist. Auf diesen Zielpunkt in der Planungsebene werden nun in der mittleren Systemebene die Ungenauigkeiten des Systems überlagert. Wie im Abschnitt 2.3 erwähnt, kumulieren

sich bei einer internen Navigation kleine Messfehler und Navigationsungenauigkeiten zu größeren Abweichungen in der Navigation auf. Diese Navigationsungenauigkeit ist durch den Kreis symbolisiert, in dessen Radius sich die Endpunkte dreier hypothetischer Läufe verteilen. Bereits auf dieser Ebene können sich Manipulationen an den Ameisen auswirken, z.B. eine Veränderung der Beinlänge, wie dies von Wittlinger und Kollegen durchgeführt wurde (Wittlinger u. a. (2006)). Als Beispiel für die Auswirkungen einer solchen Manipulation, ist in hellgrau die kollektive Verschiebung der Endpunkte (und des Unsicherheitskreises) dargestellt. In der obersten Ebene (Verhaltensebene) werden die Endpunkte mit einer motivationsabhängigen Suchausdehnung versehen. Dies ist die Ebene, die in Experimenten mit dem Top-down Ansatz zu beobachten ist.

Der Grundgedanke dieses Modells ist, dass die systembedingten Ungenauigkeiten von dem in der Planungsebene angepeilten Zielort in der System- und Verhaltensebene gleichmäßig und nicht systematisch verzerrt erfolgen (es sei denn, dass bestimmte Manipulationen eine kollektive Verschiebung bewirken). Dadurch zeigt der Ort in der Verhaltensebene, der die größte Überschneidung der verschiedenen Suchverteilungen aufweist, eine hohe Übereinstimmung mit dem in der Planungsebene angestrebten Zielort. Aus diesem Grund werden zur Analyse von erhaltenen Suchdaten häufig die Mediane der Suchverteilungen errechnet, um eine Aussage darüber machen zu können, welches Ziel durch die Ameise oder eine Versuchsgruppe von Ameisen angesteuert wurde.

Mit diesem Modell lassen sich experimentelle Ergebnisse gut einordnen. Kontrollversuche, bei denen keine Manipulationen an den Tieren durchgeführt wurden, besitzen meist die höchsten Suchdichten im Bereich der Distanz in der in den vorangegangenen Läufen das Ziel zu finden war. Dies ist damit zu erklären, dass die zufälligen Abweichungen in der Systemebene und gleichmäßige Suchausdehnungen in der Verhaltensebene im Mittel die höchsten Suchdichten an dem Ort ergeben, den die Ameisen in der Planungsebene anstreben. Wenn sich in einem Experiment Verschiebungen der höchsten Suchdichte in experimentellen Gruppen gegenüber Kontrollgruppen zeigen und sich gleichzeitig die Suchausdehnung nicht verändert, dann ist die Ursache der Verschiebung dementsprechend in der Systemebene (z.B. Wittlinger u. a. (2006) oder Abschnitt 5.3) oder der Planungsebene (z.B. Bolek u. a. (2012a) in Abschnitt 3.1) zu suchen. Wenn sich dagegen der Ort der höchsten Suchdichte nicht verändert, jedoch die Suchausdehnungen der verschiedenen Gruppen unterschiedlich sind, dann ist es möglich, dass die Ursache dieser Unterschiede in der Motivation der Tiere und damit in der Verhaltensebene zu suchen sind (z.B. Bolek u. a. (2012b) in Abschnitt 3.2). So kann dieses Modell bei der Interpretation von Top-down Versuchen eine Orientierung bieten, wo die Ursachen für

ein beobachtetes Verhalten zu suchen sind.

2.5 Methoden der Ameisenforschung

Während das Nestsuchverhalten bei *Cataglyphis* sehr gut untersucht ist, ist das Futtersuchverhalten bisher weit weniger beleuchtet worden. Der Hauptgrund für diese einseitige Untersuchung des Navigationsverhaltens ist, dass die Tiere ihren Futtersuchlauf bei Störungen zumeist abbrechen (Merkle u. Wehner (2008)). Somit sind Untersuchungen zur Futtersuche mit den Methoden, die für Untersuchungen des Nestsuchverhaltens entwickelt wurden, zumeist nicht möglich. Im folgenden möchte ich die etablierten Methoden zur Nestsuche vorstellen und sie den von mir daraus abgeleiteten Versuchen zur Futtersuche gegenüberstellen.

2.5.1 Feldexperimente

Experimente auf dem freien Feld stellen die ursprünglichste und die dem natürlichen Verhaltenskontext naheliegendste Experimentalform dar. Bei einem Standardexperiment zum Nestsuchverhalten wird um das Nest ein Gitternetz auf den Boden gezeichnet. Ein weiteres Gitternetz wird in einem entfernten Teil des Experimentiergebiets gezeichnet. Das Netz um das Nest wird als Trainingsfeld und das entfernte Gitternetz als Testfeld bezeichnet. Findet im Trainingsfeld eine Ameise ein Futterstück, so wird sie eingefangen und ihre Position notiert. Danach wird die Ameise zum Testfeld transportiert und mit einem Futterstück freigelassen. Die Ameise ist, wenn sie ein Futterstück trägt, klar motiviert zum Nest zurückzukehren. Sie wird daher ihren Heimvektor ablaufen und anschließend einen Suchlauf um die von ihr vermutete Nestposition beginnen. Ein anschauliches Beispiel für diese Art Versuch ist in Abbildung 2.2 (nach Wehner u. Wehner (1986), Fig. 3) zu sehen.

Eine Abwandlung dieses Versuchsaufbaus, um das Futtersuchverhalten zu untersuchen, erfolgte durch Wolf und Wehner (Wolf u. Wehner (2000)). Sie etablierten eine feste Futterstelle, welche von den Tieren mehrmals besucht werden konnte. So wurde das Anlaufverhalten der Tiere über mehrere Anläufe studiert, ohne die Tiere zu beeinflussen. Um neben der Anlaufstrategie auch die Suchstrategie der Tiere untersuchen zu können, benötigt man eine Futterstelle, die schnell entfernt werden kann, ohne Spuren zu hinterlassen. Die hierfür neu entwickelte Futterstelle besteht aus zwei Komponenten, einem Rahmen, der in das Testfeld eingegraben wird und einer inneren Schale mit Futter-

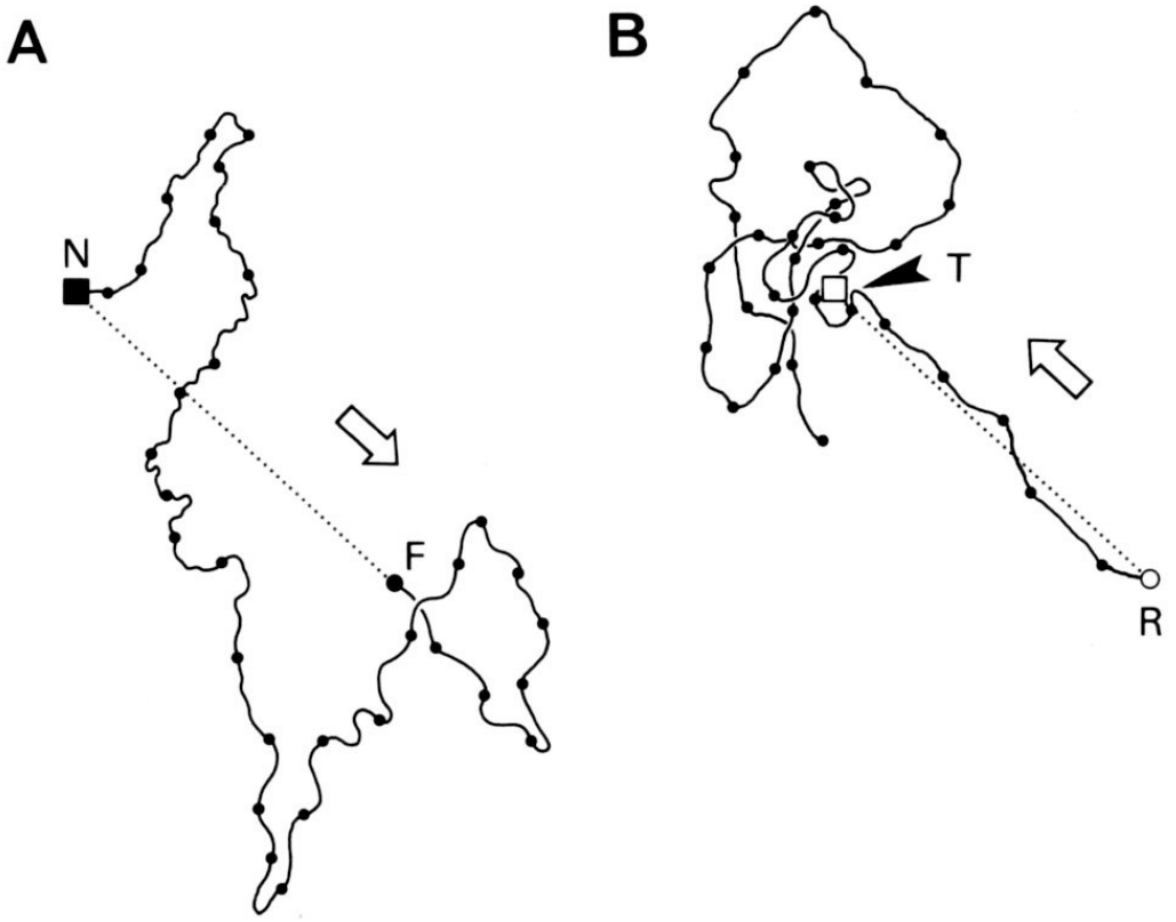


Abbildung 2.2: Beispiel eines Versetzungsexperiments bei *Cataglyphis fortis*.
(**A**) Der Auslauf einer Wüstenameise vom Nest (N) bis zum Auffinden eines Futterstücks (F).
(**B**) Anschließend wurde die Ameise auf ein entferntes Testfeld versetzt und hier mit einem Futterstück freigelassen (R). Die Ameise läuft daraufhin ihren Heimvektor ab und beginnt danach (T), nach ihrem Nest zu suchen.
Nach (Wehner u. Wehner (1986), Fig.3).

stelle, die schlüssig in den Rahmen eingefügt werden kann. Mit dieser Futterstelle ist es möglich, den Ameisen Futter anzubieten, aber auch dieses Futter schell und ohne Duftspuren zu hinterlassen wieder zu entfernen. Da die Futterstelle ebenerdig eingegraben wird, kann sie außerdem von den Tieren nicht als visuelle Landmarke genutzt werden. Zwar wäre es möglich, dass der zurückbleibende Rahmen aus Gips von den Tieren als Bodenstrukturmarke oder olfaktorische Marke genutzt wird, jedoch wies das Verhalten der Tiere im Test darauf hin, dass dies nicht der Fall ist. Mit dieser Futterstelle ist es nun möglich, die Tiere zu trainieren und nach der gewünschten Anzahl Anläufe die Futterstelle zu entfernen, um die Tiere bei der Suche nach der Futterstelle zu beobachten. Eine Skizze der Futterstelle ist in Abbildung 2.3 zu sehen.

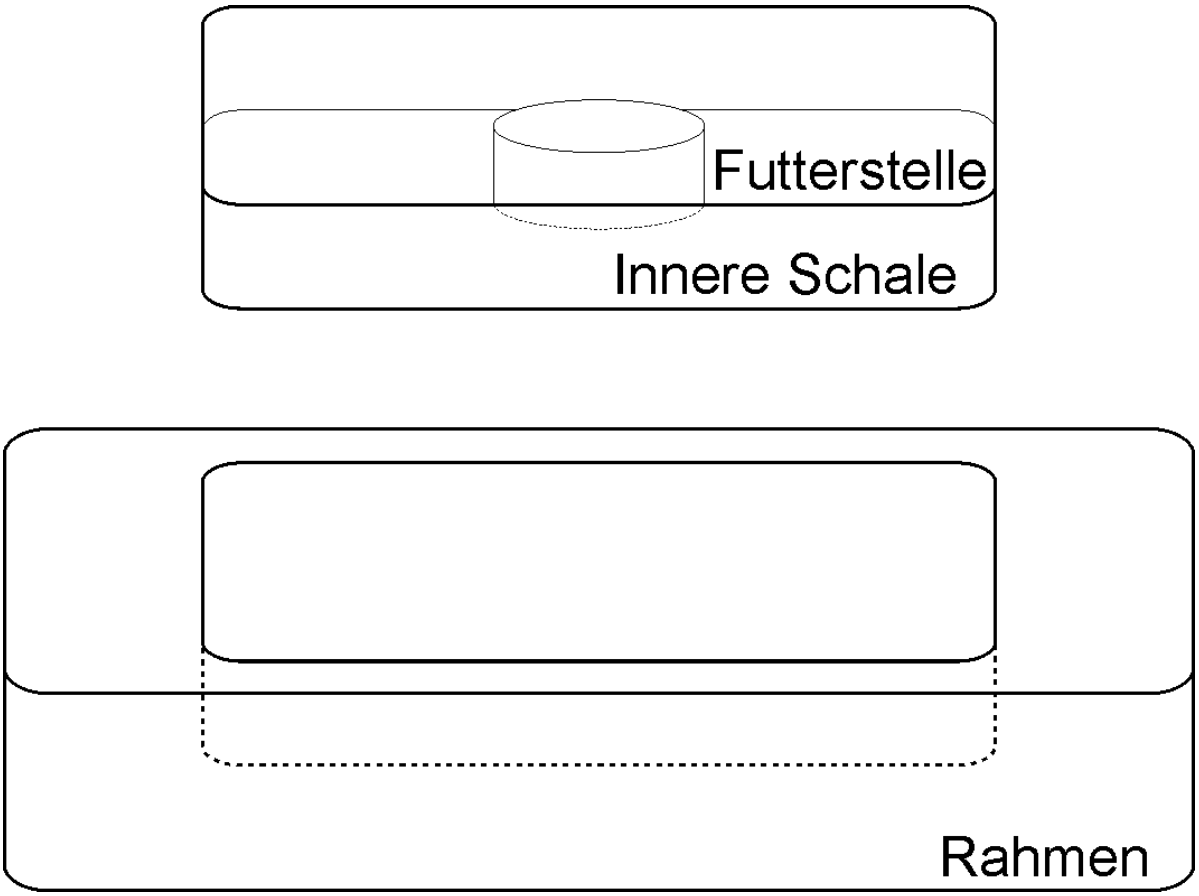


Abbildung 2.3: Skizze der in den Futtersuchexperimenten auf dem Feld eingesetzten Futterstelle. Sie besteht aus einem Rahmen und einer inneren Schale mit Futterstelle. Der Rahmen kann in das Versuchsfeld eingegraben werden und dort verbleiben. Die innere Schale wiederum kann je nach Anforderung schnell in den Rahmen eingesetzt oder daraus entfernt werden.

2.5.2 Kanalexperimente

Den zweiten häufig genutzten Experimenttyp bilden die Kanalexperimente. Bei diesen Experimenten werden die Tiere in Kanälen, die aus identischen Kanalstücken zusammengesetzt werden, trainiert und getestet. Dies hat den Vorteil, dass die Experimente sehr kontrolliert und standardisiert durchgeführt werden können und Auswertungen durch die Reduzierung von zwei auf eine Dimension vereinfacht werden. Der Nachteil dieser Experimente besteht jedoch darin, dass die Tiere nun in einem weniger natürlichen Verhaltenskontext getestet werden. Dies muss bei der Interpretation der erhaltenen Daten berücksichtigt werden.

Der Aufbau klassischer Kanalexperimente für Nestsuchversuche besteht aus einem Trainingskanal, der mit dem Nest verbunden wird (Abbildung 2.4 A). In diesem Trainingskanal befindet sich eine Futterstelle, auf die die Ameisen trainiert werden. Nach absolviertem Training werden die Tiere an der Futterstelle gefangen, je nach Testparadigma manipuliert und anschließend in einem parallelen Testkanal freigelassen. Hier nehmen die Tiere ein Futterstück auf und beginnen ihren Heimlauf, den sie nach Ablaufen ihres Heimvektors in einen Suchlauf übergehen lassen. Der eigentlich zweidimensionale Suchlauf wird im Kanal auf eindimensionales Hin- und Herlaufen um die vermutete Nestposition beschränkt. Die Umkehrpunkte dieses Suchlaufs werden Wendepunkte genannt und bilden die Datengrundlage für die Analyse des Suchlaufs. Um das Futtersuchverhalten in Kanälen zu untersuchen, wurde der Aufbau verändert. Das Nest wird über ein kurzes Kanalstück mit einer Weiche in Y-Form verbunden (Abbildung 2.4 B). Die beiden freien Enden der Weiche werden mit den parallel liegenden Trainings- und Testkanälen verbunden. Für das Training wird die Weiche so eingestellt, dass die Ameisen in den Trainingskanal laufen und die in diesem Kanal stehende Futterstelle besuchen. Um die Tiere zu testen, wird die Weiche umgestellt und das zu testende Tier läuft ohne Irritation durch den Experimentator in den Testkanal, wo es wiederum seinen Suchlauf ausführt. Um die Tiere nicht einzuschränken, ist der Testkanal wesentlich länger als die Trainingsdistanz. Damit die Tiere darüber hinaus nicht durch den Geruch des Futters im benachbarten Trainingskanal beeinflusst werden, liegt der Testkanal auf der windzugewandten (Luv) Seite des Trainingskanals.

2.6 Unterschiede in der Definition des Wendepunkts

Wie beschrieben stellen die Wendepunkte die Grundlage dar, mit der das Verhalten der Tiere analysiert wird. Von diesen Wendepunkten wird der Median errechnet und

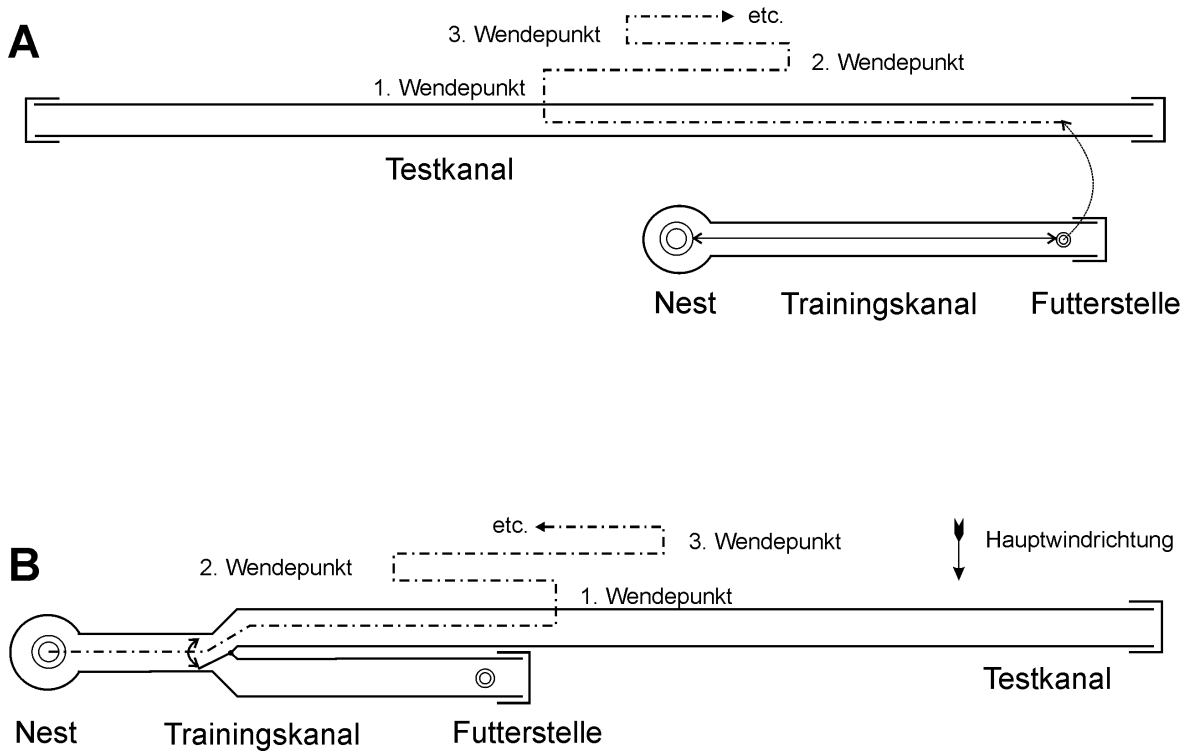


Abbildung 2.4: Schemazeichnungen der Aufbauten von Kanalexperimenten. Die Zeichnungen sind nicht Maßstabsgetreu.
A: Aufbau eines Experiments zu Heimlaufverhalten und Nestsuche.
B: Aufbau eines Experiments zum Futtersuchverhalten.

dieser Median wiederum als Datenpunkt für das jeweilige Tier in den folgenden Analysen weiter verwendet. Im Gegensatz zu dieser Rechenvorschrift, wie aus den aufgezeichneten Wendepunkten eines Tieres ein Datenpunkt für die weitere Analyse errechnet wird, hat sich für die Details der eigentlichen Datenerhebung noch kein einheitlicher Konsens aller Forschergruppen gefunden.

Ein Wendepunkt ist als 180°-Drehung des Tieres mit anschließendem Lauf in die neue Richtung definiert. Jedoch besteht bisher noch keine Einigkeit darüber, wie viele Wendepunkte pro Tier ausgewertet werden, oder wie weit ein Tier in die neue Richtung laufen muss, damit eine Drehung als Wendepunkt anerkannt wird (z.B. kommen kurze Stopps in der Suche mit wenigen cm Bewegung in die Gegenrichtung aber anschließend zügigem Weiterlauf in die ursprüngliche Richtung häufig vor). Die Anzahl ausgewerteter Wendepunkte variiert zwischen einem Wendepunkt (Cheng u. Wehner (2002)), sechs Wendepunkten (Wittlinger u. a. (2006)), acht Wendepunkten (Seidl u. a. (2006)) und zehn Wendepunkten (Grah u. Ronacher (2008)). Während meiner Arbeiten in Tunesien wurden bei Nestsuchexperimenten acht Wendepunkte und bei Futtersuchexperimenten sechs Wendepunkte pro Tier aufgezeichnet. Da Vergleiche der Ergebnisse bei acht ausgewerteten Wendepunkten keine bedeutenden Unterschiede zu sechs ausgewerteten Wendepunkten ergaben, habe ich zur Auswertung meiner Daten nur die jeweils ersten sechs Wendepunkte eines Tieres berücksichtigt. Dies deckt sich mit der Vorgehensweise im Großteil der publizierten Literatur.

Die Länge des Rücklaufs, die letztendlich einen Wendepunkt definiert, wird bedauerlicherweise nur von wenigen Autoren in der Literatur erwähnt. Die veröffentlichten Rücklaufdistanzen, die einen Wendepunkt anzeigen, erstrecken sich von 10 cm (Menges (2009); Kriewobokow (2010)) über 20 cm (Seidl u. Wehner (2006); Cheng u. a. (2006)) hin zu Formulierungen wie „[...] and travelled $>$ 20 cm, or when it climbed out of the channel“ (Cheng u. Wehner (2002)). Während meiner Arbeit habe ich eine minimale Rücklaufdistanz von 40 cm als Kriterium gewählt, um einen Wendepunkt zu identifizieren. Im Folgenden möchte ich aufführen, aus welchen Gründen ich mich für diese, im Vergleich längere, Rücklaufdistanz entschieden habe.

Eine Definition für Wendepunkte sollte zwei Bedingungen erfüllen. Zunächst sollte es möglich sein mit der gewählten Definition unter Feldbedingungen eine eindeutige Aussage darüber zu machen, ob ein Tier einen Wendepunkt vollzogen hat oder nicht. Darüber hinaus sollte die Wendepunktbedingung so gewählt werden, dass alle Kehrtwenden, die die Bedingung erfüllen bemerkt und aufgezeichnet werden können. Im Folgenden möchte ich darstellen, warum die Erfüllung dieser Bedingungen immer schwerer wird, je kürzer

die Mindestrücklaufdistanz gewählt wird.

Das Erfassen von Wendepunkten unter Feldbedingungen erfolgt durch Verfolgen einer Ameise, bis diese die Laufrichtung wechselt. Nach einem Laufrichtungswechsel muss der Blick von der Ameise auf das neben dem Kanal liegenden Maßband gerichtet werden und der Wert auf dem Maßband abgelesen werden. Danach muss die aktuelle Position der Ameise im Kanal wieder gefunden werden und laufend mit den entsprechenden Werten auf dem Maßband verglichen werden, bis die Ameisen entweder die geforderte Mindestdistanz zurückgelegt hat und damit die ursprünglich abgelesene Distanz als Wendepunkt notiert werden kann, oder die Ameise vor Erreichen der Mindestdistanz einen weiteren Richtungswechsel vollführt und der ursprüngliche Richtungswechsel somit keinen Wendepunkt darstellt.

Eine Mindestzeit die für diese Abfolge benötigt wird, kann man über Reaktionszeiten abschätzen. Bei Experimenten mit einfachen Aufgaben beträgt die Zeit zur Auslösung einer motorischen Reaktion auf einen optischen Reiz ca. 250 ms bis 300 ms (Bear u. a. (2009)). Damit beträgt die kürzeste Zeit für die Abfolge (i) Ameisenkehrtwende erkennen (ii) Zahl auf dem Maßband erkennen (iii) Ameise wiederfinden 500 ms unter der Annahme, dass das Erkennen und Merken der Zahl auf dem Maßband und das Wiederfinden der Ameise keine zusätzliche Zeit beansprucht. In dieser Zeit ist die Ameise unbeobachtet. Dies wird problematisch, wenn die Ameise während der unbeobachteten Zeit eine weitere Wende vollzogen hat, da nun nicht mehr mit Sicherheit festgestellt werden kann, wo genau diese Wende stattgefunden hat. Da sich die Ameisen in den Kanälen mit Geschwindigkeiten von bis zu 40 cm/s bewegen (Ronacher u. Wehner (1995)), können sie in dieser Zeit bis zu 20 cm zurücklegen und kurz gewählte Wendepunktbedingungen erfüllen. Eine Abschätzung, wo eine Ameise während dieser Zeit die Wende vollführt hat (und damit ob diese einen Wendepunkt darstellt), ist aus zwei Gründen problematisch. Zunächst ist die tatsächliche Geschwindigkeit der Ameise während der unbeobachteten Zeit unbekannt, da Geschwindigkeitswechsel oder kurze Bewegungspausen jederzeit vorkommen können. Damit ist es nicht sicher möglich, Rückschlüsse auf den Ort der Wende zu ziehen. Darüber hinaus sind die Experimente in aller Regel keine Blindexperimente und die Experimentatoren haben zumeist eine gewisse Erwartung an das Verhalten der Ameisen. Um den Einfluss der Experimentatoren zu minimieren sollten daher Entscheidungen binnen Sekundenbruchteilen, die „aus dem Bauch heraus“ gefällt werden müssen, möglichst vermieden werden. Dieselbe Problematik eines unbeobachteten Moments ergibt sich während der Zeit die ein Experimentator benötigt um gemessene Werte zu notieren. Aus diesen Gründen habe ich mich entschieden für meine Messungen eine

höhere Mindestrücklaufdistanz von 40 cm zu verwenden.

Durch die erhöhten Mindestdistanzen sind keine Nachteile in Bezug auf Genauigkeit und Anzahl der Wendepunkte zu erwarten. Die Suche im Kanal stellt eine eindimensionale Projektion der zweidimensionalen Suche auf dem Feld dar. Diese wiederum besteht aus größer werdenden und um das Ziel zentrierten Spiralen (Müller u. Wehner (1994)). Dadurch werden die Wendepunktabstände im Kanal ebenfalls immer größer, wobei meist bereits die erste Wende eine Rücklaufdistanz von mehr als 40 cm hat. Somit erreichen die Ameisen auch bei erhöhten Mindestdistanzen die gewünschte Anzahl an Wendepunkten. Da darüber hinaus der Median der Wendepunkte errechnet wird, leidet die Genauigkeit ebenfalls nicht unter erhöhten Wendepunktabständen. Daher ist die Nutzung einer Mindestdistanz von 40 cm legitim.

2.7 Themen und Stand der Forschung

2.7.1 Futtersuchstrategien der Wüstenameisen

Am Anfang der „Wiederentdeckung“ von *Cataglyphis* standen sowohl das Nestsuchverhalten als auch das Futtersuchverhalten im Fokus wissenschaftlichen Interesses. Die ersten Beobachtungen zeigten bereits, dass die Tiere einzeln fouragieren und für ihre Orientierung, anders als viele andere Ameisenarten, keine Pheromonspuren verwenden. Es wurde darüber hinaus schnell festgestellt, dass einzelne Arbeiterinnen immer wieder in derselben Richtung auf Nahrungssuche gehen (Harkness u. Wehner (1977)). Dabei laufen die Tiere in einem breiter werdenden Zick-Zack Muster vom Nest weg und erhöhen somit die abgesuchte Fläche pro Entfernung zum Nest im Vergleich zu einem geradlinigen Auslauf. Dieses Verhalten wird Sektortreue genannt. Ein Modell, wie diese Sektortreue entsteht und erhalten wird, sieht drei einfache Regeln vor. 1. Beim ersten Auslauf wird eine zufällige Richtung gewählt. 2. War der vorherige Auslauf erfolgreich, dann wird wieder in diesem (ca. 30° breiten) Sektor gesucht. 3. War der letzte Auslauf nicht erfolgreich, dann wird eine neue Zufallsrichtung gewählt, jedoch ist die Tendenz, eine neue Richtung zu wählen, geringer, je öfter in der ursprünglichen Richtung bereits Futter gefunden wurde (Wehner u. a. (2004), für *C. bicolor*). Ein solches Regelwerk würde es den Tieren erlauben, ohne Kommunikation zwischen den Tieren sämtliche Richtungen um das Nest herum mit suchenden Arbeiterinnen zu besetzen. Gleichzeitig könnten besonders ergiebige Gebiete mit mehr Arbeiterinnen ausgebeutet werden als weniger ergiebige Gebiete, ohne dass Informationen über die globale Futterverteilung vorhanden sein müssen. Au-

ßerdem erlauben diese Regeln eine hohe Flexibilität, da Gebiete, die nur temporär ein hohes Futteraufkommen bieten, von den meisten Arbeiterinnen wieder aufgegeben werden, sobald die Futterquellen erschöpft sind. Die Sektorentreue ist besonders vorteilhaft bei homogen verteilten, einzelnen Nahrungspartikeln (Buchkremer u. Reinhold (2008)).

Zur Ausbeutung von stark konzentrierten, bekannten Futteransammlungen (wie z.B. einer künstlichen Futterstelle) haben die Tiere zusätzlich eine sogenannte Leestrategie entwickelt. Bei dieser Strategie laufen die Tiere eine bereits aufgesuchte Futterstelle weder in einem Zick-Zack Muster noch direkt an, sondern laufen in einem bestimmten Winkel zum direkten Weg in den Leebereich (Abwindbereich) der Futterstelle. Sobald die Tiere in die Duftfahne des Futters eindringen, biegen sie in den Wind ab und finden geleitet durch die Duftfahne mit hoher Sicherheit die Futterstelle. Der Winkel, den die Tiere in die Leeseite einschlagen, verringert sich innerhalb der ersten ca. fünf Anläufe und bleibt danach konstant (Wolf (2008)). In Versuchen mit verschiedenen Trainingsdistanzen konnte gezeigt werden, dass die Tiere bei dieser Leestrategie eine Fehlerkompensierungsstrategie verfolgen, das heißt, der Winkel, den die Tiere ins Lee einschlagen, entspricht in etwa ihrer Navigationsungenauigkeit (Wolf u. Wehner (2005)). In meiner Dissertation beschäftige ich mich mit drei noch offenen Fragen zur Futtersuchstrategie der Wüstenameisen.

1. Wann wird der Futtervektor gebildet, den die Tiere brauchen um gezielt Futterstellen anzulaufen? Auf dem Hinweg zur Futterstelle oder auf dem Rückweg von der Futterstelle zum Nest? Siehe Abschnitt 3.1.

2. Welche Faktoren veranlassen die Ameisen dazu, von der Sektorentreue zu einem gezielten Aufsuchen der Futterstelle zu wechseln? Siehe Abschnitt 3.2 und Abschnitt 4.1.

3. Benötigen die Tiere in jedem Fall die vom Futter ausgehende Duftfahne, um die Position einer Futterstelle anzulaufen, oder können die Tiere ihre Wegintegration nutzen, um gezielt Positionen anzulaufen? Siehe Abschnitt 4.1.

Unter den angegebenen Abschnitten werden diese Fragestellungen ausführlich behandelt, während hier eine kurze Zusammenfassung der Ergebnisse folgt.

Die Frage, wie bzw. wann ein Futtervektor zu einer wertvollen Futterquelle hin gebildet wird, erlangt Bedeutung vor dem Hintergrund, dass ein Anlauf auf eine unbekannte Futterstelle als Suchlauf meist mit großen Abweichungen vom direkten Weg erfolgt, der Rückweg zum Nest jedoch in der Regel sehr geradlinig ist. Dieser Unterschied ist vor

allem beim ersten Anlauf auf eine Futterstelle sehr groß. Gleichzeitig ist die Wegintegration der Tiere eine interne Navigation. Dadurch ist der Vektor, den die Tiere auf dem (ersten) Hinweg zur Futterstelle erstellen können, mit größeren Ungenauigkeiten behaftet als der Vektor, den sie auf dem geradlinigen Rückweg erstellen können. Experimente mit Tieren, die auf eine Futterstelle trainiert wurden und die auf dem Rückweg zum Nest die Hälfte der Strecke getragen wurden, ergaben, dass diese Tiere bei einer Distanz nach der Futterstelle suchen, die zwischen der Trainingsdistanz und der restlichen selbst zurückgelegten Distanz zum Nest lag. Dies zeigt, dass zumindest die Entfernungskomponente des Futtervektors durch eine Mittelung der Hin- und Rücklaufdistanz ermittelt wird. Somit wird sowohl der Hinlauf als auch der Rücklauf verwendet, eine Strategie, die möglicherweise der Fehlerminimierung dient (siehe hierzu Abschnitt 5.2). Im Gegensatz dazu scheint die Richtungskomponente des Futtersuchlaufs vom letzten Heimlauf dominiert zu werden (Wehner u. a. (2002)).

Vor allem zwei Faktoren bringen die Tiere dazu, eine Futterstelle als wertvoll einzuschätzen und bei zukünftigen Ausläufen gezielt nach ihr zu suchen. Bereits beim ersten Anlauf wird von den Tieren die vorgefundene Futtermenge abgeschätzt. Wenn die Tiere diese Futtermenge als „viel“ einschätzen, so zeigen die Tiere bereits beim zweiten Anlauf eine anhaltende konzentrierte Suche am vorherigen Standort der Futterstelle. Die Abschätzung der Futtermenge erfolgt dabei anscheinend über die Futterdichte und die Fläche, über welcher diese Futterdichte besteht. Der zweite Faktor, den die Tiere berücksichtigen, ist die Verlässlichkeit der Futterstelle. Dies ist daran zu erkennen, dass das Futtersuchverhalten nach fünf erfolgreichen Anläufen immer sehr ausdauernd und konzentriert ist, unabhängig davon, ob nur ein einzelnes Futterstück oder eine gefüllte Futterstelle mit über 800 Futterstücken geboten wurde. Der Vergleich dieser Ergebnisse mit den Ergebnissen von Schmid-Hempel (Schmid-Hempel (1984)) zeigt darüber hinaus, dass für das Suchverhalten der Einfluss der Futterquantität größer ist als der der Futterqualität. Schmid-Hempel untersuchte bei *C. bicolor*, ob proteinreiches Futter (Fliegen) oder fettreiches Futter (Käse) ein stärkeres Futtersuchverhalten auslöst. Er kam jedoch nur zu dem Ergebnis, dass fettreiches Futter ein etwas stärkeres Suchverhalten auslöst als proteinreiches Futter. Die starken Veränderungen des Futtersuchverhaltens, wie sie in unseren Versuchen auftraten, waren in den von ihm durchgeführten Versuchen nicht zu beobachten. In *Formica schaufussi* konnte darüber hinaus gezeigt werden, dass kohlenhydratreiches Futter ein stärkeres Suchverhalten auslöst als proteinreiches Futter (Traniello u. a. (1992)). Jedoch konnte in *F. schaufussi* keine verstärkte Suche nach mehrmaligen Anläufen festgestellt werden.

Experimente mit der entfernbaren Futterstelle zeigten, dass die Tiere auch ohne Duftfahne den Ort eines Futterfundes wieder aufzusuchen können. Wenn eine Futterstelle gewisse Kriterien erfüllt (siehe vorheriger Abschnitt), wird die Position der Futterstelle von den Tieren als Vektor gemerkt und sie kehren zum Ort der Futterstelle zurück. Die Suchstrategie der Sektorentreue kann daher um die Strategie der Punkttreue erweitert (oder darauf fokussiert) werden. Dabei ist die Sektorentreue als eine unfokussierte Punkttreue vorstellbar, bei der die Kriterien für eine wertvolle Futterstelle nicht erfüllt wurden. Somit ergibt sich ein Kontinuum der Suchstrategien von der ungezielten Suche einer naiven Arbeiterin über die Sektorentreue einer Arbeiterin, die einzelne Futterpartikel in einer bestimmten Richtung gefunden hat, hin zur Punkttreue einer Arbeiterin, die eine wertvolle Futterquelle an einem bestimmten Ort gefunden hat.

2.7.2 Ventraler optischer Fluss und Entfernungseinschätzung

Die Orientierungsfähigkeiten der Hymenopteren hat Forscher seit langem fasziniert - wie bereits am Anfang der Einleitung erwähnt. Ein großer Schritt vorwärts bei der Entschlüsselung der Orientierungsfähigkeiten war Karl von Frischs Entdeckung, dass Bienen Richtungsinformationen über einen Polarisationskompass erhalten (von Frisch (1949)). Ein solcher Polarisationskompass wurde später ebenfalls bei Wüstenameisen nachgewiesen (Wehner u. Duelli (1971), für *C. bicolor*). Die Frage, wie die Tiere jedoch Entfernungen erfassen können, die zweite benötigte Komponente der Wegintegration, konnte erst Jahrzehnte später befriedigend erklärt werden. Für Bienen favorisierte von Frisch die Theorie, dass Entfernungen anhand des Energieverbrauchs gemessen würden. Dadurch wurde der alternativen Theorie, dass die Tiere den optischen Fluss zur Entfernungseinschätzung nutzen, lange nicht nachgegangen. Erst einige Experimente, die klar darlegten, dass der Energieverbrauch nicht die maßgebliche Messgröße zur Entfernungseinschätzung bei Bienen sein kann, verhalfen der alternativen Theorie zum Durchbruch (Esch u. Burns (1996)). Bei den Wüstenameisen der Gattung *Cataglyphis* wurde ebenfalls erst in den 1990er Jahren gezeigt, dass die Energiehypothese falsch war und sie dafür den ventralen optischen Fluss zur Entfernungseinschätzung nutzen (Ronacher u. Wehner (1995)). Im Gegensatz zu Bienen (Srinivasan u. a. (2000)) spielt bei Ameisen der optische Fluss dabei jedoch nur eine untergeordnete Rolle. Wittlinger und Kollegen konnten später zeigen, dass die Wüstenameisen zurückgelegte Distanzen vor allem über einen Schrittintegrator messen (Wittlinger u. a. (2006)).

Während meiner Zeit als Doktorand führte ich zu diesem Thema Experimente fort, die in meiner Diplomarbeit wurzeln (Bolek (2008)). Das Ziel der Experimente war, die

Natur der Entfernungsmessung mittels des ventralen optischen Flusses und das Zusammenspiel mit der Schrittintegration zu untersuchen. Bei den durchgeführten Experimenten wurden verschiedene Teile des ventralen Augenbereichs übermalt und anschließend die Auswirkungen auf die Rücklaufdistanz studiert. Dabei kam es zu Verringerungen der Rücklaufdistanz, wenn die Tiere ohne Manipulation trainiert wurden und anschließend mit bemalten ventralen Augenbereichen getestet wurden. Gleichzeitig kam es jedoch zu keinen Veränderungen der Rücklaufdistanz, wenn die Tiere mit verdeckten ventralen Augenbereichen trainiert und ohne Manipulation getestet wurden. Ein Erklärungsansatz für dieses Verhalten ist, dass das Nervensystem der Ameisen Information von Bewegungsdetektoren im visuellen System fehlinterpretiert. Dieser Ansatz bietet eine Erklärung, warum es zu einer Verkürzung der Rücklaufdistanz kommt, wenn die Tiere im Training den optischen Fluss wahrnehmen können, im Test jedoch nicht. Warum beim Gegenexperiment (die Tiere verfügen im Training über keinen ventralen optischen Fluss, im Test jedoch schon) keine Veränderung der Heimlaufdistanz erfolgt, bleibt jedoch unklar und kann mit diesem Ansatz nicht erklärt werden. Dieses Thema wird in Abschnitt 5.3 ausführlicher behandelt.

3 Veröffentlichte Manuskripte

Die folgenden Arbeiten entstanden während meiner Doktorarbeit und wurden von einem wissenschaftlichen Journal zur Veröffentlichung angenommen.

3.1 Establishing food site vectors in desert ants

Das Manuskript „Establishing food site vectors in desert ants“ entstand in Zusammenarbeit mit Dr. Matthias Wittlinger und Prof. Dr. Harald Wolf. Die Versuchsidee, das Experimentaldesign, Vorbereitung, Durchführung, Datenauswertung und das Erstellen des ersten Manusktiptentwurfs lagen dabei maßgeblich in meinem Aufgabenbereich. Matthias Wittlinger und Harald Wolf unterstützten dabei mit Tipps und Verbesserungsvorschlägen zu Experimentaldesign, Durchführung und Datenauswertung. Darüber hinaus erfolgte die Fertigstellung des Manuskripts zur ersten Einreichung und die Verbesserung des Manuskripts nach dem Review-Prozess in enger Zusammenarbeit aller drei Autoren.

Die finale Version dieses Manuskripts wurde unter
Siegfried Bolek, Matthias Wittlinger und Harald Wolf
The Journal of Experimental Biology 215 (4) 2012, S. 653-656;
doi:10.1242/jeb.062406
veröffentlicht.

Der Abdruck erfolgt mit freundlicher Genehmigung von „The Journal of Experimental Biology“.

The Journal of Experimental Biology 215, 653-656
© 2012. Published by The Company of Biologists Ltd
doi:10.1242/jeb.062406

RESEARCH ARTICLE

Establishing food site vectors in desert ants

Siegfried Bolek, Matthias Wittlinger and Harald Wolf*

Institute of Neurobiology, University of Ulm, D-89069 Ulm, Germany

*Author for correspondence (harald.wolf@uni-ulm.de)

Accepted 3 November 2011

SUMMARY

When returning to the site of a successful previous forage, where does one search for the goodies? Should one rely on experience from the previous homebound journey, or should one consider the outbound journey as well, or even exclusively? Desert ants are particularly well suited for pursuing this question because of their primary reliance on path integration in open and featureless desert habitats. Path integration has been studied particularly with regard to homing after lengthy foraging trips. The ants also use path integration to return to plentiful feeding sites, but what is memorised for revisiting the feeder remains controversial. Here, we demonstrate that desert ants consider, and indeed linearly average, both outbound and inbound travel for their return to a familiar feeder. This may be interpreted as a strategy to reduce navigation errors.

Key words: desert ant, navigation, food site vector, distance estimation, *Cataglyphis*.

INTRODUCTION

Desert ants *Cataglyphis fortis* live in North African salt pans typically devoid of landmarks, making path integration their primary means of navigation. This allows the ants to return to their nest after foraging runs that may cover a few hundred metres in distance and last for more than an hour. The ants also use this system to return to previously visited food sites if these are plentiful. The portion of an ant's visit to a feeder that is used to establish distance and direction to the food source for a future approach – here termed 'food site vector' – has not been well studied, however (Cheng and Wehner, 2002), although this question is relevant for all central place foragers, from ants and honeybees to hoarding rodents and wolves.

Nonetheless, previous studies in desert ants suggest that the directional component of food site vectors is dominated by the outbound journey (Collett et al., 1999; Wehner et al., 2002). This is indicated by experiments where ants were trained to visit a feeder in one direction from the nest, but were transported to a different location with their food morsel and released to return to the nest. After this translocation, the animals headed off in the familiar homing direction and thus found the nest only after searching. In subsequent foraging trips, the outbound trajectories were dominated by the previous outbound trip, although minor directional re-calibration with regard to the previous return trajectory occurred. For the distance component, by contrast, inbound travel appeared to be decisive (Cheng and Wehner, 2002). As in the experiments investigating homing direction, the animals' homebound trip was manipulated, although by increasing homing distance, rather than by changing homing direction. On their next outbound trip the ants nonetheless searched for the feeder at about the distance familiar from the previous outbound journey, apparently ignoring the manipulation of the preceding homebound travel. In honeybees, similarly ambiguous results exist, with some studies reporting outbound travel as decisive in distance estimation (Srinivasan et al., 1997), and others reporting averaging of outbound and inbound journeys (Otto, 1959). The experimental procedures of Otto (Otto, 1959) were similar to those described above for desert ants. The animals' homebound journeys were manipulated by transporting the feeding station with the alighted bees closer to or further away from the hive. Perceived distances were determined through analysing the dances performed by the bees after homing.

Generally, it appears essential for desert ants to use the vector produced by path integration during the present foraging trip in homebound travel. Different foraging trips of an individual ant usually differ considerably in their meandering food search paths, making any consideration of previous trips useless [except with regard to the learning of landmarks for piloting and related strategies; see Cheng et al. (Cheng et al., 2006) and Narendra et al. (Narendra et al., 2007) for a comparison of African and Australian desert ant species]. The situation is different for re-visiting familiar feeding sites, as indicated above. Here, it is necessary to consider the experience from the previous foraging trip to that site. The most conservative strategy would be inversion of the preceding homebound path. The averaging of the previous outbound and inbound vectors, by contrast, should not just lead the animal back to the feeder but should also increase navigation accuracy. Linear averaging appears most straightforward, but different forms of averaging might adapt navigation performance to different situations (Cheng et al., 2007).

Here, we addressed some of the controversial findings noted above by studying in detail how the distance component of food site vectors is established in *Cataglyphis* desert ants. We placed particular emphasis on controls to decide between alternative interpretations.

MATERIALS AND METHODS

Animals and location

Cataglyphis fortis ants (Forel 1902) (Wehner, 1983) were studied near the Tunisian village of Maharès in July and August 2010. Ants were marked individually with a colour code, using car paint.

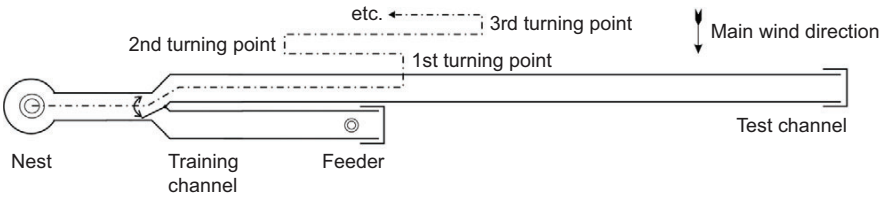


Fig. 1. Experimental arrangement. Nest and feeder were connected by a training channel; a test channel was arranged in parallel close to the training channel on the upwind side. This avoided food odours being blown into the test channel and distracting the ants. Experimental animals were guided into either the test or training channel by a swing door. Above the test channel, desert ants' search behaviour around the assumed feeder position is illustrated schematically. The initial three turning points are indicated; the initial six turning points were evaluated.

Experimental procedure

To examine how the distance component of food site vectors is established in desert ants, we manipulated the animals' homebound journey. Individually marked *C. fortis* ants were trained to visit a feeder (3.2 cm Petri dish filled with cookie crumbs about 1.5×1.5 mm in size) 20 m from the nest through a straight channel (aluminium channel, U-shaped in cross-section, floor width and wall height 7 cm, floor coated with sand) (Fig. 1). The channel arrangement not only excluded visual landmarks in the surroundings but also ensured straight travel and selective assessment of the distance component, or odometer, in the ants' navigation. Once an ant had reached the feeder and taken up a food item, it was captured and released closer to home, just 10 m from the nest, thus halving the distance of the return journey. On its next foraging trip, the ant was guided into a test channel running in parallel close to the training channel. The animal's search for food was recorded until completion of the initial six U-turns (Sommer and Wehner, 2004; Wittlinger et al., 2007) (Fig. 1), and search density distributions were constructed from these data (Fig. 2A). Ants were guided into training or test channels through a Y-shaped channel segment with a switch door (Fig. 1). The switch door allowed selection of the appropriate channel without disturbing the ants. Test and training channels were immediately adjacent to each other, with the test channel always on the upwind side (Fig. 1). This arrangement prevented any food or ant odours from being blown from the training channel into the test channel. Food odour would otherwise have distracted the ants being tested. The length of the training channel was 21.5 m for the 20 m training condition and 11.5 m for the 10 m training condition (see below). The length of the test channel was chosen to avoid the tested ants ever reaching the end of the channel during their search. For the 20 m and the 10 m training experiments, the ants were tested in channels of 41.5 and 35.5 m length, respectively. Only naïve ants that had never foraged in the channels before took part in the experimental groups. Each animal performed at least one training run before being tested and was trained and tested in only one test condition.

Test group

Ants from the test group were trained to walk to a feeder 20 m from the nest. Once they had taken up a food item, they were captured at the feeding site and released for homing at half the distance (10 m). Thus, the ants' outbound distance was 20 m, whereas the homebound distance was 10 m.

Controls

Three control groups of ants were tested. A first control group was trained to forage at a feeder 10 m from the nest, and a second control group was trained to forage at a feeder 20 m from the nest, each without interference during the homebound run; that is, without changing homing distance. A third handling control group was also trained to a feeder 20 m from the nest. These animals were captured and carried like the experimental ants, but released back into the channel at a distance of 20 m from the nest.

Data analysis

The number of visits made to 10 cm bins of the test channel was calculated from the above recordings. Search density distributions were constructed by summing the visits to each channel segment (Fig. 2A). Box-and-whisker plots were calculated from the recorded turning points using Sigma Plot 9.01. Specifically, the medians of the turning points of each individual ant were taken to calculate search medians and percentiles (Fig. 2B). The means of first turn distances with corresponding standard deviations were also calculated and are shown in Fig. 2B. Statistical analyses were carried out with the program Sigma Stat 3.11, using ANOVA and Holm–Sidak *post hoc* tests.

RESULTS

Animals from the 10 m and the 20 m control groups reliably searched for food at 10.6 and 22.2 m distance (medians) from the nest, respectively, during their subsequent foraging trips (Fig. 2B, Table 1). The first turn distances for these groups had mean values of 11.1 and 23.8 m, respectively. The handling control animals, which were captured and released back at a distance of 20 m,

Table 1. Food search distances

	10 m control	20 m/10 m test group	20 m control	20 m handling control
Median search distance (m)	10.6	17.0	22.2	21.8
Normalized s.d.	0.26	0.19	0.21	0.08
Mean search distance (m)	11.2	17.3	23.5	22.0
First turn distance (m)	11.1 (2.9)	16.9 (3.8)	23.8 (5.2)	22.6 (4.1)

Median values, mean values (arithmetic averages) and mean first turn distances are shown for all groups. Standard deviations (s.d.) of the first turn distances are in parentheses; standard deviations for the search distance medians (second row) are normalised to the median search distances (see Discussion).

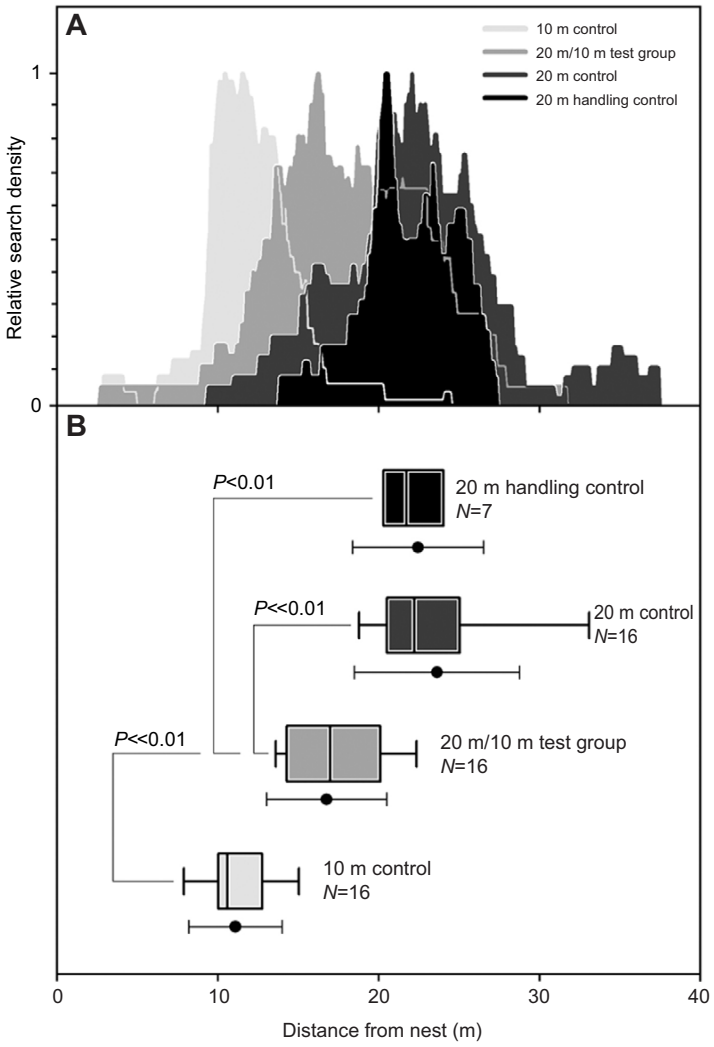


Fig. 2. Search behaviour of desert ants on their outbound journey, from the nest to the site of a previously present feeder. (A) Normalised search densities (no. of visits per 10 cm bin of test channel). (B) Corresponding box-and-whisker plots (boxes, medians and 25th and 75th percentiles; whiskers, 10th and 90th percentiles); abscissae, distance from the nest. Corresponding grey shading is used in A and B. Data in B represent, from top to bottom, 20 m handling control group (black), 20 m control group (dark grey), 20 m outbound/10 m inbound test group (grey), and 10 m control group (light grey). Numbers of animals are indicated, as are significant differences, including significance levels. Medians of the turning points of the food searches of the ant individuals were used to calculate ANOVAs, with pair-wise comparisons according to Holm–Sidak *post* hoc test. The corresponding means of first turn distances and their standard deviations are shown below the box-and-whisker plots in B.

searched for food at 21.80 m from the nest (22.6 m for the first turns); that is, at a distance statistically indistinguishable from the 20 m control group (see also Table 1).

Compared with these control groups, the experimental (test) ants searched for the food at an intermediate position; namely, 17.0 m (median) from the nests (mean and first turn distance are given in Table 1). This distance is significantly different from the search distances of all control groups (values of statistical comparisons in Fig. 2B). Averaging their outbound and inbound journeys, and adding the average overshoot observed in the control groups (8.5%), yields an expected search distance of 16.3 m (see Introduction). A similar estimate is obtained when averaging the search distances of the 10 m and the 20 m control groups above; namely, 17.3 m. Together, these data indicate that the desert ants indeed average outbound and inbound journeys from their last foraging trip to estimate the distance to the feeder on their subsequent foraging trip.

DISCUSSION

The above results clearly indicate that the length of food site vectors is computed by averaging the distances covered during the outbound and inbound segments of a foraging trip. In particular, the search distance of the experimental animals – who covered just half the distance on their homebound journey compared with that on their outbound trip – is significantly different from that of all control groups (Fig. 2B). The controls reliably searched a small distance (an average 8.5%) past the position of the feeder during their last foraging trip. And averaging the actual search distances of the 10 m and the 20 m control groups yields an almost exact fit with the search distance of the experimental group (as does averaging the inbound and outbound walking distances of the experimental animals with an added average overshoot; see Results). This further indicates that the averaging process is linear, an observation made previously in honeybees (Srinivasan et al., 1999). It has to be considered, however, that for the measurement of short distances, linear and geometric averages are usually indistinguishable (for desert ants, ‘short’ in this context is below ~30 m) [see e.g. Sommer and Wehner (Sommer and Wehner, 2004), particularly their fig. 2].

It is further notable that the variance of the searches is similar between the experimental ants and the control groups, when normalised to the median search distances (Table 1). Normalisation is necessary as many parameters, and notably search variance, scale with navigation distance (e.g. Cheng et al., 2006). There were

actually no significant differences between the 10 and 20 m controls and the experimental group with regard to variance. This indicates that no further variance is introduced by the averaging process, for instance by variance associated with (variable) weights assigned to the outbound and inbound distances.

Our result of – perhaps linear – averaging is in good agreement with previous findings in the honeybee (Otto, 1959) (see Introduction). It is, however, still open to discussion how food site vectors are established in honeybees (Srinivasan et al., 1997). By contrast, previous reports on desert ant odometry (Cheng and Wehner, 2002) appear to be at variance with our present finding. Closer scrutiny of these data unexpectedly reveals almost exact agreement, however, thus actually supporting our conclusions. Desert ants that had travelled 6 m to the feeder and 12 m back on their last foraging trip, for instance, searched for food close to 9.50 m from the nest [see fig. 5 in Cheng and Wehner (Cheng and Wehner, 2002)]. The expected search distance according to our present data would have been 9.77 m – if one assumes averaging of inbound and outbound distances, and adds a further 8.5% (calculated from the weighted average overshoot of the three different control groups; see above). Extension of search distances in this range is often observed in ants that travel across familiar terrain during homing (e.g. Cheng and Wehner, 2002; Wittlinger et al., 2007) (but see Sommer and Wehner, 2004). And when outbound and homebound distances were 6 and 9 m, respectively [see fig. 5 in Cheng and Wehner (Cheng and Wehner, 2002)], the ants searched around 7.52 m, with our expectation at 8.14 m.

This line of argument holds for the distance of the first turns in the ants' homing runs, another measure of homing distance (Cheng and Wehner, 2002) in addition to search medians. As shown in Table 1, first turns of experimental animals were at 16.9 m, with expectations at 17.2 m derived from linear averaging of the outbound and inbound distances, and adding 14.6% overshoot derived from our controls. Corresponding numbers from Cheng and Wehner (Cheng and Wehner, 2002) are 9.5 *versus* 10.3 m (first turns *versus* expectation) for the 12 m homebound experiment and 7.5 *versus* 8.6 m for the 9 m homebound experiment. Again, the overshoot was assumed to be 14.6% as there are no 9 or 12 m controls in Cheng and Wehner's study (Cheng and Wehner, 2002).

Despite the unexpected agreement with the data from Cheng and Wehner (Cheng and Wehner, 2002), it has to be noted that their study is focused on homing distance rather than outbound travel. Consequently, the data set on outbound searches is not ideal for the present comparison. Notably, there were no significant differences between the food searches of control ants and those that had experienced an experimentally extended return travel previously [pooling the different experimental conditions, however, yielded a significant difference to the control situation (Cheng and Wehner, 2002)].

In the present situation, with almost straight journeys to and from a familiar feeding site, the strategy of averaging the two parts of travel is likely to reduce navigation errors. It will be interesting to scrutinise whether or not the weighting of outbound and inbound travel changes during typical food searches that exhibit a different layout. Outbound search trajectories are usually tortuous and long, while the homebound paths are straight and short (Wehner and Wehner, 1990). Here, increased weight on the homebound journey may appear advantageous with regard to minimising navigation errors.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank Bernhard Ronacher and Rüdiger Wehner for many stimulating discussions, and Kathrin Judith Schwannauer for her precious help in the field. We appreciate the comments of two anonymous reviewers that helped to improve the manuscript.

FUNDING

This study was supported by grants of the Volkswagen-Stiftung [project I/78 580 to H.W.] and the Deutsche Forschungsgemeinschaft [WO466/9-1 to H.W.]. Part of the project planning was done during a fellowship of H.W. at the Institute for Advanced Study in Berlin in the academic year 2009/2010; support by the Institute is gratefully acknowledged.

REFERENCES

Cheng, K. and Wehner, R. (2002). Navigating desert ants (*Cataglyphis fortis*) learn to alter their search patterns on their homebound journey. *Physiol. Entomol.* **27**, 285-290.

Cheng, K., Narendra, A. and Wehner, R. (2006). Behavioral ecology of odometric memories in desert ants: acquisition, retention, and integration. *Behav. Ecol.* **17**, 227-235.

Cheng, K., Shettleworth, S. J., Huttenlocher, J. and Rieser, J. J. (2007). Bayesian integration of spatial information. *Psychol. Bull.* **133**, 625-637.

Collett, M., Collett, T. S. and Wehner, R. (1999). Calibration of vector navigation in desert ants. *Curr. Biol.* **16**, 1031-1034.

Narendra, A., Cheng, K. and Wehner, R. (2007). Acquiring, retaining and integrating memories of the outbound distance in the Australian desert ant *Melophorus bagoti*. *J. Exp. Biol.* **210**, 570-577.

Otto, F. (1959). Die Bedeutung des Rückfluges für die Richtungs – und Entfernungsangabe der Bienen. *Zeitschr. Vergl. Physiol.* **42**, 303-333.

Sommer, S. and Wehner, R. (2004). The ant's estimation of distance travelled: experiments with desert ants, *Cataglyphis fortis*. *J. Comp. Physiol. A* **190**, 1-6.

Srinivasan, M. V., Zhang, S. W. and Bidwell, N. J. (1997). Visually mediated odometry in honey bees. *J. Exp. Biol.* **20**, 2513-2522.

Srinivasan, M. V., Zhang, S. W., Berry, J., Cheng, K. and Zhu, H. (1999). Honeybee navigation: linear perception of short distances travelled. *J. Comp. Physiol. A* **185**, 239-245.

Wehner, R. (1983). Taxonomie, Funktionsmorphologie und Zoogeographie der saharischen Wüstenameise *Cataglyphis fortis* (Forel 1902) stat. nov. (Insecta: Hymenoptera: Formicidae). *Senckenbergia Biologie* **64**, 89-132.

Wehner, R. and Wehner, S. (1990). Insect navigation: use of maps or Ariadne's thread? *Ethol. Ecol. Evol.* **2**, 27-48.

Wehner, R., Gallizzi, K., Frei, C. and Vesely, M. (2002). Calibration processes in desert ant navigation: vector courses and systematic search. *J. Comp. Physiol. A* **188**, 683-693.

Wittlinger, M., Wehner, R., Wolf, H. (2007). The desert ant odometer: a stride integrator that accounts for stride length and walking speed. *J. Exp. Biol.* **210**, 198-207.

3.2 What counts for ants: How return behaviour and food search of Cataglyphis ants are modified by variations in food quantity and experience

Das Manuskript „What counts for ants: How return behaviour and food search of *Cataglyphis* ants are modified by variations in food quantity and experience“ entstand in Zusammenarbeit mit Dr. Matthias Wittlinger und Prof. Dr. Harald Wolf. Die Versuchsidee, das Experimentaldesign, Vorbereitung, Durchführung, Datenauswertung und das Erstellen des ersten Manusktiptentwurfs lagen dabei maßgeblich in meinem Aufgabenbereich. Matthias Wittlinger und Harald Wolf unterstützten dabei mit Tipps und Verbesserungsvorschlägen zu Experimentaldesign, Durchführung und Datenauswertung. Darüber hinaus erfolgte die Fertigstellung des Manuskripts zur ersten Einreichung und die Verbesserung des Manuskripts nach dem Review-Prozess in enger Zusammenarbeit aller drei Autoren.

Die finale Version dieses Manuskripts wurde unter
Siegfried Bolek, Matthias Wittlinger und Harald Wolf
The Journal of Experimental Biology 215 (18) 2012, S. 3218-3222;
doi:10.1242/jeb.071761
veröffentlicht.

Der Abdruck erfolgt mit freundlicher Genehmigung von „The Journal of Experimental Biology“.

What counts for ants:

How return behaviour and food search of *Cataglyphis* ants are modified by variations in food quantity and experience

Siegfried Bolek, Matthias Wittlinger, Harald Wolf

Institute of Neurobiology, University of Ulm, D-89069 Ulm, Germany

Corresponding author: Harald Wolf at the above address; harald.wolf@uni-ulm.de

Running headline: assessment of food sources by desert ants

Keywords: desert ant, food evaluation, food search strategy, navigation

Abstract

When finding more food than one is able to carry home, should one come back to the site to exploit it further? This question is crucial particularly for central place foragers that provide for a home place, regardless of whether it is brood or nest mates they are supporting. The benefit of returning has to be weighed against the chance to find food elsewhere, and it has to be related to the resources available.

Desert ants of the species *Cataglyphis fortis* are well studied examples when it comes to navigating back and forth between their nest and a foraging area, due to their primary reliance on path integration in the open and featureless desert habitat. The ants use path integration not just for a safe return from their foraging trips, though, but also for future returns to plentiful feeding sites. What parameters determine a forager's return to a particular site has largely remained elusive.

The direction from the ant nest that has previously yielded food items is preferred for future foraging trips, a phenomenon termed sector fidelity. What prompts the ants to return to a particular site, and how faithful they search for that place, has not been studied so far. We examine the evaluation of food sources in channel experiments by varying both the number of food items in a feeder and the number of visits to the feeder before testing search distances of foragers returning to the feeding site. Ants exhibited more focussed searches for plentiful food sources than for sources with only few food items upon their first return visit. After several successful visits, the ants always searched thoroughly for the food source, independent of the amount of food offered. Thus, desert ants consider both food abundance and reliability of food encounter, with corroborative learning of reliability gradually overriding the initial preference for plentiful feeders. The density of food items appears to be used by the ants as a proxy for food abundance. On the level of our analysis, the searches performed in the experimental channels are indistinguishable from those performed in the open desert terrain.

The present results not only demonstrate how otherwise well studied desert ants assess yield and experience with reliability of food sources, they further established a model system for future study of how itemised food sources are exploited.

Introduction

Desert ants *Cataglyphis fortis* live in North African salt pans often devoid of landmarks, making path integration, or dead reckoning, their primary means of navigation. Path integration allows the ants to return to their nest after foraging runs that may cover hundreds of metres and last for more than an hour. The ants also use this navigation system to return to previously visited food sites if these are plentiful (Cheng and Wehner, 2002; Wolf and Wehner, 2000; Wolf, 2007). What may prompt the ants to return to a particular site, and how faithful they search for that place, has hardly been studied so far. Food quality may be one of the significant factors, although difficult to quantify (Schmid-Hempel, 1984). Here we examine what elicits return visits and local search patterns for a feeding site by manipulating both the amount of food available in the feeder and the experience the ants have had with the feeder location. It turns out that desert ants consider the abundance of food available as well as their experience with the food location, namely, the corroborative learning of the reliability of finding food. Searches for plentiful food sources are initially more focussed than searches for sparse ones, though over time the reliability of food encounter overrides food quantity in this regard.

Methods

Cataglyphis fortis (Forel 1902) ants (Wehner, 1983) were studied near the Tunisian village Maharès (34°32'N; 10°32'E WGS84) in the months from July to September in 2010 and 2011. Ants were marked individually with a colour code using car paint. Only novice foragers were used for all experiments.

To address possible changes in search behaviour (Wehner and Srinivasan, 1981) brought about by restricting the ants' foraging behaviour to linear channels used in most experiments (below), we initially recorded food searches performed in the open salt pan habitat. Otherwise the conditions were identical to those outlined below for the channel experiments. That is, a feeder filled with many cookie crumbs was placed into a shallow ground depression of the desert floor in 10 m distance from an ant nest. The depression snugly accommodated the feeder without any edges protruding above the floor and providing orientation landmarks. A 20 m x 20 m grid (spacing 2 m) was painted on the desert floor with wall paint to record the ants' walking trajectories on grid paper. 31 ants that had encountered the feeder by chance just once were followed on their first return to the feeder position and their searches were

recorded. The feeder had been removed before the animals commenced the recorded foraging trip. Search density plots (e.g. (Wolf and Wehner, 2000)) were constructed from the recordings by digitisation with a graphics tablet (Wacom Intuos 3, Wacom Europe GmbH, Krefeld, Germany). For comparison with the searches in channels, the searches were projected onto the nest-feeder axis and evaluated as if they had been channel recordings.

In all subsequent experiments, the setup consisted of a training (~11.50 m length) and a parallel test channel (~35.5 m length), connected via a Y-shaped switch to the nest (channels made of U-shaped aluminium profile, 7 cm wide and with 7 cm high walls) (Fig. 1). The channels were assembled daily and randomly from uniform 2 m channel pieces, thus avoiding that the ants were trained to any inconspicuous marks on the channel segments. A feeder was placed in the training channel at 10 m distance from the nest. The test channel was always on the upwind site of the training channel to prevent any odour to interfere with the tests. The channel arrangement assured straight travel and selective assessment of the distance component, or odometer, in the ants' navigation. It also means that search behaviour might be altered with regard to the normal search of desert ants in the open field of a salt pan (Wehner and Srinivasan, 1981). Possible changes in search behaviour due to the channel arrangement were scrutinised by the 1st experiment (above; see also Results section 1. and Fig. 2).

The feeder consisted of a 3.2 cm petri dish. In different experimental sessions, the feeder was supplied either with a single food crumb, or with five, twenty-five, or with many (>800) standardised food items. The food items were cookie (Tunisian brand Saida) crumbs sieved to about 1.5 by 1.5 mm size and soaked with a little mango juice. In a subset of experiments, a much smaller feeder was used, 8 mm in diameter, to increase the density of food items (actually 16fold).

Ants that had found the feeder, taken up a food item and returned to the nest were followed further. The animals were tested either on their next foraging trip, or they were allowed a defined number of further visits to the feeder. Preliminary experiments had shown that after 5 visits the food search did not change further (see also (Wolf, 2007)). Therefore, ants were allowed to forage either once, or at least five times before being tested. For testing, the ants were guided individually into the test channel running in parallel close to the training channel. The animals were guided into test or training channels through a Y-shaped channel segment with a switch door. The switch door allowed selection of the appropriate channel without

disturbing the ants. In the test channel, the animal's search for food was recorded until it had completed its 6ths turning point (defined as a U-turn with at last 40 cm walking distance into the new direction). We noted the turning point distances with regard to the nest to the next 10 cm by means of a measuring tape.

For each ant, the median of the initial six turning point measures was calculated and taken as the search centre for statistical analyses. In addition, the variance of the initial six turning point measures (intra-individual variance) was calculated and evaluated further. The variance of the individual ants' search was considered as a proxy for search focusing (compare (Sommer & Wehner, 2004)).

For statistical comparisons between experimental groups Kruskal-Wallis ANOVA on Ranks was used. Comparisons of variances were performed as described in Sachs (Sachs, 1999). To test whether the variances of normally distributed data differed, the quotient of the variances was tested with the F-test (Sachs, 1999). To test for different variances in not normally distributed data the difference of the search centre to the median of the whole group was first calculated. These differences were then tested with the Mann-Whitney Rank Sum Test (Sachs, 1999). To compensate for multiple comparisons, the Holm-Bonferroni correction for multiple comparisons was used (Motulsky, 2010). Sigma Plot 9.01 with Sigma Stat 3.11 integration software (Systat Software Inc., San Jose, California, USA) was employed for calculation of significance levels and for visualisation as box plots. Box plots show medians and 25th and 75th percentiles, and whiskers indicate 10th and 90th percentiles.

Results

1. Food searches in the open desert terrain and in channels. The main results presented in this study rely on experiments performed in 7 cm wide channels that connected the ant nest to a feeder or to a test channel without food (Fig. 1). While such channel experiments have frequently been performed in the past (e.g. (Cheng and Wehner, 2002; Sommer and Wehner, 2004; Steck et al., 2009; Wittlinger et al., 2006)) we wanted to ascertain that the searches in the channels are similar to the searches in the open field, or if there should be quantitative differences we wanted to be able to assess these. Fig. 2 illustrates that search behaviour in the field and in the channels is similar indeed. To compare searches performed in the two situations, *Cataglyphis fortis* foragers were allowed to find a feeder established 10 m from the

nest and retrieve a food morsel from a large number of cookie crumbs (>800). Ants reliably search for such a plentiful feeding site on their next foraging trip, which was recorded with the feeder being removed. The searches recorded in the open field (Fig. 2A) are clearly centered on the previous location of the feeder. And when the ants' search trajectories are projected onto the nest-feeder axis, the resulting search distribution (Fig. 2B) is very similar to the search distribution recorded in the channel (Fig. 2C). This concerns both medians and spreads (details in legend Fig. 2).

2. Food abundance at the feeding site. Desert ants are apparently able to judge the yield of a feeding site upon their first visit. This is demonstrated by the data in Fig. 3A, D. The search median was centered on the previous nest-feeder distance only if the feeder had been supplied with many food items (>800) (Fig. 3A). If just 1, 5, or 25 food items had been offered, the ants centered their searches farther away from the nest, between 13 and 14 m, and the search spread was larger (details in legend Fig. 3). The groups with one, five or twenty-five food items in the feeder differ significantly from the group with a full standard feeder (ANOVA on Ranks with Dunn's post hoc test, $p < 0.01$ for one and twenty-five food items, $p < 0.05$ for five food items against the group with a filled feeder).

The same tendency is discernible for the variances of the individuals' searches (Fig. 3D). Ants that had visited a full feeder previously exhibited consistently small search variances (low variance and low spread of variances), while the searches for the feeders equipped with 1 to 25 food items were altogether more variable. No significant differences were observed here, however (ANOVA on Ranks, $p = 0.088$).

From these data two tendencies are evident. With a large number of food items, first, the search tended to be centered more accurately on the position where the food had been presented during the first visit, rather than on positions farther away from the nest. Second, spread and variance decreased, indicating a more focussed search.

3. Experience with the feeding site. The reliability of food available at the feeder appears to focus the search in a similar way, perhaps even more strongly, as does a high abundance of food in the feeder (Fig. 3B, E). After five or more training visits to the feeder, the ants that had experienced a full feeder and the ants that had encountered just one or five food crumbs showed no significant differences in their search behaviours. The searches were focussed on

nest-feeder distances of about 12 m, that is, noticeably farther from the nest than the original feeder position. Compared to the group with just one training run, the search medians thus shifted, from 9.85 m to 11.85 m in the group with many food crumbs, and from 14.43 m to 12.30 m for the group with 5 food crumbs. The variances of the searches also decreased, with statistical significance (test for variances after (Sachs, 1999) with Holm-Bonferroni correction for multiple comparisons; five food crumbs $p < 0.01$, many food crumbs $p < 0.05$; values for percentiles and variances see legend Fig. 3). In the group with one food crumb no notable shift occurred (12.75 m to 12.78 m) and the changes in variance did not yield significant differences either (even though intra-individual variances decreased, see next paragraph).

The most striking features in Fig. 3B and Fig. 3E are the reduced variances of the search distributions in the experienced ants. This is illustrated most clearly in Fig. 3E, with the search variances being similar to the situation with a full feeder visited just once (Fig.3D, bottom box plot). These reductions were significant for the groups with five and with many food crumbs in terms of variance in search medians (Fig. 3A, B), and significant for the groups with one food crumb in terms of intra-individual variance (Fig. 3D, E).

4. Is food density a proxy for food abundance? Ants do not literally count (e.g. (Franks et al. 2006)), raising the question of how *Cataglyphis* assesses food abundance. As an initial enquiry into this question, we changed the density of food items but kept their number constant (Fig. 3C, F). Twenty-five food crumbs were offered in a standard feeder of 32 mm diameter, or in a small feeder of 8 mm diameter, thus increasing food density 16fold. The ants that had paid a single visit to the small feeder exhibited a search pattern that significantly shifted towards the pattern elicited by a full feeder. The search median had changed from 14.10 m (large feeder) to 11.60 m (small feeder; 9.85 m being the value for one visit to a full feeder). This shift of the search medians was statistically significant (t-test $p = 0.013$), and the variances of the search medians also decreased significantly ($p < 0.02$) (Fig. 3C). Changes in intra-individual variances were not significant, however (Fig. 3F).

Discussion

Parameters that determine food searches: Abundance and reliability. We scrutinised which parameters elicit searches for a feeder. The parameters food abundance and reliability of food encounter appeared as obvious possibilities and were tested in this study (while food quality

had been examined to some extent previously; (Schmid-Hempel, 1984)). Food abundance was manipulated by varying the number of food items in the feeder, from one to five, twenty-five and more than 800. Reliability apparent to the ants was manipulated by allowing different numbers of training runs to the feeder before testing the ants, either after only one or after at least five training visits. An important initial test confirmed that *Cataglyphis* search behaviour is very similar in the channel arrangement used here and in many previous studies (e.g. (Cheng and Wehner, 2002; Sommer and Wehner, 2004; Steck et al., 2009; Wittlinger et al., 2006)), and in the open desert terrain (Fig. 2).

The amount of food appears to be of primary importance upon the first encounter with the food source, as shown by the data in Fig. 3A, D. Ants that had encountered a full feeder searched quite precisely at the position of the feeder in their subsequent test run. By contrast, ants that had encountered only one, five or twenty-five food crumbs searched over a much larger area. The two groups showed significant differences with regard to both, positions of search centres and (intra-individual) variances of their searches. Evidently, the ants are able to assess the abundance of food upon their first visit to the feeder.

Offering twenty-five food crumbs in a small feeder, 8 mm diameter compared to the standard 32 mm, reduced search variance ($p < 0.02$). This indicates that the ants do not evaluate the number of food particles – they do not literally count items (Franks et al. 2006) – but instead judge something like food density.

If food was presented reliably over five or more visits, the above differences between feeders with different food abundances disappeared (Fig. 3B, E). This is in good agreement with previous results that demonstrated that the approach to a feeding site stabilises after about five foraging trips with regard to the approach trajectory (Wolf, 2007). For desert ants a reliable feeder with one food crumb available upon each visit thus appears as valuable as a reliable feeder with a much larger amount, such as more than 800 food items. It further means that ants consider both, food abundance and corroborative learning of the reliability of a food source in future food searches.

An intriguing observation was the fact that increased experience with a feeding site shifted the search area farther away from the true nest-feeder distance, in the present case towards 12 m from 10 m nest-feeder distance. This finding was unexpected since one would assume that

with increased experience the ants' accuracy in localising the food source should also increase, focussing the search on 10 m (compare (Wolf, 2007)). And while the ants indeed narrowed their search, as expressed in the search variances (compare Fig. 3A and B), their search distances were well past 10 m.

These observations suggest independence of the two main aspects of a food search, position of the search centre and search spread, or variance. With regard to search variance, a narrow search would appear to indicate high motivation or high confidence regarding goal location. Higher motivation is assumed to be brought about by a larger number of successful previous visits, regardless of the reasons for this success, reliability or food abundance. This is borne out by the present data (Fig. 3).

With regard to search distance, the extension might be interpreted as reflecting the foragers' general tendency to expand their search territory over time as long as the visited segment of the nest surrounds provides food (Schmid-Hempel, 1984; Wehner et al., 1983; Wehner et al., 2004). Recent experiments suggest, however, that the extended search distance, compared to the true nest–feeder distance, may rather represent two competing pieces of navigational information. One is the animals' path integrator centring the search on a distance of 10 m from the nest. The other is guidance by the channel walls prompting the ants to follow the channel until the feeder is reached. This interpretation is suggested by experiments comparing food searches with and without guidance by extended landmark-like structures, such as the channels used here.

Acknowledgements. This study was supported by grants of the Volkswagen-Stiftung (project I/78 580) and the Deutsche Forschungsgemeinschaft (WO466/9-1) to HW. We thank Kathrin Judith Schwannauer and Sarah Elisabeth Pfeffer for their dedicated help with the field experiments in Tunisia. And we are grateful to Rudolf Jander and an anonymous reviewer for many helpful comments on the manuscript. The University of Ulm provided infrastructure for the project.

References

Cheng, K. and Wehner, R. (2002). Navigating desert ants (*Cataglyphis fortis*) learn to alter their search patterns on their homebound journey. *Physiol. Entomol.* 27, 285-290.

279 Franks, N. R., Dornhaus, A., Metherell, B. G., Nelson, B. R., Lanfear, S. A. J. and Symes, W.
280 S. (2006). Not everything that counts can be counted: ants use multiple metrics for a
281 single nest trait. *Proc. R. Soc. B Lond. Biol. Sci.* 273, 165-169.
282 Motulsky, H. (2010). *Intuitive Biostatistics. A Nonmathematical Guide to Statistical Thinking*.
283 Oxford University Press, inc., New York.
284 Sachs, L. (1999). *Angewandte Statistik: Anwendung statistischer Methoden*. Springer, Berlin.
285 Schmid-Hempel, P. (1984). Individually different foraging methods in the desert ant
286 *Cataglyphis bicolor* (Hymenoptera, Formicidae). *Behav. Ecol. Sociobiol*. 14, 263-271.
287 Sommer, S., Wehner,R. (2004). The ant's estimation of distance travelled: experiments with
288 desert ants, Cataglyphis fortis. J. Comp. Physiol. A. 190, 1-6.
289 Steck, K., Hansson, B. S. and Knaden, M. (2009). Smells like home: Desert ants, *Cataglyphis*
290 *fortis*, use olfactory landmarks to pinpoint the nest. *Frontiers Zool.* 6, 5
291 doi:10.1186/1742-9994-6-5.
292 Wehner, R. (1983). Taxonomie, Funktionsmorphologie und Zoogeographie der saharischen
293 Wüstenameise *Cataglyphis fortis* (FOREL 1902) stat. nov. (Insecta: Hymenoptera:
294 Formicidae). *Senckenbergia Biologie* 64, 89-132.
295 Wehner, R., Harkness, R.D., and Schmid-Hempel, P. (1983). *Foraging strategies of*
296 *individually searching ants*, Cataglyphis bicolor (Hymenoptera: Formicidae). G.
297 Fischer, Stuttgart.
298 Wehner, R., Meier, C. and Zollikofer, C. (2004). The ontogeny of foraging behaviour in
299 desert ants, *Cataglyphis bicolor*. *Ecol. Entomol*. 29, 240-250.
300 Wehner, R. and Srinivasan, M.V. (1981). Searching behaviour of desert ants, genus
301 *Cataglyphis* (Formicidae, Hymenoptera). *J. Comp. Physiol. A* 142, 315–338.
302 Wittlinger, M., Wehner, R. and Wolf, H. (2006). The ant odometer: stepping on stilts and
303 stumps. *Science* 312, 1965-1967.
304 Wolf, H. (2007). Desert ants adjust their approach to a foraging site according to experience.
305 *Behav. Ecol. Sociobiol*. 62, 415–425.
306 Wolf, H. and Wehner, R. (2000). Pinpointing food sources: olfactory and anemotactic
307 orientation in desert ants, *Cataglyphis fortis*. *J. Exp. Biol*. 203, 857-868.

Figures

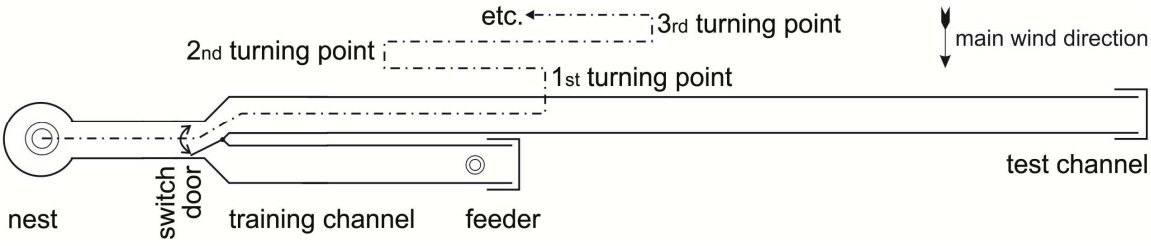


Fig.1. Schematic diagram of the channel setup. Arrangement of training and test channels; length of channels is not to scale; nest-feeder orientation 180° compass direction. Details see Methods.

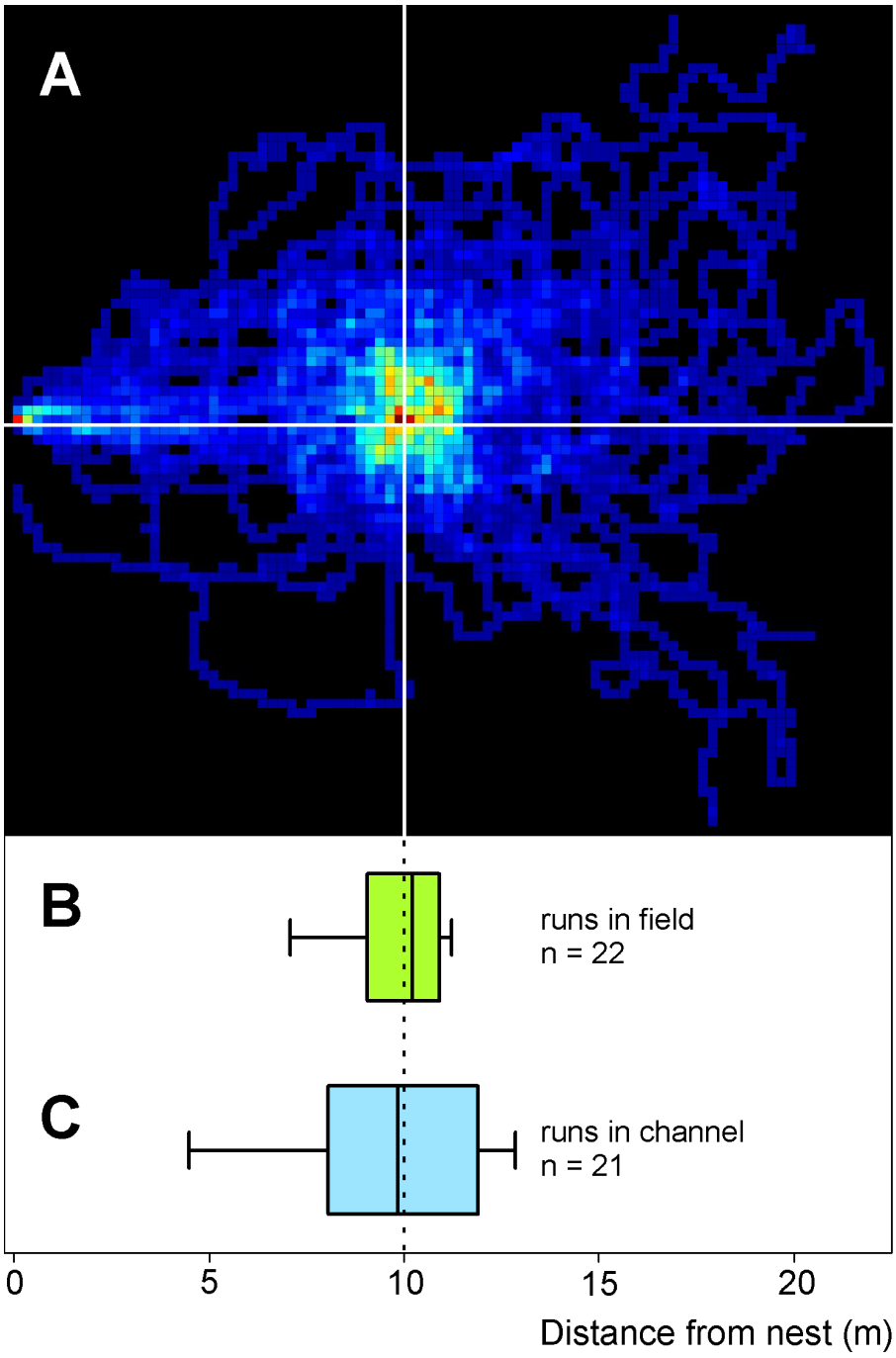


Fig.2. Desert ants' search behaviour in the open field and in channels. For the two-dimensional search density plot in (A), the numbers of ants' visits to each 25 x 25 cm pixel of the feeder surrounds was recorded, summed, and normalised to the maximum number of visits per pixel observed in the plot. The darkest red represents the highest density (100%), the darkest blue just a single visit (note individual walking trajectories discernible near the margin), and black areas were not searched at all (0%). Recordings lasted for 2.5 min after the animal had left the nest (red pixel on the left hand margin); nest-feeder distance was 10 m. The ants (n = 31) had visited the full feeder (>800 cookie crumbs) once before the recordings were made. To

construct the box plot in (B), the data in (A) were projected onto the nest-feeder axis, that is, any movements along the axis perpendicular to the nest-feeder direction were disregarded. Turning points were only recognised if the respective animal walked more than 40 cm into the new direction along the nest-feeder axis, in correspondence to the channel recordings (see Methods); only those animals were evaluated that performed at least 6 turning points according to this criterion; this reduced the number of ants from 31 in (A) to 22 in (B). The box plot in (C) presents searches recorded in the test channel used in all the other experiments described in this report. The ants had visited a full feeder once in the training channel before the recordings were made. Note the similarity of the plots in (B) and (C), attesting to comparable search behaviour in the channel and in the open field on the level of the present analysis. Box plots show medians, spreads (+75th, -25th percentiles) and whiskers (+90th, -10th percentiles) in this and the following figure.

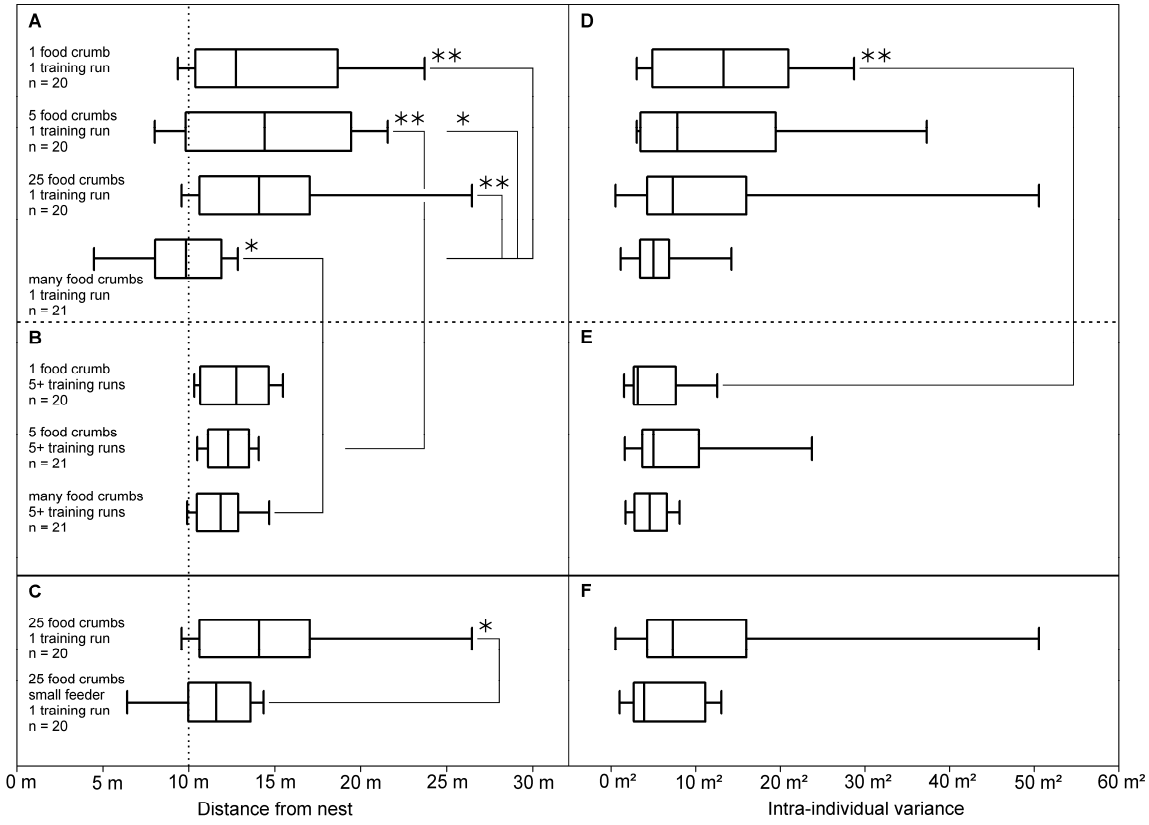


Fig.3. Distributions of food searches in the different experimental groups; (A) - (C) search distances; (D) - (F) intra-individual variances of ant's searches in the corresponding experimental groups. (A, D) Data from ants that had performed a single (training) visit to a feeder located in a channel, 10 m from the nest. The experimental groups differed in the amount of food available in the feeder, as noted on the left; further noted are numbers of experimental animals. Medians, spreads (+75th, -25th percentiles) (A), and medians and

spreads of intra-individual variances (D) for the different groups are as follows: Many (>800) food crumbs, 9.85 (+2.03, -1.80) m and 5.02 (+1.84, -1.52) m^2, twenty-five food crumbs 14.10 (+2.85, -3.42) m and 7.32 (+7.70, -2.72) m^2, five food crumbs 14.43 (+4.22, -4.60) m and 7.85 (+9.97, -4.31) m^2, one food crumb 12.75 (+5.0, -2.15) m and 13.32 (+7.40, -7.86) m^2. (B, E) Data from ants that had performed five or more (training) visits; the experimental groups differed in the amount of food available in the feeder. Medians and spreads (B) and medians and spreads of intra-individual variances (E) are: Many (>800) food crumbs, 11.85 (+0.99, -1.34) m and 4.60 (+1.84, -1.80) m^2, five food crumbs 12.30 (+1.15, -1.16) m and 5.03 (+5.12, -1.23) m^2, one food crumb 12.78 (+1.78, -2.03) m and 3.17 (+4.44, -0.48) m^2. (C, F) Data from ants that had visited a feeder equipped with twenty-five food items once before being tested. The feeder was either of standard size (32 mm diameter; same data as in (A)) or small (8 mm). Corresponding medians and spreads (C) and medians and spreads of intra-individual variances (F) were 14.10 (+2.85, -3.42) m and 7.32 (+7.70, -2.72) m^2, and 11.60 (+1.88, -1.63) m and 3.92 (+6.83, -1.22) m^2, respectively. Significant differences are indicated by brackets and asterisks; one asterisk, $p < 0.05$; two asterisks, $p < 0.01$. Absence of significant difference is not indicated; all experimental groups were tested against each other within (A), (B), (C), (D), (E) and (F) respectively. Further tested were the corresponding pairs between (A) and (B) and (D) and (E), that is, groups of experimental animals with the same number of food items in the feeder.

4 Unveröffentlichte Manuskripte

Die Manuskripte in diesem Abschnitt sind zur Veröffentlichung vorgesehen, wurden jedoch noch nicht von einem wissenschaftlichen Journal angenommen.

4.1 Re-visiting of plentiful food sources and food search strategies in desert ants

Das Manuskript „Re-visiting of plentiful food sources and food search strategies in desert ants“ wurde beim Journal „Frontiers in Neuroscience“ zur Veröffentlichung eingereicht und befindet sich im Moment im Reviewprozess. Mein Beitrag als Koautor zu diesem Manuskript beschränkt sich auf die Abschnitte 2 und 3. Diese Abschnitte beschreiben von mir durchgeführte Versuche, bei denen ich in der Planung, Durchführung und Auswertung maßgeblich beteiligt war.

Die finale Version dieses Manuskripts wurde unter
Harald Wolf, Matthias Wittlinger und Siegfried Bolek
Frontiers in Neuroscience 6:102 2012;
doi:10.3389/fnins.2012.00102
veröffentlicht.

Submitted on 30 March 2012 to
Frontiers in Neuroscience, section Frontiers in Decision Neuroscience, special topic issue
Decision-making in invertebrates,
solicited by Björn Brembs, 09 Feb 2012

Re-visiting of plentiful food sources and food search strategies in desert ants

Harald Wolf*, Matthias Wittlinger, Siegfried Bolek
Institute of Neurobiology, University of Ulm, Ulm, Germany

Correspondence:
Prof. Dr. Harald Wolf
University of Ulm
Institute of Neurobiology
D-89069 Ulm, Germany
harald.wolf@uni-ulm.de

running title: food search in desert ants

Abstract

North African desert ants, *Cataglyphis fortis*, re-visit plentiful feeding sites. Their decision to re-visit a feeder and the organisation of food searches has been little studied, however. We thus provide a review of recent findings and present new data on the topic.

At least two parameters determine the ants' assessment of site quality, namely, amount of food available and reliability of food encounter on subsequent visits. The amount of food appears to be judged by the concentration of items on the spot of food uptake. Initially the amount of food in a feeder dominates the foragers' decision to return, while reliability takes precedence in the course of a few visits.

The location of a worthwhile site is determined by the animals' path integration system. In particular, the distances of the feeding site are memorised as the arithmetic average of the distances covered during the previous outbound and homebound journeys.

Feeding sites that are small and inconspicuous cannot be approached directly with sufficient certainty, due to inevitable inaccuracies of the path integrator. Desert ants instead steer downwind of the goal to encounter the odour plume emanating from the food, and they follow this plume to the feeder. The angle steered downwind reflects the animals' maximal navigation error and is adjusted with experience.

In summary, food searches of desert ants provide an unexpected wealth of features that may advance our understanding of search, navigation and decision strategies. There are several points that warrant further scrutiny.

keywords: desert ant *Cataglyphis*, navigation, feeding site assessment, path integration, error compensation

1. Introduction

The life of animals, including more "simple" invertebrates, abounds with decisions, most of which bear on reproductive fitness or even survival. And while the individual decision may not be too important, a balanced strategy for arriving at viable decisions in the long term is certainly essential. Food acquisition is a good example here since it has direct consequences for survival and reproduction. When a forager encounters a plentiful feeding site it cannot fully exploit, is it useful to return later? Or are chances better to find food elsewhere, due to high food abundance or because other foragers will have removed the bounty next time around?

Desert ants are good study objects in this context because, first, food availability is easily manipulated in the barren and open desert habitat and, second, appreciation of food sources by the ants can be measured

quantitatively as the focussing of their food search behaviour. Moreover, the North African species *Cataglyphis fortis* is a well studied model system in navigation research (Wehner, 2003), with associated good knowledge of behavioural aspects. For instance, the ants may be trained to re-visit plentiful feeders, a property regularly employed in navigation research. Feeder location is determined by a path integrator that keeps track of a forager's position with respect to its nest throughout foraging excursions (Wehner and Wehner, 1986; Müller and Wehner, 1988; Wehner and Srinivasan, 2003).

Comparatively little is known, by comparison, with regard to the parameters that are used by the ants in evaluating a food source as valuable enough for the re-visiting, and with respect to other features associated with food searches. We thus provide an overview of recent results regarding the following questions, including some novel findings.
1. What prompts the ants to re-visit a feeding site in the first place? Is it the amount of food or the reliability of food encounter on sequential visits, for instance?
2. Is it the previous outbound or the last inbound journey that is used to establish the memory of the feeding site location?
3. In the case of small and inconspicuous food sources, is the accuracy of the path integrator sufficient to find the food source again? And if not, what strategies are used for a reliable encounter?

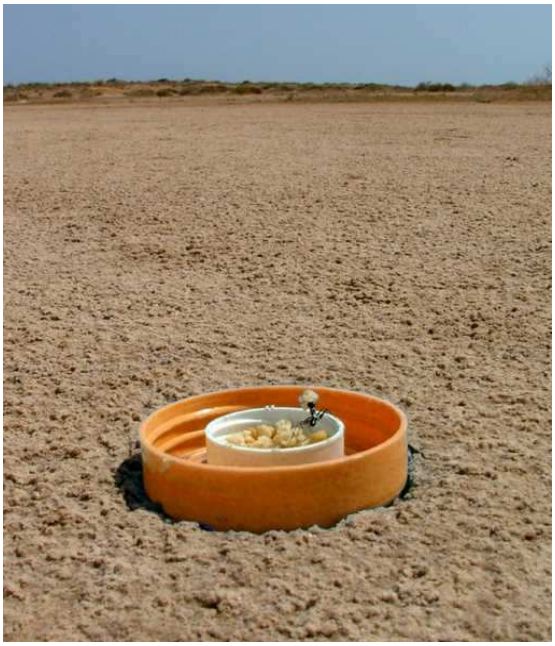


Fig.1. Experimental feeding stations. A feeding station on the desert floor is visited by a *Cataglyphis fortis* forager (Forel 1902) (Wehner, 1983). The lid of a marmalade jar is usually pressed into the desert floor (rather than left lying on top as shown here for clarity) to avoid any visual cues extending above desert floor level. The lid captures any food crumbs that are blown out of the small central food container or that are removed by the foragers but dropped during sampling of different items.

2. What prompts desert ants to return to a feeding site?

We examined whether it is the amount of food available on the previous visit or the reliability of food encounters on sequential visits that influences the re-visiting of feeding site by *Cataglyphis* ants. Only novice foragers were used in these experiments to avoid any influence from previous experience. A feeder was established at 10 m distance from the ant nest, and the ants were left to find the feeder by chance (similar to the situation in Fig.1). Once an ant had visited the feeder and returned to the nest with a food morsel, the next foraging trip was recorded. To record search behaviour, the feeder was removed, without leaving any trace and

especially odour cues on the desert floor (Wehner and Duelli, 1971; Wolf and Wehner, 2000). Alternatively, a minimum number of visits were allowed before recording the search. The recordings of all ants in a given experimental situation were superimposed to construct search density plots (see Fig.2).

It turned out that both parameters influence the desert ants' search for the feeding site. Ants that had encountered the feeder just once (Fig.2, left column) exhibited rather different search patterns upon their next visit, depending on the amount of food presented in the feeder. Contrasting with the initial chance encounter, this second visit was usually goal-oriented, as indicated by the often rather straight approach trajectories in Fig.2. Searches for a feeder with just a single food item were an exception (Fig.2, top left), with the ants' searches oriented into the approximate direction of the (now absent) feeder but lacking a discernible search centre and extending their search past the feeder without much notice given to that spot. This is not at all surprising since the respective ant had removed all food from the feeder on its previous visit and should not expect further morsels in that particular location, reflecting the typical situation for *Cataglyphis fortis* foragers that usually scavenge on scattered insect carcasses (Wehner et al., 1983). These searches thus reflect sector fidelity as reported previously (Wehner et al., 1983; Schmid-Hempel, 1984). When the feeder was equipped with many (>800) standardised cookie crumbs (ca. 1.5 by 1.5 mm in size; Fig.2, bottom left), the searches were clearly focussed, and with 5 food items the situation was intermediate (Fig.2, middle left). The highest search densities occurred close to the former feeder position, and search density was higher for the feeder with abundant food supply.

A larger number of successful visits had similar effects on search density as had food abundance. At the same time, repeated successful visits overrode the effect of abundance just described. If the ants were allowed to visit the feeder 5 or more times before being tested, all searches were focussed on the feeder position (Fig.2, right column), even if the feeder had yielded just a single item on each previous visit (Fig.2, top right).

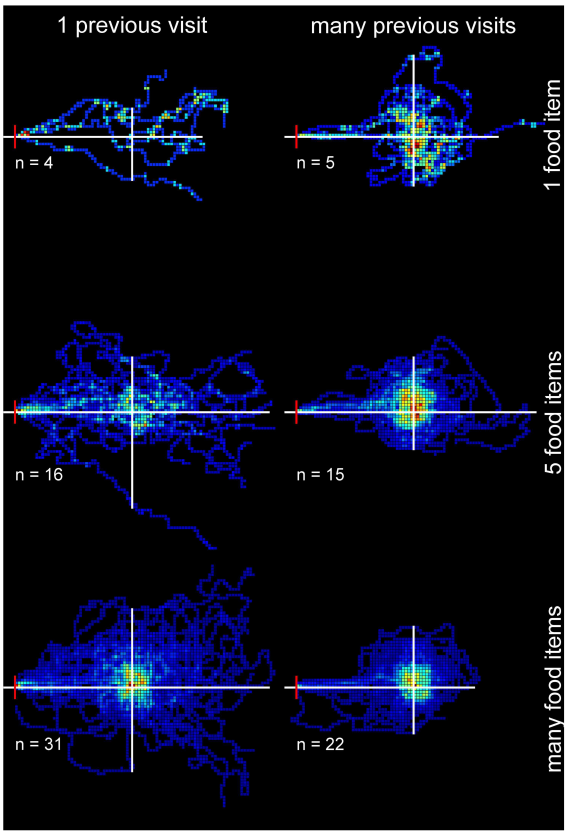


Fig.2. Density plots of desert ant search behaviour. The number of ants' visits to each 25 x 25 cm pixel of the density plot was recorded, summed, and normalised to the maximum number of visits per pixel observed in the plot. The darkest red represents the highest density (100%), the darkest blue just a single visit (note individual walking trajectories discernible close to the margin), and black areas were not searched at all (0%). Recordings lasted for 2.5 min after the animal had left the nest (red indicator line on the left of each graph); nest-feeder distance was 10 m. Note that the peaks of the distributions are not exactly at the previous position of the feeder, marked by white cross lines. This demonstrates that no orientation cues were left behind by the feeder. Food supply of the feeder and number of previous (training) visits are noted in the

margins of columns and rows; numbers of ants tested are noted in the lower left corner of each plot.

In summary, both food abundance and the reliability of food encounter are assessed by the ants. And increases in both parameters lead to more focussed searches for the food source, with reliability overriding food abundance after several visits. More importantly, desert ants *Cataglyphis fortis* exhibit true point fidelity, in addition to the sector fidelity reported previously. Sector fidelity appears to be applied for single food items that are removed upon being met by the forager. If food is left back at the food site, or food is encountered reliably over several visits, the ants show well focussed searches for the familiar food source.

Assessment of feeding sites in *Cataglyphis* thus appears comparable to that of more sophisticated food assessment strategies in other ants. For instance, *Lasius niger* (Mailleux et al., 2000) and *Pheidole pallidula* (Detrain and Deneubourg, 1997) assess yield or size of a food supply at least roughly in the context of nest mate recruitment. Other species, such as *Formica schaufussi*, do not exhibit such assessment (Robson and Traniello, 1998) but appear to focus primarily on food quality (Fourcassié et al., 1993; Traniello et al. 1992).

Indeed, food quality is another parameter that may influence *Cataglyphis*' motivation to search for a familiar feeding place. Previous data indicate that food quality may have an effect (Schmid-Hempel, 1984), although this aspect will require much further scrutiny. What the ants consider high-quality food may vary, depending of the time of the year, the food naturally available at a given time, requirements of the brood, and other factors, even though in *Formica schafussi* no such variations were observed (Traniello et al., 1992). These complications may as yet have prevented a detailed study of this aspect.

The observation of point fidelity in a quantitative manner is an important novel finding of the project. Although point fidelity is routinely employed when training ants to visit a feeding site, this aspect had as yet received almost no attention, in contrast to the well-known sector fidelity (Wehner et al., 1983; Schmid-Hempel, 1984; see also Buchkremer and Reinhold, 2008). In summary, point fidelity appears to be used for feeders worthwhile re-visiting due to large food supply or high reliability, while sector fidelity would appear to represent the normal mode of foraging for isolated prey items such as scattered arthropod carcasses.

3. Is it the previous outbound or the last inbound journey that establishes the memory of the feeding site location?

Desert ants *Cataglyphis* primarily use path integration to navigate in their desert habitat while foraging (Wehner and Srinivasan, 2003), although landmarks (e.g. Wehner et al., 1996), ground structures (Seidl and Wehner, 2006) and odour marks (Steck et al., 2009, 2010) are also used if available. The ants use a skylight compass (Wehner, 1997; Wehner and Müller, 2006) and a stride integrator (Wittlinger et al., 2006, 2007,) to monitor their meandering search paths and constantly update distance and direction back to the nest. The ants also use their path integrator to re-visit plentiful or reliable feeding sites (Wolf and Wehner, 2000). It has remained unclear, however, what is used to memorise the feeder position – is it the straight homebound path from the feeder, is it the state of the path integrator when finding the food, that is, the outbound journey, or are these two measures combined, and if so, in which manner?

These questions were addressed (Bolek et al., 2012) by connecting an ant nest to a U-shaped metal channel, 7 cm wide and with walls 7 cm high. A plentiful feeder was placed into this training channel at 20 m (or 10 m, below) distance from the nest. A much longer test channel was arranged just next and in parallel to the training channel. This setup allowed selective assessment of the distance component, or odometer, of the ants' path integrator. Once an ant had visited the feeder and returned to the nest with a food morsel, its next foraging trip was monitored. The animal was led into the (empty) test channel *via* a switch door (Bolek et al., 2012, their Fig.1), however, and not into the training channel with the feeder. The ants' search for food in the test channel was recorded by noting the initial six turning points of the ants' search trajectories to calculate medians and spread values (Fig.3). These (control) ants searched for food quite reliably close to the previous nest feeder distance of 20 m. This was to be expected, not least from the preceding experiments on feeder assessment (Fig.2). In the following set of experiments, we altered the distance of the experimental animals' homebound journey by gently catching them at the feeder once they had taken up a food item, and releasing the ants closer to the nest, at half the outbound distance, i.e. 10 m. One would expect these animals to concentrate their searches for food around 10 m if they took their homebound journey for memorising the feeder position, or around 20 m if they took their outbound journey instead.

The data in Fig.3 demonstrate that the ants follow neither of these expectations but rather average the out- and inbound path lengths. Furthermore, they consider the linear average, instead of the harmonic average or other averaging options, at least in the present experimental situation. It will be interesting to see if with more typical outbound search trajectories – meandering and much longer than the straight inbound path – the weighting of the two legs of the foraging trip changes.

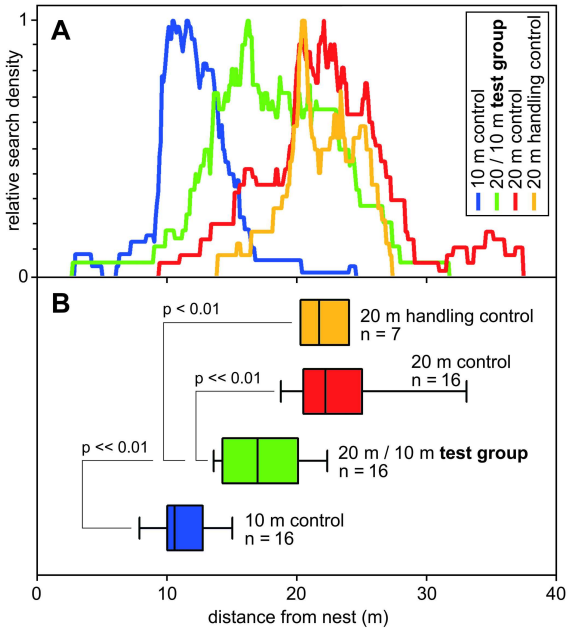


Fig.3. Search behaviour of desert ants on their outbound journey, from the nest to the site of a previously present feeder. (A) Normalised search densities (no. of visits per 10 cm bin of test channel). Colour code noted in top right inset. (B) Corresponding box-and-whisker plots (boxes, medians and 25th and 75th percentiles; whiskers, 10th and 90th percentiles); abscissa, distance from the nest. Colour code corresponds to (A); indicated are numbers of animals and significant differences including significance levels. Medians of the turning points of the food searches of the ant individuals were used to calculate ANOVAs, with pair-wise comparisons according to Holm–Sidak post hoc test.

The present result is in good agreement with the few previous reports on food site vectors, particularly Cheng and Wehner (2002). Similar observations were made in honeybees (Otto, 1959), although in honeybees contradictory results also exist (Srinivasan et al., 1997).

4. Is the accuracy of the path integrator sufficient to find the food source again?

Any navigation system has a limited accuracy, although present technical systems may be very precise. In the case of desert ant navigation, the accuracy is surprisingly good, considering the meandering foraging paths, large foraging distances, and inherent errors in the path integrator (Müller and Wehner, 1988). This accuracy is not sufficient, however, to steer precisely at a goal smaller than a few degrees in azimuth without landmarks or other structures supporting orientation (Wolf and Wehner, 2000, 2005; Wolf, 2007). This is acceptable for *Cataglyphis* ants since, first, the immediate nest surrounds will be familiar to a forager after its initial few trips, and actually already from refuse deposition and short exploratory outings by the ant before assuming its foraging task (Wehner et al., 2004). Second, the ants possess a number of backup strategies, including olfactory orientation (Wolf and Wehner, 2000) and an efficient search strategy (Merkle and Wehner, 2010; Wehner and Srinivasan, 1981). Nonetheless, navigation inaccuracy may present a problem for re-visiting a plentiful feeding site, at least initially.

4.1. Downwind approach strategy

Cataglyphis ants minimise these problems by using other cues to localise a food source, if such cues happen to be available. Landmarks are an obvious possibility (e.g. Wehner et al., 1996), and odours are another important cue (Steck et al., 2009, 2010,). Desert ant food – typically arthropod carcasses, or cookie crumbs in the case of experimenting biologists – will normally exude some odour. This odour does not only alert the ants to novel food items over a distance (Wehner and Duelli, 1971), it also allows guided approaches to a familiar feeding site. The ants usually steer downwind of a known food source to encounter the odour plume emanating from the food (similar to the situation depicted in Fig.4A). Once the ants have encountered the plume, it will safely guide them to the food source. Such a strategy affords a detour and thus a longer path than a direct approach. In return, it avoids missing of the goal, and of small food locations in particular. With a direct approach, the ants would inadvertently walk into an area upwind of the food in about 50% of the cases due to navigation inaccuracies. And the resulting searches are usually much longer than the detour required by the downwind strategy (Fig.4B; Wolf, 2007). In the sample traces shown in Fig.4B, the average detour required by the downwind approach extends the walking path by about 28% of the nest-feeder distance, that is, from 5.7 m nest-feeder distance to 7.3 m walking trajectory. The search trajectory initiated after passing the food on the upwind side is an average two times (198%) the nest-feeder distance, extending the approach from 5.7 m nest-feeder distance to an average 17.0 m walking trajectory.

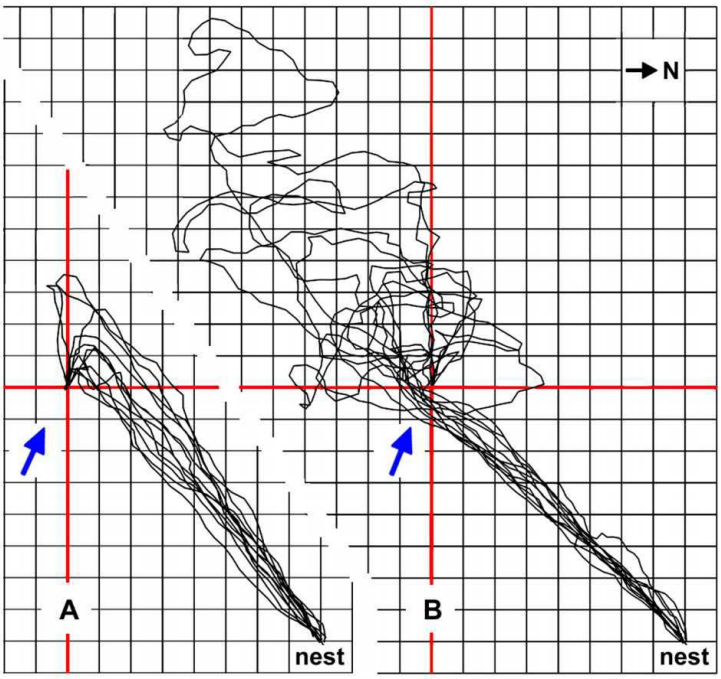


Fig. 4. The downwind approach strategy exhibited by *Cataglyphis* ants reduces foraging path lengths. Typical downwind approaches of four foragers (between two and five runs per ant) are shown in (A), the final upwind segments guided by the odour traces emanating from the small and inconspicuous feeder (see Fig.1). Feeder position is marked by red cross lines; grid line distance is 0.5 m. Ambient wind direction is indicated by blue arrow. The downwind approach afforded an additional 1.6 m walking distance compared to a beeline approach, on average. (B) The same ants occasionally choose a slightly different path, probably due to little experience and slight shifts in wind direction (Wolf, 2007). Approaches of the same four animals, performed just before or after the sample runs shown in (A) and leading into to an area upwind of the food source, are superimposed in. They demonstrate that the ants missed the feeder by passing upwind of the odour traces and illustrate the ensuing searches of an average 9.7 m walking distance, in addition to the normal downwind approach of about 7.3 m. Compass north is indicated in the top right corner; nest-feeder distance is 5.7 m.

4.2. Error compensation

The downwind approach strategy is used by desert ants quite reliably, although adjustment of the downwind distance occurs during the initial 4 to 6 visits of a food source (Wolf, 2007). It represents a so-called error compensation strategy (Biegler, 2000), that is, inevitable navigation errors are compensated, or rather accounted for, by tailoring the approach strategy to minimise search effort. In the case of the desert ants' downwind approach this means that the animals consider their angular steering error by keeping downwind of the assumed goal direction by their expected maximum error angle, which will safely lead them into the downwind area and allow encountering the food odour. It also means that the distance steered downwind of a food source should increase linearly with nest feeder distance. And this is indeed borne out when establishing feeding stations at different distances from an ant nest, ranging from 5 m to 60 m (Fig.5A), or even 75 m (Fig.5B), although ants are difficult to train to such distant feeding sites. The angle steered downwind of the food site is in the range of 4-8°, which should correspond to the maximum navigation error according to the error compensation strategy (Wolf and Wehner, 2005).

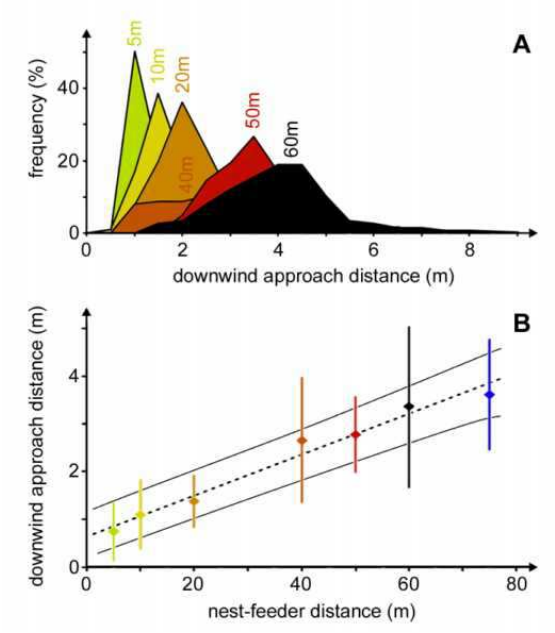


Fig.5. Compensation of navigation inaccuracy by downwind approach.
(A) Distributions of downwind approach distances for different nest–feeder distances. Histograms were recorded at the nest–feeder distances noted above the peak bins (bin widths 0.5 m). Different histograms are distinguished by different colours. For the different histograms, the numbers of recordings (n) and ant individuals (N) were as follows: 5 m, n=747, N>21; 10 m, n=420, N>24; 20 m, n=668, N>29; 40 m, n=127, N>8; 50 m, n=41, N>11; 60 m, n=165, N>10; 75 m, n=6, N=3 (see Wolf and Wehner, 2005). (B) The same data set is shown as a plot of downwind approach distance (d) against nest–feeder distance (D). Dotted line indicates the best-fit regression (d=0.4D+0.56), thin lines mark 95% confidence intervals. Measurements for each individual were pooled before calculating means, SD and regression line. Colour code as in (A).

In other words, desert ants *Cataglyphis* are able to judge their own navigation accuracy. Although this knowledge appears to be coarse initially and is adjusted during the first 3-5 visits to a familiar site (Wolf, 2007), this result is remarkable for an insect navigator. It is particularly unexpected in view of the fact that the typical prey of *Cataglyphis* are scattered arthropod carcasses that do not warrant a return to the previously visited site.

The downwind approach trajectory is adjusted if the feeder is relocated experimentally (Fig.6) (Schmid, 2010), further attesting to notable sophistication in *Cataglyphis*' approach to known feeding sites. When the feeder is moved into the upwind direction (data not shown), the ants still meet the odour plume emanating from the food on their habitual trajectory, although at a larger distance from the feeder than usual. In this situation, the downwind approach is rapidly readjusted to match the new feeder position. Already the second visit may exhibit an approach trajectory that does not change much in the course of further visits; and this is reliably true for the third visit. This (re-) adjustment to the feeder position is thus faster than in inexperienced ants, where it takes about three to five approaches (above; Wolf, 2007).

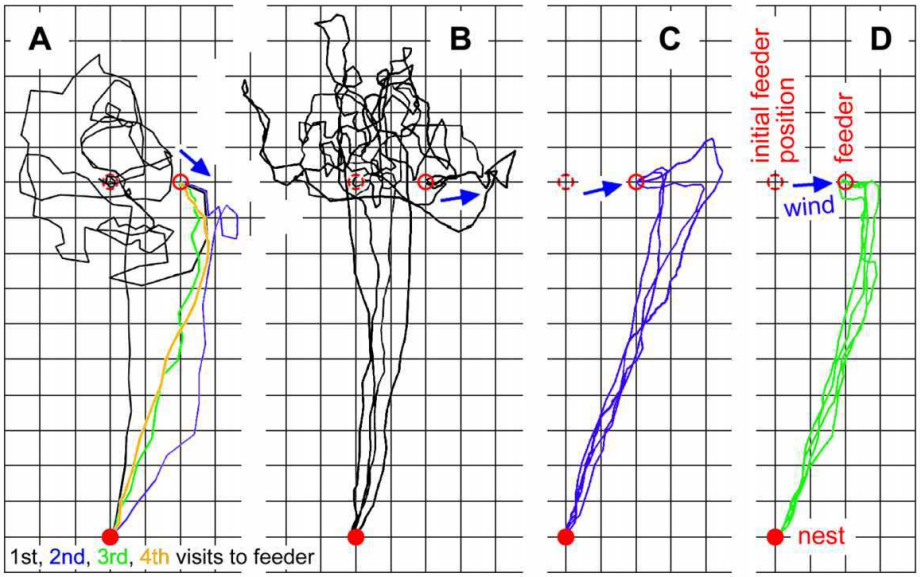


Fig.6. Adjustment of downwind approaches after relocation of the feeding site. (A) Recordings of the initial 4 visits of an individual forager after the feeder (red circle) had been moved 2 m downwind from its original (training) position (**red** broken circle). The ant thus missed the food odour upwind on its first visit (black) to the new site and found the food only after a lengthy search. Already on its second visit (**blue**) after the feeder relocation the ant adjusted its downwind approach accordingly. With the third (**green**) and fourth (**orange**) visits the new approach trajectory was stably established. Blue arrow indicates approximate current wind direction. (B) Superposition of the **first** visits of 4 ant individuals after downwind relocation of the feeder (different ants and different nest than the data shown in (A)). (C) Superposition of the **second** visits of the 4 ant individuals shown in (B); (D) superposition of their **third** visits. Colour code as in (A). Nest positions are indicated by filled red circles, compare labels in (D); grid line spacing is 1 m.

The situation is more dramatic when the feeder is moved into the downwind direction, past the ants' normal approach trajectories (Fig.6). In that case, the animals will miss both, feeder and odour plume, on their first approach after feeder relocation (Fig.6A, B). The ensuing search is eventually successful but may afford considerable time and walking distance (compare Fig.4B). Again, the ants usually adjust their approach to the new feeder position already with next foraging trip (Fig.6C), or at least with the third visit to the feeder (Fig.6D). Only rarely does it take more than three visits to arrive at a stable approach trajectory with the downwind distance appropriate for the situation (Wolf and Wehner, 2005). Again, thus, (re-) adjustment to a new feeder position is faster than in inexperienced ants (Wolf, 2007).

5. Conclusions & outlook

Food searches in desert ants, *Cataglyphis fortis*, provide an unexpected wealth of features that may advance our understanding of search, navigation and decision strategies. More detailed studies would appear promising in particular for the following three aspects: (i) The assessment of food site quality, beyond food abundance and reliability of food encounter; this concerns the chemical quality, the density, or the size of food items, for instance; (ii) the mode of memorising food site vectors in more typical food searches, with meandering outbound search paths and straight homebound paths; (iii) the downwind approach strategy of desert ants with regard to the adjustment of the downwind distance under different circumstances,

such as wind conditions, desert floor structure, presence of landmarks.

Conflict of interest statement. The authors declare that this research was conducted in the absence of any commercial or financial relationships that could be construed as a potential conflict of interest.

Acknowledgements. We thank Ursula Seifert for finishing and organising the English text. Kathrin Schwannauer and Sarah Pfeffer were great field assistants and Nadine Schmid recorded the data shown in Fig.6 in the course of her state exam thesis. Bernhard Ronacher and Rüdiger Wehner provided input to the initial development of project ideas. We are grateful for funding by the Deutsche Forschungsgemeinschaft (WO466/9-1) and the Volkswagen-Stiftung (I 78 580) to H.W. and for infrastructural support by the Universities of Zurich and Ulm. The manuscript was initially prepared during H.W.'s stay at the Institute for Advanced Study in Berlin; support by the Institute is gratefully acknowledged.

References

Biegler, R. (2000). Possible uses of path integration in animal navigation. *Anim. Learn. Behav.* 28, 257-277.

Bolek, S., Wittlinger, M. and Wolf, H. (2012). Establishing food site vectors in desert ants. *J. Exp. Biol.* **215**, 653-656; doi 10.1242/jeb.062406

Buchkremer, E.M. and Reinhold, K. (2008). Sector fidelity—an advantageous foraging behavior resulting from a heuristic search strategy. *Behav. Ecol.* 19, 984-989.

Cheng, K. and Wehner, R. (2002). Navigating desert ants (*Cataglyphis fortis*) learn to alter their search patterns on their homebound journey. *Physiol. Entomol.* 27, 285-290.

Detrain, C. and Deneubourg, J.-L. (1997). Scavenging by *Pheidole pallidula*: a key for understanding decision-making systems in ants. *Anim. Behav.* 53, 537–547.

Fourcassié, V. and Traniello, J.F.A. (1993). Effects of experience on food-searching behavior in the ant *Formica schaufussi* (Hymenoptera: Formicidae). *J. lnsect Behav.* 6, 287-299.

Mailleux, A.-K., Deneubourg, J.-L. and Detrain, C. (2010). How do ants assess food volume? *Anim. Behav.* 59, 1061–1069; doi:10.1006/anbe.2000.1396

Merkle, T. and Wehner, R. (2010). Desert ants use foraging distance to adapt the nest search to the uncertainty of the path integrator. *Behav. Ecol*. 21, 349-355.

Müller, M. and Wehner, R. (1988). Path integration in desert ants, *Cataglyphis fortis*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 85, 5287-5290.

Otto, F. (1959). Die Bedeutung des Rückfluges für die Richtungs- und Entfernungsangabe der Bienen. *Zeitschr. Vergl. Physiol.* 42, 303-333.

Robson, S.K. and Traniello, J.F.A. (1998). Resource assessment, recruitment behavior, and organization of cooperative prey retrieval in the ant *Formica schaufussi* (Hymenoptera: Formicidae). *J. Insect Behav.* 11, 1-22.

Schmid, N. (2009). Optimierungsstragien der Wüstenameise (*Cataglyphis fortis*). Erwerb der „Downwind Strategy" und Anpassung an veränderte Randbedingung. *Wissenschaftliche Arbeit zum Staatsexamen für das Lehramt an Gymnasien (thesis for high school teacher's state exam).* University of Ulm, pp. 1-54.

Schmid-Hempel, P. (1984). Individually different foraging methods in the desert ant *Cataglyphis bicolor* (Hymenoptera, Formicidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 14, 263-271.

Seidl, T. and Wehner, R. (2006). Visual and tactile learning of ground structures in desert ants. *J. Exp. Biol.* 209, 3336-3344.

Srinivasan, M. V., Zhang, S. W. and Bidwell, N. J. (1997). Visually mediated odometry in honeybees. *J. Exp. Biol*. 200, 2513-2522.

Steck, K., Hansson, B. S. and Knaden, M. (2009). Smells like home: Desert ants, *Cataglyphis fortis*, use olfactory landmarks to pinpoint the nest. *Frontiers Zool.* 6:5 doi:10.1186/1742-9994-6-5.

Steck, K., Knaden, M. and Hansson, B .S. (2010). Do desert ants smell the scenery in stereo? *Anim. Behav*. 79, 939–945.

Traniello, J.F.A., Kozol, A.J. and Fournier, M.A. (1992). Resource-related spatial patterns of search in the ant *Formica schaufussi*: A field study. *Psyche* 99, 87-93.

Wehner, R. (1983). Taxonomie, Funktionsmorphologie und Zoogeographie der

saharischen Wüstenameise *Cataglyphis fortis* (Forel 1902) stat. nov. (Insecta: Hymenoptera: Formicidae). *Senckenbergia Biologie* 64, 89-132.

Wehner, R. (1997). "The ant's celestial compass system: spectral and polarization channels," in *Orientation and Communication in Arthropods*, ed. M. Lehrer (Basel, Switzerland: Birkäuser), 145-185.

Wehner, R. (2003). Desert ant navigation: how miniature brains solve complex tasks. *J. Comp. Physiol. A.* 189, 579–588.

Wehner, R. and Duelli, P. (1971). The spatial orientation of desert ants, *Cataglyphis bicolor*, before sunrise and after sunset. *Experientia* 27, 1364-1366.

Wehner, R., Harkness, R.D. and Schmid-Hempel, P. (1983). *Foraging strategies in individually searching ants* Cataglyphis bicolor (Hymenoptera: Formicidae). Stuttgart, Germany: Fischer.

Wehner, R., Meier, C. and Zollikofer, C. (2004). The ontogeny of foraging behaviour in desert ants, *Cataglyphis bicolor*. *Ecol. Entomol.* 29, 240 -250.

Wehner, R., Michel, B. and Antonsen, P. (1996). Visual navigation in insects: coupling of egocentric and geocentric information. *J. Exp. Biol.* 199, 129–140.

Wehner, R. and Müller, M. (2006). The significance of direct sunlight and polarized skylight in the ants' celestial system of navigation. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 33, 12575-12579.

Wehner, R. and Srinivasan, M.V. (1981). Searching behaviour of desert ants, genus *Cataglyphis* (Formicidae, Hymenoptera). *J. Comp. Physiol. A* 142, 315–338.

Wehner, R. and Srinivasan, M.V. (2003). "Path integration in insects", in *The neurobiology of spatial behaviour*, ed. K. J. Jeffery, (Oxford, UK: Oxford University Press), 9-30

Wehner, R. and Wehner, S. (1986). Path integration in desert ants. Approaching a long-standing puzzle in insect navigation. *Monit. Zool. Ital. (NS)* 20, 309–331.

Wittlinger, M., Wehner, R. and Wolf, H. (2006). The ant odometer: stepping on stilts and stumps. *Science* 312, 1965-1967.

Wittlinger, M., Wehner, R. and Wolf, H. (2007). The desert ant odometer: A stride integrator that accounts for stride length and walking speed. *J. Exp. Biol.* 210, 198-207.

Wolf, H. (2007). Desert ants adjust their approach to a foraging site according to experience. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 62, 415–425, doi: 10.1007/s00265-007-0469-0.

Wolf, H. and Wehner, R. (2000). Pinpointing food sources: olfactory and anemotactic orientation in desert ants, *Cataglyphis fortis*. *J. Exp. Biol.* 203, 857-868.

Wolf, H. and Wehner, R. (2005). Desert ants compensate for navigation uncertainty. *J. Exp. Biol.* 208, 4223-4230.

4.2 Follow the (grey) channel: Use of leading structures by North African desert ants

Das Manuskript „Follow the (gray) channel: Use of leading structures by North African desert ants“ entstand in Zusammenarbeit mit Prof. Dr. Harald Wolf. Die Versuchsidee, das Experimentaldesign, Vorbereitung, Durchführung, Datenauswertung und das Erstellen des ersten Manusktiptentwurfs lagen dabei maßgeblich in meinem Aufgabenbereich. Harald Wolf unterstützte dabei mit Tipps und Verbesserungsvorschlägen zur Datenauswertung und unterstützte die Weiterentwicklung meines ersten Manuskriptentwurfs zum vorliegenden Manuskript.

1 **Follow the (grey) channel: Use of guiding structures by North African desert ants**

2 Siegfried Bolek, Harald Wolf

Summary

North African desert ants of the species *Cataglyphis fortis* use vector navigation as primary tool for navigation. They also make use of landmarks when these happen to be available to improve navigation certainty and success.

In an earlier study scrutinizing food search behaviour, the ants showed remarkable and systematic deviations from the expected search distances after a certain amount of training. We hypothesize that these deviations originate from the use of the channel walls as visual guiding structures after repeated training. To test this hypothesis, we prohibited the ants from seeing the channel walls by covering all but the very dorsal parts of their eyes with opaque paint. This experiment was repeated on a test field with an alley of black cylinders instead of the channel walls, to ensure that our findings hold for the ants' natural environment.

As a result, we found that ants that had covered eyes in training and test were not influenced by the channel walls or the alley of black cylinders and didn't deviate from the expected search distances. This shows that ants that are searching for known food sources consider visual guiding structures in their search strategy, supporting the above hypothesis.

Introduction

Cataglyphis fortis (Forel 1902) (Wehner 1983) ants live in the salt flats of North Africa. Due to regular flooding of these sabkhas they are practically devoid of landmarks. In this environment *C. fortis* relies on vector navigation as primary means of navigation. *C. fortis* workers readily use further additional cues, however, such as landmarks, when navigating in their environment (Wehner 2009). Indications for the use of such additional cues were described as early as 1913 in the closely related species *Cataglyphis bicolor* by Felix Santschi. He reports the workers of *C. bicolor* to follow certain routes through the vegetation (Santschi 1913). Since *C. bicolor* does not use pheromone trails (like *C. fortis*), these routes have to be maintained by different means. Here we present experiments that show how *Cataglyphis* uses channel-like structures in navigation.

The weighing of the two mechanisms, vector- and landmark-based navigation, is known to be dependent on the motivational stage of the ant. At the beginning of a directed return run, vector navigation is the dominating means of navigation. In the course of the run, landmark based navigation gains influence on the course. With the vector approaching a zero state, the landmark cues become the dominant means of navigation (e.g. Bregy et al. 2008).

Apart from the state of the vector, familiarity with a landmark may also play a role, as suggested in a theoretical paper on visual navigation by Baddeley and colleagues (Baddeley et al. 2012).

In channel experiments scrutinizing the food search behaviour of *C. fortis*, workers showed a remarkable and consistent shift of the search centre towards the far end of the channel (Bolek et al. in press). This shift only occurred in trained ants that had foraged at least five times at an experimental feeding site. By contrast, naive ants that had paid only a single visit to the feeder searched around the previous feeder position (Fig. 2). Our hypothesis is that this shift was caused by the use of the channel walls as visual guiding structures. The shift of the search centre was then due to the competing information derived from vector navigation, indicating the food source after 10 m, and a landmark guiding system inducing the ants to follow the walls until the food source is encountered.

Channels have frequently been used in nest search paradigms (e.g. Wittlinger et al. 2006, Steck et al. 2009), but shifts of the search centres that depend on the training experience of the ants have not been observed in these experiments. It appears that a shift of the search centre in channel experiments after training is a phenomenon that occurs in food search behaviour only and not in nest search behaviour.

Since channel experiments are used more frequently to address questions concerning the food search behaviour in the desert ants (e.g. Cheng & Wehner 2002, Bolek et al. 2012), such unexpected effects of the channels on food search behaviour need to be considered in future experimental designs.

Methods

The experiments took place in the months of June to September 2010 and 2011. The experimental sites were salt flats near the Tunisian costal village of Mahares (34.53 N, 10.55 E WGS84). Naive *C. fortis* workers from two different nests were used for the channel experiments, a third nest was used for the field experiments. All foraging ants from the nests were marked with an individual colour code using car paint.

To demonstrate that untrained ants search at the previous feeder position whereas trained ants shift their search in channel experiments, we compared a group of ants that foraged only once (channel novice group) with a group that foraged at least five times (channel trained group) before being tested (fig. 2). Apart from the channel novice group, the ants in all experimental groups foraged at last five times before being tested and were thus considered to be trained.

Our hypothesis was that the shift of the search centre is caused by visual cues. We thus used

experimental groups with covered eyes and compared their search behaviour to that of ants that had no eye covers. Eye covers were applied under a dissection microscope using opaque car paint. The paint covered the ventral and lateral parts of the eyes, leaving only the dorsal part open, a region used by the animals for their sky compass. Since the lateral parts of the eyes are necessary for landmark recognition (Wehner et al. 1996) we expected these ants to show no shifts in their food searches if this shift should be caused by landmark or panorama vision. Eye covers were controlled after the ants had been tested, and data from ants without intact eye cover were discarded. The food crumbs used as reward for the ants were standardized pieces of biscuit (Tunisian brand Saida, cut and sieved to approximately 1.5 by 1.5 mm) flavoured over night with a few drops of mango juice. To keep track of the different foragers, the ants were marked individually with a colour code applied on the animals' thoraces and gasters.

Two types of experiments were conducted, channel experiments and field experiments, the later providing a more natural experimental environment for the ants. The setup for the channel experiments consisted of two parallel channels (U-shaped aluminium profiles, 7 cm width, 7 cm height) that were connected via a switch door to the nest (fig. 1). One of the channels contained a feeder filled with biscuit crumbs at a distance of 10 m from the nest (while extending to about 11.5 m from the nest). This was the training channel. The other channel was on the upwind side of the test channel (to avoid food odours to be blown into this channel) and contained no food. This channel was used as test channel and extended to about 35.5 m from the nest to prevent the searching ants to reach the end of the channel. By means of the switch individual ants could be guided selectively into either training or test channels. Two experimental groups were formed in the channel experiments. The first group was a control group (channel trained group) that was trained and tested without manipulations and was thus prone to show a shift of the search behaviour. The second group was the test group (channel blind group) that had the ventral and lateral parts of their eyes covered with car paint in both training and test situations.

The search runs were recorded to the next 0.1 m by means of a measuring tape strung along the test channel. We recorded the first six turning points of the ants, a turn being defined as a U-turn followed at least 40 cm locomotion in the new direction. From these six turning points, the median was calculated as the search centre of the respective ant. These search centres were then used as data for further evaluation, statistics and the construction of diagrams. Sigma Plot 9.01 with Sigma Stat 3.11 integration (both Systat Software, Inc. San Jose, California, USA) were used for statistic analyses and diagrams.

Field experiments were carried out on a flood plane without any landmarks. A white 20 m by 20 m grid (line spacing 2 m) was painted on the ground adjacent to a nest. At the centre of this grid, 10 m from the nest entrance, a feeding site was established. The feeder was dug into the soil to fit evenly with the desert surface and could not be seen from the approaching ants' point of view.

The training in the field experiments started when an ant found the feeding site by chance. After the ant had at least foraged five times to the feeding site, the training was considered finalized and the feeder was removed. Without any food or food odour left on the test field, the next foraging run of the ant was recorded on paper with a sketch of the grid for 2 minutes and 30 seconds.

Three experimental groups were tested in the field experiments. The first group was a control group (field control group), consisting of ants that were not manipulated and were trained and tested on the plain field. For the next two groups, an alley of landmarks was placed on the test field. The landmarks were black cylinders with a width of 10 cm and a height of 15 cm. To form an alley, every meter a pair of landmarks was placed alongside the direct line from the nest to the feeding site with a gap of 50 cm between the two lines of landmarks. The alley started at the nest entrance and stretched past the feeding site to a total length of 27 m.

The second group was trained and tested with the alley present, but had no further manipulations (field visual group). The third group had the ventral and lateral parts of their eyes covered, as described for the channel blind group, and was trained and tested with the alley present. These ants formed the field blind group. According to our hypothesis that the shift is mediated by visual cues, we expected the field visual group to show a shift of the search centre compared to the field control group and the field blind group.

For data analysis, the recorded runs were digitalized using a graphic tablet (Wacom Intuos 3, Wacom Europe GmbH, Krefeld, Germany) and custom written software. Digitalized runs were then analyzed and visualized using custom written scripts in MATLAB R2010b (The MathWorks, Inc. Natick, Massachusetts, USA). Two major evaluations were done with the field runs, the first being one-dimensional, to compare the field runs to the channel runs, the second being in the two-dimensional plane, comparing the field runs with each other. To compare the field runs and the channel runs, the "distance search centre" in the nest feeder axis was calculated as the corresponding value to the search centre in the channel experiments. This was done by regarding only movement in nest-feeder direction (thus getting one dimensional, channel-like data) and applying the same criterion for turning points as in the channel experiments. The first six turning points were extracted and their median

used as the distance search centre. In the two-dimensional plane, search runs were analyzed by means of search extension and half width of search. The search extension (as a proxy of searched area) was calculated by multiplying the length of the search (range in nest-feeder direction) with the width of the search (range orthogonal to this direction), as suggested by Merkle and Wehner (Merkle and Wehner 2010). Further, the half-width of the search was calculated as the median distance of all points of a run to the search centre, with the search centre defined as the median of all x and y values of a run, also according to Merkle and Wehner (Merkle and Wehner 2010). For the analyses in the two dimensional plane, only the search part of the ants trajectories were used, this means only the part after the point where the run changed its direction by at least 30° and didn't revert to the former direction for at last 3 m. This criterion to distinguish between the behaviours "following a vector" and "searching for a site" has been used repeatedly in home searching behaviour (e.g. Merkle and Wehner 2010, Merkle and Wehner 2008, Merkle et al 2006).

Two runs were excluded from the data analysis due to irregular behaviour of the ants. One ant in the field visual group did not perform six turning points during the test run and another ant in the field control group returned to the nest before having searched for 2 minutes and 30 seconds.

Results

In this section, only the search centres (medians), and significant differences between the groups will be provided to present a brief overview of the results. More detailed data for the different groups will be given in the respective figure legends. The ants of all groups (except the channel novice group) had performed five training runs prior to testing.

Experiments in channels

The direct comparison of untrained and trained ants without further manipulations reveals a significant difference between these two groups ($p = 0.003$, t-Test). In ants that had foraged only once before being tested (channel novice group), the search centre was at 9.85 m ($n = 21$) while the trained ants (channel trained group) had their search centre at 11.85 m ($n = 21$) (fig. 2). Like these trained ants, all ants in the following groups had foraged at least five times to the feeder before being tested.

Ants that were trained and tested without manipulations (channel trained group) had, as reported, a search centre at 11.85 m ($n = 21$). For ants with covered ventral and lateral eyes (channel blind group) the search centre was at 10.20 m ($n = 20$). These two groups were significantly different ($p = 0.013$, Mann-Whitney Rank Sum Test) (fig. 3 D).

Experiments on the test field

Ants that were trained and tested without manipulations, but with the alley of landmarks present (field visual group, fig. 3 A,E) had a distance search centre at 10.90 m (n = 16). Ants that were trained and tested with the alley of landmarks, but had their ventral and lateral eyes covered (field blind group, fig. 3 C,E) had their distance search centre at 9.59 m (n = 15). Ants that were trained and tested on a plain field without manipulations (field control group) had their distance search centre at 9.81 m (n = 21). The search of the field visual group differed significantly from the searches of the other groups ($p < 0.05$ against field blind group, $p < 0.01$ against field control group, ANOVA with Holm-Sidak post hoc test) (fig. 3 E). Importantly, the search extension, that is, the area covered by the search, was not altered by the presence of guiding structures (median field control group 27.3 m², median field visual group 23.7 m², median field blind group 25.2 m²) (fig. 4 A). However, other parameters of the search were influenced by the guiding structure. The mean half-width of search in the field control group is 1.68 m, in the field visual group it is 2.05 m and in the field blind group it is 1.60 m. The half-width of search in the field visual group is significantly different from the other groups ($p < 0.05$ against each other group, ANOVA with Holm-Sidak post hoc test) (fig. 4 B). The median length of the search extension in the field control group is 5.24 m. The field visual group has a median search length of 7.59 m and the field blind group has a median search length of 5.88 m. The search length of the field visual group is significantly different from the other groups ($p < 0.01$ vs. field control group, $p < 0.05$ vs. field blind group, Kruskal Wallis ANOVA on Ranks with Dunn's post hoc test) (fig. 4 C). The median width of search in the field control group is 5.45 m, in the field visual group 3.08 m and in the field blind group 3.91 m. Here, the field visual group differs only from the field control group significantly ($p < 0.05$, Kruskal Wallis ANOVA on Ranks with Dunn's post hoc test) (fig. 4 D).

Discussion

In our experiments we were able to induce a shift in the centre of food searches, as it had been observed previously in channel experiments by Bolek and colleagues (Bolek et al. in press, see also (fig. 2)), in ants that were tested on a test field by adding a linear set of guiding structures. Further, we were able to eliminate this shift by partially covering the ants' eyes, both in the channels and on the test field. This indicates that this shift of the search centre in trained ants is induced by visual cues, namely, the channel walls or the landmark alley, respectively. Apparently, the ants use linear landmark arrangements as guiding structures when re-visiting food sites after several training runs. This finding is in good accordance with

findings from Wehner and colleagues (Wehner et al. 1996) that the lateral eye portions are necessary for landmark recognition, and with findings from Knaden and Wehner (Knaden and Wehner 2005) that landmarks can shift search centres, especially if the target vector is close to a zero state. Further, the results are in agreement with predictions made by Zeil and colleagues (Zeil et al. 2003) and by Baddeley and colleagues (Baddeley et al. 2012) in their theoretical work on visual navigation. Zeil and colleagues (Zeil et al. 2003) claim that repetitive arrangement of simple structures (as cylinders or the the channel walls) may guide ants to overshoot the desired position. Baddeley and colleagues (Baddeley et al. 2012) propose that ants will rely more on visual navigational cues after a certain amount of experience with landmarks, a fact reported previously by Wolf and Wehner (Wolf and Wehner 2000). These predictions and experiments describe very well the effects we observed in our experimental groups.

Our findings support the concept that the ants possess a navigational toolkit from which they use the means adequate in a particular situation to accomplish the navigational tasks they are challenged with (Wehner 2009). In our experiments one could imagine that the ants use the tool for vector navigation and a tool that makes use of landmark-based guiding structures. Whilst the vector navigation pinpoints the feeding site at the correct distance (as can be seen in the channel blind group and field blind group), the landmark navigation tool signals to follow the guiding structure until the feeding site is reached. These competing pieces of information result in an elongated search in the groups that have access to both aspects of navigational information (channel trained group and field visual group). To scrutinize from which level of experience with a feeding site the second navigational tool is used would give further interesting insights into the question of how the ants employ their navigational toolkit.

Noteworthy are two additional observations regarding this shift in search centre. The first observation concerns the fact that in the field experiment more of the dorsal eye parts had to be covered than in the channel experiments to abolish the guiding effect of the two structures. This is somewhat puzzling since the channel walls cover more of the ants field of view when seen from the centre of the channel compared to the landmarks as seen from the centre of the alley (the top of the channel walls is seen under an angle of 63° in the channel compared to 31° for the landmarks). We believe that this is due to a stronger stimulus provided by the sequence of single cylinders, in contrast to the uniform barrier that is formed by the channel walls. This may indicate that the more dorsal parts of the eyes (or the corresponding analytical structures in the ants' nervous system) require stronger stimulation to identify guiding

structures than do more lateral parts. The other intriguing observation concerns the fact that after a certain amount of training the channel walls are used as guiding structures in food search behaviour, but not in nest search behaviour (Merkle and Wehner 2009). This indicates that even though the basic principles of search (Müller and Wehner 1994) remain the same, the strategies how additional cues, apart from vector navigation, are used differ in different search situations (nest vs. food).

An important result was the fact that the search of the ants covered the same area in the field visual group compared to the other groups (fig. 4 A). This demonstrates that the ants have a certain area that they search, apparently dependent on the amount of training, or on their motivation to find a target. Usually the search is centred on a certain point (Müller and Wehner 1994), resulting in an approximately circular search area. In our critical experiment (field visual group), the ants increased the length of their searched area while reducing its width, thus adapting the shape of the searched area according to the guiding landmarks while keeping the area constant. This leads to an elongated and at the same time slenderized search area. This indicates that the ants not only regard the estimated uncertainty (Wehner 2009; Merkle and Wehner 2010) for their search but include additional cues. This may improve the search efficiency by concentrating the search to an area with higher probability of success, in our case between the edges of the alley.

Acknowledgements

This study was supported by grants of the Volkswagen-Stiftung (project I/78 580) and the Deutsche Forschungsgemeinschaft (WO466/9-1) to Harald Wolf. We thank Kathrin Judith Schwannauer and Sarah Elisabeth Pfeffer for their help with the field experiments in Tunisia and digitisation of the recorded runs. The University of Ulm provided infrastructure for the project.

References

Baddeley, B., Graham, P., Husbands, P. and Philippides, A. (2012) A model of ant route navigation driven by scene familiarity. PLoS Comput. Biol. 8(1), 1 - 16

Bregy, P., Sommer, S. and Wehner, R. (2008) Nest-mark orientation versus vector navigation in desert ants. J. Exp. Biol. 211, 1868 - 1973

Bolek, S., Wittlinger, M. and Wolf, H. (2012) Establishing food site vectors in desert ants. J. Exp. Biol. 215, 653 - 656

Bolek, S., Wittlinger, M. and Wolf, H. (in press) What counts for ants: How return behaviour and food search of Cataglyphis ants are modified by variations in food quantity and experience. J. Exp. Biol.

Cheng, K. and Wehner, R. (2002) Navigating desert ants (Cataglyphis fortis) learn to alter their search patterns on their homebound journey. Physiol. Entomol. 27, 285 - 290

Knaden, M. and Wehner, R. (2005) Nest mark orientation in desert ants Cataglyphis: what does it do to the path integrator? Anim. Behav. 70, 1349 - 1354

Merkle, T., Knaden, M. and Wehner, R. (2006) Uncertainty about nest position influences systematic search strategies in desert ants. J. Exp. Biol. 209, 3545-3549

Merkle, T. and Wehner, R. (2008) Landmark guidance and vector navigation in outbound desert ants. J. Exp. Biol. 211, 3370 - 3377

Merkle, T. and Wehner, R. (2009) Repeated training does not improve the path integrator in desert ants. Behav. Ecol. Sociobiol. 63, 391 - 402

Merkle, T. and Wehner, R. (2010) Desert ants use foraging distance to adapt the nest search to the uncertainty of the path integrator. Behav. Ecol. 21, 349 - 355

Müller, M. and Wehner, R. (1994) The hidden spiral: systematic search and path integration in desert ants, Cataglyphis fortis. J. Comp. Physiol. A 175, 525 - 530

Santschi, F. (1913) Comment s'orient les Fourmis. Rev. Suisse. Zool 21, 347 - 425

Steck, K., Hansson, B. and Knaden, M., (2009) Smells like home: desert ants, Cataglyphis fortis, use olfactory landmarks to pinpoint the nest. Front. Zool. 6 (5), doi:10.1186/1742-9994-6-5

Wehner, R., Michel, B. and Antonsen, P. (1996) Visual navigation in insects: coupling of egocentric and geocentric information. J. Exp. Biol. 199, 129 - 140

Wehner, R. (1983). Taxonomie, Funktionsmorphologie und Zoogeographie der saharischen Wüstenameise Cataglyphis fortis (Forel 1902) stat. nov. (Insecta: Hymenoptera: Formicidae). Senckenbergia Biologie 64, 89-132.

Wehner, R. (2009) The architecture of the desert ant's navigational toolkit (Hymenoptera: Formicidae). Myrmecol. News 12, 85 - 96

Wittlinger, M., Wehner, R. and Wolf, H. (2006) The ant odometer: stepping on stilts and stumps. Science 312, 1965 - 1967

Wolf, H. and Wehner, R. (2000) Pinpointing food sources: olfactory and anemotactic orientation in desert ants, *Cataglyphis fortis*. J. Exp. Biol. 203, 857–868

Zeil, J., Hofmann, M. and Chal, J. (2003). Catchment areas of panoramic snapshots in outdoor scenes. J. Opt. Soc. Am. A. 20 (3), 450 - 469

Figures

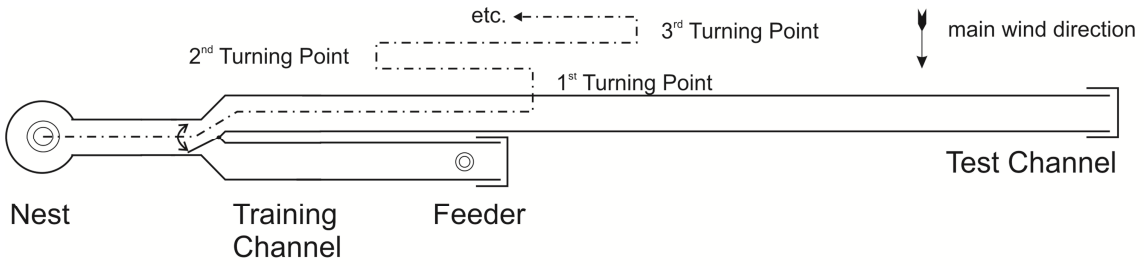


fig 1

Setup of the channel experiments. Nest and feeder were connected by a training channel; a test channel was arranged in parallel close to the training channel on the upwind side. This avoided food odours from being blown into the test channel and distracting the ants. Experimental animals were guided into either the test or training channel by a switch door. Above the diagram of the test channel, desert ants' search behaviour around the assumed feeder position is illustrated schematically. The initial three turning points are indicated; the initial six turning points were evaluated.

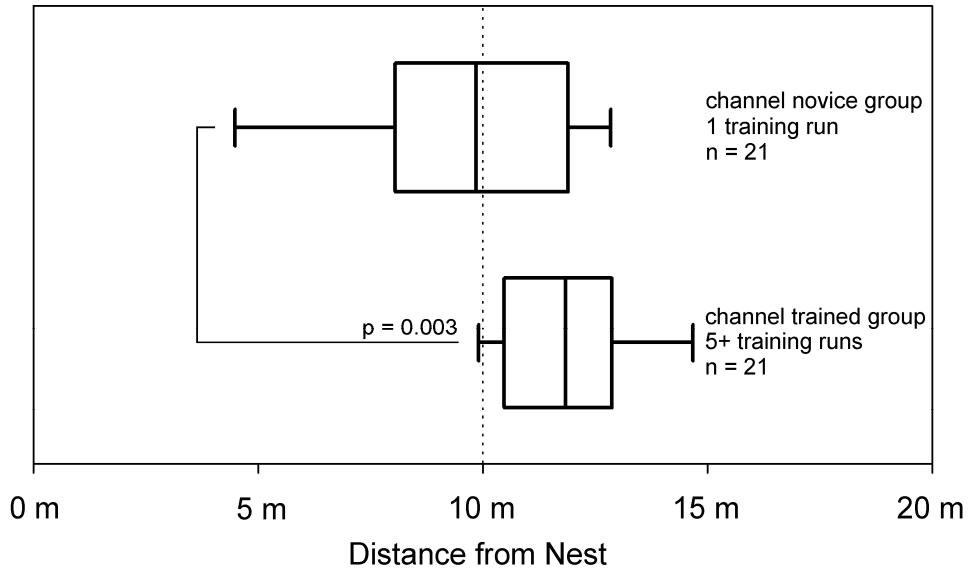


fig 2

Shift of the search distributions in the channel experiments. The ants performed different numbers of training runs to the feeding site before being tested. The ants in the channel novice group had performed only one foraging trip, the ants in the channel trained group at least five. The training distance was 10 m, indicated by the dashed line. Boxes represent 25 %

percentiles, medians and 75 % percentiles, whiskers indicate 10 % and 90 % percentiles. Novice ants had a search centre at 9.85 m with a spread of search (25/75 percentiles) of + 2.03 m away from the nest and - 1.80 m towards the nest. For the trained ants the respective values were 11.85 m (+ 0.99 m; - 1.34 m). These two groups are significantly different (p = 0.003, t-Test).

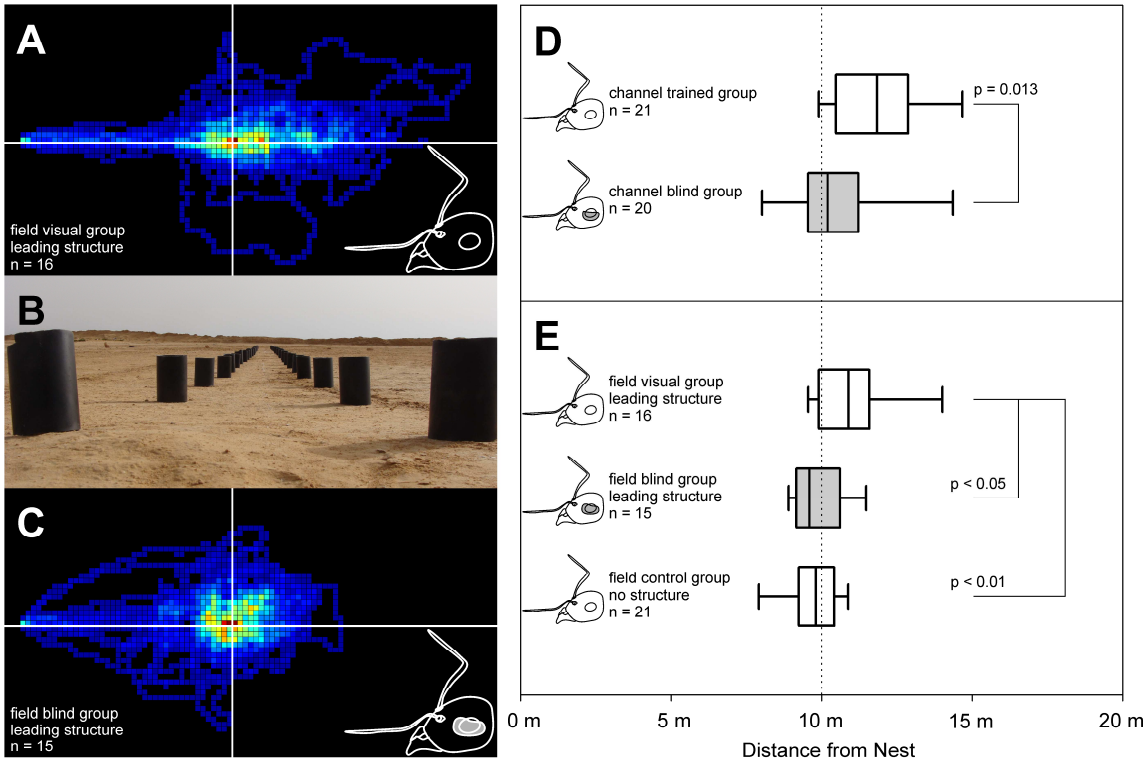


fig 3

Search distributions of the ants in the channel and field experiments. The sketches of the ant head illustrate how the ants' eyes were covered with car paint in the respective groups. The transparency of the eye covers in the sketches illustrates their extent, in the experiments eye covers were opaque. The dashed line in **D** and **E** indicates the training distance of 10 m. **A** and **C**: relative search densities of the field visual group (top) and of the field blind group (bottom) on the test field. Warmer colours indicate higher search densities, normalised to the maximum of the respective search distribution; the white crosshair indicates the position of the feeding site in the training run. Pixel size for evaluation 0.25 m. **B**: View from the nest entrance (camera height ca. 5 cm) towards the feeding site with the landmark alley present. **D**: Search distributions for the ants trained and tested in channels. Ants that were trained and tested without manipulations (channel trained group) had a search centre at 11.85 m with a

spread of search (25/75 percentile) of + 0.99 m away from the nest and - 1.34 m towards the nest. For ants with covered ventral and lateral eyes (channel blind group) the respective values were 10.20 m (+ 0.95 m; - 0.55 m). These two groups were significantly different ($p = 0.013$, Mann-Whitney Rank Sum Test).

E: Search distributions of ants that were trained and tested on the test field. With the alley of landmarks present, ants without manipulations (field visual group) had a distance search centre at 10.90 m (+ 0.65 m; - 0.98 m) and ants that had their ventral and lateral eyes covered (field blind group) had their distance search centre at 9.59 m (+ 0.96 m; - 0.4 m). Ants that were trained and tested without landmark alley and without manipulations (field control group) had their distance search centre at 9.81 m (+ 0.61 m; - 0.51 m). The search of the field visual group differed significantly from the searches of the other two groups ($p < 0.05$ against field blind group, $p < 0.01$ against field control group, ANOVA with Holm-Sidak post hoc test).

Boxes in **D** and **E** represent 25 % percentiles, medians and 75 % percentiles, whiskers indicate 10 % and 90 % percentiles. Grey shaded boxes represent groups with covered eyes. Test groups and number of tested animals are noted in the figure.

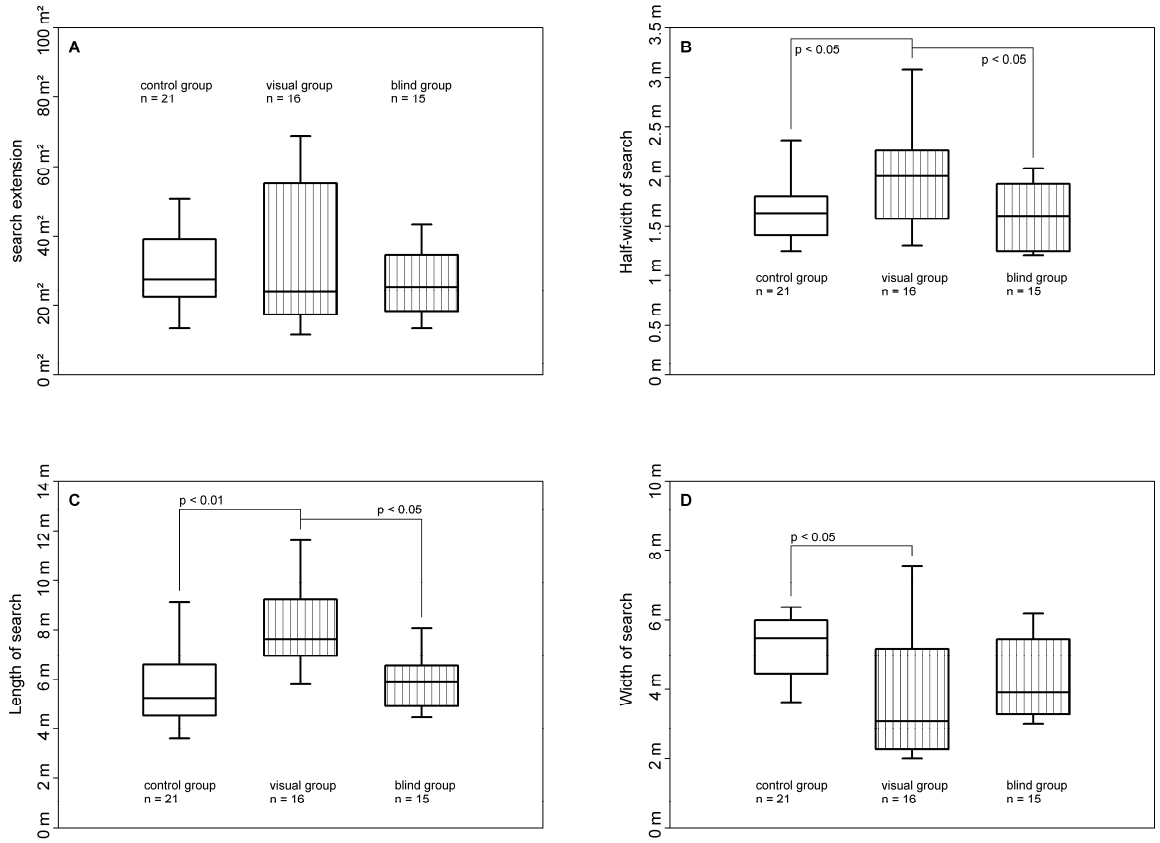


fig 4

Search extensions (as a proxy of searched area) (**A**) half widths (**B**), lengths (**C**) and widths (**D**) of the field searches. Boxes represent 25 % percentiles, medians and 75 % percentiles, whiskers indicate 10 % and 90 % percentiles. Vertically striped boxes indicate groups with a landmark alley present. Grey shaded boxes indicate groups with covered eyes. The names of the groups and number of tested animals are noted in the figure.

A: the search extension was not altered by the presence of guiding structures (median field control group 27.3 m², median field visual group 23.7 m², median field blind group 25.2 m²).

B: The mean half-width of the field control group is 1.68 m (standard deviation 0.41 m), of the field visual group 2.05 m (standard deviation 0.58 m) and of the field blind group 1.60 m (standard deviation 0.33 m). The half-width of the field visual group is significantly different from the other groups ($p < 0.05$ against each other group, ANOVA with Holm-Sidak post hoc test).

C: The median length of the search extension in the field control group is 5.24 m with a spread of search (25/75 percentile) of + 1.27 m away from the nest and - 0.64 m towards the nest. The field visual group has a median search length of 7.59 m (+ 1.56 m; - 0.62 m) and the field blind group has a median search length of 5.88 m (+ 0.55 m; - 0.94 m). The search length of the field visual group is significantly different from the other groups ($p < 0.01$ vs. field control group, $p < 0.05$ vs. field blind group, Kruskal Wallis ANOVA on ranks with Dunn's post hoc test).

D: The median width of search in the field control group is 5.45 m (+ 0.44 m; - 0.97 m), in the field visual group 3.08 m (+ 2.02 m; - 0.77 m) and in the field blind group 3.91 m (+ 1.48 m; - 0.56 m). Here the field visual group differs only from the field control group significantly ($p < 0.05$, Kruskal Wallis ANOVA on ranks with Dunn's post hoc test).

5 Weitere Arbeiten

In diesem Abschnitt werden Arbeiten beschrieben, die während meiner Zeit als Doktorand entstanden, die jedoch noch nicht zur Veröffentlichung vorgesehen sind.

5.1 Ablaufen des Restvektors in Abhängigkeit von der Länge des Restvektors

5.1.1 Einleitung

Im Zuge der Lehrveranstaltung Neurobiologie und Verhalten des Instituts für Neurobiologie der Universität Ulm wurde im Sommersemester 2008 ein Versuch zum Orientierungsverhalten der Roten Waldameise in der Nähe des Orts Tomerdingen durchgeführt. Für diesen Versuch wurde ein Nest am Waldrand ausgewählt, das an eine Wiese angrenzte. Arbeiterinnen, die auf der Wiese Beute gefunden hatten und damit zum Nest zurückkehrten, wurden in einem Abstand von ca. 2 m bis 4 m vom Nest abgefangen und zu einem entfernten Testfeld transportiert. Dort wurden sie freigelassen und ihr Suchverhalten beobachtet. Ein Ergebnis dieser Versuche war, dass die Arbeiterinnen nach dem Freilassen Suchschleifen um den Ort des Freilassens zogen. Dies ließ darauf schließen, dass die Tiere zwar in der Lage sind Vektornavigation durchzuführen (die Suchschleifen waren sehr gut um den Freilassungsort zentriert) jedoch den Restvektor, den sie eigentlich durch die unterbrochene Rückkehr zu ihrem Nest noch hätten haben müssen, vor dem Beginn des Suchverhaltens nicht mehr ablaufen. Als Erklärung dieses Phänomens wurde die Hypothese aufgestellt, dass die Tiere nach einer Störung (wie sie das Einfangen und Aussetzen darstellt) ihren Restvektor nicht mehr ablaufen, wenn dieser kurz ist und stattdessen sofort mit der Nestsuche beginnen. Um diese Hypothese weiter zu untersuchen wurde beschlossen, bei tunesischen Wüstenameisen der Art *Cataglyphis fortis* zu untersuchen, ob diese in einer ähnlichen Situation, in der sie nur noch kurze Restvektoren besitzen, diese Restvektoren noch ablaufen, oder ob sie ebenfalls sofort mit der Nestsuche beginnen.

5.1.2 Material und Methoden

Die Versuche fanden während der Sommermonate 2008 auf einem Versuchsfeld in der Nähe von Mahares, Tunesien statt (34,53°N 10,55°O WGS84). Um ein Nest von *C. fortis* wurden konzentrische Kreise von 10 m, 4 m und 2 m Radius gezogen. Als Futter wurden Krümel tunesischer Butterkekse der Marke Saida genutzt. Um die Attraktivität der Kekse für die Ameisen zu erhöhen, wurden sie am Vorabend mit Mangosaft eingerieben und über Nacht zum trocknen offen stehen gelassen. Damit die Futterstücke eine gleichmäßige Größe von ca. 1,5 mm auf 1,5 mm erhielten wurden sie am Morgen des Versuchstages durch ein entsprechendes Sieb gedrückt.

Um motivierte Ameisen für den Versuch zu erhalten wurde auf dem 10 m Kreis östlich vom Nesteingang eine Futterstelle etabliert. Die Tiere wurden als motiviert eingestuft, wenn sie zielstrebig die Futterstelle ansteuerten. Drei Testgruppen wurden für den Versuch gebildet. Die erste Testgruppe sollte 10 m Restvektor besitzen und wurde daher direkt an der Futterstelle abgefangen. Diese Gruppe wurde als „10 m Restvektor“ bezeichnet. Die nächste Gruppe sollte 4 m Restvektor besitzen und wurde daher auf dem Rückweg beim Passieren des 4 m Kreises abgefangen. Die Bezeichnung dieser Gruppe war „4 m Restvektor“. Die letzte Gruppe sollte 2 m Restvektor besitzen und wurde dementsprechend am 2 m Kreis abgefangen. Diese Gruppe wurde mit „2 m Restvektor“ bezeichnet.

Nach dem Abfangen wurden die Tiere auf ein entferntes Testfeld gebracht und dort mit einem Futterkrümel ausgesetzt. Der anschließende Suchlauf der Tiere wurde für 5 Minuten auf Papier protokolliert. Zur Auswertung wurden die Suchläufe mit einem grafischen Tablett (Wacom Intuos 3, Wacom Europe GmbH, Krefeld, Deutschland) digitalisiert.

Die zu testenden Restvektoren zeigen von der Position, an der die Tiere auf dem Kreis um das Nest gefangen wurden, in Richtung Nest. Daher wurden die Läufe für die Auswertung in diese Richtung ausgerichtet und anschließend wurden die Wendepunkte ebenfalls in Bezug auf diese Richtung ermittelt. Hierfür wurden nur die Bewegungsanteile in oder gegen die Fangposition - Nestposition Richtung betrachtet und auf diese das Kriterium für Wendepunkte angewandt (Umkehr der Laufrichtung mit mindestens 40 cm Laufdistanz in neuer Richtung).

Diese Methode wurde ebenfalls im Manuskript „Follow the (grey) channel: Use of leading structures by North African desert ants“ im Abschnitt 4.2 angewandt. Aus den erhaltenen Wendepunkten für jedes Tier konnten nun wiederum die Suchzentren als Median der Wendepunkte für jedes Tier errechnet werden. Mit diesen Suchzentren wurden Schaubilder und statistische Vergleiche erstellt. Diese Bearbeitung und Auswertung der

Läufe erfolgte mit selbstgeschriebenen Programmen in Matlab R2010b (The MathWorks Inc., Natick, USA).

5.1.3 Ergebnisse

Die Mediane (als Abstand von der Nestposition) und Halbwertsbreiten der Gruppen sind in Tabelle 5.1 aufgetragen.

Gruppe	Median	Halbwertsbreite
10 m Restvektor	-0,03 m	1,87 m
4 m Restvektor	1,40 m	1,96 m
2 m Restvektor	0,70 m	2,23 m

Tabelle 5.1: Mediane (als Abstand von der Nestposition) und Halbwertsbreiten der Versuchsgruppen zum Ablaufen des Restvektors.

In Abbildung 5.1 sind die Abstände der Suchzentren zur Nestposition der verschiedenen Versuchgruppen als Boxplots aufgetragen.

Nach einer Kruskal-Wallis ANOVA on Ranks mit anschließendem Paarweisen Test nach Dunn ergab sich für die Gruppen mit 10 m Restvektor und mit 4 m Restvektor ein signifikanter Unterschied auf einem Signifikanzniveau von $p < 0{,}01$.

5.1.4 Diskussion

Die Ergebnisse der Versuche lassen den Schluss zu, dass die Wüstenameisen nach einer Versetzung zuerst ihren Restvektor ablaufen und erst danach anfangen nach dem Nest zu suchen. Dies gilt ebenfalls für den Fall, dass der Restvektor nur noch einen Bruchteil des ursprünglichen Vektors beträgt. Dieser Befund deckt sich mit Ergebnissen von Tobias Merkle (Merkle (2007)). Somit kann die Hypothese, dass die Roten Waldameisen bei Tomerdingen sofort mit Suchschleifen anfingen weil ihr Restvektor bereits zu kurz war, nicht mit ähnlichen Befunden bei *C. fortis* untermauert werden.

Der Vergleich der Versuchsgruppen untereinander ergibt eine signifikante Verlängerung der Rücklaufdistanz der Gruppe mit 4 m Restvektor gegenüber der Gruppe, die ihren gesamten Rücklauf auf dem Testfeld absolvierte. Dies bedeutet, dass diese Gruppe das Nest jenseits der eigentlichen Nestposition gesucht hat. Ob diese Verschiebung jedoch bedeutsam ist, oder nur ein statistischer Zufall, kann mit den vorliegenden Daten nicht sicher eingeschätzt werden. Wenn eine Störung nach Ablaufen eines gewissen Teils des Rückvektors allgemein eine Verlängerung der gesamten Rücklaufdistanz zur Folge

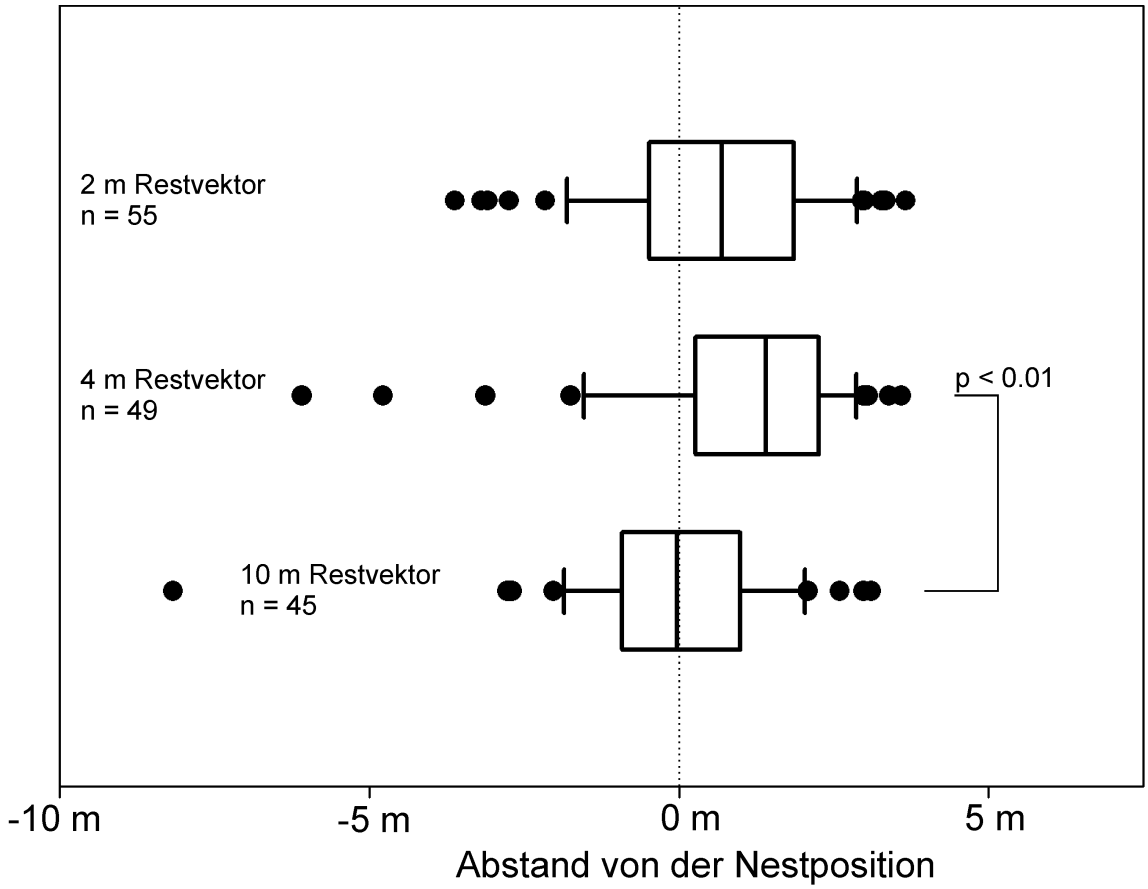


Abbildung 5.1: Abstände der Suchzentren zur Nestposition der Gruppen mit verschieden langen Restvektoren. Die Boxplots zeigen den Median, die 25 % und 75 % Quartile und die 10 % und 90 % Percentile als Whisker. Außerhalb dieser Bereiche liegende Datenpunkte sind als Punkte dargestellt. Die Position des Nestes ist als gestrichelte Linie dargestellt.

hätte, so würde man eine statistisch signifikante Verschiebung ebenfalls in der Gruppe mit nur 2 m Restvektor erwarten. Die Ergebnisse unserer Versuche ergeben für diese Gruppe jedoch keine statistisch signifikante Verschiebung. Für eine sichere Aussage, ob die beobachtete Verschiebung bedeutsam ist, bräuchte man daher weitere Versuche, bei denen z.B. Tiere mit 8 m, 6 m und 1 m Restvektor getestet würden.

5.2 Vergleich des Nestsuchverhaltens und des Futtersuchverhaltens auf freiem Feld

5.2.1 Einleitung

Wenn man sich mit den Orientierungsfähigkeiten der Wüstenameisen der Gattung *Cataglyphis* beschäftigt, so fällt sehr schnell auf, dass die Tiere sowohl bei der Suche nach dem Nest wie auch bei der gezielten Suche nach einer Futterstelle sehr ähnliche Strategien nutzen. Zuerst laufen die Tiere sehr geradlinig einen Anlaufvektor ab, der sie in die Nähe ihres Zieles führt, um anschließend in eine Suchphase überzugehen. Für die Nestsuche wurde dieses Verhalten bereits von Müller und Wehner untersucht (Müller u. Wehner (1994)). Sie konnten zeigen, dass die Tiere in größer werdenden Spiralen um die zuerst angelaufene Position herum suchen. Aufgrund der Ähnlichkeit des Verhaltens der Ameisen bei der Nestsuche und der Futtersuche liegt die Vermutung nahe, dass beide Sucharten auf dasselbe Grundverhaltensmuster zurückzuführen sind, das im Detail an die Situation in der sich die Ameise befindet angepasst wird. Dieser Gedanke, dass die Tiere über ein Repertoire an Fähigkeiten verfügen, aus dem sie sich situationsgerecht bedienen können, wurde bereits von Wehner (Wehner (2009)) zum Ausdruck gebracht.

Im Folgenden soll das Suchverhalten von Ameisen, die nach ihrem Nest suchen und Ameisen, die nach einer Futterstelle suchen, verglichen werden. Für diesen Vergleich werden vor allem die Suchgenauigkeit und die Suchausdehnung betrachtet. Um das Verhalten der Ameisen in einem möglichst natürlichen Kontext zu betrachten, wurden für die Vergleiche Experimente genutzt, die auf Testfeldern durchgeführt wurden und nicht solche die in Kanälen stattfanden.

5.2.2 Methoden

Die Versuche zu den Suchläufen fanden mit Ameisen der Art *Cataglyphis fortis* in der Nähe von Mahares, Tunesien statt (34,53°N 10,55°O WGS84). Die Nestsuchläufe wurden

in den Sommermonaten des Jahres 2008, die Futtersuchläufe wurden in den Sommermonaten des Jahres 2011 aufgezeichnet.

Die Nestsuchläufe wurden während der in Abschnitt 5.1 beschriebenen Versuche aufgezeichnet und nutzen denselben Versuchsaufbau. Die Versuchsgruppe „Nestsuche trainierte Ameisen“ entspricht der Gruppe „10 m Restvektor“ der in Abschnitt 5.1 beschriebenen Versuche. Die Versuchsgruppe „Nestsuche untrainierte Ameisen“ bestand aus Ameisen, die die in Abschnitt 5.1 erwähnte Futterstelle nicht aufgesucht hatten. Die Testtiere für diese Versuchgruppe waren daher auf keine bestimmte Futterstelle trainiert und fouragierten in verschiedenen Richtungen. Die Ameisen wurden eingefangen, sobald sie einen 10 m Kreis um das Nest erreichten und anschließend wurden sie mit einem Futterkrümel an einer entsprechenden Stelle auf dem Testfeld ausgesetzt. Das Aufzeichnen des Nestsuchlaufs dieser Gruppe erfolgte wie in Abschnitt 5.1 beschrieben für 5 Minuten.

Für die Futtersuchläufe wurden die Daten der Gruppen mit fünf und vielen Krümeln verwendet, die im Manuskript „Re-visiting of plentiful food sources and food search strategies in desert ants“ in Abschnitt 4.1 im Unterabschnitt 2 beschrieben werden. Diese Suchläufe sind dort in Fig. 2 abgebildet.

Zur Auswertung der Daten wurden diese, wie bereits in anderen Abschnitten beschrieben, mit einem grafischen Tablett eingelesen (Wacom Intuos 3, Wacom Europe GmbH, Krefeld, Deutschland), mit selbstgeschriebenen Programmen in Matlab R2010b (The MathWorks Inc., Natick, USA) ausgewertet und die Diagramme und statistischen Auswertungen mit Sigma Plot 9.01 mit Sigma Stat 3.11 Integration (Systat Software Inc., San Jose, Kalifornien, USA) erstellt.

Um zu vergleichen, ob die Ameisen bei ihren Futtersuchläufen ebenso wie bei ihren Nestsuchläufen größer werdende Spiralen um die Zielposition ausführen, wurden für die Futtersuchläufe und die Nestsuchläufe für jeden Punkt der Abstand zum Suchzentrum berechnet. Das Suchzentrum wurde als der Punkt definiert, dessen Koordinaten der Median der x und y Koordinaten aller Punkte der Suche sind. Diese Definition des Suchzentrums wurde bereits von Merkle und Wehner (Merkle u. Wehner (2010)) genutzt. In Abbildung 5.2 wird exemplarisch für jeweils einen Nestsuchlauf und einen Futtersuchlauf die Ergebnisse dieser Berechnung dargestellt.

Die restliche Auswertungen der Läufe orientierten sich ebenfalls an (Merkle u. Wehner (2010)). Um gezielt den Suchanteil der Läufe der Ameisen auszuwerten wurden nur die Laufabschnitte nach dem Abknickpunkt berücksichtigt. Der Abknickpunkt ist der Punkt, an dem die Tiere ihren Vektor abgelaufen haben und mit ihrem Suchverhalten beginnen. Der Abknickpunkt wurde definiert als der Punkt, an dem die Ameisen von

ihrer bisherigen Laufrichtung um mindestens 30° abweichen und die vorherige Laufrichtung für weitere 3 m nicht wieder aufnehmen. Diese Werte haben sich als sehr brauchbar zur Definition des Abknickpunktes erwiesen und wurden bereits häufig zur Untersuchung des Suchverhaltens der Ameisen verwendet (z.B. Merkle u. a. (2006); Merkle u. Wehner (2010)). Zur Charakterisierung der Suche wurden das Suchzentrum und die Breite der Suchausdehnung bestimmt. Das Suchzentrum wurde wie zuvor als der Punkt definiert, dessen Koordinaten der Median der x und y Koordinaten aller Punkte der Suche sind. Die Breite der Suchausdehnung wurde als der Median der Abstände aller Punkte der Suche vom Suchzentrum definiert.

Um die Vergleichbarkeit der Nestsuchläufe, die 5 Minuten aufgenommen wurden, mit den Futtersuchläufen, die 2,5 Minuten aufgenommen wurden, zu verbessern, wurden die Nestsuchläufe für den Vergleich auf 50 % ihrer Länge beschnitten. Für die Vergleiche der Daten der Nestsuchläufe mit den von Merkle und Wehner angegebenen Daten wurden dagegen die vollständigen Suchläufe verwendet.

Um die Lesbarkeit zu erhöhen werden in diesem Manuskript Ameisen, die nur einen Trainingslauf vor ihrem Testlauf durchgeführt hatten, als untrainiert bezeichnet. Dagegen werden Ameisen, die mehrere Trainingsläufe vor ihrem Testlauf durchgeführt hatten, als trainiert bezeichnet. Für die Ameisen, die nach einer Futterstelle suchen bedeutet trainiert, dass sie mindestens fünf mal auf die Futterstellen angelaufen sind, bevor sie getestet wurden. Bei den trainierten Tieren die nach ihrem Nest suchen wurde dagegen nicht genau Protokoll über die Anzahl der Anläufe zur Futterstelle vor dem Test geführt. Jedoch wurde ihnen über einen längeren Zeitraum erlaubt die Futterstelle zu besuchen. Zusätzlich wurden diese Tiere erst für einen Test in Betracht gezogen, wenn sie einen geradlinigen Anlauf zur Futterstelle zeigten. Somit kann auch bei diesen Ameisen davon ausgegangen werden, dass sie eine ausreichende Anzahl Anläufe auf die Futterstelle durchgeführt hatten um als trainiert zu gelten.

5.2.3 Ergebnisse

In Abbildung 5.2 sind die Abstände der einzelnen Laufpunkte vom Suchzentrum für einen Nestsuchlauf und einen Futtersuchlauf trainierter Ameisen exemplarisch abgebildet.

Um die von uns aufgezeichneten Nestsuchläufe mit Literaturwerten zu vergleichen, sind in Tabelle 5.2 die Mediane und Halbwertsbreiten der Breite der Suchausdehnung der Nestsuchläufe aus (Merkle u. Wehner (2010)) und zum Vergleich die entsprechenden Werte der von uns aufgezeichneten Nestsuchläufe aufgelistet.

Die Mediane und Halbwertsbreiten der Abstände des Suchzentrums von der Nest bzw.

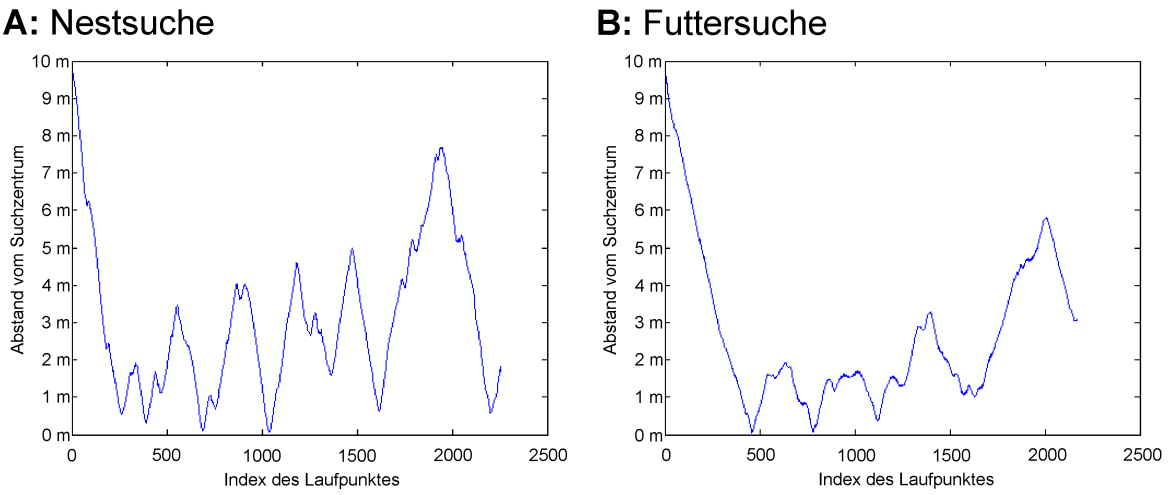


Abbildung 5.2: Abstand der einzelnen Laufpunkte vom Suchzentrum bei der Nestsuche (**A**) bzw. Suche nach einer Futterstelle (**B**) über dem Index des Laufpunktes. Die abgebildeten Suchläufe wurden jeweils von einer trainierten Ameise durchgeführt. Der Start des Suchlaufs erfolgte jeweils beim Laufpunktindex 0.

Gruppe	Median	Halbwertsbreite
Merkle & Wehner trainierte Ameisen	3,41 m	0,64 m
Merkle & Wehner untrainierte Ameisen, kurze Läufe	3,47 m	0,86 m
Merkle & Wehner untrainierte Ameisen, lange Läufe	3,66 m	1,47 m
2008 trainierte Ameisen	3,06 m	0,82 m
2008 untrainierte Ameisen	3,30 m	0,87 m

Tabelle 5.2: Mediane und Halbwertsbreiten der Breite der Suchausdehnung von Futtersuchläufen auf dem Testfeld. Die Daten der ersten drei Zeilen stammen aus (Merkle u. Wehner (2010)). Merkle und Wehner berücksichtigten in ihren Auswertungen die Länge des Auslaufs den die Ameisen bis zum erreichen der Futterstelle bei 10 m zurücklegten. Daher unterteilten sie ihre untrainierten Gruppen nochmals in eine Gruppe mit Auslaufdistanzen unter 14,15 m (kurze Läufe) und eine Gruppe mit Auslaufdistanzen über 28,30 m (lange Läufe). Die Läufe von Merkle und Wehner sind jeweils 100 m lang. Dagegen beträgt die durchschnittliche Länge der Läufe in der Gruppe 2008 trainierte Ameisen 83 m (längster Lauf 110 m, kürzester Lauf 56 m) und in der Gruppe 2008 untrainierte Ameisen 75 m (längster Lauf 109 m, kürzester Lauf 35 m).

Gruppe	Median	Halbwertsbreite
50 % Nestsuche untrainiert	2,13 m	2,30 m
50 % Nestsuche trainiert	1,35 m	1,45 m
Futtersuche 5 Krümel 1 Anlauf	1,37 m	1,47 m
Futtersuche 5 Krümel 5+ Anläufe	0,76 m	0,59 m
Futtersuche viele Krümel 1 Anlauf	1,34 m	1,40 m
Futtersuche viele Krümel 5+ Anläufe	0,82 m	0,79 m

Tabelle 5.3: Mediane und Halbwertsbreiten der Abstände des Suchzentrums von der Nestposition (ersten zwei Zeilen) bzw. von der Futterstellenposition (letzten vier Zeilen).

Gruppe	Median	Halbwertsbreite
50 % Nestsuche untrainiert	2,55 m	0,85 m
50 % Nestsuche trainiert	2,46 m	0,41 m
Futtersuche 5 Krümel 1 Anlauf	3,43 m	2,58 m
Futtersuche 5 Krümel 5+ Anläufe	2,09 m	0,71 m
Futtersuche viele Krümel 1 Anlauf	2,68 m	1,52 m
Futtersuche viele Krümel 5+ Anläufe	1,64 m	0,38 m

Tabelle 5.4: Mediane und Halbwertsbreiten der Breite der Suchausdehnung der Versuchsgruppen.

Futterstellenposition sind in Tabelle 5.3 angegeben.

In Abbildung 5.3 sind die Abstände des Suchzentrums von der Nest- bzw. Futterstellenposition und signifikante Unterschiede zwischen den Gruppen abgebildet.

Eine Kruskal-Wallis ANOVA on Ranks mit anschließendem Post Hoc Test nach Dunn ergab für die untrainierte Nestsuchgruppe einen signifikanten Unterschied von $p < 0{,}01$ gegenüber den trainierten Futtersuchgruppen mit 5 Krümeln und vielen Krümeln.

Die Mediane und Halbwertsbreiten der Breite der Suchausdehnung sind in Tabelle 5.4 zusammengefasst.

In Abbildung 5.4 ist die Breite der Suchausdehnung der Versuchsgruppen mit signifikanten Unterschieden zwischen den Gruppen abgebildet.

Die in Abbildung 5.4 dargestellten signifikanten Unterschiede zwischen den Gruppen wurden mit einer Kruskal-Wallis ANOVA on Ranks mit einem Post Hoc Test nach Dunn errechnet.

Diese Berechnungen ergaben, dass die trainierte futtersuchende Gruppe mit vielen Krümeln auf einem Signifikanzniveau von $p < 0{,}01$ von der untrainierten futtersuchenden Gruppe mit vielen Krümeln und von beiden Nestsuchgruppen verschieden ist. Die trainierte futtersuchende Gruppe mit 5 Krümeln unterscheidet sich auf einem Signifi-

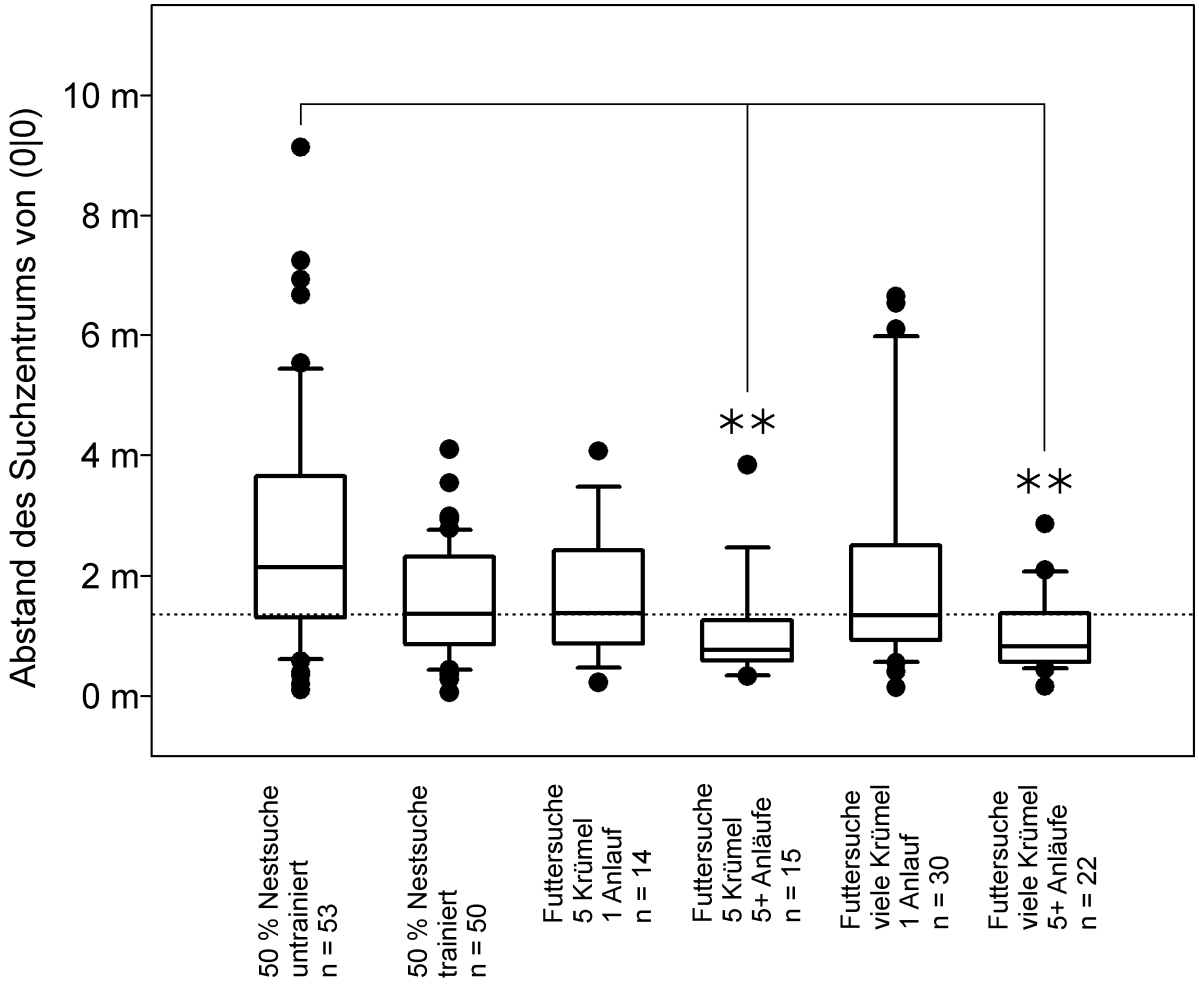


Abbildung 5.3: Abstände des Suchzentrums von der Nestposition (Nestsuche-Gruppen) bzw. Futterstellenposition (Futtersuche-Gruppen). Die Boxen zeigen den Median und die 25 % und 75 % Quartile, die Whisker zeigen die 10 % und 90 % Percentile. Außerhalb dieser Bereiche liegende Datenpunkte sind als Punkte dargestellt. Die Anzahl der getesteten Tiere in den Gruppen und Signifikanzen zwischen den Gruppen sind angegeben. Zwei Sterne entsprechen einem Signifikanzniveau von $p < 0{,}01$. Die horizontale Linie bei 1,35 m entspricht dem Medianwert der trainierten nestsuchenden Ameisen. Auf diese Linie wird in der Diskussion näher eingegangen.

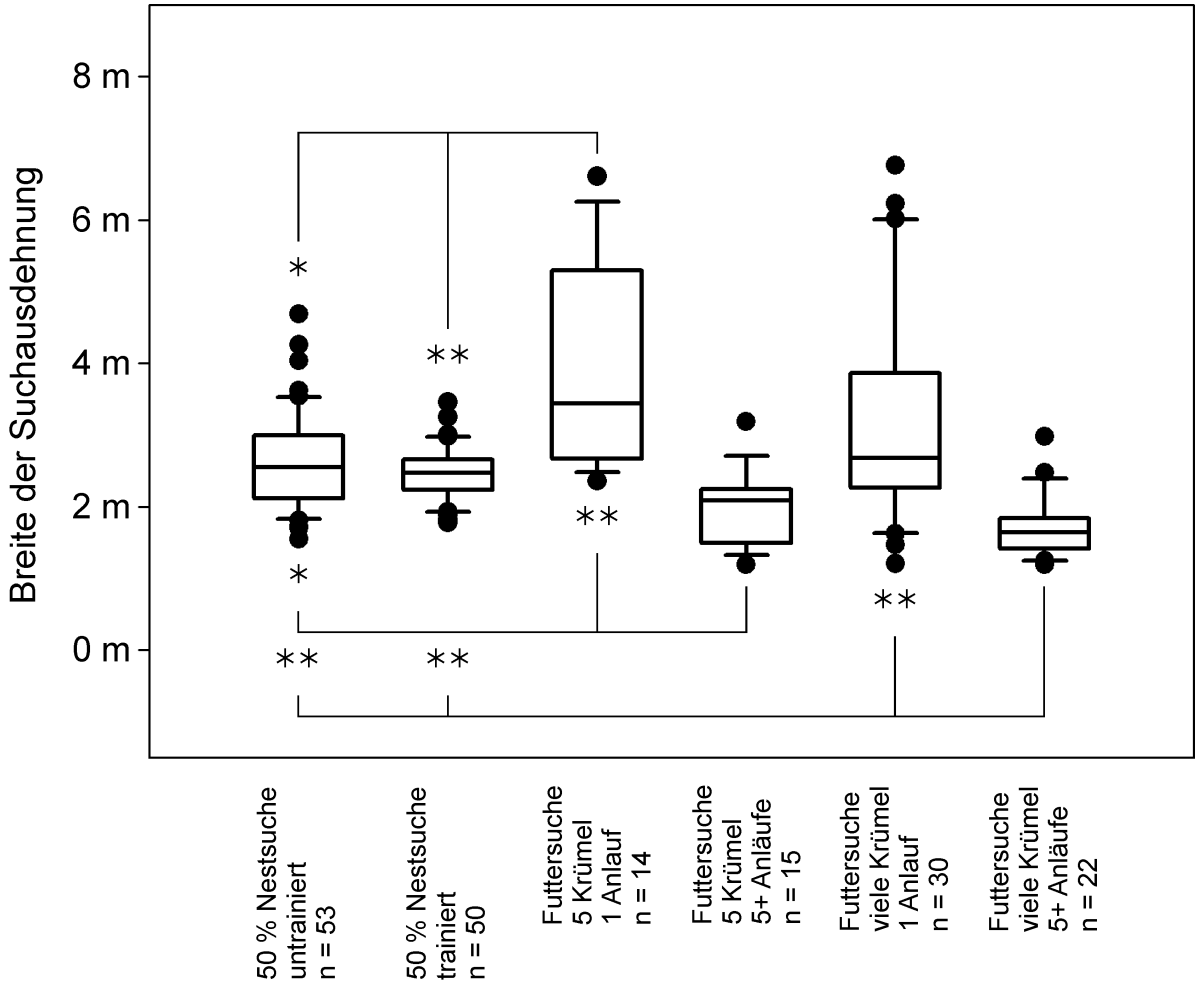


Abbildung 5.4: Breite der Suchausdehnung der Versuchsgruppen. Die Boxen zeigen den Median und die 25 % und 75 % Quartile, die Whisker zeigen die 10 % und 90 % Percentile. Außerhalb dieser Bereiche liegende Datenpunkte sind als Punkte dargestellt. Die Anzahl der getesteten Tiere in den Gruppen und Signifikanzen zwischen den Gruppen sind angegeben. Ein Stern entspricht einem Signifikanzniveau von $p < 0{,}05$, zwei Sterne entsprechen einem Signifikanzniveau von $p < 0{,}01$.

kanzniveau von $p < 0{,}01$ von der untrainierten futtersuchenden Gruppe mit 5 Krümeln und auf einem Signifikanzniveau von $p < 0{,}05$ von der untrainierten Nestsuchgruppe. Die untrainierte futtersuchenden Gruppe mit 5 Krümeln unterscheidet sich mit einem Signifikanzniveau von $p < 0{,}01$ von der trainierten Nestsuchgruppe und mit einem Signifikanzniveau von $p < 0{,}05$ von der untrainierten Nestsuchgruppe.

Die Paarungen (untrainiert, 5 Krümel - untrainiert, viele Krümel) und (trainiert, 5 Krümel - trainiert, viele Krümel) ergaben keine signifikanten Unterschiede. Die Paarungen (untrainiert, 5 Krümel - trainiert, viele Krümel) und (trainiert, 5 Krümel - untrainiert, viele Krümel) ergaben signifikante Unterschiede, da jedoch zwischen diesen Gruppen sowohl die Anzahl der Anläufe als auch die Anzahl der Krümel variiert wurden diese Befunde ignoriert.

5.2.4 Diskussion

5.2.4.1 Vergleich der Abstände der Suche vom Suchzentrum im Verlauf der Nest- und Futtersuchläufe

In Abbildung 5.2 ist zu erkennen, dass sowohl bei den Nestsuchläufen (A) als auch bei den Futtersuchläufen (B) der Abstand der Laufpunkte vom Suchzentrum erst deutlich abnimmt, um danach, periodisch schwankend, wiederum größer zu werden. Diese an zwei Beispielen gezeigte Eigenschaft der Suchläufe findet sich qualitativ bei der überwiegenden Mehrzahl der Suchläufe. In diesen Diagrammen ist die Zweiteilung der Suchläufe gut zu erkennen. Die Anfängliche, starke Abnahme des Abstandes entspricht dem Ablaufen des Zielvektors. Der anschließende periodisch schwankende, insgesamt jedoch größer werdende Abstand entspricht den größer werdenden Suchschleifen, die die Tiere während ihres Suchverhaltens ablaufen. Dies zeigt, dass die Tiere bei der Suche nach einer Futterstelle dieselbe Strategie größer werdender Suchschleifen zeigen, die sie zur Suche nach ihrem Nest verwenden.

5.2.4.2 Vergleichbarkeit der Ergebnisse der Nestsuchläufe mit publizierten Werten

In Tabelle 5.2 sind die Kenngrößen der Nestsuchläufe aus (Merkle u. Wehner (2010)) und der Nestsuchläufe aus dem Jahr 2008 gegenübergestellt. Die von uns aufgezeichneten Läufe zeigen eine etwas geringere Breite der Suchausdehnung. Dies ist wohl vor allem auf die geringere Länge der Aufzeichnung, bedingt durch die Datenerhebung, zurückzuführen (Merkle und Wehner verfolgten die Ameisen zumeist für 10 Minuten). Ein Vergleich der

Entsprechenden Größen für unsere vollen Nestsuchläufe in Tabelle 5.2 mit den Werten der halben Nestsuchläufen in Tabelle 5.4 zeigt, dass eine Verringerung der Laufdistanz eine Verringerung der Breite der Suchausdehnung zur Folge hat. Unter Berücksichtigung dieses Sachverhalts sind unsere Werte für die Nestsuche gut mit den von Merkle und Wehner beschriebenen Werten vergleichbar.

Der in Abbildung 5.3 dargestellte Abstand des Suchzentrums von der Nestposition und die Breite der Suchausdehnung, die in Abbildung 5.4 dargestellt wird, zeigen qualitativ ebenfalls die von Merkle und Wehner beschriebenen Verhältnisse zwischen den trainierten und den untrainierten nestsuchenden Ameisen. Die Gruppe der trainierten Ameisen hat tendenziell (wenn auch nicht signifikant) einen geringeren Abstand des Suchzentrums von der Nestposition. Dagegen zeigen die beiden Gruppen in Bezug auf die Breite der Suchausdehnung keine markanten Unterschiede.

Daher können die von uns erhobenen Nestsuchläufe gut für die Vergleiche mit den Futtersuchläufen verwendet werden.

5.2.4.3 Vergleich der Suchbreiten der Futtersuchläufe

Die Futtersuchen zeigen Charakteristiken, die nach den Kanalversuchen zu erwarten waren (vgl. Abschnitt 3.2). Die Gruppen mit nur einem Anlauf zeigen eine größere Breite der Suchausdehnung verglichen zu den Gruppen mit fünf oder mehr Anläufen und derselben Anzahl Krümel in der Futterstelle. Bezogen auf die Anzahl der Krümel in der Futterstelle zeigen die Tiere die Tendenz, dass mit derselben Anzahl Anläufe auf die Futterstelle die Breite der Suchausdehnung abnimmt, wenn mehr Krümel in der Futterstelle vorhanden sind. Diese Tendenz ist in den vorliegenden Daten jedoch nicht signifikant. Eine mögliche Ursache könnte die geringe Anzahl getesteter Ameisen in den Testgruppen mit 5 Krümeln sein.

5.2.4.4 Vergleich der Nest- und Futtersuche in Bezug auf den Abstand des Suchzentrums von der Nest- bzw. Futterstellenposition

Beim Vergleich der Abstände des Suchzentrums von der Nest bzw. Futterstellenposition zeigen sich zwischen den untrainierten nestsuchenden Ameisen und den trainierten Ameisen die die Futterstelle suchen signifikante Unterschiede. Die anderen Versuchsgruppen unterscheiden sich in dieser Größe nicht signifikant voneinander. Nach Merkle und Wehner (Merkle u. Wehner (2010)) zeigen diese größeren Navigationsfehler, dass bei der untrainierten Nestsuchgruppe größere Ungenauigkeiten in die Erstellung des Vektors eingeflossen sind. Merkle und Wehner diskutieren, dass dies vor allem auf den längeren

und kurvigeren, dem Test vorangehenden Futtersuchlauf zurückzuführen ist (Merkle u. Wehner (2010)).

Nach (Cheng u. Wehner (2002)) wird der zur Nestsuche genutzte Heimvektor nur während des letzten Futtersuchlaufs gebildet. Dagegen konnte in (Bolek u. a. (2012a) in Abschnitt 3.1) gezeigt werden, dass der Futtervektor zumindest vom letzten Futtersuchlauf und Heimlauf beeinflusst wird. Demnach besitzt die untrainierte Nestsuchgruppe einen Vektor der mit vergleichsweise großen Fehlern behaftet ist, weil er auf dem kurvigen, untrainierten Futtersuchlauf beruht. Die Futter suchenden Ameisen wiederum, die bereits fünf oder mehr Futtersuchläufe durchgeführt haben, können ihren Vektor sowohl aus einem geradlinigen Futtersuchlauf, als auch aus einem geradlinigen Heimlauf bilden und besitzen so einen vergleichsweise genauen Vektor.

Diese Erklärung ist plausibel und kann auch die Tatsache erklären, dass die anderen Gruppen geringere Fehler als die untrainierten nestsuchenden Ameisen aufweisen (auch wenn diese nicht signifikant geringer sind). Die trainierten nestsuchenden Ameisen bilden ihren Vektor mit dem trainierten, geradlinigen, letzten Futtersuchlauf und können so einen genaueren Vektor bilden als die untrainierten nestsuchenden Ameisen. Bei den Futtersuchläufen mit nur einem vorherigen Anlauf basiert der Vektor auf dem letzten, untrainierten kurvigen Futtersuchlauf und auf dem anschließenden geradlinigen Heimlauf. Durch die Kombination des geradlinigen Heimlaufs mit dem kurvigen Auslauf können die Ameisen so ihren gesamten Fehler auf das Niveau der trainierten, nestsuchenden Ameisen verringern.

Bemerkenswert ist in diesem Fall noch, dass eine Linie, die auf der Höhe des Medians der trainierten nestsuchenden Ameisen gezogen wird (1,35 m), die getesteten Gruppen in drei Kategorien teilen kann. Die erste Kategorie besteht aus der Gruppe der untrainierten nestsuchenden Ameisen, die von der Linie beim 25 % Percentil geschnitten wird. Dies ist gleichzeitig die einzige Gruppe, die zur Erstellung ihres Vektors nur einen kurvigen Lauf zur Verfügung hatte. Die zweiten Kategorie wird von drei Gruppen gebildet (trainierte nestsuchende Ameisen und beide Gruppen untrainierter futtersuchender Ameisen), die von der Linie bei ihrem Median geschnitten werden. Die Gruppen in dieser Kategorie hatten einen geradlinigen Lauf zur Erstellung ihres Vektors zur Verfügung. Die Gruppen der dritten Kategorie wiederum (die beiden Gruppen trainierter futtersuchender Ameisen) werden von der Linie bei ihrem 75 % Percentil geschnitten. Diese Gruppen hatten zur Erstellung ihres Vektors zwei geradlinige Läufe zur Verfügung.

Diese Erkenntnisse unterstützten die von uns in (Bolek u. a. (2012a) in Abschnitt 3.1) aufgestellte Vermutung, dass das Einbeziehen des letzten Futtersuchlaufs und Heimlaufs

in die Berechnung des Futtervektors der Verbesserung der Navigationsgenauigkeit dient.

5.2.4.5 Vergleich der Nest- und Futtersuche in Bezug auf die Breite der Suchausdehnung

Wie bereits in Abschnitt 5.2.4.3 beschrieben, zeigen die trainierten Gruppen der futtersuchenden Ameisen geringere Breiten der Suchausdehnung als die untrainierten futtersuchenden Gruppen. Dies liegt nicht an einer eventuellen Ungenauigkeit in der Wegintegration der untrainierten Gruppen, denn hierin unterscheiden sich die futtersuchenden Gruppen nicht signifikant voneinander (siehe Abbildung 5.3 und vorheriger Unterabschnitt). Wenn die Suchausdehnung mit Ungenauigkeiten in der Wegintegration korreliert wäre, wäre außerdem zu erwarten, dass die untrainierten nestsuchenden Ameisen die größten Suchausdehnungen zeigen, was jedoch nicht der Fall ist (siehe auch Merkle u. Wehner (2010)). Stattdessen drückt diese größere Suchausdehnung der untrainierten futtersuchenden Ameisen eine geringere Motivation aus, genau den Punkt des letzten Futterfindens aufzusuchen, wie in Abschnitt 2.4 beschrieben (siehe auch Abbildung 2.1). Überraschenderweise zeigen die nestsuchenden Gruppen Suchausdehnungen, die zwischen den Werten der trainierten und untrainierten futtersuchenden Ameisen liegen. Es ist jedoch nicht plausibel, diesen Ameisen bei der Nestsuche eine mangelnde Motivation zu unterstellen. Dies wird unter anderem auch dadurch bekräftigt, dass die Tiere während ihres gesamten Nestsuchlaufs ein Futterstück in den Mandibeln getragen haben. Dieses Verhalten gilt als sicheres Zeichen, dass ein Tier motiviert ist zum Nest zurückzukehren (z.B. Seidl u. a. (2006); Wittlinger u. a. (2007)).

Wahrscheinlicher ist, dass diese unterschiedlichen Suchausdehnungen ein weiterer Hinweis auf die sich im Detail unterscheidenden Suchstrategien für Nestsuche und Futtersuche bei den Ameisen ist. Wenn die Ameisen eine Futterstelle erst einmal angelaufen haben und nicht sicher sein können, dass diese Futterstelle beim nächsten Anlauf noch besteht, dann breiten sie ihre Suche aus. So können die Ameisen eine größere Fläche absuchen und weitere Nahrungsquellen finden, falls die zuletzt besuchte Nahrungsquelle nicht mehr vorhanden ist, eine in der natürlichen Umgebung häufig vorkommende Situation. Sind die Ameisen jedoch bereits mehrere male erfolgreich auf die Futterstelle gestoßen, so versuchen sie genau diese Futterstelle wiederzufinden, da sie offensichtlich sowohl reichhaltig als auch dauerhaft ist und damit sehr wertvoll ist (siehe auch Abschnitt 3.2 und Abschnitt 4.1, Übergang von einer Sector fidelity zur Point fidelity bei Futtersuchen). Suchen die Tiere dagegen ihr Nest, so haben sie natürlich eine hohe Motivation dieses zu finden. Gleichzeitig kennen die Ameisen die Umgebung des Nestes

und damit die Landmarken in der Nähe des Nestes jedoch sehr gut (Merkle u. Wehner (2010)). Somit ist es vorstellbar, dass die Ameisen auf der Suche nach diesen Landmarken von vorneherein eine größere Fläche absuchen, als sie dies für eine wohlbekannte Futterstelle tun, bei der sie die Landmarken der Umgebung weniger gut kennen.

5.3 Der Einfluss des ventralen optischen Flusses auf die Entfernungseinschätzung

5.3.1 Einleitung

In der Einleitung dieser Dissertation wurde bereits beschrieben, dass die Erforschung der Entfernungseinschätzung bei Hymenopteren erst in den 1990er Jahren entscheidende Fortschritte verzeichnen konnte. Bei Wüstenameisen der Art *Cataglyphis fortis* (Ronacher u. Wehner (1995)) und Honigbienen der Art *Apis mellifera* (Esch u. Burns (1996)) konnte gezeigt werden, dass sie den optischen Fluss zur Entfernungseinschätzung nutzen. Jedoch gibt es in der Nutzung des optischen Flusses zwischen Bienen und Wüstenameisen große Unterschiede. Bienen nutzen sowohl den ventralen als auch den lateralen optischen Fluss zur Entfernungseinschätzung (Srinivasan u. a. (2000)). Darüber hinaus ist der optische Fluss bei den Bienen offenbar der einzige Mechanismus zur Entfernungseinschätzung. Die Wüstenameisen dagegen nutzen den lateralen optischen Fluss nicht zur Entfernungseinschätzung (Ronacher u. a. (2000)). Des weiteren ist der Einfluss des ventralen optischen Flusses auf die Entfernungseinschätzung mit ca. 10 % eher gering (Ronacher u. Wehner (1995)).

Etwa 10 Jahre nach diesen Befunden konnte durch experimentelle Veränderungen der Beinlänge an Wüstenameisen gezeigt werden, dass die Entfernungseinschätzung zu einem erheblichen Teil über einen Schrittintegrator erfolgt (Wittlinger u. a. (2007)). Dieser Schrittintegrator misst Entfernungen über die Anzahl und Länge der Schritte eines Auslaufs. Jedoch ergaben sich in den Experimenten systematische Verschiebungen der Suchdistanzen (Tiere mit Stelzen liefen zu weit, Tiere mit Stummeln liefen zu kurz) gegenüber den Werten, die nach Berücksichtigung der veränderten Schrittweite als Suchdistanzen errechnet wurden. Die Größe der Abweichungen und die Systematik der Verschiebungen der Suchdistanzen deuteten auf die Entfernungseinschätzung durch den ventralen optischen Fluss als Ursache hin. Als Hypothese wurde angenommen, dass die Tiere mit Stelzen aufgrund der längeren Beine ihren Kopf höher und Tiere mit Stummeln ihren Kopf niedriger über den Boden trugen als Tiere, die nicht manipuliert wurden. Bei derselben

zurückgelegten Wegstrecke hat ein größerer Abstand dabei einen verringerten optischen Fluss, ein geringerer Abstand dagegen einen höheren optischen Fluss zur Folge. Dadurch müssten die Tiere mit Stelzen eine größere Wegstrecke zurücklegen um insgesamt denselben optischen Fluss zu erfahren. Tiere mit Stummeln dagegen würden bereits früher denselben optischen Fluss erfahren wie beim unmanipulierten Trainingslauf. Um diese Hypothese zu überprüfen, wurden die Versuche mit veränderten Beinlängen im Jahr 2010 wiederholt, zusätzlich wurde den Tieren jedoch mit Autolack der ventrale Augenbereich überlackiert, sodass sie den ventralen optischen Fluss nicht mehr wahrnehmen konnten. Das Ergebnis dieser Versuche war, dass die Tiere mit Beinmanipulationen nun genau an den erwarteten Stellen nach ihrem Nest suchten (persönliche Mitteilung Dr. Matthias Wittlinger). Diese Versuche zeigen, dass der ventrale optische Fluss für die Abweichungen der Ergebnisse der Experimente von den berechneten Werten in (Wittlinger u. a. (2007)) verantwortlich war.

Um diese Wechselwirkungen zwischen der Entfernungsmessung mittels des ventralen optischen Flusses und der Schrittintegration zu untersuchen, wurden im Zuge meiner Diplomarbeit verschiedene Experimente durchgeführt (Bolek (2008)). Eines dieser Experimente bestand darin, zu untersuchen, welchen Einfluss auf die Suchdistanz das Überlackieren des ventralen Augenbereichs hat. Dabei zeigte sich, dass Tiere, denen für den Test der ventrale Augenbereich überlackiert wurde, bei einer wesentlich geringeren Rücklaufdistanz nach dem Nest suchen als Kontrolltiere. Da Tiere mit lackierten ventralen Augenhälften jedoch keine Veränderung ihrer Laufcharakteristik (insbesondere keine Veränderung der Schrittweiten) zeigen (Bolek (2008); Mack (2010)), muss diese Verkürzung eine andere Ursache haben als der von Wittlinger und Kollegen gefundene Schrittintegrator.

5.3.2 Fragestellung

Ausgehend von dem ursprünglichen Versuch, bei dem die Tiere unmanipuliert trainiert wurden und dann mit überlackiertem ventralen Augenbereich getestet wurden, wurden folgende Abwandlungen des Versuchs unternommen um die Auswirkungen auf die Suchdistanz zu untersuchen.

- Wie verändert sich das Suchverhalten, wenn sowohl im Training als auch im Test die ventralen Augenhälften der Tiere überlackiert sind?
- Welche Auswirkung hat eine Umkehr der Versuchsdurchführung? Das heißt, die

Tiere werden mit lackierten ventralen Augenhälften trainiert und ohne Manipulation getestet.

- Bei welcher Distanz suchen die Tiere, wenn ihnen im Test nicht der komplette ventrale Bereich beider Augen überlackiert wurde, sondern nur der vordere oder hintere Bereich beider Augen oder der komplette ventrale Bereich des linken oder rechten Auges?

- Welchen Einfluss auf das Suchverhalten hat es, wenn den Tieren im Training der vordere ventralen Augenbereich, für den Test jedoch der hintere ventrale Augenbereich überlackiert wurde?

- Inwiefern sind die Ergebnisse auf größere Versuchsdistanzen übertragbar? Beträgt die Verkürzung der Rücklaufdistanz dieselbe absolute Strecke oder vergrößert sich die Verkürzung mit größerer Trainingsdistanz und beträgt damit dieselbe relative Strecke?

Zusätzlich wurden von verschiedenen Augenbereichen der Tiere Elektroretinogramme aufgenommen, um die Eigenschaften des optischen Systems zu untersuchen. Bei der Auswertung der Elektroretinogramme wurde vor allem Wert auf den Vergleich der verschiedenen Augenbereiche gelegt.

5.3.3 Material und Methoden

Alle Versuche wurden mit Arbeiterinnen der Art *Cataglyphis fortis* durchgeführt. Die Verhaltensexperimente zum ventralen optischen Fluss wurden in den Sommermonaten der Jahre 2007 bis 2011 durchgeführt. Die Versuchsflächen waren Überschwemmungsflächen in Mitteltunesien. Die hauptsächlich genutzten Versuchsflächen lagen zwischen den Küstenorten Mahares und Chaffar bei 34,53°N 10,55°O WGS84. Teile der Experimente wurden auch in der Nähe der weiter im Inland liegenden Stadt Menzel Chacker bei 34,95°N 10,41°O WGS84 durchgeführt. Die Elektroretinogramme wurden in den Räumlichkeiten des Instituts für Neurobiologie an der Universität Ulm durchgeführt.

Die Verhaltensexperimente waren Kanalexperimente wie im Abschnitt 2.5.2 beschrieben. Um die Tiere auf eine Futterstelle, und damit auf eine gewisse Distanz, zu trainieren, wurde ein Trainingskanal, der aus identischen Kanalstücken bestand, mit dem Nest verbunden. In diesen Trainingskanal wurde in einer Entfernung von 10 m (bei den Versuchen mit 20 m Trainingsdistanz bei 20 m) eine gefüllte Futterstelle plaziert. Das

Training der Tiere bestand aus mindestens fünf Anläufen auf diese Futterstelle. Anschließend wurden die Tiere eingefangen, gegebenenfalls manipuliert und dann in dem parallel liegenden Testkanal mit einem Futterstück frei gelassen, woraufhin die Tiere mit ihrem Nestsuchlauf begannen. Die Abbildung 5.5 zeigt eine Skizze, die den Aufbau der Kanäle für die Experimente darstellt. Je nach Testgruppe wurde den Tieren bereits vor dem Training oder nach dem Abfangen an der Futterstelle die Augen teilweise lackiert, oder der Lack an den Augen entfernt. Die Augen der Ameisen wurden dabei unter einem Binokular (M 8, Wild Heerbrugg AG, Heerbrugg, Schweiz) mit Aulolack (Dupli-Color 3-0160, MOTIP DUPLI GmbH, Haßmersheim, Deutschland) überlackiert. Die Dokumentation der Läufe erfolgte über ein neben dem Testkanal liegendes Maßband, mit dessen Hilfe die ersten 8 Wendepunkte notiert wurden. Für die spätere Auswertung der Läufe wurden jedoch nur die ersten sechs Wendepunkte verwendet. Die Definition eines Wendepunktes war eine 180° Drehung der Ameise mit mindestens 40 cm Lauf in die neue Bewegungsrichtung. Details zu der Wendepunktdefinition können in Abschnitt 2.6 gefunden werden.

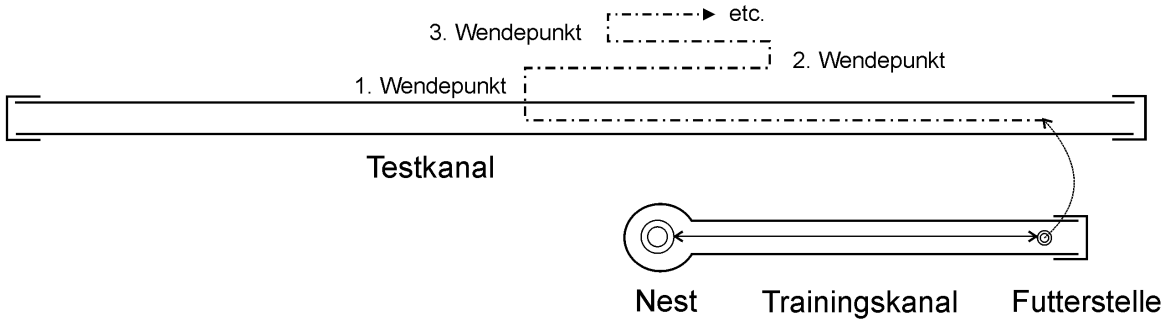


Abbildung 5.5: Aufbau der Kanäle für die Experimente zur Entfernungseinschätzung mittels des ventralen optischen Flusses. Der Testkanal wurde stets parallel zum Trainingskanal ausgerichtet und war wesentlich länger als die Trainingsdistanz der Tiere. Die Skizze ist nicht maßstabsgetreu.

Als Futter wurden Krümel tunesischer Butterkekse der Marke Saida genutzt. Um die Attraktivität der Kekse für die Ameisen zu erhöhen, wurden sie am Vorabend mit Mangosaft eingerieben und über Nacht zum trocknen offen stehen gelassen. Damit die Futterstücke eine gleichmäßige Größe von ca. 1,5 mm auf 1,5 mm erhielten wurden sie am Morgen des Versuchstages durch ein entsprechendes Sieb gedrückt.

Zur Benennung der Testgruppen dieser Versuche wurde folgendes Bezeichnungsschema etabliert: (Manipulation in der Trainingssituation - Manipulation in der Testsituation). Die Kürzel der verschiedenen Manipulationsarten können Tabelle 5.5 entnommen wer-

Kürzel	Art der Manipulation
0	Keine Manipulation
1	Ventraler Augenbereich beider Augen überlackiert
+0,5	Vorderer ventraler Augenbereich beider Augen überlackiert
-0,5	Hinterer ventraler Augenbereich beider Augen überlackiert
L	Ventraler Augenbereich des linken Auges überlackiert
R	Ventraler Augenbereich des rechten Auges überlackiert

Tabelle 5.5: Kürzel der verschiedenen Manipulationen, die an den Tieren vorgenommen wurden.

den. Eine Gruppe von Tieren, die während des Trainings nicht manipuliert war, während des Tests jedoch die ventralen Augenbereiche beider Augen überlackiert hatte würde daher mit (0-1) bezeichnet werden.

Zur Veranschaulichung sind in Abbildung 5.6 schematische Zeichnungen eines Ameisenkopfes mit den verschiedenen Lackierungen abgebildet.

Statistische Tests und Diagramme wurden mit Sigma Plot 9.01 mit Sigma Stat 3.11 Integration (Systat Software Inc., San Jose, Kalifornien, USA) erstellt. Für die statistischen Tests und zur Erstellung der Boxplots wurde für jedes Tier aus den ersten sechs Wendepunkten der Median errechnet. Dieses Suchzentrum wurde als Datenpunkt für das jeweilige Tier verwendet. Die Suchdichteverteilungen wurden errechnet, indem für jede Position die Gesamtzahl der Besuche aufaddiert wurde. Somit gleicht die Auswertung der Auswertung in (Bolek u. a. (2012a) in Abschnitt 3.1).

Die Elektroretinogramme wurden mit 5 MΩ Wolframelektroden bei 28 °C Raumtemperatur an vier Messpunkten je Auge (ventral, frontal, dorsal, zentral) bei vier Arbeiterinnen gemessen. Die Lichtreize wurden mit einer LED (470 nm, 1900 mCd) als Sinusreize mit Frequenzen von 0,1 Hz, 0,5 Hz, 1 Hz, 3 Hz, 5 Hz, 10 Hz, 20 Hz, 30 Hz, 60 Hz, 100 Hz und 200 Hz gegeben. Die Messung wurde an jedem Messpunkt sechsmal wiederholt. Die Auswertung der Messergebnisse erfolgte als Power Spectral Density (PSD) nach Welsch in Matlab R2010b (The MathWorks Inc., Natick, USA). Diese Auswertung misst die spektrale Leistungsdichte. Die spektrale Leistungsdichte gibt an, welcher Anteil der Leistung eines Signals in der jeweiligen Frequenz anfällt. Vereinfacht gesagt gibt die PSD für jede Frequenz an, wie hoch der Anteil dieser Frequenz am Gesamtsignal ist. Durch messen der PSD bei der Reizfrequenz zeigt sich damit, wie gut die im Elektroretinogramm gemessenen Spannungsverläufe dem Stimulus der Reizapparatur folgen. Damit kann man erkennen, ob der optische Apparat die Reizfrequenz noch als Abfolge einzelner Reize auflösen kann, oder ob die sogenannte Flickerfusionsfrequenz

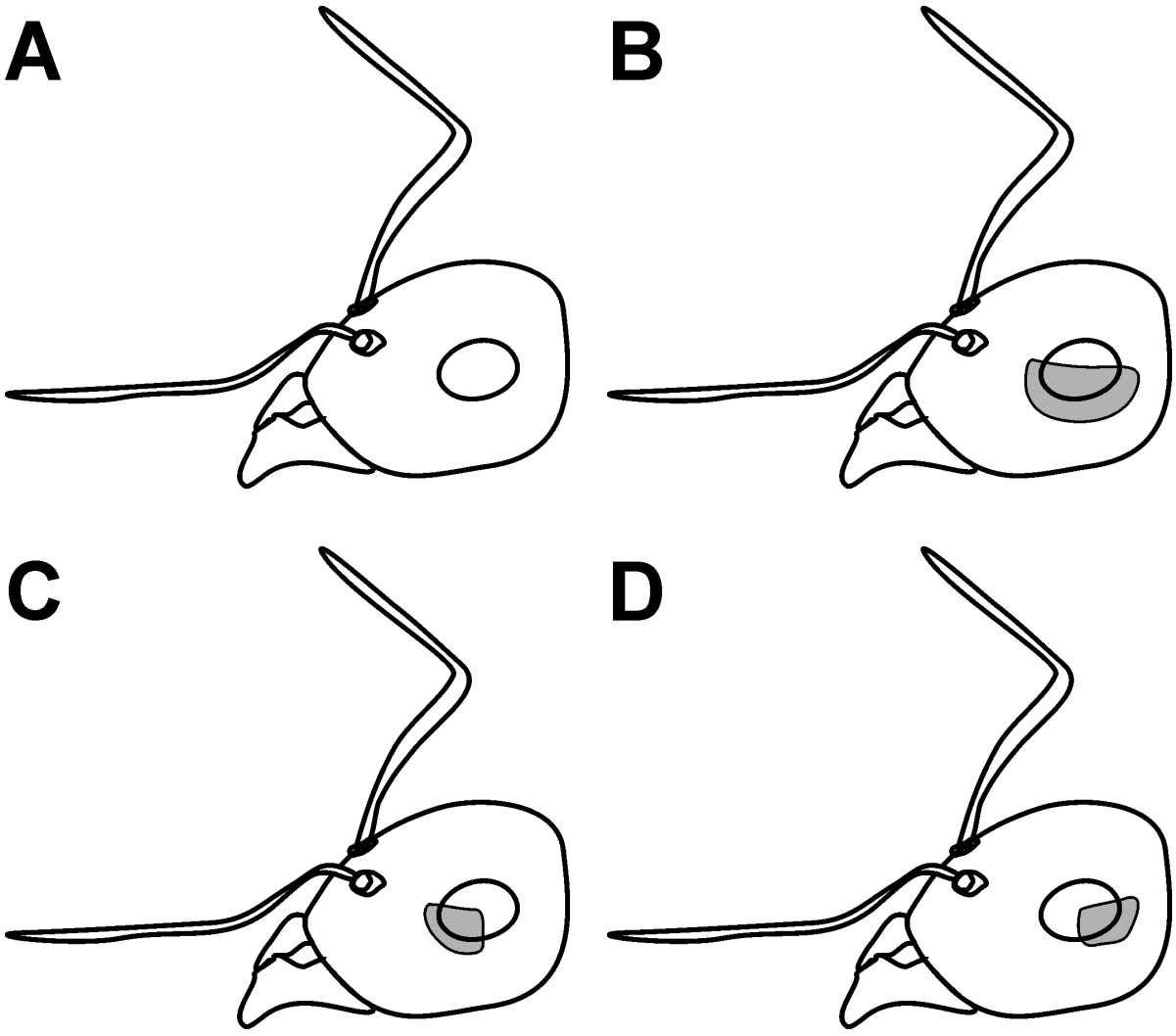


Abbildung 5.6: Schematische Abbildungen des Kopfes einer Arbeiterin von *C. fortis* mit eingezeichneten Lackierungen des ventralen Augenbereichs. Die lackierten Bereiche werden durch die grauen Flächen dargestellt. Zur Veranschaulichung sind die Konturen des Auges durch die grauen Flächen sichtbar, in den Experimenten war der Lack dagegen undurchsichtig.
A: keine Manipulation; **B**: kompletter ventraler Augenbereich überlackiert; **C**: vorderer ventraler Augenbereich überlackiert; **D**: hinterer ventraler Augenbereich überlackiert.

Gruppe	Median	Halbwertsbreite
(0-0)	10,55 m	2,35 m
(1-1)	10,88 m	1,75 m
(1-0)	10,10 m	4,80 m
(0-1)	5,40 m	3,99 m

Tabelle 5.6: Mediane und Halbwertsbreiten der Gruppen (0-0), (1-1), (1-0) und (0-1).

bereits erreicht ist und der optische Apparat in eine Dauererregung übergegangen ist. Die Flickerfusionsfrequenz ist als die Frequenz definiert, bei der das PSD auf 50 % seines Ausgangswertes (das heißt der Wert bei der niedrigsten gemessenen Reizfrequenz, in unseren Experimenten 0,1 Hz) gefallen ist (Tatler u. a. (2000)). Sie stellt die Grenze des zeitlichen Auflösungsvermögens des optischen Apparats dar. Als Datenpunkt für jedes Tier wurde der Mittelwert der sechs gemessenen Werte genutzt.

5.3.4 Ergebnisse

5.3.4.1 Verhaltensexperimente

Die Signifikanzniveaus in den Abbildungen sind mit Sternen angegeben. Ein Stern entspricht $p < 0{,}05$, zwei Sterne entsprechen $p < 0{,}01$ und drei Sterne entsprechen $p < 0{,}001$.

Überlackieren der kompletten ventralen Augenhälften In Abbildung 5.7 sind die Ergebnisse der Versuche der (0-0) Kontrollgruppe, (1-1) Kontrollgruppe, (1-0) Testgruppe und (0-1) Testgruppe abgebildet. Einzig die (0-1) Testgruppe unterscheidet sich signifikant von den anderen Gruppen. Eine Kruskal-Wallis ANOVA on Ranks mit anschließendem Post Hoc Test nach Dunn ergab jeweils ein Signifikanzniveau von $p < 0{,}01$. Die Werte für den Median und die Halbwertsbreite für jede Gruppe sind in Tabelle 5.6 zusammengefasst.

Überlackieren der ventralen Augenhälften einer Seite In Abbildung 5.8 sind die Ergebnisse der Versuche der (0-0) Kontrollgruppe, der (0-L) Testgruppe und der (0-R) Testgruppe aufgetragen. Die (0-L) und (0-R) Testgruppen unterscheiden sich jeweils signifikant von der (0-0) Kontrollgruppe. Eine Kruskal-Wallis ANOVA on Ranks mit einem Post Hoc Test nach Dunn ergab für die Gruppen (0-R) und (0-0) ein Signifikanzniveau von $p < 0{,}01$ und für die Gruppen (0-L) und (0-0) ein Signifikanzniveau von $p < 0{,}05$. Die Mediane und Halbwertsbreiten der Gruppen sind in Tabelle 5.7 zusammengefasst.

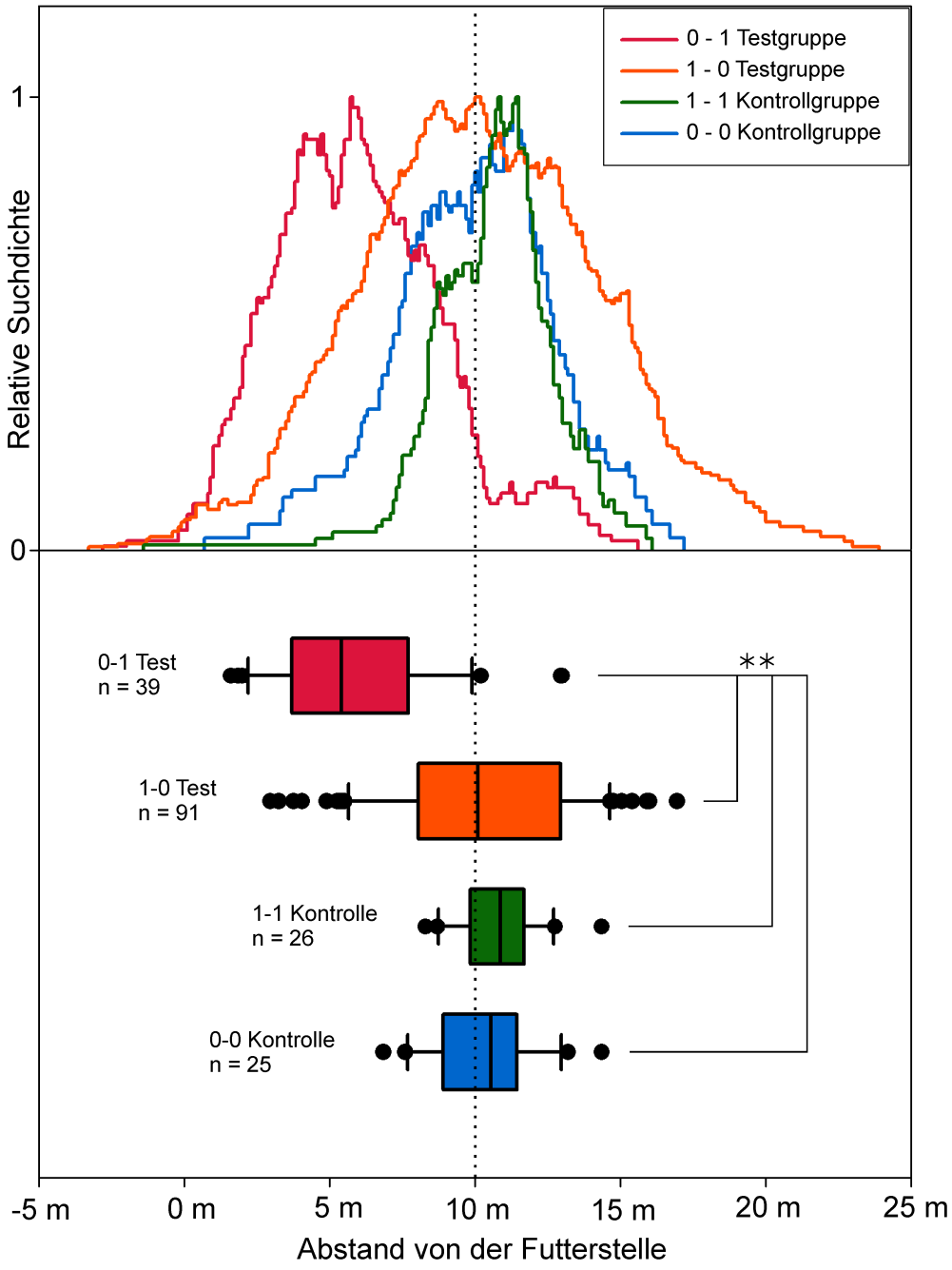


Abbildung 5.7: Nestsuchverhalten der Gruppen (0-0), (1-1), (1-0) und (0-1). Der obere Teil zeigt die Suchdichteverteilungen, der untere Teil Boxplots mit Median, 25 % und 75 % Quartilen und 10 % und 90 % Whiskern. Die Punkte stellen Datenpunkte jenseits der 10 % und 90 % Percentile dar. Die Anzahl der getesteten Tiere sowie signifikante Unterschiede nach einer Kruskal-Wallis ANOVA on Ranks mit Post Hoc Test nach Dunn sind angegeben. Die gestrichelte Linie zeigt die Nestposition an.

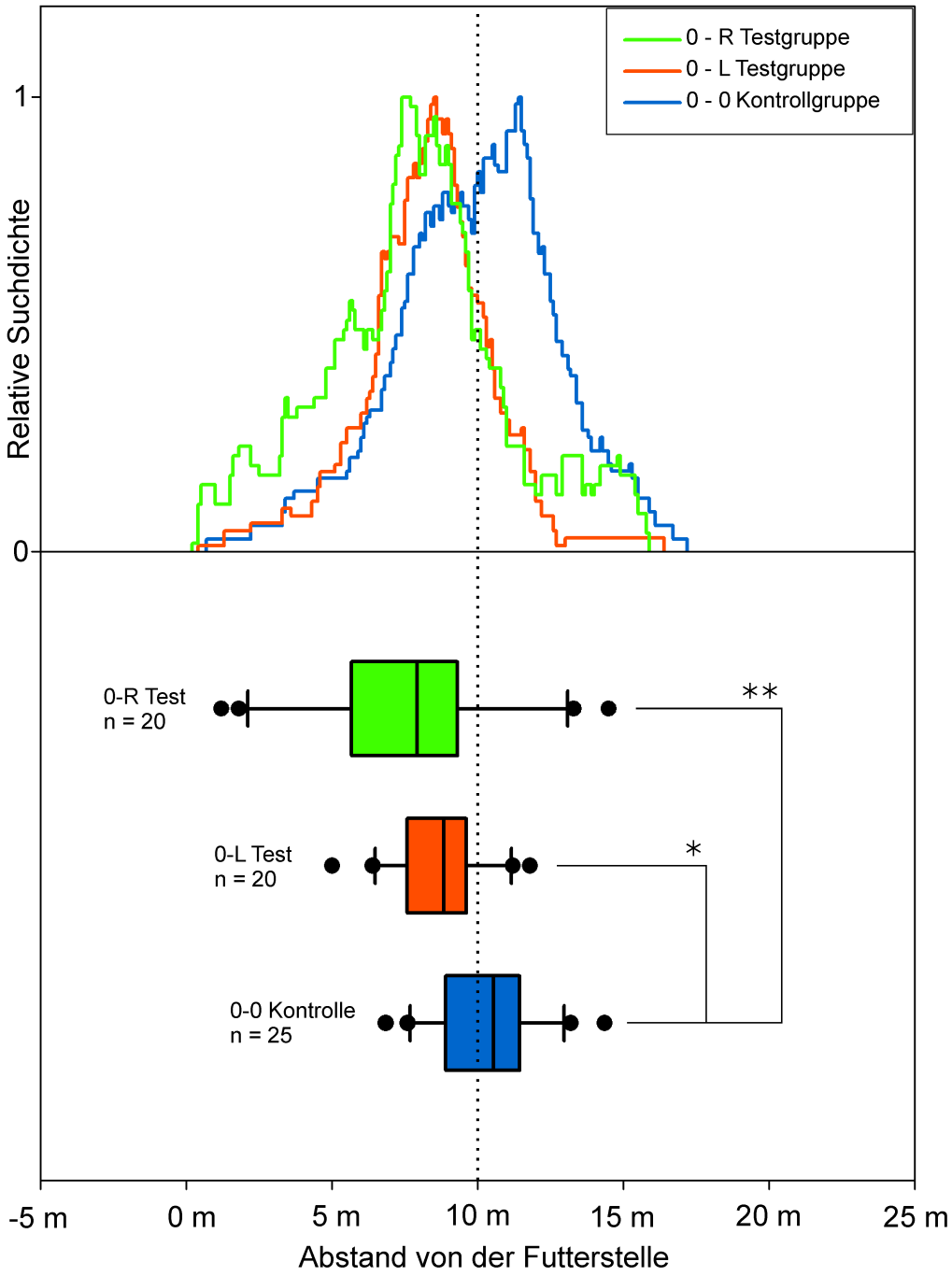


Abbildung 5.8: Nestsuchverhalten der Gruppen (0-0), (0-L) und (0-R). Der obere Teil zeigt die Suchdichteverteilungen, der untere Teil Boxplots mit Median, 25 % und 75 % Quartilen und 10 % und 90 % Whiskern. Die Punkte stellen Datenpunkte jenseits der 10 % und 90 % Percentile dar. Die Anzahl der getesteten Tiere sowie signifikante Unterschiede nach einer Kruskal-Wallis ANOVA on Ranks mit Post Hoc Test nach Dunn sind angegeben. Die gestrichelte Linie zeigt die Nestposition an.

Gruppe	Median	Halbwertsbreite
(0-0)	10,55 m	2,35 m
(0-L)	8,85 m	1,93 m
(0-R)	7,93 m	3,53 m

Tabelle 5.7: Mediane und Halbwertsbreiten der Gruppen (0-0), (0-R) und (0-L).

Überlackieren halber ventraler Augenhälften In Abbildung 5.9 sind die Ergebnisse der Versuche der (0-0) Kontrollgruppe, der (0- +0,5) Testgruppe, der (0- -0,5) Testgruppe und der (+0,5 - -0,5) Testgruppe aufgetragen. Die drei Testgruppen unterscheiden sich jeweils signifikant von der Kontrollgruppe. Eine Kruskal-Wallis ANOVA on Ranks mit Post Hoc Test nach Dunn ergab, dass sich die Gruppen (+0,5 - -0,5) und (0- -0,5) auf einem Signifikanzniveau von $p < 0{,}01$, und die Gruppe (0- +0,5) auf einem Signifikanzniveau von $p < 0{,}05$ von der (0-0) Kontrollgruppe unterscheiden. Die Mediane und Halbwertsbreiten sind in Tabelle 5.8 zusammengefasst.

Gruppe	Median	Halbwertsbreite
(0-0)	10,55 m	2,35 m
(0- +0,5)	8,50 m	2,24 m
(0- -0,5)	8,00 m	3,18 m
(+0,5 - -0,5)	7,30 m	1,38 m

Tabelle 5.8: Mediane und Halbwertsbreiten der Gruppen (0-0), (0- +0,5), (0- -0,5) und (+0,5- -0,5).

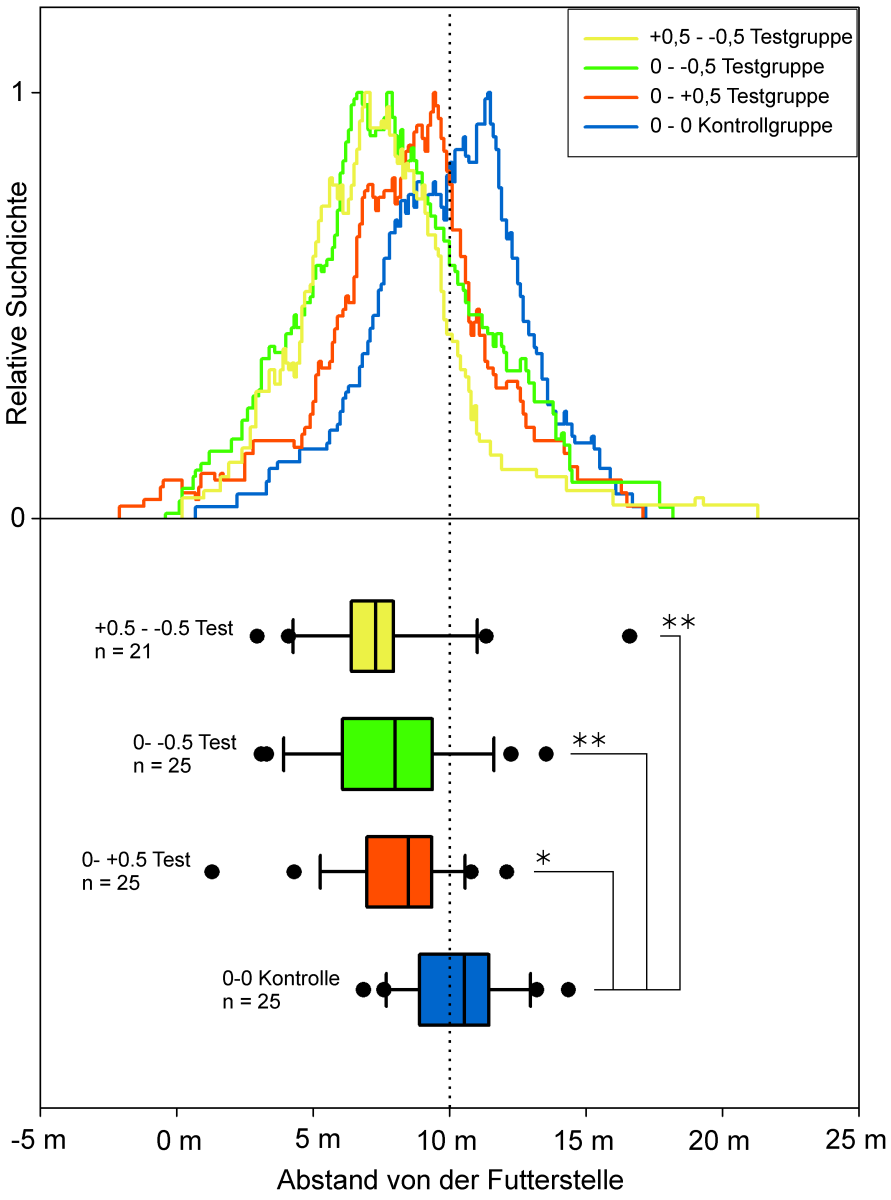


Abbildung 5.9: Nestsuchverhalten der Gruppen (0-0), (0- +0,5), (0- -0,5) und (+0,5- -0,5). Der obere Teil zeigt die Suchdichteverteilungen, der untere Teil Boxplots mit Median, 25 % und 75 % Quartilen und 10 % und 90 % Whiskern. Die Punkte stellen Datenpunkte jenseits der 10 % und 90 % Percentile dar. Die Anzahl der getesteten Tiere sowie signifikante Unterschiede nach einer Kruskal-Wallis ANOVA on Ranks mit Post Hoc Test nach Dunn sind angegeben. Die gestrichelte Linie zeigt die Nestposition an.

Überlackieren kompletter ventraler Augenhälften mit 20 m Trainingsdistanz Um die Veränderung der Verkürzung der Rücklaufdistanz in größeren Trainingsdistanzen zu beobachten wurden die Tiere auf eine Futterstelle in 20 m Entfernung statt in 10 m Entfernung trainiert. In Abbildung 5.10 sind die Ergebnisse der Versuche mit 20 m Trainingsdistanz dargestellt. Hier gab es eine (0-0) Kontrollgruppe, eine (1-1) Kontrollgruppe und eine (0-1) Testgruppe. eine ANOVA mit anschließendem Holm-Sidak Post Hoc Test ergab für die 20 m (0-1) Testgruppe jeweils einen signifikanten Unterschied zu der 20 m (0-0) und 20 m (1-1) Kontrollgruppe. Das Signifikanzniveau lag bei $p < 0{,}001$. Die Mediane und Halbwertsbreiten der Gruppen sind in Tabelle 5.9 aufgelistet.

Gruppe	Median	Halbwertsbreite
20 m (0-0)	20,00 m	7,08 m
20 m (1-1)	20,95 m	5,60 m
20 m (0-1)	13,95 m	2,50 m

Tabelle 5.9: Mediane und Halbwertsbreiten der Versuchsgruppen (0-0), (1-1) und (0-1) bei einer Trainingsdistanz von 20 m.

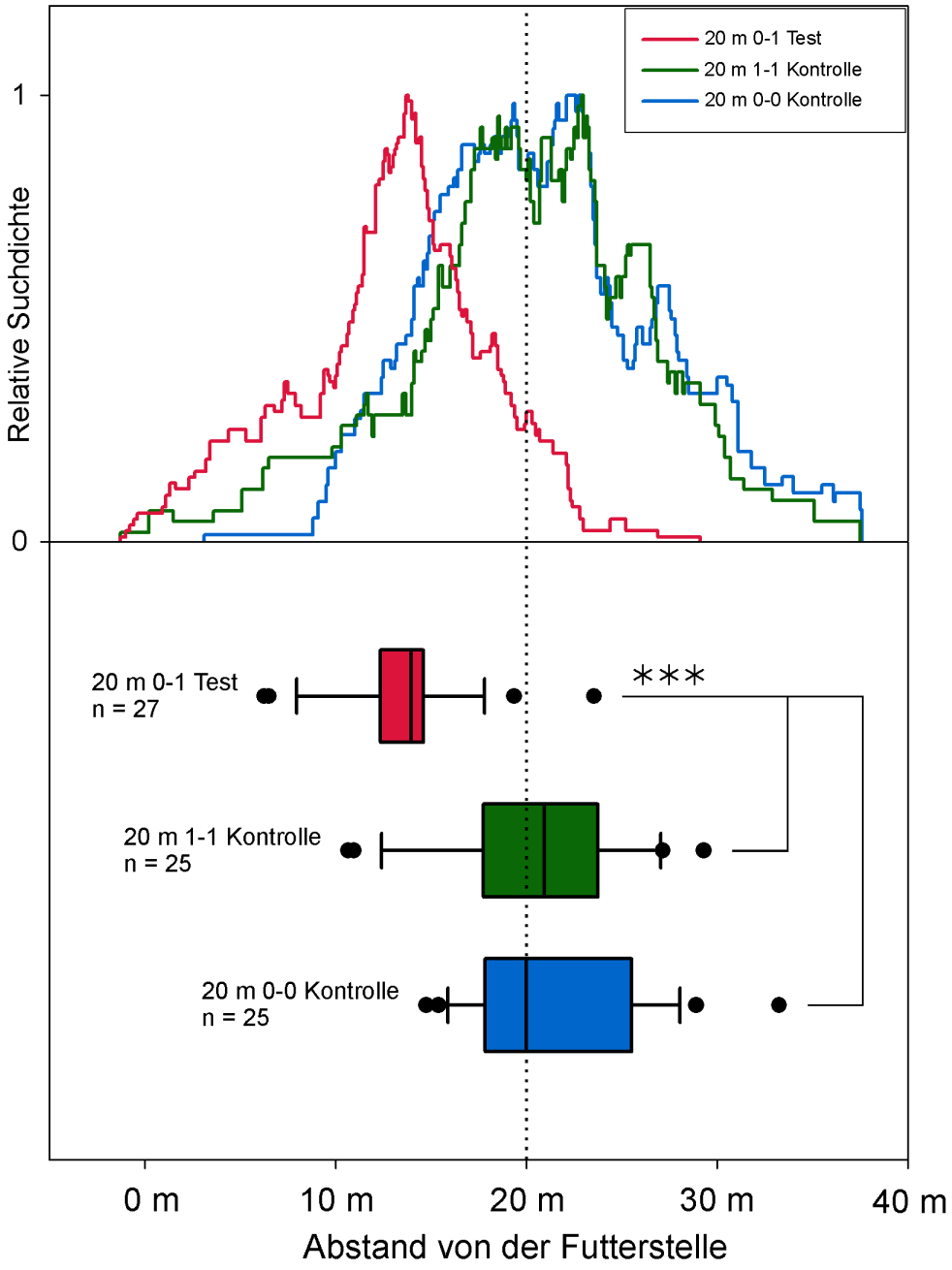


Abbildung 5.10: Nestsuchverhalten der Gruppen 20 m (0-0), 20 m (1-1) und 20 m (0-1). Der obere Teil zeigt die Suchdichteverteilungen, der untere Teil Boxplots mit Median, 25 % und 75 % Quartilen und 10 % und 90 % Whiskern. Die Punkte stellen Datenpunkte jenseits der 10 % und 90 % Percentile dar. Die Anzahl der getesteten Tiere sowie signifikante Unterschiede nach einer ANOVA mit Post Hoc Test nach Holm-Sidak sind angegeben. Die gestrichelte Linie zeigt die Nestposition an.

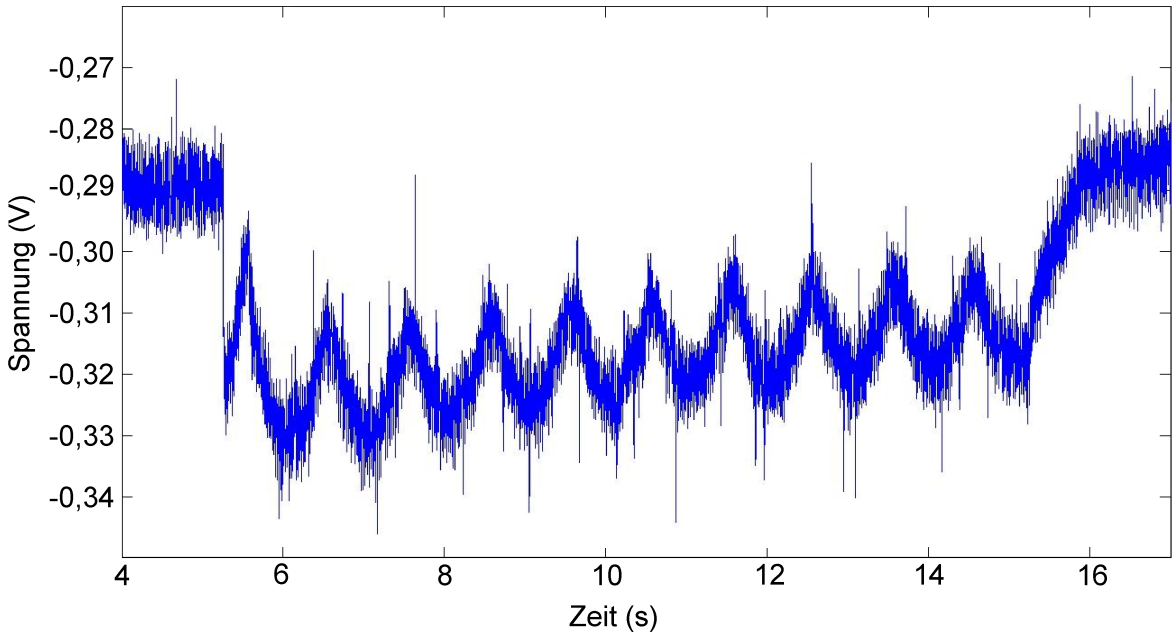


Abbildung 5.11: Spannungsverlauf eines Elektroretinogramms während einer Reizung mit einer Reizfrequenz von 1 Hz.

5.3.4.2 Elektroretinogramme

In Abbildung 5.11 ist der Spannungsverlauf eines Elektroretinogramms während einer 1 Hz Reizung dargestellt.

Aus den ermittelten spektralen Leistungsdichten der vier Tiere wurde für jede gemessene Augenregion (ventral, dorsal, frontal, zentral) die Werte der Tiere gemittelt. Diese Werte sind in Abbildung 5.12 dargestellt.

5.3.5 Diskussion

5.3.5.1 Verhaltensexperimente

In Abbildung 5.7 ist zu erkennen, dass Wüstenameisen, die ohne Manipulationen auf eine Futterstelle trainiert werden, denen jedoch für den Test die ventralen Augenhälften überlackiert werden (0-1), signifikant kürzere Rücklaufdistanzen haben als Kontrolltiere ohne Manipulationen (0-0). Dieses Phänomen wurde bereits in (Bolek (2008)) beschrieben. Des weiteren zeigen Tiere, denen sowohl für das Training als auch während des Tests der ventrale Augenbereiche beider Augen überlackiert wurde (1-1) keine Veränderung der Rücklaufdistanzen gegenüber Kontrolltieren ohne Manipulation. Diese Tiere können daher als Kontrolle für das Verhalten der Tiere genutzt werden, wenn diese über

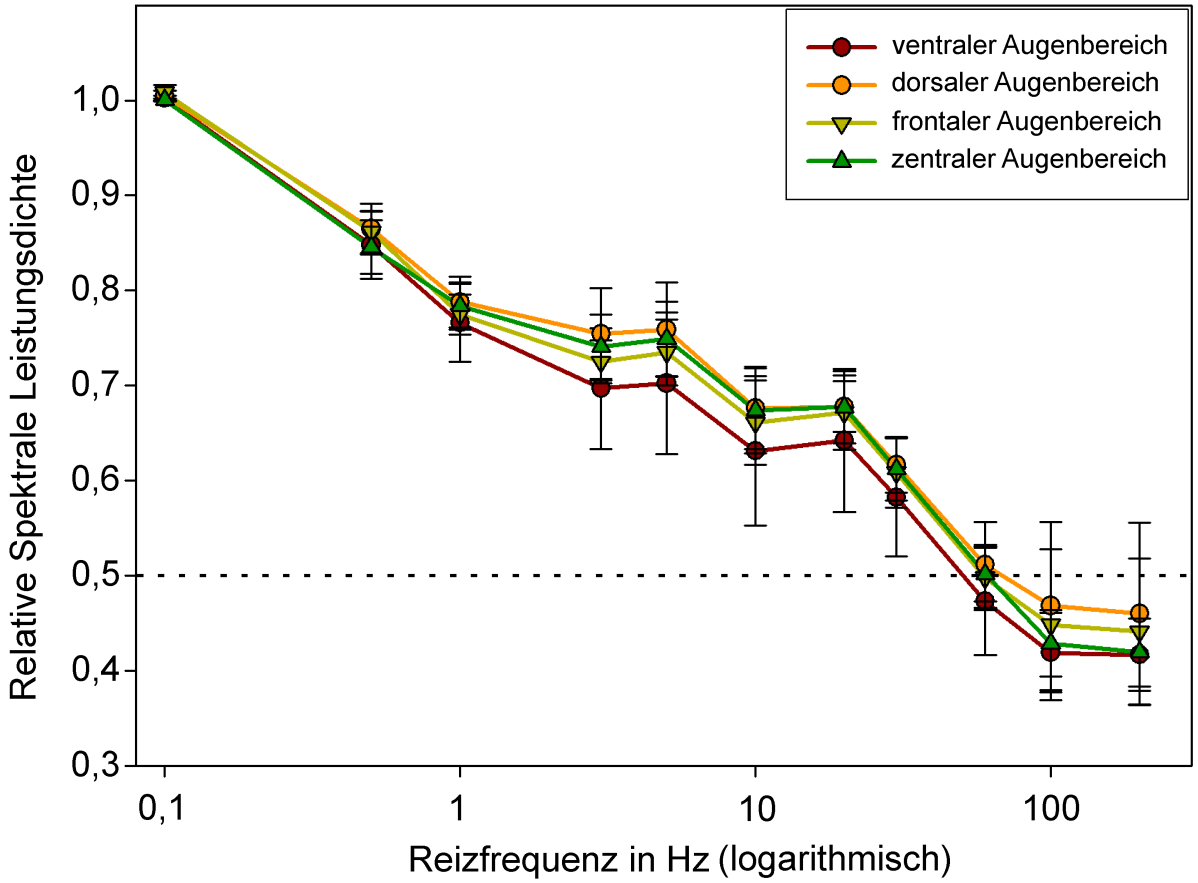


Abbildung 5.12: Ermittelte spektrale Leistungsdichten bei den Reizfrequenzen 0,1 Hz, 0,5 Hz, 1 Hz, 3 Hz, 5 Hz, 10 Hz, 20 Hz, 30 Hz, 60 Hz, 100 Hz und 200 Hz. Es wurden die Werte von vier Tieren gemittelt, bei denen jeweils sechsmal die Elektroretinogramme des ventralen, dorsalen, frontalen und zentralen Augenbereichs gemessen wurde. Die spektrale Leistungsdichte wurde am Wert der niedrigsten Reizfrequenz normiert. Das 50 % Niveau der spektralen Leistungsdichte, die nach (Tatler u. a. (2000)) die Grenze des zeitlichen Auflösungsvermögens darstellt, ist mit der gestrichelten Linie markiert.

keine Information über den ventralen optischen Fluss verfügen.

Beim Umkehrversuch, bei dem den Tieren im Training der ventrale Augenbereich überlackiert wird, dieser Lack für den Test jedoch wieder entfernt wird (1-0), treten keine Veränderungen der Suchdistanz gegenüber den Kontrollgruppen auf.

In Versuchen, bei denen die Tiere im Training den ventralen optischen Fluss wahrnehmen können, ihnen jedoch für den Test die Hälfte der ventralen Augenbereiche ((0- +0,5), (0- -0,5) und (+0,5- -0,5)) oder die kompletten ventralen Augenhälften nur eines Auges ((0-L) und (0-R)) überlackiert werden, zeigt sich ebenfalls eine Verringerung der Rücklaufdistanz. Diese Verringerung beträgt etwa die Hälfte der Verringerung die in den (0-1) Versuchen auftritt.

Aus diesen Ergebnissen lassen sich folgende Schlüsse zum Einfluss des ventralen optischen Flusses auf die Rücklaufdistanz ziehen:

1. Zu einer signifikanten Veränderung der Rücklaufdistanz der Tiere kommt es nur, wenn die Tiere im Training den ventralen optischen Fluss wahrnehmen können, im Test jedoch nicht (siehe Abbildung 5.7) oder nur eingeschränkt (siehe Abbildungen 5.8 und 5.9).

2. Beide Augen haben denselben Einfluss auf die Rücklaufdistanz (siehe Abbildung 5.8).

3. Der vordere und der hintere ventrale Augenbereich haben denselben Einfluss auf die Rücklaufdistanz (siehe Abbildung 5.9).

4. Damit scheint das Ausmaß der Verringerung der Rücklaufdistanz mit der Größe der abgedeckten ventralen Augenfläche korreliert zu sein.

5. Die Verringerung der Rücklaufdistanz kommt auch bei größeren Trainingsdistanzen vor (siehe Abbildung 5.10).

In den Versuchen zur Entfernungseinschätzung, die von Wittlinger und Kollegen durchgeführt wurden (Wittlinger u. a. (2007)), wurde in der „Stummelgruppe“ eine ähnliche Verkürzung der Rücklaufdistanz gefunden, wie sie in den (0-1) Versuchen auftrat. Wittlinger und Kollegen konnten die Verkürzung auf eine geringere Schrittweite der Tiere mit Stummelbeinen zurückführen. Da die Tiere auf dem Rückweg dieselbe Anzahl Schritte zurücklegten die bei normaler Beinlänge notwendig gewesen wäre bevor sie ihre Nestsuche starteten, suchten sie nun bereits vor Ablaufen der vollen Trainingsdistanz nach ihrem Nest.

Im Falle des Überlackierens des ventralen Augenbereichs konnte dagegen nachgewiesen werden, dass sich die Laufkinematik der Ameisen nicht ändert (Bolek (2008); Mack (2010)). Somit muss für die Verkürzung der Rücklaufdistanzen bei diesen Versuchen eine andere Erklärung als in (Wittlinger u. a. (2007)) gefunden werden.

Eine mögliche Erklärung für diese Verkürzung der Rücklaufdistanzen wurde bereits in (Bolek (2008)) diskutiert und soll unter Berücksichtigung der neuen Daten nochmals diskutiert werden.

Hypothese zum Verhalten der Tiere Der Ausgangspunkt der Hypothese sind die Arbeiten von Ronacher und Wehner zum ventralen optischen Fluss (Ronacher u. Wehner (1995)). Ronacher und Wehner ließen Arbeiterinnen von *C. fortis* durch einen Glaskanal laufen, unter dem sich ein bewegliches Musterband befand. Indem sie das Musterband entgegen der Laufrichtung der Ameisen bewegten, konnten sie den optischen Fluss den die Ameise erfuhr erhöhen. Entsprechend konnten sie durch bewegen des Musterbandes in Laufrichtung der Ameisen den optischen Fluss für diese verringern. Mit diesen Versuchen konnten sie zeigen, dass Tiere, die während des Tests einen erhöhten optischen Fluss erfahren, ihre Rücklaufdistanzen verkürzen, wogegen Tiere, die einen verringerten optischen Fluss erfahren, ihre Rücklaufdistanz erhöhen.

In den durchgeführten Versuchen (außer dem (1-0) Versuch) konnten die Tiere während des Tests keinen oder nur mit Teilen ihrer Augen einen optischen Fluss wahrnehmen. Es wäre daher zu erwarten gewesen, dass die Tiere verlängerte Rücklaufdistanzen zeigen. Jedoch waren die Rücklaufdistanzen in den Testgruppen verringert. Nach (Ronacher u. Wehner (1995)) weist dies darauf hin, dass die Tiere unter dem Eindruck eines erhöhten optischen Flusses standen. Um diesen Widerspruch aufzulösen wurde die Hypothese entwickelt, dass das Nervensystem der Tiere in unseren Testsituationen den abwesenden ventralen optischen Fluss als sehr hohen optischen Fluss durch sehr schnelle Fortbewegung fehlinterpretiert. Die Gedanken, die zu dieser Hypothese führten sollen im folgenden erläutert werden.

Eigenschaften von Bewegungsdetektoren Es wird angenommen, dass Tiere zur Bewegungswahrnehmung Bewegungsdetektoren vom Koinzidenztyp (auch Reichardtdetektoren genannt) besitzen (van Santen u. Sperling (1985); Borst u. a. (2010)). Diese Detektoren zeigen für eine gewisse, optimale, Geschwindigkeit eine maximale Antwort. Für schnellere oder langsamere Geschwindigkeiten ist die Antwort dagegen schwächer. Aus dieser Eigenschaft ergibt sich, dass das Ausgangssignal solcher Bewegungsdetektoren

zweideutig ist (außer für die optimale Geschwindigkeit) und ein gegebenes Ausgangssignal immer für eine schnellere und eine langsamere Geschwindigkeit kodiert (Egelhaaf u. Borst (1993)). Die Kombination mehrerer Bewegungsdetektoren mit verschiedenen optimalen Geschwindigkeiten und überlappenden Geschwindigkeitsbereichen wie sie in (Zanker u. a. (1999)) vorgeschlagen wird, erlaubt Geschwindigkeiten innerhalb des abgedeckten Geschwindigkeitsbereichs eindeutiger und genauer zu bestimmen. Jedoch bleibt für das Gesamtsystem das Problem, dass die Extremgeschwindigkeiten Stillstand und die Geschwindigkeiten die schneller sind als das Auflösungsvermögen des schnellsten Detektors nach wie vor dieselbe Antwort (in diesem Fall Null) erzeugen. Dies bedeutet, dass alleine mit diesen Bewegungsdetektoren der Stillstand eines optischen Reizes nicht von sehr hohen Bewegungsgeschwindigkeiten unterschieden werden kann. Ein Beispiel eines solchen Effekts aus dem Alltag ist das Betrachten der Felgen eines beschleunigenden Autos. Bei geringen Geschwindigkeiten ist die kreisförmige Bewegung der Felge gut zu erkennen. Bei steigenden Geschwindigkeiten dagegen verschwimmt die Felge zu einer gleichförmig aussehenden Scheibe, und die kreisförmige Bewegung ist nicht mehr zu erkennen.

Mögliche Einflüsse des motorischen Systems auf die optische Bewegungsdetektion Um die genannte Zweideutigkeit aufzulösen, ist es denkbar, dass das Nervensystem der Ameisen Informationen aus dem motorischen System verwendet um zwischen den extremen Geschwindigkeiten „Stillstand“ und „sehr schnell“ zu unterscheiden. Wechselwirkungen zwischen dem System, das den optischen Fluss wahrnimmt und dem motorischen System konnten bei einzelnen Insektenarten bereits nachgewiesen werden. Bei *C. fortis* konnte gezeigt werden, dass das Nervensystem der Ameisen Bewegungsinformationen durch den ventralen optischen Fluss ignoriert, wenn sich die Ameise nicht aktiv fortbewegt (Seidl u. a. (2006)). Bei *Drosophila melanogaster* konnte gezeigt werden, dass sich die Antworteigenschaften der Zellen des Horizontalsystems ändern, wenn die Tiere aktiv laufen (Chiappe u. a. (2010)). Diese Zellen sind für die Erkennung von translationalen Bewegungen über den optischen Fluss zuständig.

Vergleich theoretisch geforderter Eigenschaften der Wahrnehmung des optischen Flusses mit bekannten Versuchsergebnissen Bewegungsdetektoren sind auf die im natürliche Verhalten vorkommenden Geschwindigkeiten optimiert (O'Carroll u. a. (1996)). Für *C. fortis* wurden Fortbewegungsgeschwindigkeiten von bis zu 70 cm/s (Wehner (1983)) berichtet (die höchsten Geschwindigkeiten für Ameisen der Gattung *Cataglyphis*

Bandgeschwindigkeit	In Laufrichtung	Gegen Laufrichtung
	Rücklaufdistanz	
0,0 cm/s	9,6 m	9,6 m
5,7 cm/s	9,6 m	9,4 m
9,0 cm/s	10,1 m	9,0 m
12,4 cm/s	10,6 m	9,3 m
15,6 cm/s	11,2 m	8,5 m

Tabelle 5.10: Rücklaufdistanzen von *C. fortis* bei 10 m Trainingsdistanz unter dem Einfluss von unterschiedlich schnellen Mustergeschwindigkeiten im ventralen Blickfeld. Das Band wurde in Laufrichtung der Ameisen oder gegen die Laufrichtung der Ameisen bewegt. Nach (Ronacher u. Wehner (1995)).

liegen bei ca. 1 m/s (Seidl (2008))). Daher ist anzunehmen, dass die Bewegungsdetektoren von *C. fortis* dazu in der Lage sein sollten Geschwindigkeiten bis 70 cm/s aufzulösen. Dies bedeutet, dass, wenn das Nervensystem die Abwesenheit von optischen Fluss als sehr hohen optischen Fluss fehlinterpretiert, diese Fehlinterpretation in eine scheinbare Wahrnehmung von Geschwindigkeiten über 70 cm/s münden muss. Aus den Daten, die Ronacher und Wehner publiziert haben (Ronacher u. Wehner (1995)) kann über eine lineare Regression ein Schätzwert ermittelt werden, wie schnell sich das Musterband gegen die Laufrichtung der Ameise hätte bewegen müssen, um dieselbe Verringerung der Rücklaufdistanz zu provozieren, die in den Versuchen mit überlackierten ventralen Augenhälften aufgetreten ist. In Tabelle 5.10 sind die von uns aus (Ronacher u. Wehner (1995)) ermittelten Werte aufgeführt.

Nach diesen Daten ergibt sich folgende Gleichung für eine Regressionsgerade der Rücklaufdistanz in Abhängigkeit von der Bandgeschwindigkeit, wenn sich dieses gegen die Laufrichtung der Ameisen bewegt:

$$y = -0,06x + 9,67$$

Nach dieser Gleichung benötigt man eine Laufbandgeschwindigkeit von 72,1 cm/s um die Ameisen dazu zu bringen nach einer Rücklaufdistanz von 5,4 m (Median der (0-1) Testgruppe) nach dem Nest zu suchen. Zusammen mit der von Ronacher und Wehner für die Ameisen berichteten Eigengeschwindigkeit von 25 cm/s ergibt dies eine gesamte Mustergeschwindigkeit von 97,1 cm/s. Dieser Wert liegt sehr nahe an der höchsten für Arten der Gattung *Cataglyphis* berichteten Geschwindigkeit von 1 m/s (Seidl (2008)). In Abbildung 5.13 sind die aus (Ronacher u. Wehner (1995)) übernommenen Daten, die berechnete Regressionsgerade und die errechnete Mustergeschwindigkeit für

eine Verkürzung der Rücklaufdistanz auf 5,4 m dargestellt.

Schlussfolgerungen zur Hypothese Die Hypothese, dass das optische System der Ameisen den abwesenden optischen Fluss als sehr hohe Geschwindigkeit fehlinterpretiert steht im Einklang mit den in den letzten Abschnitten zusammengetragenen Forschungsergebnissen. Jedoch kann diese Hypothese nicht erklären, warum bei einer Umkehr der Versuchsdurchführung, sodass die Tiere mit lackierten ventralen Augenhälften trainiert und anschließend ohne Manipulation getestet werden ((1-0) Gruppe), keine Veränderung der Rücklaufdistanz im Vergleich zu den Kontrollgruppen zu verzeichnen ist. Der Hypothese zufolge müssten die Ameisen dieser Gruppe eigentlich eine erhöhte Rücklaufdistanz zeigen. Um diesen Widerspruch aufzulösen muss man voraussetzen, dass die Ameisen die Entfernungsmessung über den ventralen optischen Fluss ignorieren, falls sie in der Trainingssituation den ventralen optischen Fluss nicht wahrnehmen können. Versuche hierzu wurden bisher jedoch nicht durchgeführt. Die Hypothese kann somit zwar möglicherweise Hinweise auf die Ursachen der Verkürzung der Rücklaufdistanz liefern, bleibt jedoch insgesamt unbefriedigend, da mit ihr die fehlende Verlängerung der Rücklaufdistanz bei einer Umkehr der Versuchsdurchführung nicht überzeugend erklärt werden kann.

Skalierbarkeit der Versuchsergebnisse Die Versuche mit 20 m Trainingsdistanz zeigen ebenfalls eine Verkürzung der Rücklaufdistanz in der (0-1) Situation. Der Median der Rücklaufdistanz der (0-1) Testgruppe beträgt 13,95 m. Diese Rücklaufdistanz lässt keine sicheren Rückschlüsse darauf zu, ob die Verkürzung des Rücklaufes mit der Trainingsdistanz linear skaliert (dann wäre der Erwartungswert die doppelte Rücklaufdistanz der 10 m (0-1) Testgruppe, 10,80 m) oder ob die Verkürzung immer dieselbe Distanz beträgt (dann wäre der Erwartungswert 20 m - 4,60 m = 15,40 m). Die Rücklaufdistanz der 20 m (0-1) Testgruppe liegt näher am Erwartungswert für eine Verringerung der Rücklaufdistanz um eine feste Distanz. Eine solche Reduktion um eine feste Distanz, die unabhängig von der Trainingsdistanz ist, wäre jedoch sehr ungewöhnlich (beispielsweise sind Navigationsfehler (Merkle u. Wehner (2010)) und die „Downwind approach distance“ (Wolf u. Wehner (2005)) klar von der zurückgelegten Trainingsdistanz abhängig). Daher ist eine Reduktion um eine feste Distanz als unwahrscheinlich einzuordnen. Eine endgültige Klärung dieser Frage würde weitere Versuche mit (0-1) Testgruppen bei verschiedenen Trainingsdistanzen benötigen. In (Wolf u. Wehner (2005)) wurden, um die Skalierbarkeit der „Downwind approach distance“ zu ermitteln, Gruppen mit Trainings-

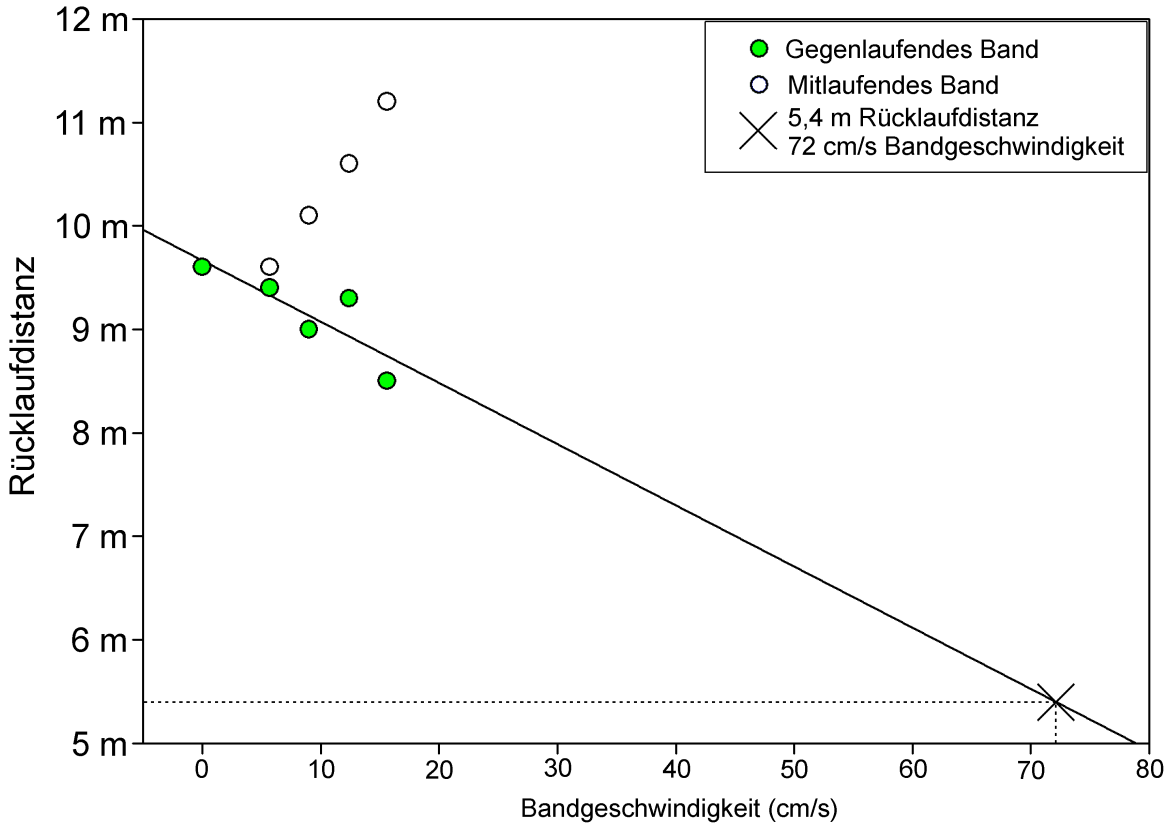


Abbildung 5.13: Aus (Ronacher u. Wehner (1995)) übernommene Daten zur Veränderung der Rücklaufdistanz in Abhängigkeit von der Bewegungsgeschwindigkeit und Richtung des Musterbandes im ventralen Blickfeld der Ameisen. Die nicht gefüllten Kreise repräsentieren Daten, bei denen das Musterband in Laufrichtung der Ameisen bewegt wurde. Die grün gefüllten Kreise repräsentieren Daten, bei denen das Musterband gegen die Laufrichtung der Ameisen bewegt wurde. Für die Daten, bei denen sich das Muster entgegen der Laufrichtung der Ameise bewegte, wurde eine Regressionsgerade ergänzt.

distanzen von 5 m, 10 m, 20 m, 40 m, 50 m, 60 m und 75 m getestet.

5.3.5.2 Elektroretinogramme

Die Elektroretinogramme zeigen ein monophasisches, rein negatives Potential bei einer Reizung (Abbildung 5.11). Dies bedeutet, dass das optische System der Ameisen direkt das Lichtsignal auswertet. Im Gegensatz hierzu besitzen Dipteren zum Beispiel diphasische Potentiale bei einer Reizung, mit einem positiven Ein- und einem negativen Aus-Effekt (Autrum (1950)). Dipteren werten die Änderung eines Lichtsignals aus. Daraus ergibt sich, dass das optische System der Ameisen über ein niedrigeres zeitliches Auflösungsvermögen verfügen als das der Dipteren. Des weiteren zeigen die Elektroretinogramme, dass die verschiedenen Augenbereiche sehr ähnliche Eigenschaften in Bezug auf die gemessene Größe „Spectral Power Density“ besitzen. Dies lässt darauf schließen, dass es trotz der Aufgabenteilung und anatomischen Unterschiede zwischen den verschiedenen Augenbereichen (Wehner (1982)) keine Unterschiede im zeitlichen Auflösungsvermögen gibt.

Einen direkten Rückschluss auf die maximale Fortbewegungsgeschwindigkeit, bis zu der die Ameisen den ventralen optischen Fluss auflösen können, lässt sich aus den ermittelten Flicker Fusion Frequencies nicht ableiten. Diese geben zwar eine maximale Reizfrequenz (ca. 60 Hz) an, bis zu der Einzelreize von den Ameisen als verschiedene Lichtimpulse wahrgenommen werden können, jedoch nutzen die Ameisen zur Entfernungseinschätzung die Mustergeschwindigkeit und nicht die Kontrastfrequenz eines optischen Reizes (Ronacher u. Wehner (1995)). Dies ist sinnvoll, da die Kontrastfrequenz von der räumlichen Struktur des Bodens abhängt, über die die Tiere in der Regel jedoch keine Informationen besitzen. Um weitergehende Aussagen zur Entfernungseinschätzung über den ventralen optischen Fluss machen zu können, müssten bei Messungen bewegte Muster verwendet werden und die Ableitungen in nachgeschalteten Bereichen des optischen Systems, z.B. den Zellen des Horizontalsystems, stattfinden.

6 Literaturverzeichnis

[Autrum 1950] Autrum, Hansjochem: Die Belichtungspotentiale und das Sehen der Insekten (Untersuchungen an Calliphora und Dixippus). In: *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 32 (1950), Nr. 3, S. 176–227

[Azara 1809] In: Azara, Felix: Paris : Dentu, 1809 (Voyages dans l'Amérique Méridionale), S. 175–177

[Bear u. a. 2009] In: Bear, Mark F. ; Connors, BarryW ; Paradiso, MichaelA: *Schnellere Reaktionszeiten*. 3. Heidelberg : Spektrum Akademischer Verlag, 2009 (Neurowissenschaften - Ein grundlegendes Lehrbuch für Biologie, Medizin und Psychologie), S. 729–730

[Bolek 2008] Bolek, Siegfried: *Einflüsse des ventralen optischen Flusses auf die Entfernungseinschätzung von Wüstenameisen (Cataglyphis fortis)*, Institut für Neurobiologie, Universität Ulm, Diplomarbeit, 2008

[Bolek u. a. 2012a] Bolek, Siegfried ; Wittlinger, Matthias ; Wolf, Harald: Establishing food site vectors in desert ants. In: *The Journal of Experimental Biology* 215 (2012), February 15, Nr. 4, S. 653–656

[Bolek u. a. 2012b] Bolek, Siegfried ; Wittlinger, Matthias ; Wolf, Harald: What counts for ants? How return behaviour and food search of Cataglyphis ants are modified by variations in food quantity and experience. In: *The Journal of Experimental Biology* 215 (2012), September 15, Nr. 18, S. 3218–3222

[Borst u. a. 2010] Borst, Alexander ; Haag, Jürgen ; Reiff, Dierk F.: Fly Motion Vision. In: *Annual Review of Neuroscience* 33 (2010), Nr. 1, S. 49–70

[Brower 1996] Brower, Lincoln P.: Monarch butterfly orientation: Missing pieces of a magnificent puzzle. In: *The Journal of Experimental Biology* 199 (1996), Nr. 1, S. 93–103

[Brunnert u. Wehner 1973] Brunnert, A. ; Wehner, R.: Fine structure of light adapted and dark adapted eyes of desert ants Cataglyphis bicolor Formicidae Hymenoptera. In: *Journal of Morphology* 140 (1973), Nr. 1, S. 15–29

[Buchkremer u. Reinhold 2008] Buchkremer, Eva M. ; Reinhold, Klaus: Sector fidelity - an advantageous foraging behavior resulting from a heuristic search strategy. In: *Behavioral Ecology* 19 (2008), SEP-OCT, Nr. 5, S. 984–989

[Cheng u. a. 2006] Cheng, Ken ; Narendra, Ajay ; Wehner, Rüdiger: Behavioral ecology of odometric memories in desert ants: acquisition, retention, and integration. In: *Behavioral Ecology* 17 (2006), March/April 2006, Nr. 2, S. 227–235

[Cheng u. Wehner 2002] Cheng, Ken ; Wehner, Rüdiger: Navigating desert ants (Cataglyphis fortis) learn to alter their search patterns on their homebound journey. In: *Physiological Entomology* 27 (2002), Nr. 4, S. 285–290

[Chiappe u. a. 2010] Chiappe, M. E. ; Seelig, Johannes D. ; Reiser, Michael B. ; Jayaraman, Vivek: Walking Modulates Speed Sensitivity in Drosophila Motion Vision. In: *Current Biology* 20 (2010), AUG 24, Nr. 16, S. 1470–1475

[Collett u. a. 1998] Collett, M. ; Collett, T. S. ; Bisch, S. ; Wehner, R.: Local and global vectors in desert ant navigation. In: *Nature (London)* 394 (1998), July 16, Nr. 6690, S. 269–272

[Dietrich u. Wehner 2003] Dietrich, B. ; Wehner, R.: Sympatry and allopatry in two desert ant sister species: How do Cataglyphis bicolor and C. savignyi coexist? In: *Oecologia (Berlin)* 136 (2003), June, Nr. 1, S. 63–72

[Duelli u. Wehner 1973] Duelli, P. ; Wehner, R.: The spectral sensititity of polarized light orientation in Cataglyphis bicolor Formicidae Hymenoptera. In: *Journal of Comparative Physiology* 86 (1973), Nr. 1, S. 37–53

[Egelhaaf u. Borst 1993] In: Egelhaaf, M. ; Borst, A.: *Movement detection in arthropods.* 5. Amsterdam : Elsevier., 1993 (Visual motion and its role in the stabilization of gaze, Reviews of oculomotor research), S. 53–77

[Egevang u. a. 2010] Egevang, Carsten ; Stenhouse, Iain J. ; Phillips, Richard A. ; Petersen, Aevar ; Fox, James W. ; Silk, Janet R. D.: Tracking of Arctic terns Sterna paradisaea reveals longest animal migration. In: *Proceedings of the National*

Academy of Sciences of the United States of America 107 (2010), FEB 2, Nr. 5, S. 2078–2081

[Esch u. Burns 1996] Esch, Harald E. ; Burns, John E.: Distance estimation by foraging honeybees. In: *The Journal of Experimental Biology* 199 (1996), Nr. 1, S. 155–162

[Grah u. Ronacher 2008] Grah, Gunnar ; Ronacher, Bernhard: Three-dimensional orientation in desert ants: context-independent memorisation and recall of sloped path segments. In: *Journal of Comparative Physiology A Neuroethology Sensory Neural & Behavioral Physiology* 194 (2008), JUN, Nr. 6, S. 517–522

[Harkness u. Wehner 1977] Harkness, R. ; Wehner, R.: Cataglyphis. In: *Endeavour (Cambridge)* 1 (1977), Nr. 3/4, S. 115–121

[Homberg u. a. 2011] Homberg, Uwe ; Heinze, Stanley ; Pfeiffer, Keram ; Kinoshita, Michiyo ; Jundi, Basil el: Central neural coding of sky polarization in insects. In: *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 366 (2011), March 12, Nr. 1565, S. 680–687

[ITIS 2012] ITIS: *Integrated Taxonomic Information System; www.itis.gov*. März 2012

[Knaden u. Wehner 2005] Knaden, Markus ; Wehner, Rüdiger: Nest mark orientation in desert ants Cataglyphis: what does it do to the path integrator? In: *Animal Behaviour* 70 (2005), DEC, Nr. Part 6, S. 1349–1354

[Kriewobokow 2010] Kriewobokow, Eva-Maria: *Auswirkungen von Veränderungen des optischen Flusses und Beinmanipulationen auf das Heimlaufverhalten der Wüstenameise Cataglyphis fortis.*, Institut für Neurobiologie, Universität Ulm, Staatsexamensarbeit, 2010

[Labhart 1986] Labhart, T.: The electrophysiology of photoreceptors in different eye regions of the desert ant Cataglyphis bicolor. In: *Journal of Comparative Physiology A Sensory Neural & Behavioral Physiology* 158 (1986), Nr. 1, S. 1–8

[Lenoir u. a. 2009] Lenoir, Alain ; Aron, Serge ; Cerda, Xim ; Hefetz, Abraham: Cataglyphis desert ants: a good model for evolutionary biology in Darwin's anniversary year - A review. In: *Israel Journal of Entomology* 39 (2009), S. 1–32

[Mack 2010] Mack, Natalie: *Einfluss von ventralem optischen Fluss auf die Laufkinematik der Wüstenameise Cataglyphis fortis.*, Institut für Neurobiologie, Universität Ulm, Bachelorarbeit, 2010

[Menges 2009] Menges, Eva-Maria: *Auswirkungen des ventralen optischen Flusses auf die Abschätzung der Heimlaufdistanz der Wüstenameise Cataglyphis fortis*, Institut für Neurobiologie, Universität Ulm, Staatsexamensarbeit, 2009

[Merkle u. a. 2006] Merkle, Tobias ; Knaden, Markus ; Wehner, Rüdiger: Uncertainty about nest position influences systematic search strategies in desert ants. In: *The Journal of Experimental Biology* 209 (2006), SEP 15, Nr. 18, S. 3545–3549

[Merkle u. Wehner 2008] Merkle, Tobias ; Wehner, Rüdiger: Landmark guidance and vector navigation in outbound desert ants. In: *The Journal of Experimental Biology* 211 (2008), NOV 1, Nr. 21, S. 3370–3377

[Merkle u. Wehner 2009] Merkle, Tobias ; Wehner, Rudiger: Repeated training does not improve the path integrator in desert ants. In: *Behavioral Ecology & Sociobiology* 63 (2009), JAN, Nr. 3, S. 391–402

[Merkle u. Wehner 2010] Merkle, Tobias ; Wehner, Rüdiger: Desert ants use foraging distance to adapt the nest search to the uncertainty of the path integrator. In: *Behavioral Ecology* 21 (2010), MAR-APR, Nr. 2, S. 349–355

[Merkle 2007] Merkle, Tobias F. C.: *Orientation and Search Strategies of Desert Arthropods: Path Integration Models and Experiments with Desert Ants, Cataglyphis fortis (Forel 1902)*, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Fakultät der Rheinischen Friedrich- Wilhelms- Universität Bonn, Doktorarbeit, 2007

[Mote u. Wehner 1980] Mote, M. I. ; Wehner, R.: Functional characteristics of photo receptors in the compound eye and ocellus of the desert ant Cataglyphis bicolor. In: *Journal of Comparative Physiology A Sensory Neural & Behavioral Physiology* 137 (1980), Nr. 1, S. 63–72

[Müller u. Wehner 1994] Müller, M. ; Wehner, R.: The hidden spiral: Systematic search and path integration in desert ants, Cataglyphis fortis. In: *Journal of Comparative Physiology A Sensory Neural & Behavioral Physiology* 175 (1994), Nr. 5, S. 525–530

[Müller u. Wehner 2007] Müller, Martin ; Wehner, Rudiger: Wind and sky as compass cues in desert ant navigation. In: *Naturwissenschaften* 94 (2007), JUL, Nr. 7, S. 589–594

[O'Carroll u. a. 1996] O'Carroll, D. C. ; Bidwell, N. J. ; Laughlin, S. B. ; Warrant, E. J.: Insect motion detectors matched to visual ecology. In: *Nature (London)* 382 (1996), Nr. 6586, S. 63–66

[Philippides u. a. 2011] Philippides, Andrew ; Baddeley, Bart ; Cheng, Ken ; Graham, Paul: How might ants use panoramic views for route navigation? In: *The Journal of Experimental Biology* 214 (2011), FEB, Nr. 3, S. 445–451

[Ronacher u. a. 2000] Ronacher, B. ; Gallizzi, K. ; Wohlgemuth, S. ; Wehner, R.: Lateral optic flow does not influence distance estimation in the desert ant Cataglyphis fortis. In: *The Journal of Experimental Biology* 203 (2000), April, Nr. 7, S. 1113–1121

[Ronacher u. Wehner 1995] Ronacher, B. ; Wehner, R.: Desert ants Cataglyphis fortis use self-induced optic flow to measure distances travelled. In: *Journal of Comparative Physiology A Sensory Neural & Behavioral Physiology* 177 (1995), Nr. 1, S. 21–27

[Rossel u. Wehner 1984] Rossel, S. ; Wehner, R.: Celestial orientation in bees Apis mellifera the use of spectral cues. In: *Journal of Comparative Physiology A Sensory Neural & Behavioral Physiology* 155 (1984), Nr. 5, S. 605–614

[Ruano u. a. 2000] Ruano, Francisca ; Tinaut, Alberto ; Soler, Juan J.: High surface temperatures select for individual foraging in ants. In: *Behavioral Ecology* 11 (2000), July-Aug., Nr. 4, S. 396–404

[van Santen u. Sperling 1985] Santen, Jan P. H. ; Sperling, George: Elaborated Reichardt detectors. In: *J.Opt.Soc.Am.A* 2 (1985), Feb, Nr. 2, S. 300–320

[Scheller 2011] Scheller, Alex: *Sensory Basis of Wind orientation in desert ants.*, Institut für Neurobiologie, Universität Ulm, Staatsexamensarbeit, 2011

[Schmid-Hempel 1984] Schmid-Hempel, P.: Individually different foraging methods in the desert ant Cataglyphis bicolor Hymenoptera Formicidae. In: *Behavioral Ecology & Sociobiology* 14 (1984), Nr. 4, S. 263–272

[Seidl 2008] Seidl, Tobias: Insect navigation and path finding. In: *Acta Futura* 4 (2008), Nr. 3, S. 102–106

[Seidl u. a. 2006] Seidl, Tobias ; Knaden, Markus ; Wehner, Rüdiger: Desert ants: is active locomotion a prerequisite for path integration? In: *Journal of Comparative Physiology A Neuroethology Sensory Neural & Behavioral Physiology* 192 (2006), OCT, Nr. 10, S. 1125–1131

[Seidl u. Wehner 2006] Seidl, Tobias ; Wehner, Rüdiger: Visual and tactile learning of ground structures in desert ants. In: *The Journal of Experimental Biology* 209 (2006), SEP 1, Nr. 17, S. 3336–3344

[Srinivasan u. a. 2000] Srinivasan, Mandyan V. ; Zhang, Shaowu ; Altwein, Monika ; Tautz, Jürgen: Honeybee navigation: Nature and calibration of the "odometer". In: *Science (Washington D C)* 287 (2000), Feb. 4, Nr. 5454, S. 851–853

[Steck u. a. 2009] Steck, Kathrin ; Hansson, Bill S. ; Knaden, Markus: Smells like home: Desert ants, Cataglyphis fortis, use olfactory landmarks to pinpoint the nest. In: *Frontiers in Zoology.6 FEB 27 2009.Article No.: 5* (2009)

[Tatler u. a. 2000] Tatler, B. ; O'Carroll, D. C. ; Laughlin, S. B.: Temperature and the temporal resolving power of fly photoreceptors. In: *Journal of Comparative Physiology A Sensory Neural & Behavioral Physiology* 186 (2000), April, Nr. 4, S. 399–407

[Traniello u. a. 1992] Traniello, James F. A. ; Kozol, Andrea J. ; Fournier, Michael A.: Resource-related spatial patterns of search in the ant Formica schaufussi: A field study. In: *Psyche (Cambridge)* 99 (1992), Nr. 1, S. 87–93

[von Frisch 1949] von Frisch, Karl: Die Polarisation des Himmelslichtes als orientierender Faktor bei den Tänzen der Bienen. In: *Cellular and Molecular Life Sciences* 5 (1949), Nr. 4, S. 142–148. ISBN 1420–682X. – 10.1007/BF02174424

[Wehner 1982] Wehner, R.: *Celestial Navigation.* Switzerland; Zurich. Illus. Paper : Scientific Research Society, 1982. – 132 S.

[Wehner 1989] Wehner, R.: The Hymenopteran Skylight Compass Matched Filtering and Parallel Coding. In: *Meeting on Principles of Sensory Coding and Processing, Wigtownshire, England, Uk, April 1989. J Exp Biol.*. Bd. 146. Switzerland, 1989

[Wehner 1990] Wehner, R.: On the brink of introducing sensory ecology Felix Santschi 1872 - 1940 Tabib en Neml. In: *Behavioral Ecology & Sociobiology* 27 (1990), Nr. 4, S. 295–306

[Wehner 2003] Wehner, R.: Desert ant navigation: How miniature brains solve complex tasks. In: *Journal of Comparative Physiology A Neuroethology Sensory Neural & Behavioral Physiology* 189 (2003), August, Nr. 8, S. 579–588

[Wehner u. Duelli 1971] Wehner, R. ; Duelli, P.: The spatial orientation of desert ants Cataglyphis bicolor before sunrise and after sunset. In: *Experientia (Basel)* 27 (1971), Nr. 11, S. 1364–1366

[Wehner u. a. 2002] Wehner, R. ; Gallizzi, K. ; Frei, C. ; Vesely, M.: Calibration processes in desert ant navigation: Vector courses and systematic search. In: *Journal of Comparative Physiology A Sensory Neural & Behavioral Physiology* 188 (2002), October, Nr. 9, S. 683–693

[Wehner u. a. 1992] Wehner, R. ; Marsh, A. C. ; Wehner, S.: Desert ants on a thermal tightrope. In: *Nature (London)* 357 (1992), Nr. 6379, S. 586–587

[Wehner u. Menzel 1969] Wehner, R. ; Menzel, R.: Homing in the ant Cataglyphis bicolor. In: *Science (Washington D C)* 168 (1969), Nr. 3876, S. 192–194

[Wehner u. Müller 1985] Wehner, R. ; Müller, M.: Does interocular transfer occur in visual navigation by ants? In: *Nature (London)* 315 (1985), Nr. 6016, S. 228–229

[Wehner u. Wehner 1986] Wehner, R. ; Wehner, S.: Path integaration in desert ants approaching a long standing puzzle in insect navigation. In: *Monitore Zoologico Italiano* 20 (1986), Nr. 3, S. 309–332

[Wehner u. Wehner 1990] Wehner, R. ; Wehner, S.: Insect navigation use of maps or Ariadne's thread. In: *Ethology Ecology & Evolution* 2 (1990), Nr. 1, S. 27–48

[Wehner 1983] Wehner, Rüdiger: Taxonomie, Funktionsmorphologie und Zoogeographie der saharischen Wüstenameise Cataglyphis fortis (Forel 1902) stat. nov. (Insecta: Hymenoptera: Formicidae). In: *Senckenbergiana biologica* 64 (1983), Nr. 1, S. 89–132

[Wehner 2009] Wehner, Rüdiger: The architecture of the desert ant's navigational toolkit (Hymenoptera: Formicidae). In: *Myrmecological News* (2009), S. 85–96

[Wehner u. a. 2004] Wehner, Rudiger ; Meier, Christoph ; Zollikofer, Chrisotph: The ontogeny of foraging behaviour in desert ants, Cataglyphis bicolor. In: *Ecological Entomology* 29 (2004), April, Nr. 2, S. 240–250

[Wehner u. a. 1996] Wehner, Rudiger ; Michel, Barbara ; Antonsen, Per: Visual navigation in insects: Coupling of egocentric and geocentric information. In: *The Journal of Experimental Biology* 199 (1996), Nr. 1, S. 129–140

[Wittlinger u. a. 2006] Wittlinger, Matthias ; Wehner, Rüdiger ; Wolf, Harald: The ant odometer: Stepping on stilts and stumps. In: *Science (Washington D C)* 312 (2006), JUN 30, Nr. 5782, S. 1965–1967

[Wittlinger u. a. 2007] Wittlinger, Matthias ; Wehner, Rüdiger ; Wolf, Harald: The desert ant odometer: a stride integrator that accounts for stride length and walking speed. In: *The Journal of Experimental Biology* 210 (2007), JAN 15, Nr. 2, S. 198–207

[Wohlgemuth u. a. 2002] Wohlgemuth, S. ; Ronacher, B. ; Wehner, R.: Distance estimation in the third dimension in desert ants. In: *Journal of Comparative Physiology A Sensory Neural & Behavioral Physiology* 188 (2002), May, Nr. 4, S. 273–281

[Wolf 2008] Wolf, Harald: Desert ants adjust their approach to a foraging site according to experience. In: *Behavioral Ecology and Sociobiology* 62 (2008), Nr. 3, S. 415–425

[Wolf u. Wehner 2000] Wolf, Harald ; Wehner, Rüdiger: Pinpointing food sources: Olfactory and anemotactic orientation in desert ants, Cataglyphis fortis. In: *The Journal of Experimental Biology* 203 (2000), March, Nr. 5, S. 857–868

[Wolf u. Wehner 2005] Wolf, Harald ; Wehner, Rüdiger: Desert ants compensate for navigation uncertainty. In: *The Journal of Experimental Biology* 208 (2005), NOV, Nr. 22, S. 4223–4230

[Zanker u. a. 1999] Zanker, J. M. ; Srinivasan, M. V. ; Egelhaaf, M.: Speed tuning in elementary motion detectors of the correlation type. In: *Biological cybernetics* 80 (1999), Feb., Nr. 2, S. 109–116

7 Abschließende Bemerkungen und Danksagung

In einer Zeit, in der man den Eindruck hat, dass mehr Doktortitel aberkannt als neu erlangt werden, bin ich stolz diese Arbeit angefertigt zu haben und möchte mich bei den vielen Personen bedanken, die mir dies ermöglicht haben.

Prof. Dr. Harald Wolf möchte ich danken, dass er mich im Frühjahr 2006 dazu verführt hat über Exkursionen nach Tunesien und die Erforschung der Ameisen nachzudenken. Er war mir in den Jahren in denen er meine Diplomarbeit und meine Doktorarbeit betreut hat eine unschätzbare Hilfe und ein großartiger Chef.

Bei Prof. Dr. Manfred Ayasse möchte ich mich bedanken, dass er sich dazu bereiterklärt hat, nach meiner Diplomarbeit auch bei meiner Doktorarbeit das Zweitgutachten zu übernehmen.

Bei Dr. Matthias Wittlinger möchte ich mich für seine Tipps bedanken, mit denen er mich an seinen Erfahrungen hat teilhaben lassen.

Ursula Seifert möchte ich für ihre unschätzbare Hilfe bei der Organisation der Exkursionen nach Tunesien und ihrer Hilfe bei französischen Texten danken.

Dr. Wolfgang Mader danke ich für technische Unterstützung und seine Excel-Skripte, die mir zu Anfang meiner Doktorarbeit die Auswertung meiner Daten erlaubten und später zur Inspiration für eigene Matlab-Skripte wurden.

Natürlich möchte ich mich auch bei den vielen Helfern bedanken, die mich in Tunesien und Deutschland über die Jahre bei meiner Arbeit unterstützt haben. Ein weiterer Dank gebührt den Forschergruppen aus Berlin und Jena für die gute Zusammenarbeit, die vieles in Tunesien erleichtert hat.

Neben meiner „akademischen“ Familie möchte ich mich ebenfalls bei meiner „richtigen“ Familie bedanken. Meinen Eltern, Walter Bolek und Gertrud Boneberg, möchte ich für die Liebe und Unterstützung danken, mit denen sie mich durch mein Leben begleiten. Meinem Bruder Richard Bolek möchte ich für die vielen Streitgespräche über

wissenschaftliche Themen danken, mit denen wir unsere Umgebung häufig dazu gebracht haben verständnislos mit den Augen zu rollen.

Den Lebenspartnern meiner Familienmitglieder, Adelheid Klemm, Linus Baumann und Carina Bolek möchte ich dafür danken, eine so schöne Ergänzung meiner Familie zu sein und dafür, dass sie ihre Partner glücklich machen.

Sigrid Barth möchte ich für die vielen Jahre danken, in denen sie mir eine liebe und verständnisvolle Partnerin war, auch wenn sich unsere Wege zuletzt getrennt haben.

Last but not least möchte ich meinen Korrekturlesern Chris, Harald, James, Siggi und Tina danken, die mich dazu gebracht haben, aus meinem Manuskript eine (hoffentlich) lesbare Doktorarbeit zu machen.

Diese Arbeit möchte ich mit einem Satz von Seneca dem Jüngeren schließen, der mit treffender Klarheit das Schicksal der Wissenschaft beschreibt:

Es wird eine Zeit kommen, da unsere Nachkommen sich wundern werden, dass wir so offenbare Dinge nicht gewusst haben.
(in: Kuffner, 1825, Artemidor im Reiche der Römer, Band 3, S. 324, Brünn: I.G. Trassler)

8 Erklärung zur sauberen wissenschaftlichen Arbeit

Ich versichere hiermit, dass ich die Arbeit selbständig angefertigt habe und keine anderen als die angegebenen Quellen und Hilfsmittel benutzt, sowie die wörtlich oder inhaltlich übernommenen Stellen als solche kenntlich gemacht habe.

Ulm, den

.....
Siegfried Bolek

9 Publikationsliste

9.1 Publizierte Artikel

Siegfried Bolek, Matthias Wittlinger und Harald Wolf
„Establishing food site vectors in desert ants“
The Journal of Experimental Biology 215, 653 - 656
doi:10.1242/jeb.062406

Siegfried Bolek, Matthias Wittlinger und Harald Wolf
„What counts for ants? How return behaviour and food search of *Cataglyphis* ants are modified by variations in food quantity and experience“
The Journal of Experimental Biology 215, 3218 - 3222
doi:10.1242/jeb.071761

9.2 Vorträge auf wissenschaftlichen Veranstaltungen

Siegfried Bolek
„Evaluation of food sources in desert ants, *Cataglyphis fortis*“
22nd Annual Neurobiology Doctoral Student Workshop, Bonn
29. 07. 2011

Siegfried Bolek, Matthias Wittlinger und Harald Wolf
„Evaluation of food sources in desert ants, *Cataglyphis fortis*“
104. Jahrestagung der Deutschen Zoologischen Gesellschaft, Saarbrücken
10. 09. 2011

9.3 Posterpräsentationen auf wissenschaftlichen Veranstaltungen

Siegfried Bolek, Matthias Wittlinger und Harald Wolf
„Influence of ventral optic flow on distance estimation in the navigation of desert ants (*Cataglyphis fortis*)
40th Annual Meeting of the Society for Neuroscience, San Diego, CA, USA
14. 11. 2010

Siegfried Bolek, Kathrin Judith Schwannauer und Harald Wolf
„Establishment of food vectors by desert ants, *Cataglyphis fortis*“
9. Göttinger Tagung der Neurowissenchaftlichen Gesellschaft, Göttingen
08. 09. 2011

Kathrin Judith Schwannauer, Siegfried Bolek und Harald Wolf
„Influence of ventral optic flow on distance estimation in desert ants (*Cataglyphis fortis*)
9. Göttinger Tagung der Neurowissenchaftlichen Gesellschaft, Göttingen
08. 09. 2011

Siegfried Bolek, Kathrin Judith Schwannauer und Harald Wolf
„What counts for ants: Evaluation of food sources by north African desert ants (*Cataglyphis fortis*)
41st Annual Meeting of the Society for Neuroscience, Washington, DC, USA
15. 11. 2011

10 Lebenslauf

Aus Datenschutzgründen wurde der Lebenslauf in der Onlineversion entfernt