

ENCYCLOPAEDIA CINEMATOGRAPHICA

Editor: G. WOLF

E 2013/1973

Formica sanguinea (Formicidae)
Futterbetteln

Mit 3 Abbildungen

GÖTTINGEN 1973

INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM

Formica sanguinea (Formicidae) Futterbetteln

B. HÖLLDOBLER, Frankfurt a. M.

Allgemeine Vorbemerkungen¹

Sozial lebende Insekten zeichnen sich durch eine vielfältige Funktions- und Arbeitsteilung aus, die durch ein komplexes Kommunikationssystem geregelt wird (zusammenfassende Darstellung bei E. O. WILSON [19]; HÖLLDOBLER [6]). Bei vielen Arbeiten spielt dabei die soziale Futterweitergabe eine zentrale Rolle. Einmal stellt sie mittelbar oder unmittelbar einen wichtigen Regulationsmechanismus für die soziale Kasten-aufteilung dar, zum anderen wird durch sie eine schnelle und ökonomische Futterversorgung in der Sozietät gewährleistet.

Es gibt verschiedene Wege der Nahrungsweitergabe im Insektenstaat, doch erfolgt besonders bei den sozialen Hymenopteren der Futteraustausch meist von Mund zu Mund. Empfänger- und Spendertiere zeigen dabei charakteristische Verhaltensmuster, die MONTAGNER bei Wespen (*Vespa*) und MONTAGNER und PAIN bei der Honigbiene (*Apis mellifera*) kinematographisch beschrieben haben.

Man findet in der Literatur zwar zahlreiche Einzelbeobachtungen zum Futteraustauschverhalten der Ameisen, doch gibt es nur wenige experimentelle Ansätze, die Futterbettelsignale der Ameisen zu analysieren (KLOFT [7]; WALLIS [18]; HÖLLDOBLER [4], [5]; LENOIR [11], [12]). Diese Versuche machten deutlich, daß eine detaillierte Beschreibung und Analyse des Futterbettel- und Abgabeverhaltens nur mit Hilfe von hochfrequenten Filmaufnahmen, die aus verschiedenen Blickwinkeln gemacht werden, möglich ist. Besonders Arten der Unterfamilie Formicinae zeigen ein lebhaftes Futteraustauschverhalten, wir wählten deshalb *Formica sanguinea* als Versuchsobjekt.

¹ Angaben zum Film und kurzgefaßter Filminhalt (deutsch, englisch, französisch) s. S. 10 u. 11. — Mit Unterstützung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft.

Zur Biologie des sozialen Futterflusses im Ameisenstaat

Der Austausch flüssiger Nahrung (Trophallaxis) unter Individuen einer Sozietät kann bei Ameisen sehr unterschiedlich hoch organisiert sein. Innerhalb der primitiven Unterfamilie Myrmeciinae kommt er nahezu nicht vor, ebenso fehlt er bei vielen Vertretern der Unterfamilie der Ponerinae (z. B. *Amblyopone*). Bestimmte Arten können außerdem in ihrer Ernährungsbiologie so spezialisiert sein, daß sich Trophallaxis erübrigt, wie z. B. bei der Ernteameise *Pogonomyrmex*, die sich von eingesammelten Pflanzensamen ernährt, oder bei den Blattschneiderameisen, die einen Futterpilz züchten.

Quantitativ läßt sich der soziale Futterfluß im Ameisenvolk erfassen, indem man das primär gebotene Futter radioaktiv markiert (WILSON und EISNER [20]; GÖSSWALD und KLOFT [1], [2]). Auf diese Weise konnte nachgewiesen werden, daß sich im Ameisenstaat (bei *Formica*- und *Camponotus*-Arten) alle Kasten, selbst die Männchen, an der Futterweitergabe beteiligen (HÖLLDOBLER [4]), und daß Geschwindigkeit und Ausmaß der Futterverteilung von Umweltfaktoren wie Temperatur und Luftfeuchtigkeit, aber auch von der Gruppengröße, vom physiologischen Zustand der Individuen und von der sozialen Struktur der Sozietät abhängen (KNEITZ [8]; LANGE [10]). Ein wichtiger Befund scheint mir der Nachweis zu sein, daß bei *Formica polyctena* kohlehydrat- und proteinreiche Flüssigkeiten einem unterschiedlichen Verteilungsmodus unterliegen. Eiweiß kommt bevorzugt den Innendienstarbeiterinnen und damit der Brut und den Königinnen zu, während Honigtaufutter mehr unter den Außendiensttieren verteilt wird (LANGE [10]). Über die Mechanismen, die diesen gerichteten Futterfluß steuern, weiß man noch nichts.

Die flüssige Nahrung wird von den Futtersammlern im Kropf (sozialer Magen) in das Nest transportiert. Bei der Futterabgabe würgen (regurgitieren) die Futterträger Kropfinhalt hervor und geben ihn durch die Mundöffnung über das vorgeschobene Labium an die Nestgenossen ab (Abb. 1). Offenbar können bei einer Fütterung auch noch Drüsensekrete (Labial- und Postpharyngealdrüsensekrete) übertragen werden (GÖSSWALD und KLOFT [2]; NAARMANN [16]; MARKIN [13]). Meist füttert eine erfolgreiche Futtersammlerin mehrere Nestgenossen, die dann ihrerseits die Nahrung weiterverteilen, wodurch multilaterale Nahrungsketten entstehen. Der Futterfluß wird dabei vor allem durch ein ausgeprägtes Anbiete- und Bettelverhalten der Einzeltiere bestimmt, wobei die Motivation, Futter zu erbetteln oder abzugeben, nicht nur vom Kropffüllungsgrad, sondern auch vom physiologischen Zustand und von der „sozialen Stellung“ der Tiere abhängt (WALLIS [18]; KNEITZ [9]; HÖLLDOBLER [3]; LANGE [10]; SCHNEIDER [17]). So sind z. B. bestimmte Futtertransportiere häufiger bereit im Innennest ihren

Kropf fast vollständig zu entleeren, während andere Tiere mehr Flüssigkeit in ihrem Kropf zurückbehalten und auch auf intensive Bettel-signale nicht mehr ansprechen. Andererseits besteht ohne Zweifel eine Beziehung zwischen Kropffüllungsgrad und Bettelintensität, die vor allem unter sozial gleichgestellten Tieren deutlich wird (HÖLLDOBLER [3]). Hier gilt: Je leerer der Kropf desto intensiver das Bettelverhalten, je voller der Kropf desto größer die Abgabebereitschaft.



Abb. 1. Halbschematische Darstellung eines Futteraustausches zwischen zwei Ameisen. Links: bittende Ameise; rechts: Futter abgebende Ameise. Der Darmtrakt ist freigelegt. K = Kropf; M = Mitteldarm; R = Rectum; die Pfeile geben die Richtung des Futterflusses an

WALLIS [18] wies für *Formica sanguinea* nach, daß der Gesichtssinn für den Ablauf des Futteraustausches nicht entscheidend ist. Wichtiger hingegen scheint die gegenseitige Stimulation der Tiere mit Hilfe der Antennen und Vorderbeinchen zu sein. Im folgenden sollen diese Verhaltensmuster beim Futteraustausch von *Formica sanguinea* genauer beschrieben werden.

Das Verhalten der Ameisen beim Futteraustausch

Das Verhalten von Futterspendern und Futterempfängern ist deutlich verschieden. Besonders solche Arbeiterinnen, die mit prall gefülltem Kropf in das Nest zurückkehren, zeigen oft ein aktives Futteranbiete-verhalten (Abb. 2). Mit geöffneten Mandibeln und vorgeschobenem

Labium laufen sie gezielt Nestgenossen an, wobei sie sich mit den Antennen tastend orientieren. Der Mund-zu-Mund-Kontakt oder eine leichte Berührung des Labiums genügen, um die Regurgitation beim Futterträger auszulösen. Findet die anbietende Ameise längere Zeit keinen Abnehmer, so regurgitiert sie oft auch ohne taktilen Auslöserreiz einen Futtertropfen, den sie bisweilen noch einige Zeit lang zwischen den Mandibeln umherträgt, bis sie ihn schließlich am Boden oder an der

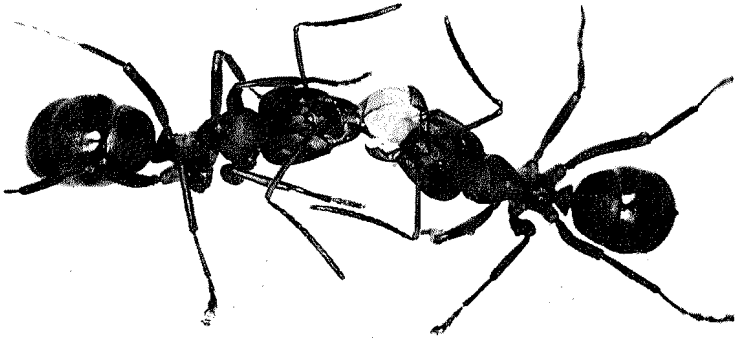


Abb. 2. Futteranbieverhalten: Die rechte Ameise bietet mit weit gespreizten Mandibeln einer Nestgenossin einen regurgitierten Futtertropfen an

Nestwand abstreift. Meistens wird der Honigtropfen aber vorher von einem Nestgenossen abgenommen, was dann zu einer längeren Fütterung führen kann. Nach WALLIS [18] geht allerdings die Initiative bei einer Fütterung bei ca. 90% der Fälle vom Empfängertier aus; das können wir für unsere Versuchssituation bestätigen.

Die futterbettelnde Ameise betriert zunächst mit den Antennen lebhaft eine Nestgenossin, die daraufhin sich meist der Bettlerin zuwendet (Abb. 3 oben). Stehen dann die Tiere Kopf an Kopf, so gibt die Bettlerin das „Initialsignal“ zur Futterabgabe durch schnelle Schläge mit den Vorderbeinchen, gleichzeitig betastet sie von allen Seiten mit ihren Antennen den Kopf der Futterspenderin (Abb. 3 Mitte). Je intensiver das Bettelverhalten, desto stärker sind die Beinenschläge nach innen gerichtet und desto sicherer treffen sie vor allem die Mundpartie des angebettelten Tieres. Besonders die Filmaufnahmen, die von der Unterseite gemacht wurden, zeigen deutlich, daß die Schläge gegen das Labium der Spenderin gerichtet sind. Da das futterabgabewillige Tier die Mandibeln weit spreizt und das Labium ausstülpt, treffen viele der Beinchen-

schläge und lösen die Regurgitation aus. Bisweilen kann man die Pumpbewegungen der Gaster des Futterspenders sehen. Während des Futterflusses unterbleibt in der Regel der taktile Reiz mit den Vorderbeinchen, doch betrillert der Bettler weiterhin mit den Maxillen das Labium und betastet mit seinen Antennen den Kopf des Spenders, der seinerseits die Antennen weit abgespreizt hält. Erst wenn die Bereitschaft, Futter abzugeben, nachläßt, winkelt auch das Spendertier die Antennen

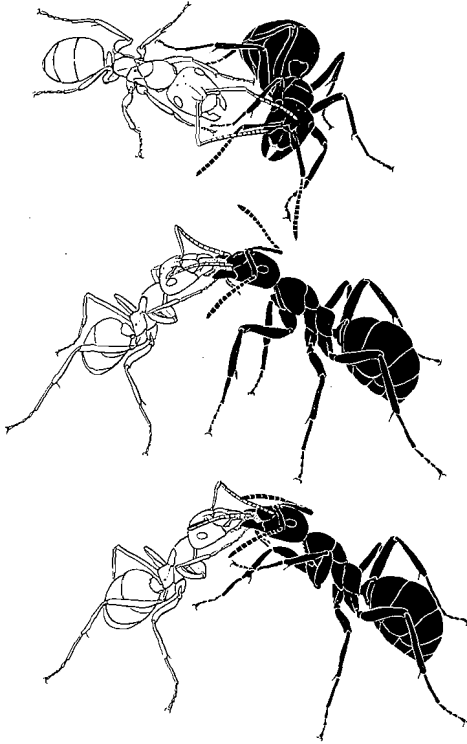


Abb. 3. Drei wesentliche Verhaltensfolgen beim Futterbettelverhalten. Weiß: Futterbettlerin; Schwarz: Futter abgebendes Tier. Oben: Die Bettlerin betastet mit den Antennen eine Nestgenossin. Diese wendet sich der Bettlerin zu. Mitte: Die Bettlerin stimuliert mit den Vorderbeinchen das Labium und mit den Antennen den Kopf der Futterträgerin. Unten: Läßt die Bereitschaft zur Regurgitation nach, hebt auch die Futterspenderin die Vorderbeine und beginnt ebenfalls mit den Antennen und Vorderbeinchen die Bettlerin zu betrillern

(Alle Illustrationen TURID HÜLLDOBLER)

stärker ab, und hebt mehr und mehr die Vorderextremitäten an. Sofort werden die Beinenschläge des Bettlers wieder heftiger, so daß häufig eine zweite Regurgitationsphase ausgelöst werden kann. Schließlich hebt auch der Futterspender die Vorderbeinchen und beginnt sogar damit zu schlagen (Abb. 3 unten). Die Fütterung wird daraufhin meist abgebrochen, und die Tiere trennen sich.

Diese Beobachtungen legten den Schluß nahe, daß beim Futterbetteln der Ameisen diesem Tastreiz an den Mundpartien des Futterträgers größere Bedeutung zukommt. Experimentell konnte diese Vermutung bestätigt werden: Ameisen mit gut gefülltem Kropf regurgitieren Kropfinhalt, wenn man sie künstlich taktil am Labium reizt. Vergleichende Untersuchungen mit *Myrmica* und *Formica* machten schließlich deutlich, daß dieses taktile Signal sehr unspezifisch ist. Somit ist auch das Phänomen zu erklären, daß der als Ameisengast lebende Staphylinide *Atemeles* ebenso erfolgreich bei *Myrmica* wie *Formica* um Futterbettelt (HÖLLDOBLER [5]). Viele solitäre Arthropoden, die in engerer Vergesellschaftung mit Ameisen leben, imitieren das taktile Futterbettelsignal und parsitieren auf diese Weise am sozialen Futterfluß ihrer Wirte.

Zur Entstehung des Films

Die Versuchstiere entstammten einer großen Kolonie, die bereits mehrere Monate im Laboratorium gehalten wurde. Gruppen von Außendienst- arbeiterinnen erhielten jeweils 10 Tage lang kein Futter. Erst kurz vor Versuchsbeginn wurden einige Tiere mit Honigwasser angefüttert. Je eine „hungrige“ und „satte“ Ameise wurden zusammen in einer 4 mm breiten Glasküvette bzw. einem Glasring ($\varnothing = 1,5$ cm) isoliert. Bisweilen dauerte es ziemlich lange, bis es in dieser Situation zum Futteraustausch kam, doch konnten wir insgesamt 42 Futterbettelszenen filmen. Aus Blitzfotoserien wußten wir, daß wichtige Einzelheiten teilweise nur auf Bildern von der Unterseite der Tiere zu erkennen sind. Für solche Aufnahmen wurden Versuchsgruppen über einen Spiegel durch eine Glasplatte hindurch aufgenommen. Es wurde in Normalgeschwindigkeit (24 B/s) und mit 200—450 B/s gefilmt.

Filmbeschreibung¹

1. Das bettelnde Tier steht rechts.
2. Der Bettler steht links.
3. Der Bettler steht rechts.

Besonders in der letzten Einstellung sieht man deutlich beim Futterspender die Pumpbewegung der Gaster.

¹ Die *Kursiv*-Überschrift entspricht dem Zwischentitel im Film.

4. Bettler steht rechts; Schläge mit den Vorderbeinchen, Antennenspiel.
5. Bettler steht links; Beinenschläge und Antennenspiel des Bettlers; Spender hält die Antennen weit auseinander. Gegen Ende nimmt der Spender die Vorderbeinchen hoch, worauf das Bettelverhalten des Futterempfängers nochmal intensiviert wird.
6. Bettler steht links: Maxillen- und Antennenspiel des Bettlers.
7. Das Spendertier sieht man von der Unterseite. Bettler trifft mit den Vorderbeinchen die Mundpartie des Spenders.
8. Bettler steht links.
9. Blickwinkel von unten: Futterfluß von rechts nach links über die vorgeschobenen Labien.
10. Blickwinkel von unten: Bettler trifft mit den Beinenschlägen die Mundpartie des Spenders, außerdem betrillert er mit den Maxillen das Labium der futterabgebenden Ameise. Diese hat die Mandibeln weit gespreizt, das Labium vorgeschoben und die Antennen hält sie weit auseinander.

Literatur

- [1] GÖSSWALD, K., u. W. KLOFT: Untersuchungen über die Verteilung von radioaktivem Futter im Volk der kleinen roten Waldameise (*Formica rufopratensis minor*). *Waldhygiene* 1 (1956), 200—202.
- [2] GÖSSWALD, K., u. W. KLOFT: Neuere Untersuchungen über die sozialen Wechselbeziehungen im Ameisenvolk, durchgeführt mit Radioisotopen. *Zool. Beitr. N. F.* 5 (1960), 519—556.
- [3] HÖLLDOBLER, B.: Das soziale Verhalten der Ameisenmännchen und seine Bedeutung für die Organisation der Ameisenstaaten. Dissertation Würzburg 1965.
- [4] HÖLLDOBLER, B.: Futterverteilung durch Männchen im Ameisenstaat. *Z. vergl. Physiol.* 52 (1966), 430—455.
- [5] HÖLLDOBLER, B.: Zur Physiologie der Gast—Wirt-Beziehungen (*Mymrecophilie*) bei Ameisen. II. Das Gastverhältnis des imaginalen *Atemeles pubicollis Bris.* (Col. Staphylinidae) zu *Formica* und *Myrmica* (Hym. Formicidae). *Z. vergl. Physiol.* 66 (1970), 215—250.
- [6] HÖLLDOBLER, B.: Zur Ethologie der chemischen Verständigung bei Ameisen. *Nova Acta Leopoldina* 1973, im Druck.
- [7] KLOFT, W.: Versuch einer Analyse der trophobiotischen Beziehungen von Ameisen zu Aphiden. *Biol. Zentralbl.* 78 (1959), 863—870.
- [8] KNEITZ, G.: Tracerversuche zur Futterverteilung bei Waldameisen. *Symp. Gen. Biol. Ital. Pavia* 12 (1963), 38—50.
- [9] KNEITZ, G.: Saisonales Trageverhalten bei *Formica polyctena* (Foerst). *Ins. Soc.* 11 (1964), 105—130.
- [10] LANGE, R.: Die Nahrungsverteilung unter den Arbeiterinnen des Waldameisenstaates. *Z. Tierpsychol.* 24 (1967), 513—545.

- [11] LENOIR, M. A.: Note sur le comportement de sollicitation chez les ouvrières de *Myrmica scabrinodis* Nyl. (Hymenopteres, Formicidae). C. R. Acad. Sc. Paris **274** (1972), 705—707.
- [12] LENOIR, M. A.: Sur le rôle de l'odorat dans le compartement de sollicitation chez les ouvrières de *Myrmica scabrinodis* Nyl. (Hymenopteres, Formicidae). C. R. Acad. Sc. Paris **274** (1972), 906—908.
- [13] MARKIN, G. P.: Food distribution within laboratory colonies of the Argentine ant, *Iridomyrmex humilis* (Mayr.) Ins. Soc. **17** (1970), 127—158.
- [14] MONTAGNER, H.: Le mécanisme et les conséquences des compartements trophallactiques chez les guêpes de genre *Vespa*. Bull. biol. France Belg. **100** (1966), 187—323.
- [15] MONTAGNER, H., et J. PAIN: Etude préliminaire des communications entre ouvrières d'abeilles au cours de la trophallaxie. Ins. Soc. **18** (1971), 177—192.
- [16] NAARMANN, H.: Untersuchungen über Bildung und Weitergabe von Drüsensekreten bei *Formica* (Hymenoptera, Formicidae) mit Hilfe der Radioisotopenmethode. *Experientia* **19** (1963), 412.
- [17] SCHNEIDER, P.: Versuche zur Frage der individuellen Futterverteilung der kleinen roten Waldameise (*Formica polyctena* Foerst.). Ins. Soc. **19** (1972), 279—299.
- [18] WALLIS, D. J.: Food-Sharing Behavior of the Ants *Formica sanguinea* and *Formica fusca*. *Behaviour* **17** (1961), 17—47.
- [19] WILSON, E. O.: *The Insect Societies*. Belknap Press of Harvard Univ. Press, Cambridge Mass. 1971.
- [20] WILSON, E. O., a. T. EISNER: Quantitative studies of liquid food transmission in ants. Ins. Soc. **4** (1957), 157—166.

Angaben zum Film

Das Filmdokument wurde 1973 zur Auswertung in Forschung und Hochschulunterricht veröffentlicht. Stummfilm, 16 mm, schwarzweiß, 68 m, 6 ½ min (Vorführgeschw. 24 B/s).

Die Aufnahmen entstanden in den Jahren 1968/1969. Aus dem Fachbereich Biologie der Universität Frankfurt a. M., Prof. Dr. B. HÖLLDOBLER, und dem Institut für den Wissenschaftlichen Film, Göttingen, Dr. H. KUCZKA; Aufnahme und Schnitt: R. DRÖSCHER.

Inhalt des Films

Das Verhalten von *Formica sanguinea* beim Futtertausch wird mit einer Bildfrequenz von 24 B/s und 200—450 B/s gezeigt. Das bettelnde Tier schlägt mit den Vorderbeinchen gegen den Kopf des Futterspenders, wobei vor allem die Mundpartie getroffen wird. Außerdem betriert der Bettler mit den Maxillen das Labium und mit den Antennen den Kopf des Spenders. Die Futterabgebende Ameise hat die Mandibeln weit gespreizt, das Labium

ist vorgeschoben und die Antennen werden seitlich weggehalten. Erst wenn die Bereitschaft zur Futterabgabe erlischt, hebt auch die Spenderameise die Vorderbeinchen und betastet mit den Antennen den Bettler.

Summary of the Film

The behaviour patterns during food exchange in *Formica sanguinea* are described with 24 f/s and 200—450 f/s. The soliciting ant stimulates with its forelegs the head, especially the mouth-parts of the food carrying ant. In addition with its maxillae it palpates the labium and antennates the head of the donor ant. During food exchange the donor has its mandibles open and the labium is extruded. When the motivation to regurgitate crop contents decreases, the ant takes the forelegs upwards.

Résumé du Film

Le comportement de la *Formica sanguinea* lors de l'échange de nourriture est montré à la fréquence de 24 à 200—450 images par seconde. L'animal qui mendie frappe de ses pattes antérieures la tête de son donneur en atteignant surtout la partie buccale. Le mendiant palpe en outre de ses maxillaires le labium et de ses antennes la tête du donneur. Les mandibules de la fourmi qui donne la nourriture sont largement ouverts, son labium avancé et ses antennes maintenues sur le coté. Une fois que la fourmi n'a plus envie de donner de nourriture, elle soulève à son tour ses pattes de devant et palpe le mendiant de ses antennes.