

1. Allgemeine Einleitung

1.1 Cuticuläre Kohlenwasserstoffe als chemische Signale

Staatengefüge eusozialer Insektenarten basieren auf einer ständigen Kommunikation zwischen den Kolonimitgliedern. Chemischen Signalen kommt dabei eine besondere Bedeutung zu (SPRADBERY 1973).

Während der Begriff "Semiochemikalie" im allgemeinen Substanzen bezeichnet, die in intra- oder interspezifischen Kommunikationssystemen genutzt werden, ist von Pheromonen nur im Zusammenhang der intraspezifischen Kommunikation die Rede. Pheromone können langfristige physiologische Veränderungen bei den Empfängern bewirken ("Primer-Pheromone", z. B. das Königinnenpheromon zur Verhinderung der Fertilität der Arbeiterinnen) oder kurzfristig bestimmte Verhaltensantworten auslösen ("Releaser-Pheromone"). Innerhalb der Insektenkolonien werden Releaser-Pheromone von den einzelnen Angehörigen in verschiedenen Kontexten wie beispielsweise Aggregation, Alarm, Sexualverhalten, Rekrutierung und Orientierung oder Übermittlung der eigenen Identität produziert (DOWNING 1991, NORDLUND 1981, CHAPMAN 1982, BELL und CARDÉ 1984, HARBORNE 1995).

Als Pheromone dienen in diesen Zusammenhängen häufig Verbindungen aus der Cuticula der Kolonimitglieder (HOWARD und BLOMQUIST 1982, LOCKEY 1988, BLOMQUIST et al. 1987). Es handelt sich dabei hauptsächlich um Fette, Alkohole oder Kohlenwasserstoffe, die als eine Schicht der Epicuticula aufgelagert sind (LOCKEY 1988). Von den Kohlenwasserstoffen ist bekannt, daß sie eine wichtige Rolle bei der Erkennung von Nestgenossinnen spielen (HOWARD und BLOMQUIST 1982, VANDER MEER und MOREL 1998, CLÉMENT und BAGNÈRES 1998, SINGER et al. 1998, LAHAV et al. 1999, DANI et al. 2001; RUTHER et al. 2002). Durch ein koloniespezifisches cuticuläres Kohlenwasserstoffprofil aus Alkanen, Methylalkanen und Olefinen (meist mit einer Kettenlänge von C22 bis C37, LOCKEY 1988) wird dabei die eigene Identität als Kolonimitglied übermittelt. Umgekehrt werden Eindringlinge durch die chemische Perzeption des mit den Kolonimitgliedern nicht übereinstimmenden Kohlenwasserstoffprofils auf ihrer Cuticula im allgemeinen als koloniefremd erkannt. Dennoch gelingt es auch vielen größeren parasitischen Organismen (z. B. Lepidoptera, Coleoptera, Diptera), dieses Erkennungssystem zu unterlaufen und in die Kolonien sozialer Insekten einzudringen (SCHMID-HEMPEL 1998).

Koloniespezifische Kohlenwasserstoffe sind nicht nur auf der Cuticula der Arbeiterinnen, sondern auch auf dem Nestsubstrat vorhanden (z. B. ESPELIE und HERMANN 1990) und sind an der Ausbildung des koloniespezifischen Nestgeruchs beteiligt. Dieser Geruch ist auf den gesamten Kolonieraum verteilt (z. B. CROZIER und DIX 1979). Für viele soziale Insekten wurde gezeigt, daß der Nestgeruch neben der Erkennung von einzelnen Kolonimitgliedern von heimkehrenden Sammlerinnen auch zur Wiedererkennung des gesamten eigenen Nestes genutzt wird (HANGARTNER et al. 1970, BREED und STILLER 1992, ESPELIE et al. 1990, LAYTON und ESPELIE 1995).

1.2 Spurorientierung bei eusozialen Insekten

Für die Nestorientierung über größere Entfernungen ist vor allem bei Ameisen und Termiten, die sich durch Laufen fortbewegen, der Einsatz terrestrischer chemischer Spuren bekannt (HÖLLDOBLER und WILSON 1990, JACKSON und MORGAN 1993, VANDER MEER und ALONSO 1998, LÜSCHER und MÜLLER 1960, WILSON 1971, GRACE et al. 1995, JONES und GATHORNE-HARDY 1995, REINHARD et al. 1997). In diesen Gruppen werden Spurpheromone von Kundschafterinnen beim Rekrutieren von Nestgenossen zu einer Futterquelle eingesetzt, die zu rekrutierenden Kolonimitglieder folgen dieser Spur und nutzen sie zur Orientierung (WILSON 1971, CHAPMAN 1982, BRADSHAW und HOWSE 1984, HARBORNE 1995). Eine weitere Einsatzmöglichkeit langlebiger terrestrischer Spuren mit spezifischer Zusammensetzung kann die Markierung eines art- oder koloniespezifischen Territoriums sein (ATTYGALLE und MORGAN 1985).

Bei Hymenoptera-Arten mit geflügelten Arbeiterinnen sind punktuell aufgetragene Markierungen zwischen Nest und Futterquelle bei Vertretern der Meliponinae (Apidae) (LINDAUER 1956) und bei den Polistinae (Vespidae) zwischen altem und neuen Niststandort während des Schwärmens bekannt (NAUMANN 1975, JEANNE et al. 1983, JEANNE 1991, CLARKE et al. 1999). Die Produktion kontinuierlicher terrestrischer Spuren wurde bis vor kurzem nur bei einigen Arten der Bombinae (Apidae) beschrieben (CEDERBERG 1977, CAMERON und WHITFIELD 1996, CAMERON et al. 1999). In den Arbeiten von SIEBEN (1999) und STEINMETZ (2000) wurde erstmals nachgewiesen, daß mit *Vespa crabro* und *Vespula vulgaris* auch innerhalb der Vespidae kontinuierliche terrestrische chemische Spuren produziert werden. Diese beiden Arten nisten in Hohlräumen, in denen Nest- und Höhleneingang durch Gänge miteinander verbunden sind. Die Arbeiterinnen laufen auf dieser Strecke und nutzen

die Spur zur chemischen Nestorientierung. Wegen der meist geringen Lichtintensitäten in den Nisthöhlen sind die Möglichkeiten einer optischen Orientierung eingeschränkt. Insbesondere bei verzweigten Gängen, wie sie in den Erdnestern von *V. vulgaris* häufiger zu finden sind, kommt daher der chemischen Spur eine besondere Bedeutung zu.

1.3 Biologie der Vespinae

Bei den sozialen Faltenwespen (Vespidae) erfolgte unabhängig von Ameisen und Bienen ein Übergang von solitärer Nistweise zur Sozialität (Abb. 1). Die Vertreter der Vespinae sind ausnahmslos eusozial (COWAN 1991, TURILLAZZI 1991, GADAGKAR 1991).

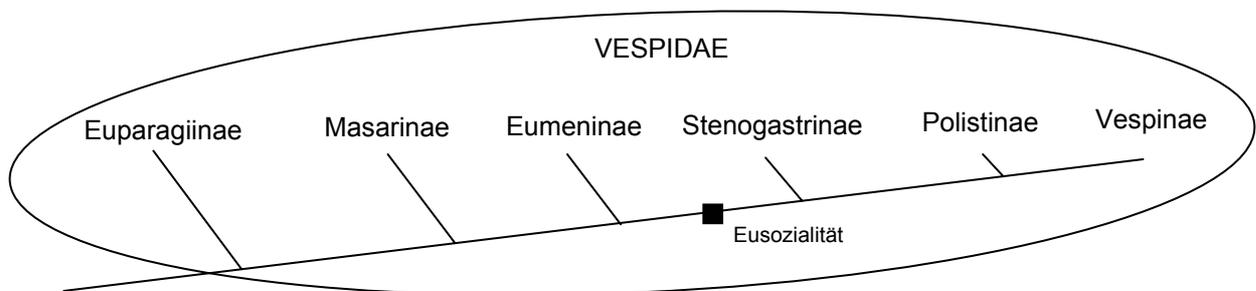


Abb. 1:
Cladogramm der Untergruppen der Vespidae, nach Carpenter (1982)

Die Vespinae sind in der gesamten Holarktis vertreten (SPRADBERY 1973), in unseren kühl-gemäßigten Breiten werden fast ausnahmslos annuale Kolonien gebildet (GREENE 1991). Im Frühjahr werden die Nester von begatteten und überwinterten Jungköniginnen gegründet, als Bausubstanz für die Waben und die Nesthülle dient Holz, das durch Zerkleinerung und Einspeichelung zu einer papierartigen Masse verarbeitet wird. Im Hochsommer erreicht die Kolonie ihre maximale Größe, danach verringert sich die Anzahl der Arbeiterinnen. Nach der Produktion neuer Geschlechtstiere geht die Kolonie spätestens im November zugrunde, das verlassene Nest wird im nächsten Jahr nicht neu besiedelt und zersetzt sich allmählich (WILSON 1971, GREENE 1991, MATSUURA 1991).

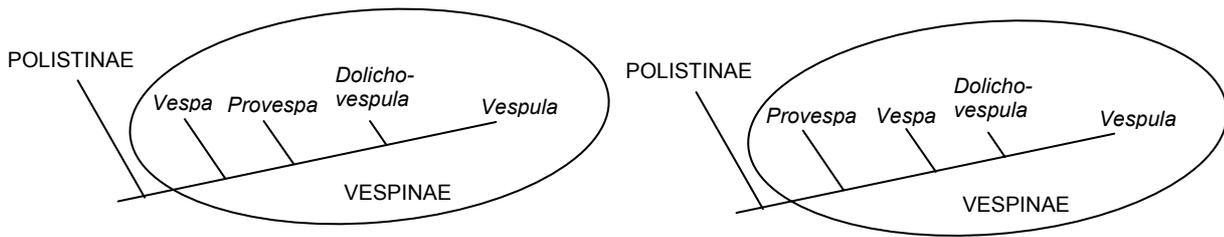


Abb. 2:
Cladogramm der Gattungen der Vespinae, links nach Carpenter (1987),
rechts nach Schmitz (1997)

Das Nisthabitat ist in jedem Taxon der Vespinae (Abb. 2) unterschiedlich. Für Arten der Gattungen *Dolichovespula* („Langkopfwespen“, z. B. *D. saxonica*) und *Provespa* sind in Gebüschern freihängende Nester charakteristisch, vergleichbar den zu den Vespinae nächst verwandten Taxa Polistinae und Stenogastrinae und auch vermutlich der Stammart der Vespinae (JEANNE 1975 TURILLAZZI 1991, REEVE 1991). Die Stammart der Gattung *Vespa* baute vermutlich ebenfalls freihängende Nester. Innerhalb dieses Taxons gibt es sowohl Arten, die die exponierte Nistweise beibehielten, als auch Vertreter, die obligatorische Höhlenbrüter sind (ARCHER 1980, GREENE 1991, MATSUURA 1991). Die Arten der Gattung *Vespula* ("Kurzkopfwespen") nisten ausschließlich in nahezu geschlossenen Hohlräumen.



Abb. 3:
Exponiertes *D. saxonica*-Nest.

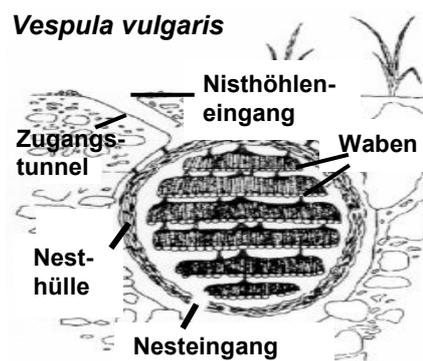


Abb. 4:
Schematischer Längsschnitt durch ein *V. vulgaris*-Erdnest. Der Zugangstunnel zum eigentlichen Nest ist in vielen Fällen länger und verzweigter als dargestellt.

Die neben *D. saxonica* F. in der vorliegenden Arbeit untersuchten Arten *Vespa crabro* L. (Europäische Hornisse) und *Vespula vulgaris* L. (Gemeine Wespe) legen ihre Nester in Gebäuden und Baum- bzw. Erdhöhlen an, Nesthöhleneingang und eigentlicher Nesteingang sind dabei bis zu mehreren Metern voneinander getrennt. Zum Zeitpunkt der maximalen Koloniegroße können ein *D. saxonica*- und ein *V. crabro*-Nest bis zu 200, ein *V. vulgaris*-Nest bis zu 7000 Arbeiterinnen umfassen.

1.4 Zielsetzungen der Arbeit

Folgende Fragestellungen waren Gegenstand der vorliegenden Untersuchungen:

1. Lassen sich Spurpheromone auch bei der Wespenart *D. saxonica* nachweisen, die nicht obligat höhlenbrütend ist? Hierzu wurden *D. saxonica*-Nester in künstliche Nisthöhlen umgesetzt und ihr Orientierungsverhalten in künstlichen Laufgängen untersucht (Kapitel 3).
2. Welche Bedeutung hat die chemische Spur bei der Orientierung verschiedener Wespenarten? In Biotests mit *V. crabro*, *D. saxonica* und *V. vulgaris* wurde aus der jeweiligen Spurfolgerate unterschiedlich erfahrener Arbeiterinnen und bei verschiedenen Helligkeitsstufen die relative Bedeutung der Spur gegenüber optischen Faktoren ermittelt (Kapitel 4).
3. Dient die Spur neben ihrer Funktion als Orientierungshilfe auch als Kolonieabzeichen? In Versuchen mit koloniefremden Spuren wurde überprüft, ob die Spuren von *V. vulgaris* und *D. saxonica* koloniespezifisch sind, die Ergebnisse wurden mit denen für *V. crabro* (SIEBEN 1999) verglichen (Kapitel 5).
4. Werden bei der Spurorientierung dieselben Kohlenwasserstoffe genutzt, wie sie im Nestgeruch vorhanden sind? Wie wird die Spur gelegt? Zur Klärung dieser Fragen wurde die Spur von *V. vulgaris* chemisch analysiert und in Biotests die spuraktive Wirkung von Extrakten der Cuticula und verschiedener Drüsen der Arbeiterinnen überprüft (Kapitel 6).

Neben der Untersuchung der möglichen Funktion des Nestgeruchs als Spur ergaben sich weitere Fragestellungen zur Bedeutung des Nestgeruchs im Inneren einer *V. vulgaris*-Kolonie im Zusammenhang der Erkennung von Nestgenossinnen:

5. Ändert sich der Nestgeruch im Lauf der Zeit? Wie stark ist dabei der Einfluß exogener Faktoren? Spiegelt sich ein veränderter Nestgeruch in der Erkennung

der Nestgenossinnen wieder? Jeweils zwei *V. vulgaris*-Nester wurden in einem Doppelnistkasten in denselben Luftraum gesetzt. Es wurde in Konfrontationsversuchen getestet, ob sich die Aggressionsrate gegenüber Mitgliedern aus dem jeweiligen Nachbarnest und gegenüber Nestgenossinnen im Lauf der Zeit verändert (Kapitel 7).

6. Wie gelingt es dem parasitoiden Käfer *M. paradoxus*, das präzise System der Erkennung von Nestgenossinnen zu unterwandern und unbeschadet seine *V. vulgaris*-Wirtskolonie zu verlassen? Imitiert der Käfer den koloniespezifischen Nestgeruch? Hierzu wurde die Cuticula des Parasiten chemisch analysiert und die Aggressionsrate der Wirtsarbeiterinnen bei erzwungener Konfrontation mit dem Käfer bestimmt (Kapitel 8).

Einer größeren Übersichtlichkeit wegen folgt die Gliederung der vorliegenden Arbeit diesen in sich geschlossenen, aufeinander aufbauenden Versuchsaspekten. Jedes Kapitel ist dabei nach dem für eine wissenschaftliche Arbeit üblichen Schema von Einleitung, Material und Methoden, Ergebnissen und Diskussion gegliedert.

Es folgt jedoch zunächst ein allgemeiner methodischer Teil, in dem eine Übersicht über sämtliche verwendete Kolonien gegeben und der prinzipielle Aufbau der Spurfolgeexperimente dargestellt wird.