

4. Das Spurfolgeverhalten bei den Vespinae in Abhängigkeit von der Helligkeit und der Erfahrung der Arbeiterinnen

4.1 Einleitung

Das vorherige Kapitel konnte zeigen, daß es neben den obligat höhlenbrütenden Arten *V. crabro* und *V. vulgaris* auch bei *D. saxonica* terrestrische Spuren gibt, die zur Nestorientierung genutzt werden. Dabei war die Spurfolgerate bei *D. saxonica* geringer als bei *V. crabro* und *V. vulgaris*. Im folgenden wurde untersucht, ob es weitere Unterschiede in der Bedeutung der Spur für die Arbeiterinnen der drei Faltenwespenarten gibt, die eventuell von der jeweiligen natürlichen Nistweise der Art abhängen.

Orientierung umfaßt in der Regel mehrere Mechanismen, die in hierarchischer Weise von den Individuen genutzt werden (ABLE 1980). In multimodalen Orientierungssystemen können Informationen aus unterschiedlichen Quellen gleichzeitig verrechnet oder einzeln genutzt werden, wobei sich ihre Bedeutung je nach Situation ändern kann. Beispielsweise werden bei Hymenopteren häufig sowohl Landmarken als auch Himmelsrichtungen (berechnet mit Hilfe des Sonnenstandes oder des polarisierten Lichtes) zur Orientierung eingesetzt (WEHNER und MENZEL 1969, SCHÖNE, 1983). Spurenlegende Ameisen orientieren sich beim Sammeln auch optisch an Landmarken (HÖLLDOBLER 1971, ROSENGREN, 1971, ROSENGREN und FORTELIUS, 1986, COSENS und TOUSSANT 1985). Bei Ameisen (HARRISON et al. 1988) und Bienen (BECKER 1958, VON FRISCH 1967, CAPALDI und DYER 1999) ist nachgewiesen, daß sich mit zunehmender Erfahrung der sammelnden Arbeiterinnen mit den optischen Gegebenheiten ihrer Umgebung die relative Bedeutung verschiedener Orientierungsfaktoren im hierarchischen Gefüge zugunsten der optischen Orientierung ändert. Im Gegenzug dazu sinkt beispielsweise die Bedeutung der chemischen Spur (HARRISON et al. 1988).

In den in Kapitel 3 dargestellten Versuchen orientierte sich weniger als die Hälfte der *D. saxonica* Arbeiterinnen an der experimentell verlegten Spur, dies ist ebenfalls bei *V. vulgaris* der Fall (STEINMETZ 2000). Bei *Vespa crabro* war die Spurfolgerate höher (vgl. SIEBEN 1999), aber auch hier folgten nicht alle Arbeiterinnen der Spur. Offensichtlich werden von allen untersuchten Wespenarten neben der chemischen Spur auch andere Informationen zur Orientierung genutzt. Es stellt sich die Frage nach der relativen Bedeutung der chemischen Spur im Vergleich zu optischer oder

thigmotaktischer Orientierung. Thigmotaxis, bei der die eigene Bewegung im Raum durch Propriozeptoren registriert und allmählich als festes Bewegungsmuster erlernt wird (JANDER 1970, MITTELSTAEDT und MITTELSTAEDT 1973, MERKEL 1980), ist bei der Honigbiene (MARTIN 1965) und einigen Spinnenarten (DORNFELDT 1975; GÖRNER 1958, SEYFARTH 1982) nachgewiesen.

Optische Orientierung wie auch Thigmotaxis sind allerdings altersabhängig. Erst bei älteren Arbeiterinnen mit genügend hoher Erfahrung sind diese Formen der Orientierung perfektioniert. Die entsprechenden visuellen Informationen werden erst allmählich erlernt, und auch bei der Thigmotaxis kann erst nach und nach im Zuge eines kinästhetischen Lernprozesses mit dem „Einschleifen durch wiederholte Wegerfahrung“ eine bestimmte Bewegungsabfolge erlernt werden (MERKEL 1980). Bei einem derartigen Lernprozeß wäre es denkbar, daß sich die Arbeiterinnen mit zunehmender Erfahrung mehr und mehr anhand optischer oder thigmotaktischer und weniger anhand chemischer Informationen orientieren. Um dies bei *V. vulgaris*, *D. saxonica* und *V. crabro* zu testen, wurde das Spurfolgeverhalten unterschiedlich erfahrener Arbeiterinnen miteinander verglichen.

Wespen können Standorte mit unterschiedlich hohen Lichtintensitäten zum Nestbau nutzen (freihängende Nester oder Hohlräume, vgl. Abschnitt 1.3). Es stellt sich die Frage, ob verschiedene Wespenarten neben der lichtunabhängigen chemischen Spurorientierung je nach Helligkeitsverhältnissen auch die optische Orientierung nutzen. Außerdem ist möglicherweise von Bedeutung, welche relative Bedeutung für die Arbeiterinnen diese beiden Orientierungssysteme haben und ob sich dabei Unterschiede zwischen den obligaten Höhlenbrütern *V. vulgaris* und *V. crabro* und der überwiegend freinistenden Wespenart *D. saxonica* feststellen lassen. Hierzu wurde das Spurfolgeverhalten dieser Arten bei verschiedenen Lichtintensitäten beobachtet.

4.2 Material und Methoden

4.2.1 Spurfolge bei unterschiedlichen Lichtintensitäten

Die Abhängigkeit der Spurfolge von der Helligkeit wurde bei vier *V. vulgaris*-Kolonien (A, D, F und H, vgl. Tabelle 1 in Abschnitt 2.1), einer *V. crabro*-Kolonie und einer *D. saxonica*-Kolonie (A) getestet. Im zweiten Durchlaufkasten der in 2.2 beschriebenen Versuchsanlage wurde bei Lichtstärken von >8 und <1 Lux (gemessen mit Luxmeter Dr. B. Lange, Berlin, Typ 4162) beobachtet, wie viele Arbeiterinnen jeweils ihrer eigenen, um etwa 90° versetzten Spur in die ungewohnte Laufrichtung folgten, in die gewohnte Richtung liefen oder verwirrt waren (zu den genauen Definitionen der Verhaltenskategorien vgl. Abschnitt 2.2). Um eine mögliche Korrelation von Helligkeit und Spurfolgeintensität genauer zeigen zu können, wurde die *V. vulgaris*-Kolonie H bei fünf Helligkeitsstufen ($<0,2$ Lux, $0,2 - 0,9$ Lux, $1 - 2,9$ Lux, $3 - 7,9$ Lux und $8 - 20$ Lux) getestet. Um einen Einfluß der Tageszeit auf das Verhalten der Arbeiterinnen auszuschließen, wurden die Experimente zu verschiedenen Tageszeiten unter künstlicher Abdunkelung der Laborfenster mit schwarzer Pappe durchgeführt.

Um Hinweise auf das thigmotaktische Orientierungsvermögen zu erhalten, wurden in einem anderen Versuchsansatz durch Verdunkelung und Austausch der bespurten Bodenplatte durch eine gereinigte Platte optische und chemische Informationsquellen ausgeschaltet. Die Verhaltensweisen der Arbeiterinnen auf der gereinigten Platte bei >8 Lux und bei <1 Lux wurden den in Abschnitt 2.2 definierten Verhaltenskategorien zugeordnet.

4.2.2 Spurfolge unterschiedlich erfahrener Arbeiterinnen

In einer *V. crabro*-Kolonie, einer *D. saxonica*-Kolonie (A) und in fünf *V. vulgaris*-Kolonien (A, B, D, F und I, vgl. Tabelle 1 in Abschnitt 2.1) wurde das Spurfolgeverhalten von Arbeiterinnen getestet, deren Erfahrung mit den Bedingungen des Gangsystems unterschiedlich hoch war. Um verschiedene Erfahrungsklassen zu erhalten, wurden zu einem bestimmten Zeitpunkt sämtliche Arbeiterinnen, die den Tag über das Nest durch das Gangsystem verließen, mit Farbe (PLAKA, Pelikan) auf dem Thorax markiert und als Klasse 1 definiert.

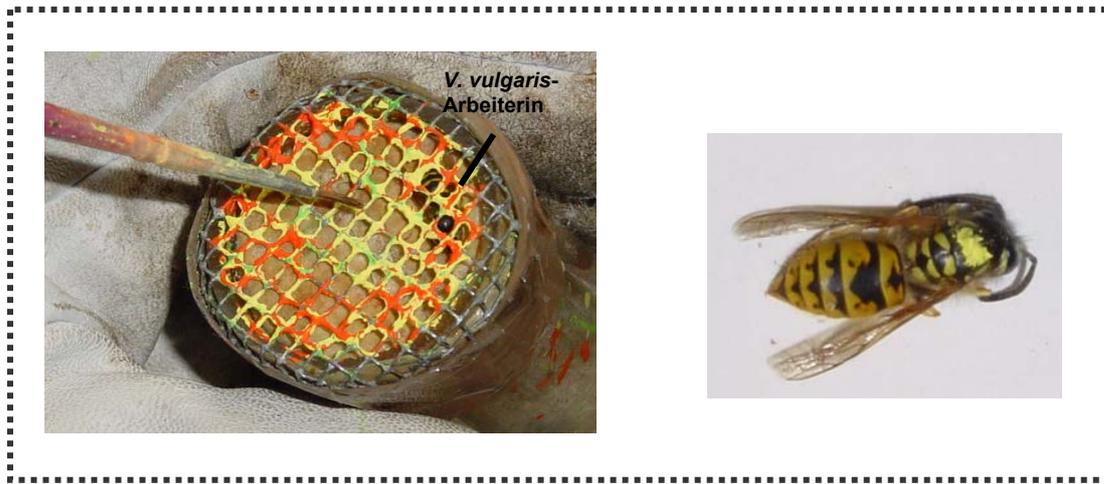


Abb. 9:
***V. vulgaris*-Arbeiterin während (links) und nach (rechts) der Markierung.**

Die Farbmarkierung rief keine Veränderung in den Verhaltensweisen der Arbeiterinnen hervor. In den darauffolgenden sechs Tagen erschienen junge, unmarkierte Arbeiterinnen im Gangsystem, die das Nest zu einem ihrer ersten Ausflüge verließen. Diese Arbeiterinnen wurden mit einer anderen Farbe markiert und als Klasse 2 definiert. Bei *V. crabro*, *D. saxonica* und den *V. vulgaris*-Kolonien F und I wurde die Spurfolgerate in diesen beiden Klassen miteinander verglichen. Dabei hatten die Arbeiterinnen der Klasse 1 seit mehr als sechs Tagen Erfahrung mit den Bedingungen des Gangsystems, bei Klasse 2 waren es ein bis sechs Tage. Nach einer Schätzung gehörten zum Zeitpunkt der Versuche in sämtlichen Nestern etwa 20% aller Arbeiterinnen der Klasse 2 an. In den *V. vulgaris*-Nestern A, B und D wurden drei Klassen markiert und getestet. Klasse 1 (etwa 50% der Arbeiterinnen) bestand aus Arbeiterinnen, die seit 18 Tagen das Gangsystem passiert hatten, Klasse 2 (etwa 30% der Arbeiterinnen) aus Arbeiterinnen, die seit 7 - 12 Tagen im Gangsystem zu finden waren, die relativ unerfahrenen Arbeiterinnen mit 1 - 6 Tagen Erfahrung im Gangsystem bildeten die Klasse 3 (etwa 20% der aller Arbeiterinnen). In jeder Klasse wurde die prozentuale Verteilung der Arbeiterinnen auf die in 2.2 definierten Verhaltenskategorien bestimmt.

Da neben der chemischen Spur die Bedeutung optischer Informationen für das Orientierungsverhalten der Arbeiterinnenklassen untersucht werden sollte, fanden sämtliche Versuche zur Erfahrungsabhängigkeit der Spurfolge bei einer Lichtstärke von mindestens 8 Lux statt (Luxmeter, Dr. B. Lange, Berlin, Typ 4162).

4.3 Ergebnisse

4.3.1 Spurfolge bei unterschiedlichen Lichtintensitäten

Bei allen untersuchten Arten war in sämtlichen Kolonien die Spurfolgerate im Dunkeln signifikant höher als im Hellen. Bei <1 Lux folgten etwa anderthalb (*V. crabro*) bzw. fünf (*V. vulgaris*) bis sieben (*D. saxonica*) mal so viele Arbeiterinnen der verlegten Spur als bei >8 Lux (Abb. 10a-f). Gleichzeitig war der Anteil der Arbeiterinnen, die trotz verlegter Spur in die gewohnte Richtung liefen, bei >8 Lux deutlich höher als bei <1 Lux: Etwa acht mal mehr *V. crabro*-Arbeiterinnen, drei mal mehr *D. saxonica*-Arbeiterinnen und fünf mal mehr *V. vulgaris*-Arbeiterinnen durchquerten den Testkasten im Hellen in gewohnter Richtung verglichen mit Versuchen in Dunkelheit. Die Spurfolgerate korrelierte also positiv und die Anzahl der Arbeiterinnen, die in die gewohnte Richtung liefen, negativ mit zunehmender Dunkelheit. Die in der Abb. 10f dargestellten Ergebnisse zeigen, daß diese Korrelation für *V. vulgaris* auch in den Versuchen mit fünf Helligkeitsintensitäten zu beobachten war.

Bei *D. saxonica* und in den *V. vulgaris*-Kolonien D und F (Abb. 10b, 10 c, 10d) waren im Dunkeln deutlich mehr Arbeiterinnen desorientiert als im Hellen. Bei *V. crabro* (Abb. 10a) und in den *V. vulgaris*-Kolonie A und H (Abb. 10e, 10f) hingegen waren Desorientierung und Zunahme der Dunkelheit nicht miteinander korreliert.

Auf einer gereinigten Bodenplatte liefen in allen Kolonien wesentlich mehr Arbeiterinnen im Hellen in die gewohnte Richtung als im Dunkeln (Abb. 10a-f). Vergleicht man das Verhalten der Arbeiterinnen im Hellen bei verlegter Spur und auf gereinigter Bodenplatte, so fällt bei *V. vulgaris* und *D. saxonica* (Abb. 10b-f) die Tendenz auf, daß bei derselben Lichtstärke (>8 Lux) die Arbeiterinnen auf der gereinigten Platte weniger häufig in die gewohnte Richtung liefen als in den Experimenten mit der verlegten Spur. Bei *V. crabro* konnte dieser Unterschied nicht beobachtet werden (Abb. 10a).

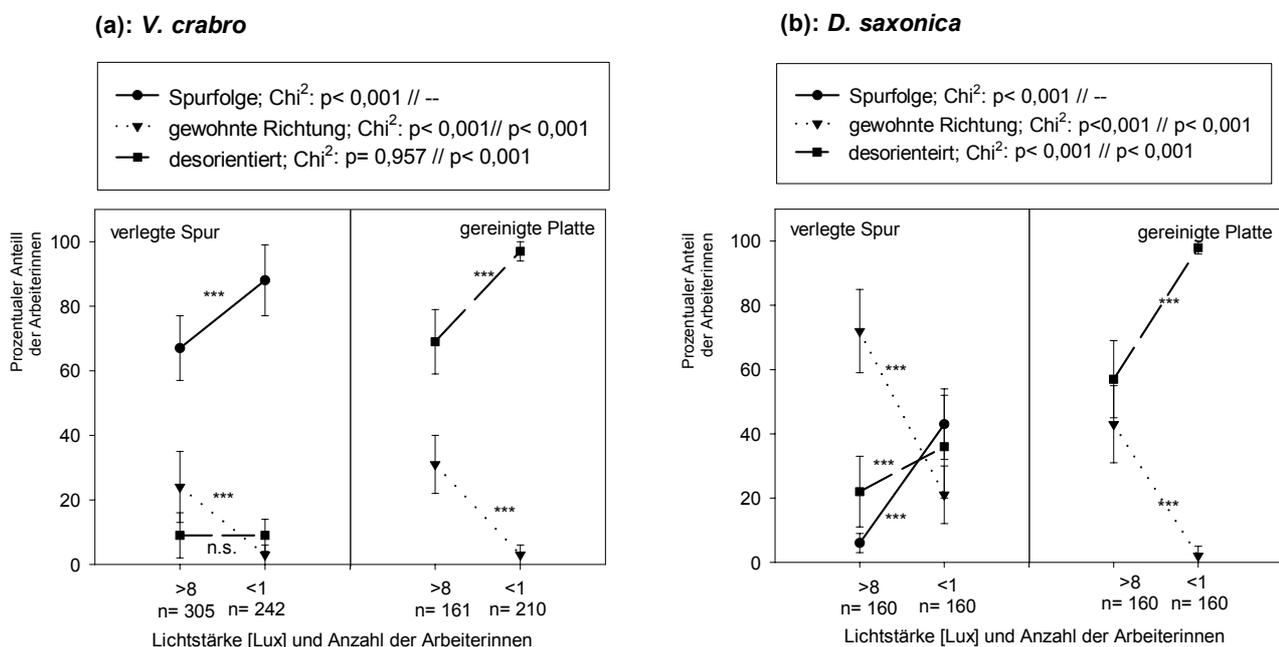
4.3.2 Spurfolge unterschiedlich erfahrener Arbeiterinnen

Während bei *V. crabro* keine unterschiedlich hohen Spurfolgeraten bei unerfahrenen und erfahrenen Arbeiterinnen beobachtet werden konnten (Abb. 11a), folgten bei *D. saxonica* und in sämtlichen Kolonien von *V. vulgaris* die unerfahrenen Arbeiterinnen (Klasse 1) der nach rechts verlegten Spur signifikant häufiger als die erfahrenen

4. Erfahrungs- und Helligkeitsabhängigkeit der Spurfolge

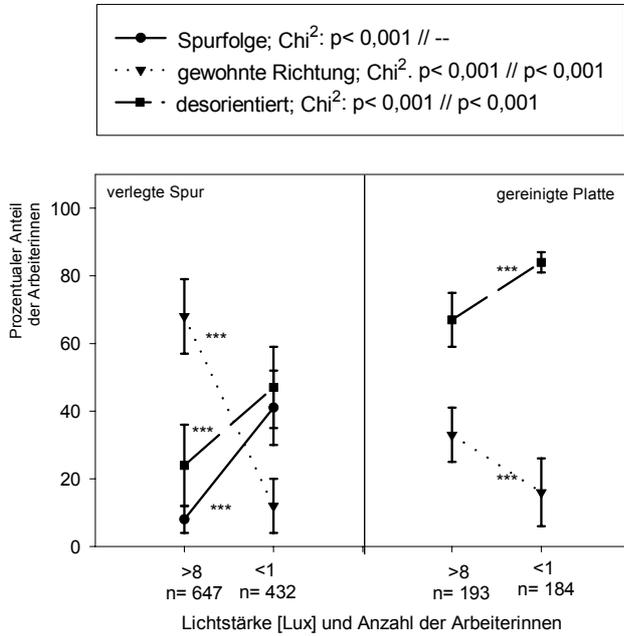
(Klasse 2 bzw. Klasse 3) (Abb. 11b-g). Bei *D. saxonica* gab es unter den erfahrenen Arbeiterinnen der Klasse 2 etwa noch ein Siebtel so viele Spurfolger wie bei den unerfahrenen Arbeiterinnen der Klasse 1 (Abb. 11b).

In den *V. vulgaris*-Nestern B, D und F (Abb. 11d, 11e und 11f) war die Spurfolgerate in allen Erfahrungsklassen mit maximal 20% sehr gering, die meisten Arbeiterinnen, auch die unerfahrenen, liefen also trotz verlegter Spur in die gewohnte Richtung nach links. In den Kolonien A und I (Abb. 11c und 11g) hingegen war der Anteil der Spurfolger in der Klasse 1 der unerfahrenen Arbeiterinnen mit etwa 40 % wesentlich höher und stellte in der Kolonien A (Abb. 11c) in dieser Klasse sogar den höchsten Prozentsatz dar. In diesem Nest lief erst bei den sehr erfahrenen Arbeiterinnen (Klasse 3) der überwiegende Teil unabhängig vom Spurverlauf nach rechts auf gewohntem Weg nach links Richtung Nest. Trotz der von Nest zu Nest unterschiedlichen Spurfolgeraten in den vergleichbaren Klassen galt jedoch für jede Kolonie, daß die Spurfolgerate der unerfahrenen Arbeiterinnen um etwa drei- bis neunmal höher war als die der erfahrenen Arbeiterinnen.

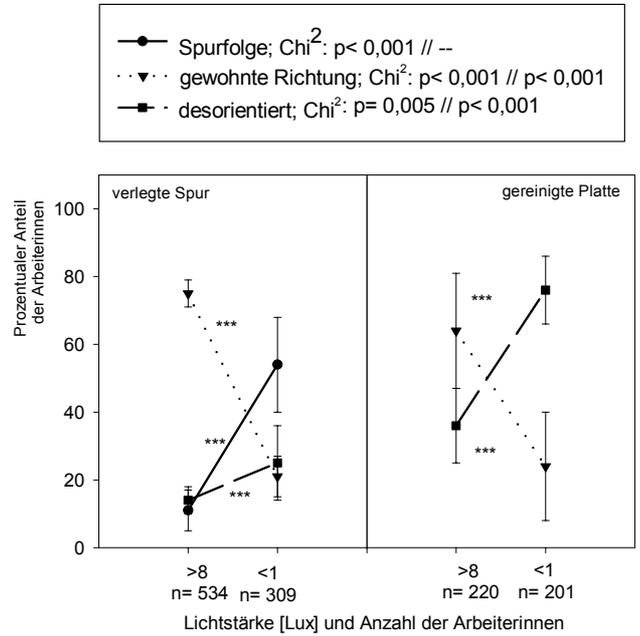


**Abb. 10a-b und 10 c-f (gegenüberliegende Seite):
 Laufverhalten der Arbeiterinnen einer *V. crabro*-Kolonie (a), einer *D. saxonica*-Kolonie (b)
 und vierer *V. vulgaris*-Kolonien (c-f) bei ungewohnt ausgerichteter Spur nach rechts
 und auf gereinigter Patte;
 statistische Angaben in der Legende: p-Wert (Chi²-Test bzw. Spearman-Rangkorrelation)
 "verlegte Spur" // p-Wert (Chi²-Test bzw. Spearman-Rangkorrelation) "gereinigte Patte"**

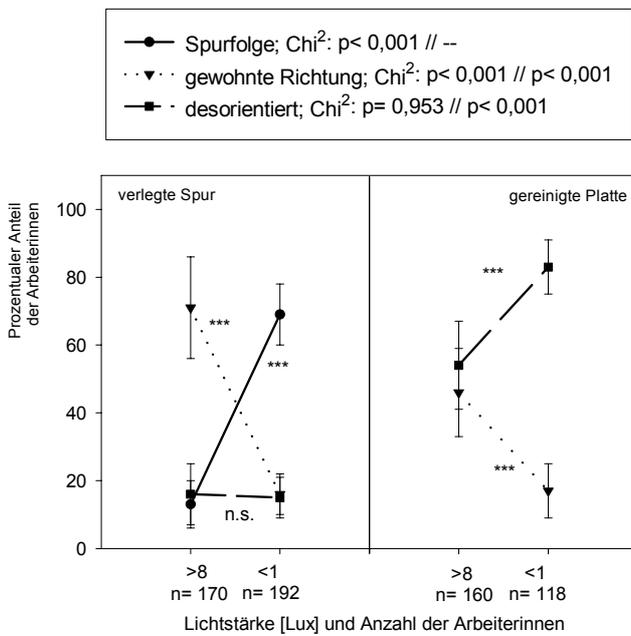
(c): *V. vulgaris*-Kolonie D



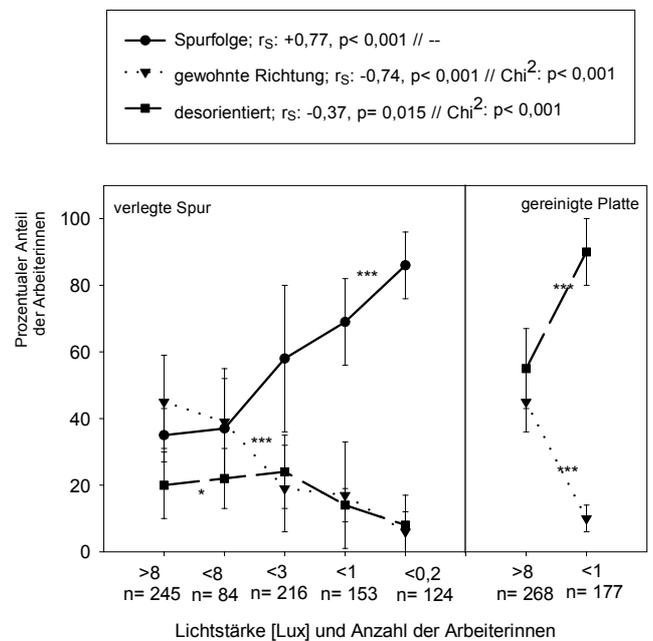
(d): *V. vulgaris*-Kolonie F



(e): *V. vulgaris*-Kolonie H



(f): *V. vulgaris*-Kolonie A



Der Anteil der Arbeiterinnen, die die gewohnte Richtung einschlugen, korrelierte bei *D. saxonica* und *V. vulgaris* positiv mit zunehmender Erfahrung (Abb. 11b-g). In der *D. saxonica*-Kolonie und in den vier *V. vulgaris*-Nestern A, D, F und I (Abb. 11b, 11c, 11e, 11f, 11g) durchquerten die erfahrenen Arbeiterinnen der Klasse 3 den Testkasten ungefähr doppelt so häufig in gewohnter Richtung wie die unerfahrenen Arbeiterinnen der Klasse 1. In der *V. vulgaris*-Kolonie B (Abb. 11d) war dieser Unterschied zwar niedriger, jedoch auch signifikant unterschiedlich. Bei *V. crabro* liefen die erfahreneren Arbeiterinnen nicht häufiger in die gewohnte Richtung als die unerfahrenen (Abb. 11a).

Der Anteil der desorientierten Arbeiterinnen war bei *V. crabro* und den *V. vulgaris*-Kolonien A und B in allen Erfahrungsklassen etwa gleich (Abb. 11a, 11c und 11d), in den *V. vulgaris*-Kolonien D, F und I (Abb. 11e, 11f und 11g) sowie bei *D. saxonica* (Abb. 11b) war er jedoch signifikant höher als bei den unerfahrenen Arbeiterinnen der Klasse 1.

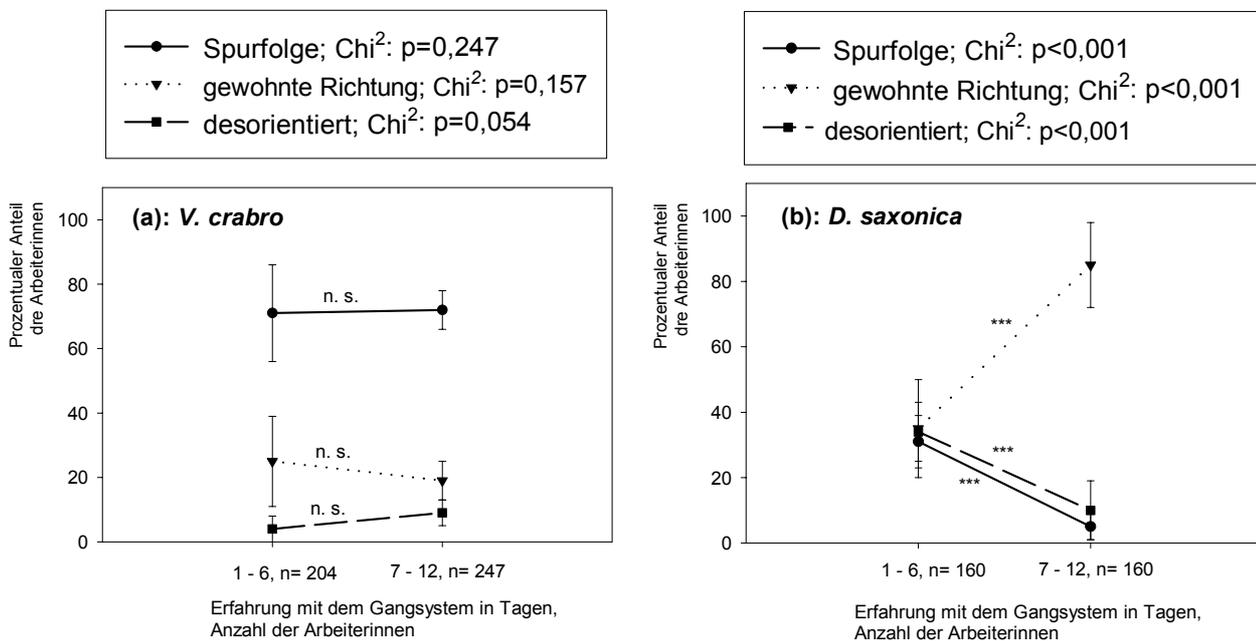
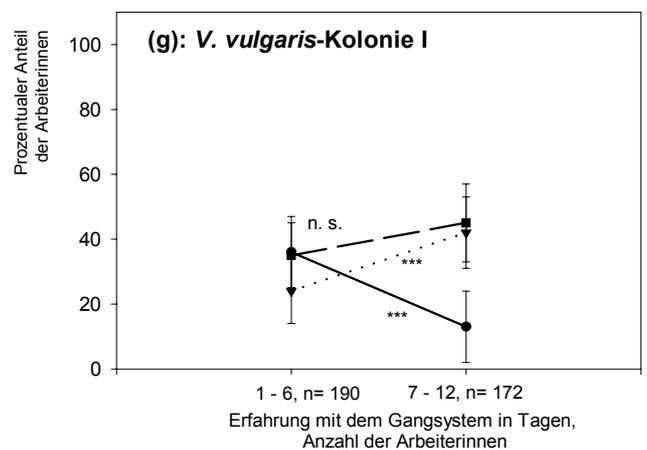
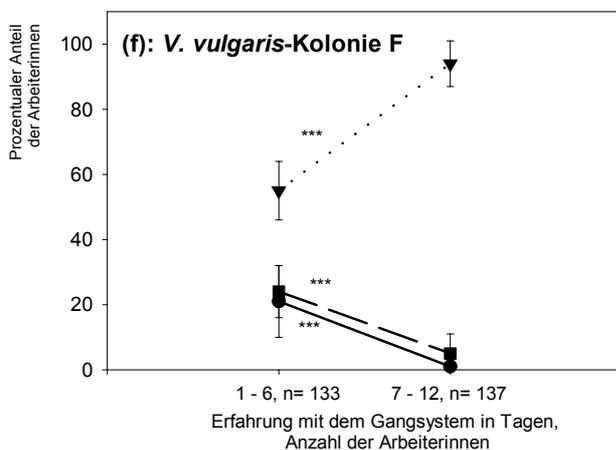
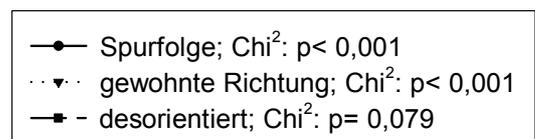
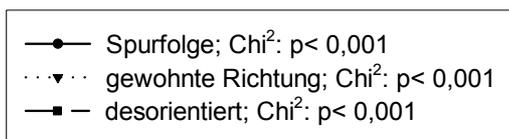
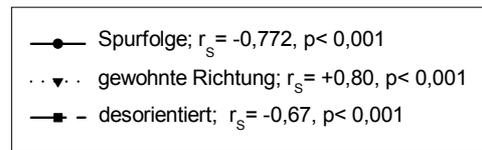
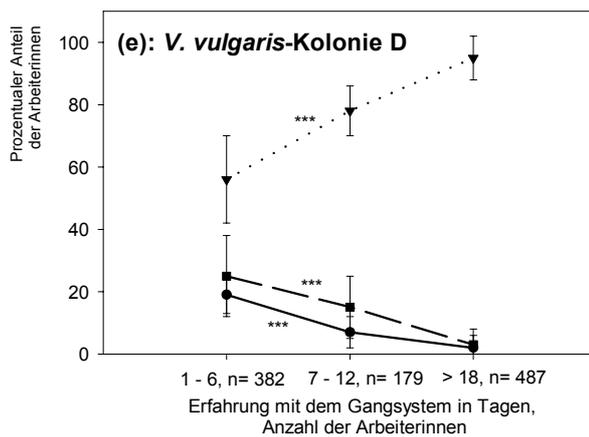
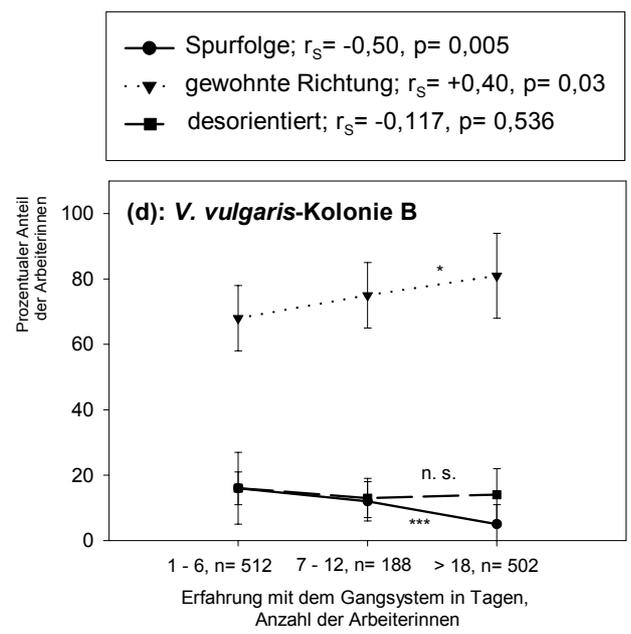
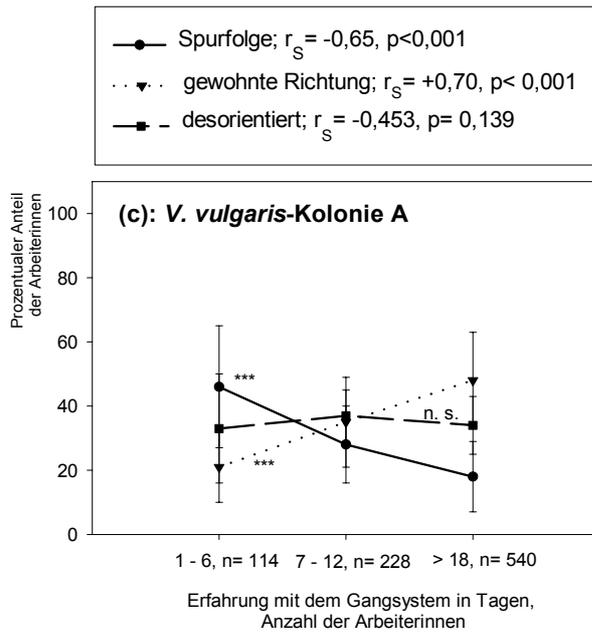


Abb. 11a-b und 11c-g (gegenüberliegende Seite): Laufverhalten unterschiedlich erfahrener Arbeiterinnen aus einer *V. crabro*-Kolonie (a), einer *D. saxonica*-Kolonie (b) und fünf *V. vulgaris*-Kolonien (c-g) bei ungewohnt nach rechts ausgerichteter Spur; in der Legende ist der entsprechende p-Wert (χ^2 -Test bzw. Spearman Rangkorrelation) angegeben



4.4 Diskussion

Ähnlich wie z. B. für einige Ameisenarten (HARRISON et al. 1988, KLOTZ und REID, 1993) konnte für *V. vulgaris* und *D. saxonica* gezeigt werden, daß sich die relative Bedeutung optischer und chemischer Faktoren für die Orientierung mit der Veränderung exogener Faktoren (Lichtstärke) oder/und mit zunehmender Erfahrung der Arbeiterinnen ändert.

In den hier dargestellten Versuchen wurde die chemische Spur vor allem von jungen Arbeiterinnen auf deren ersten Ausflügen aus dem Nest zur Orientierung im Gangsystem genutzt, während ältere Arbeiterinnen offenbar um so unabhängiger von der Spur wurden, je länger sie Erfahrung mit dem Gangsystem gesammelt hatten. Dieses Prinzip galt für jede der untersuchten Kolonien, auch wenn die Spurfolgerate in den *V. vulgaris*-Kolonien B, F und D in allen Erfahrungsklassen generell eher gering war. Es ist zu vermuten, daß aber auch in diesen Kolonien die Spurfolge der unerfahrenen Arbeiterinnen auf ihrem ersten Ausflug aus dem Nest am ersten Tag höher als der Durchschnittswert für die Klasse mit ein- bis sechstägiger Erfahrung war. Aus methodischen Gründen war es allerdings nicht möglich, eine Klasse zu testen, die ausschließlich aus Arbeiterinnen mit eintägiger Erfahrung bestand. Das Problem bestand darin, daß erst sechs Tage nach der Markierung der erfahrenen Arbeiterinnen (siehe Abschnitt 4.2) eine für die statistische Auswertung genügend hohe Anzahl unmarkierter, unerfahrener Arbeiterinnen im Gangsystem beobachtet werden konnte.

Die erfahrenen Arbeiterinnen folgten in den Versuchen bei >8 Lux der verlegten Spur kaum, sondern durchquerten zu einem großen Teil den Testkasten in gewohnter Richtung. Dabei wurden sehr wahrscheinlich optische Informationen zur Orientierung genutzt, die sie auf vorherigen Passagen durch das Gangsystem erlernt hatten und die in den Spurverlegungsexperimenten nicht verändert worden waren. Thigmotaktische Komponenten scheinen nur zu einem geringen Anteil bei *V. vulgaris* und *D. saxonica* an der Orientierung beteiligt zu sein: Im Gegensatz zu den Versuchen bei >8 Lux war das Heimfindevermögen (=Laufen in gewohnte Richtung) sämtlicher Arbeiterinnen auf gereinigter Bodenplatte im Dunkeln signifikant schlechter. Offensichtlich haben sich die Arbeiterinnen auf der gereinigten Platte im Hellen optisch orientiert. Im Dunkeln hingegen waren die Wespen kaum in der Lage, die fehlende Möglichkeit der optischen Orientierung durch die Nutzung idiothetischer

Informationen zu kompensieren, wie es bei der Thigmotaxis der Fall wäre (JANDER 1970).

Der Vorteil eines individuellen Wechsels von chemischer zu optischer Orientierung liegt vermutlich darin, daß einmal erlernte optische Informationen schneller wahrgenommen und verarbeitet werden können als die chemische Spur und daher die Arbeiterinnen mit höherer Geschwindigkeit in der Nestumgebung laufen können, so wie es für erfahrene *Paraponera clavata*-Arbeiterinnen nachgewiesen worden ist (HARRISON et al. 1988). Auch in den in der vorliegenden Arbeit vorgestellten Versuchen liefen die Wespenarbeiterinnen der höheren Erfahrungsklassen schneller im Gangsystem als die jüngeren Arbeiterinnen (eigene Beobachtung). Versuche mit der Termitenart *Hodotermes mossambicus* zeigten ebenfalls eine Präferenz der Termiten für eine optische Orientierung gegenüber der chemische Orientierung im Hellen (LEUTHOLD et al. 1976).

In vorangegangenen Versuchen (STEINMETZ 2000) konnte jedoch gezeigt werden, daß auch erfahrene *V. vulgaris*-Arbeiterinnen flexibel sind und im Hellen wieder zur chemischen Orientierung wechseln können. Dies war beispielsweise der Fall, als sich die Bedingungen in der Nestumgebung geändert hatten, die Arbeiterinnen den gewohnten Weg versperrt vorfanden und einen neuen Weg suchen mußten. Unerfahrenheit ist also nicht nur eine Frage des Alters - mit veränderten und für sie neuen Bedingungen konfrontierte ältere Arbeiterinnen können als genau so unerfahren bezeichnet werden wie junge Wespen auf ihrem ersten Ausflug und in ihrer Orientierungsweise den unerfahrenen Erstausfliegern gleichgesetzt werden. Das flexible Umschalten von optischer zu chemischer Orientierung bietet den Vorteil, daß z. B. nach einer Unpassierbarkeit des alten Weges aus dem Nest ein neuer Weg, der von einigen Kundschaftern gefunden und chemisch markiert wurde, auch von der Mehrheit der Arbeiterinnen schnell angenommen wird.

Da die thigmotaktische Orientierung bei den Arbeiterinnen im Gangsystem keine bedeutende Rolle zu spielen scheint, sind im Dunkeln bei fehlender optischer Orientierungsmöglichkeit auch erfahrene Arbeiterinnen auf die chemische Spur angewiesen, die sie dann für die Orientierung zum Nest nutzen. Dies macht die positive Korrelation zwischen Helligkeitsabnahme und Zunahme der Spurfolgerate bzw. Abnahme des Laufens in gewohnte Richtung deutlich. Interessant ist jedoch, daß das Umschalten auf die Spurorientierung nach der Verdunkelung des Labors nicht in sämtlichen Nestern gleich gut erfolgte. In den *V. vulgaris*-Kolonien A und H

folgten etwa 80% der verlegten Spur im Dunkeln, und es gab kaum desorientierte Arbeiterinnen, in den Kolonie D und F und bei *D. saxonica* hingegen folgten nur 45% der Spur, entsprechend hoch war mit etwa einem Viertel bis die Hälfte der Anteil der desorientierten Arbeiterinnen. Bei *D. saxonica* läßt sich die relativ geringe Spurfolgerate damit erklären, daß sich unter natürlichen Bedingungen die Nester im allgemeinen an freien, hellen Standorten befinden, an denen eine optische Orientierung nicht eingeschränkt ist (GREENE 1991) und die Arbeiterinnen daher vermutlich eine generell geringere Präferenz für eine chemische Orientierung haben. Die Standorte der *V. vulgaris*-Nester hingegen sind sehr häufig Hohlräume und durch eingeschränkte Lichtverhältnisse gekennzeichnet (GREENE 1991), so daß hier die Fähigkeit der Arbeiterinnen zur Spurorientierung ausgeprägter sein könnte. Die bei gleichen Versuchsbedingungen unterschiedlich hohen Spurfolgeraten bei den vier getesteten *V. vulgaris*-Nestern zeigen jedoch, daß offenbar die Präferenz der einzelnen Erfahrungsklassen für eine Spurorientierung bzw. für optische Orientierung auch bei einer höhlenbrütenden Wespenart in jeder Kolonie unterschiedlich sein kann.

Trotz der unterschiedlichen Nistweisen von *D. saxonica* und *V. vulgaris* läßt sich bei ihnen kein grundsätzlicher Unterschied in der Erfahrungs- und Helligkeitsabhängigkeit der Spurfolge feststellen. Im Gegensatz dazu ist die relative Bedeutung optischer und chemischer Informationen für die Orientierung bei *V. crabro* offensichtlich eine andere. Hier wird die chemische Spur sowohl von den unerfahrenen als auch von den erfahrenen Arbeiterinnen hauptsächlich zur Orientierung genutzt, optische Informationen haben eine wesentlich geringere Bedeutung als für die erfahrenen Wespenarbeiterinnen. Dennoch ließ sich auch bei *V. crabro* beobachten, daß im Dunkeln mehr Arbeiterinnen der Spur folgten als bei höheren Lichtintensitäten, bei denen sich einige Tiere optisch orientierten und unabhängig von der nach rechts ausgerichteten Spur den gewohnten Weg nach links Richtung Nest liefen. Da die Spurfolgerate von *V. crabro* im Hellen mit etwa 70% ohnehin mehr als doppelt so hoch war wie im Hellen bei *V. vulgaris* und *D. saxonica*, war der Effekt der gesteigerten Spurfolgerate im Dunkeln zwar deutlich, allerdings längst nicht so ausgeprägt wie bei den Wespen. Dennoch stellt sich die Frage, warum sich *V. crabro*-Arbeiterinnen im Gangsystem auch im Dunkeln nicht in demselben Maße optisch orientierten wie im Hellen, sondern verstärkt die Spur zur Orientierung nutzten, denn *V. crabro* kann sich bei nächtlichen Ausflügen außerhalb

des Nestes auch bei Dunkelheit optisch orientieren (LANGER 1995). Sehr wahrscheinlich ist jedoch die Sehfähigkeit von *V. crabro* im Dunkeln zwar ausreichend, jedoch immer noch schlechter als im Hellen. Weitere Erkenntnisse können erst durch genaue Versuche zur Leistungsfähigkeit des Nachtflugsehens bei dieser Art gewonnen werden.

Thigmotaxis ist auch bei *V. crabro* für die Orientierung nicht von Bedeutung, denn die Arbeiterinnen waren ebenfalls wie *V. vulgaris* und *D. saxonica* nicht in der Lage, auf einer gereinigten Platte im Dunkeln den Weg zum Nest zu finden.