

7. Hinweise auf eine zeitliche Veränderung des Nestgeruchs bei *V. vulgaris* durch exogene Faktoren

7.1 Einleitung

Der Nestgeruch, der außerhalb des Nestes sozialer Faltenwespen die chemische Spur ausbildet und anhand dessen sich die Arbeiterinnen zu ihrem eigenen Nest orientieren (Kapitel 3, 4 und 6), wird innerhalb der Kolonie zur Erkennung von kolonieeigenen und koloniefremden Individuen genutzt. Dies ist bei sozialen Insekten für die Aufrechterhaltung der sozialen Organisation eine unabdingbare Voraussetzung, um sich gegen das Eindringen koloniefremder Organismen schützen zu können. Derartige Erkennungsmechanismen sind weit verbreitet und wurden für zahlreiche Arten der Hymenoptera und Isoptera nachgewiesen (WILSON 1971, GAMBOA et al. 1986 a, ROSS und GAMBOA 1981, SMITH und BREED 1995, HOWARD et al. 1978, 1982, RYAN et al. 1985, ESPELIE et al. 1990, SINGER et al. 1998). Die Differenzierung zwischen kolonieeigenen und koloniefremden erfolgt dabei über die chemosensitive Perzeption des cuticulären Kohlenwasserstoff-Profiles (HOWARD et al. 1982, HOWARD 1993, SMITH und BREED 1995, MESKALI et al. 1995, RUTHER et al. 1997, 2002, DANI et al. 2001), dessen qualitative und quantitative Zusammensetzung koloniespezifisch ist (nachgewiesen für *Reticulitermes* (BAGNÈRES et al. 1990), *Apis mellifera* (PAGE et al. 1991) *Vespula*, *Dolichovespula maculata* und *Vespa crabro* (BUTTS et al. 1991, 1993, 1995) und *Polistes*-Arten (ESPELIE et al. 1994, BONAVITA-COUGOURDAN et al. 1991, SINGER et al. 1992, LORENZI 1992, LORENZI et al. 1997, LAYTON et al. 1994).

Cuticuläre Kohlenwasserstoffe finden sich bei sozialen Insekten in qualitativ und quantitativ ähnlichen Mengen auch in Kopf- und/oder Abdominaldrüsen wieder (SOROKER und HEFETZ 2000, OLDHAM et al. 1994, DANI et al. 1996, BAGNÈRES und MORGAN 1991) und können durch Trophallaxis und Allogrooming von Arbeiterin zu Arbeiterin ausgetauscht werden (LENOIR et al. 2001a, b, SOROKER et al. 1994, 1998, DHABI et al. 1998, 1999).

CARLIN und HÖLLDOBLER (1986), CARLIN (1988), MOREL et al. (1988) und PFENNIG (1983a, b) beschreiben für Ameisen und die Gattung *Polistes*, daß erst ältere und erfahrene Tiere zu einer Unterscheidung kolonieeigener und fremder Arbeiterinnen in der Lage sind. Offensichtlich muß die Fähigkeit zur Erkennung der Nestgenossinnen nach dem Schlüpfen einem Reifungsprozeß unterliegen, in dem der kolonieeigene

Geruch erlernt wird. Eine wichtige Rolle spielt dabei der Kontakt zum kolonieeigenen Nestmaterial: *Apis mellifera*-Arbeiterinnen lernen den Koloniegeruch vom Nestwachs (BREED und STILLER 1992), für einige *Polistes*-Arten wurde gezeigt, daß direkt nach dem Schlüpfen vom Nestmaterial isoliert gehaltene Individuen (Jungköniginnen und Arbeiterinnen) in späteren Experimenten zur Erkennung von Nestgenossinnen nicht in der Lage waren (PFENNIG et al. 1983a, LAYTON und ESPELIE 1995, SINGER und ESPELIE 1992, 1996, 1997, SHELLMAN und GAMBOA 1982, VENTAKATAMARAN et al. 1988). Diese Beobachtung geht konform mit chemischen Analysen, in denen die Übereinstimmung des Kohlenwasserstoff-Profiles von Nesthülle und Cuticula bei einigen sozialen Wespen nachgewiesen wurde (ESPELIE et al. 1990, ESPELIE und HERMANN 1988, 1990, SINGER et al. 1992). Demnach ist der Koloniegeruch nicht nur auf die Mitglieder einer Kolonie selbst beschränkt, sondern befindet sich ebenfalls auf dem Nesthüllmaterial und wird zwischen Nestmaterial und Arbeiterinnen (und umgekehrt) ausgetauscht. Dem *Gestalt*-Modell zufolge bildet sich dadurch ein universeller koloniespezifischer Geruch, der innerhalb der gesamten Kolonie auf Adulte, die Brut und das Nestmaterial verteilt ist (CROZIER und DIX 1979, PFENNIG et al. 1983a, CARLIN und HÖLLDOBLER 1987, TSUJI 1990, SINGER et al. 1998, DHABI und LENOIR 1998).

In der Literatur werden unterschiedliche Quellen des Koloniegeruchs diskutiert. Die Arbeiten von MINTZER und VINSON (1985), STUART (1987), GAMBOA (1996) und BEYE et al. (1997) betonen für Ameisen und soziale Wespen die Bedeutung genetischer Faktoren (individuelle Synthese) für die qualitative und quantitative Ausbildung des Koloniegeruchs, der durch den relativen Anteil der verschiedenen ontogenetischen Stadien mit jeweils unterschiedlichen Kohlenwasserstoff-Profilen bestimmt wird. Die überwiegende Zahl von Untersuchungen indiziert jedoch eine Kombination aus genetischen und exogenen Faktoren (Futter, Niststandort etc.), die die Qualität des Koloniegeruchs beeinflussen (GAMBOA et al. 1986 a, b, OBIN und VANDER MEER 1988, BURA und GAMBOA, 1994). Dabei wird allerdings in den meisten Arbeiten der endogenen (=von den Kolonimitgliedern selbst produziertes Geruchsprofil) Komponente gegenüber exogenen Faktoren eine größere Bedeutung zugeschrieben (z. B. CARLIN und HÖLLDOBLER, 1983, 1986, 1987, GAMBOA 1996).

In der vorliegenden Arbeit wurde mit der Zusammenlegung jeweils zweier *V. vulgaris*-Nester in denselben Luftraum ein exogener Faktor (die Zusammensetzung der

umgebenden Luft) experimentell verändert und die möglicherweise daraus resultierende zeitliche Änderung des Nestgeruchs in Biotests überprüft.

7.2 Methoden

Vespiden-Jungköniginnen, die aus derselben Kolonie stammen, gründen häufig auf eng begrenztem Gebiet benachbart ihre Nester (EDWARDS 1980 a, REEVE 1991, KLAHN 1979). Um eine unmittelbare Verwandtschaft der in der vorliegenden Arbeit verwendeten *V. vulgaris*-Nester unwahrscheinlich zu machen, stammten die verschiedenen Kolonien von Originalnistplätzen, deren gegenseitiger Abstand voneinander mindestens 10 km betrug.

7.2.1 Angleichung der Nestgerüche zweier Kolonien im selben Luftraum

Die Versuche wurden mit insgesamt vier nicht verwandten *V. vulgaris*-Kolonien (B und C, F und G, vgl. Tabelle 1 in Abschnitt 2.1) durchgeführt, die von ihren natürlichen Standorten in die Versuchsanlagen im Labor umgesetzt worden waren. Die Versuchsanlagen bestanden jeweils aus einem Doppelnistkasten (81 x 40 x 35 cm³), in den je zwei Kolonien gesetzt wurden, einer sich an jede Nistkastenhälfte anschließenden Versuchsarena (20 x 17 x 5 cm³) und einer Verbindungsröhre (Ø: 2,4 cm) aus Plexiglas, die aus dem Labor ins Freie führte (Abb. 19).

In den ersten vier Wochen nach dem Einsetzen der Nester in Doppelanlagen waren beide Nester durch den senkrechten Einsatz einer massiven Holzplatte (2 cm dick) vollständig voneinander getrennt. Nach diesem Zeitraum wurde die Holzplatte durch zwei mit Gaze bespannte Holzrahmen ersetzt. Auf diese Weise konnte ein Luftaustausch zwischen beiden Nistkastenhälften erfolgen, die Arbeiterinnen der beiden Kolonien hatten jedoch wegen des 1,8 cm großen Abstandes der beiden Gazeflächen keinen direkten Kontakt zueinander.

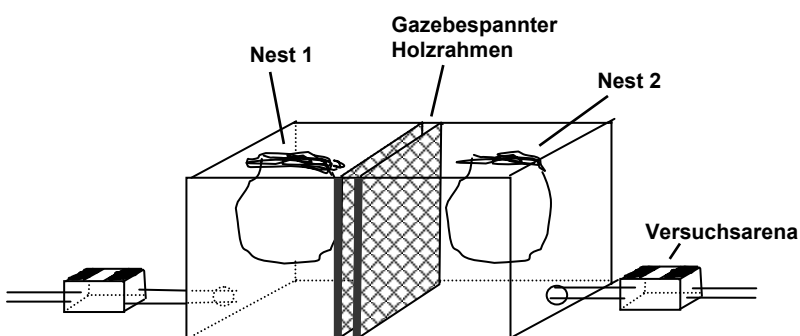


Abb. 19: Schematische Darstellung des Doppelnistkastens. Die beiden Kastenhälften können durch massive oder mit Gaze bespannte Holzplatten voneinander getrennt werden. An jede Nistkastenhälfte schließt sich eine Laufröhre mit einer Versuchsarena an.

In Konfrontationsversuchen (je 8 Durchgänge) wurde in jeder der vier Kolonien die Aggressionsrate gegenüber Nestgenossinnen, gegenüber Arbeiterinnen des jeweiligen Nachbarnestes und gegenüber völlig fremden Arbeiterinnen vor und nach einem 17 Tage andauernden Luftaustausch zwischen beiden Nachbarnestern innerhalb der Doppelanlage protokolliert. Mit den Versuchen wurde zwei Wochen nach dem Einsetzen der Nester in die Versuchsanlage begonnen, zu diesem Zeitpunkt hatten sich die Arbeiterinnen in jedem Nest an die Versuchsanlage gewöhnt, und es herrschte ein regelmäßiger Laufverkehr.

Für die Konfrontationsversuche wurden jeweils acht Arbeiterinnen aus dem Test-Nest, aus dem Nachbarnest und aus einem von dem Doppelnistkasten isoliert gehaltenen externen Nest ("fremde Arbeiterinnen") abgefangen, bei -76° C tiefgefroren und kurz vor dem Biotest am selben Tag wieder aufgetaut. Jeweils eine aufgetaute Arbeiterin wurde als Testobjekt pro Versuchsdurchgang in die Versuchsarena des Testvolkes gelegt, und das Verhalten der Arbeiterinnen der Test-Kolonie, die mit ihr in Antennenkontakt kamen, wurde drei Minuten lang protokolliert. Es wurden zwei Verhaltensweisen definiert:

- 1.) neutrales Verhalten: die Arbeiterinnen des Test-Volkes laufen nach dem Kontakt mit dem Testobjekt ohne jegliche weitere Reaktion sofort weiter
- 2.) aggressives Verhalten: ein länger als eine Sekunde währender Antennenkontakt der Arbeiterin zum Testobjekt, Beißen, Zerren oder versuchtes Hinausschleppen des Testobjektes.

In den Fällen, in denen die Arbeiterinnen aggressives Verhalten gegenüber dem Testobjekt zeigten, wurde die gebotene Wespe mittels eines Bindfadens, der an ihr befestigt war, aus der Versuchsarena entfernt, und es wurde so lange mit der Fortsetzung des Versuchsdurchganges gewartet, bis sich die aggressive Arbeiterin aus der Versuchsarena entfernt hatte. Die Arbeiterinnen, die beim Passieren der Versuchsarena nicht in Antennenkontakt mit dem Testobjekt traten, wurden in die Datenaufnahme nicht mit einbezogen. Um Gewöhnungseffekte bei den Arbeiterinnen zu vermeiden, folgten die einzelnen Versuchsdurchgängen mit einem zeitlichen Abstand von mindestens 10 Minuten aufeinander.

7.2.2 Zeitliche Änderung des Nestgeruchs innerhalb einer Kolonie

Bei sechs *V. vulgaris*-Kolonien (B, C, D, E, F und G, vgl. Tabelle 1 in Abschnitt 2.1) wurde vier Wochen nach Einsetzen der Nester in die Versuchsanlage getestet, ob

sich die Aggressionsraten gegenüber Nestgenossinnen vom selben Tag und gegenüber Nestgenossinnen, die 10 bzw. 19 Tage vor dem Versuch gefangen und bei -76° C bis zum Versuchszeitpunkt außerhalb des Nestes aufbewahrt worden waren, unterscheiden. Beide Aggressionsraten wurden mit den Verhaltensweisen gegenüber eingefrorenen und wieder aufgetauten "fremden" Arbeiterinnen einer externen Kolonie (vom selben Tag) verglichen. Die Konfrontationsversuche wurden ebenso wie in 7.2.1 beschrieben durchgeführt. Da hierbei die Änderung des Nestgeruchs innerhalb einer separaten Kolonie verfolgt werden sollte, fanden die Versuche zu einem Zeitpunkt statt, als die Kolonien B, C, F und G von ihrem jeweiligen Nachbarnest in dem Doppelnistkasten durch die massive Holzplatte noch vollständig getrennt waren (vgl. Abschnitt 7.2.1). Somit wurden gegenseitige Einflüsse der Nester B und C bzw. F und G vermieden.

7.3 Ergebnisse

7.3.1 Angleichung der Nestgerüche zweier Kolonien im selben Luftraum

Zum Zeitpunkt, als die jeweiligen Nachbarnester noch durch die massive Holzplatte voneinander getrennt waren und sich nicht im selben Luftraum befanden, reagierten nur in Kolonie C die Arbeiterinnen auf eine gebotene Arbeiterin aus dem Nachbarnest signifikant weniger aggressiv (23% der getesteten Arbeiterinnen, Abb. 20b) als auf eine fremde Arbeiterin aus einem dritten Nest (39%, Abb. 20c). In den drei übrigen Kolonien unterschieden sich die Aggressionsraten mit durchschnittlich 37% bzw. 42% jedoch nicht signifikant. Eine als Testobjekt gebotene Nestgenossin löste in allen vier Nestern, auch in Kolonie C, eine deutlich geringere Aggressionsrate aus (durchschnittlich 14%, Abb. 20a) als eine benachbarte oder eine fremde Arbeiterin. 17 Tage nach der Aufhebung der vollständigen Trennung beider Nester durch den Gaze-Einsatz war in allen Nestern die Aggressionsrate gegenüber gebotenen Arbeiterinnen des Nachbarnestes desselben Tages signifikant gesunken und war mit durchschnittlich 11% (Abb. 20e) der Aggressionsrate gegenüber den gebotenen Nestgenossinnen (13%, Abb. 20d) vergleichbar. Die Aggressionsrate gegenüber fremden Arbeiterinnen war zwar in den Nestern B und F zu diesem späteren Zeitpunkt geringer als zum früheren Versuchszeitpunkt, dennoch löste eine in die Versuchsarena gehängte fremde Arbeiterin mit 32% (Abb. 20f) in allen vier Kolonien signifikant häufiger aggressives Verhalten aus als eine Arbeiterin aus dem Nachbarnest.

7. Zeitliche Änderung des Nestgeruchs

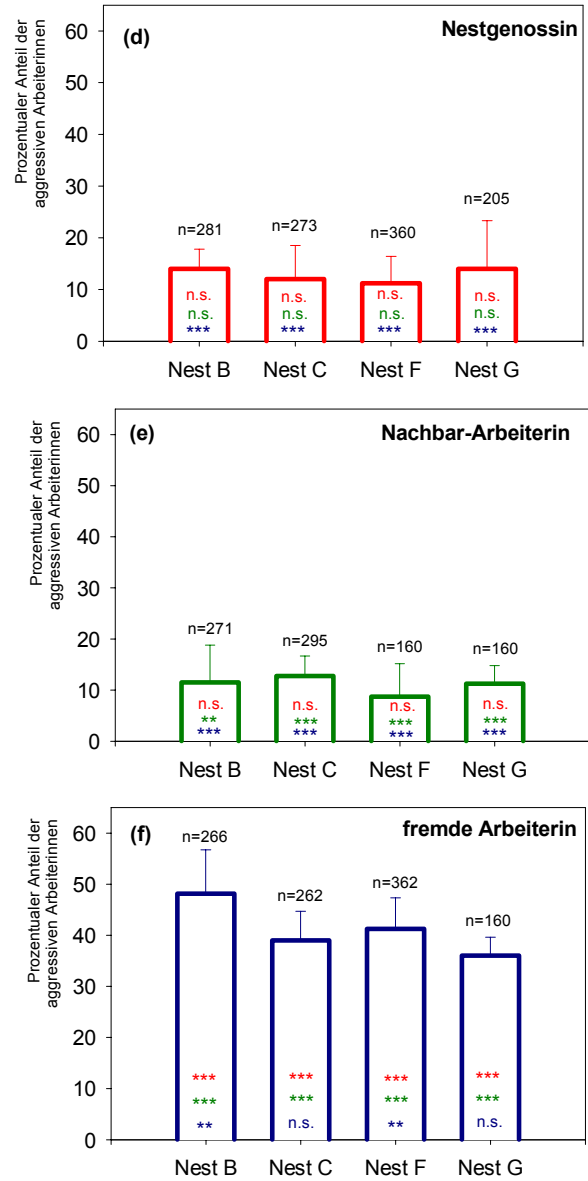
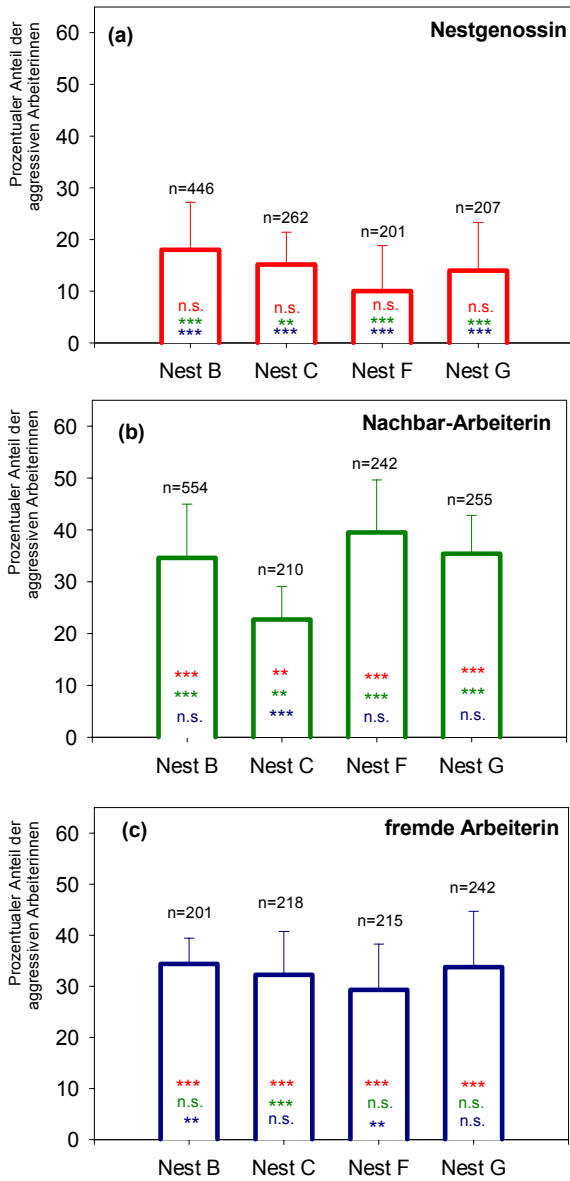
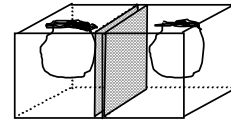
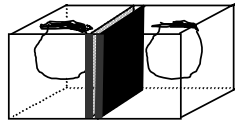
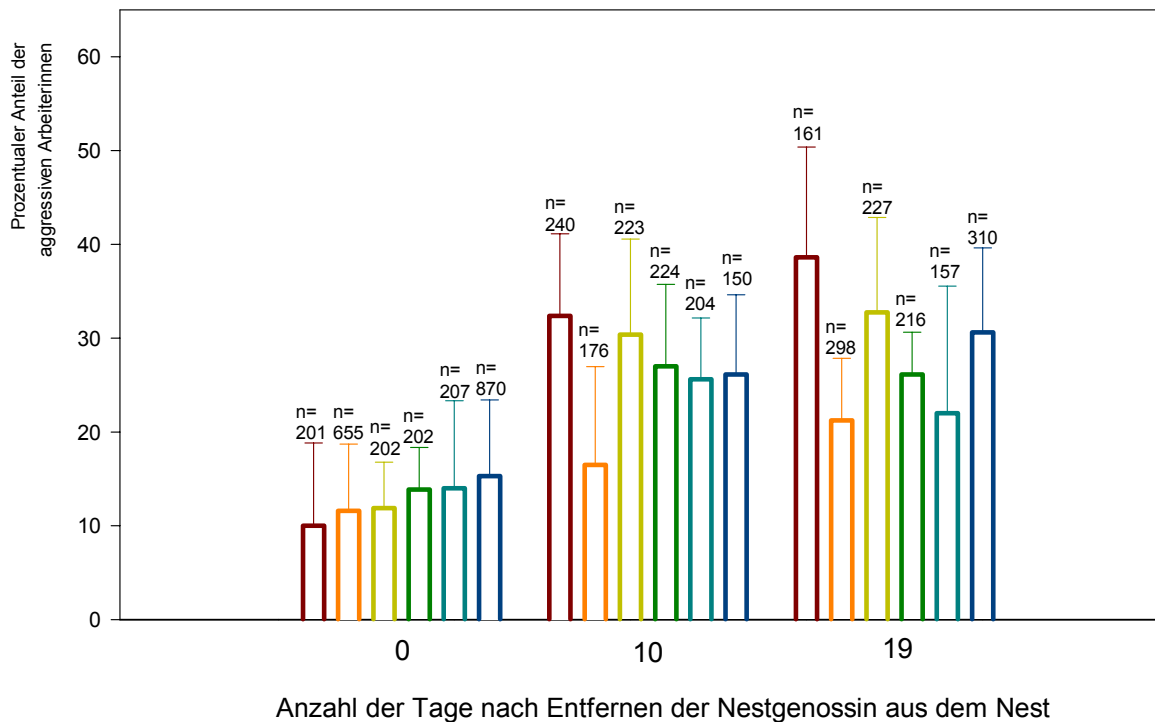


Abb. 20a-c:
Mittlerer prozentualer Anteil der aggressiv reagierenden *V. vulgaris*-Arbeiterinnen aus vier Kolonien gegenüber einer Nestgenossin (a), einer Arbeiterin aus dem Nachbarnest (b) und einer fremden Arbeiterin aus einem externen Nest (c) bei vollständiger Trennung der Nester im Doppelnistkasten

Abb. 20d-f:
Mittlerer prozentualer Anteil der aggressiv reagierenden *V. vulgaris*-Arbeiterinnen aus vier Kolonien gegenüber einer Nestgenossin (d), einer Arbeiterin aus dem Nachbarnest (e) und einer fremden Arbeiterin aus einem externen Nest (f) nachdem sich die Nester B und C bzw. F und G 17 Tage im selben Luftraum befunden haben

Die mit den Balken gleichfarbigen Angaben zu den signifikanten Unterschieden (n.s. = $p > 0,016$, * = $p \leq 0,016$, ** = $p < 0,003$, *** = $p < 0,001$, Bonferroni-korrigierter χ^2 -Test) beziehen sich auf dasselbe Nest in der jeweiligen Graphik in derselben Reihe, die andersfarbigen Angaben auf die farblich entsprechende Graphik derselben Spalte.



- | | |
|---|--|
| Nest F (r_s :+0,754, p <0,001) | Nest G (r_s :+0,334, p =0,109;
Chi ² -Test: "0 Tage" / "10 Tage": p =0,004,
"10 Tage" / "19 Tage": p =0,408,
"10 Tage" / "19 Tage": p =0,077) |
| Nest C (r_s :+0,460, p =0,004) | |
| Nest E (r_s :+0,732, p <0,001) | |
| Nest D (r_s :+0,520, p =0,009) | Nest B (r_s :+0,579, p <0,001) |

Abb. 21:
Mittlerer prozentualer Anteil der aggressiv reagierenden *V. vulgaris*-Arbeiterinnen aus fünf Kolonien gegenüber Nestgenossinnen, die am selben Tag, 10 Tage und 19 Tage zuvor dem Nest entnommen worden waren

7.3.2 Zeitliche Änderung des Nestgeruchs innerhalb einer Kolonie

Eine als Testobjekt gebotene Nestgenossin, die am Versuchstag aus dem Nest abgefangen worden war, wurde von durchschnittlich 12% der Arbeiterinnen aggressiv behandelt. Wurde eine Nestgenossin präsentiert, die 10 bzw. 19 Tage zuvor dem Nest entnommen worden war, stieg der Anteil der Arbeiterinnen, die sie aggressiv behandelten, auf durchschnittlich 26% bzw. 29% (Abb. 21). Diese positive

Korrelation zwischen der Aggressionsrate der getesteten Arbeiterinnen und der Zeit, die seit dem Abfangen der Nestgenossin vergangen war (10-19 Tage), war in fünf der sechs Kolonien zu beobachten. Für die Arbeiterinnen der Kolonie G ergab sich insgesamt keine Korrelation, da sie eine 10 Tage und eine 19 Tage außerhalb des Nestes aufbewahrte Nestgenossin nicht unterschiedlich behandelten. Jedoch ergab sich auch hier ein signifikanter Unterschied zwischen der Aggressionsrate gegenüber einer Nestgenossin vom selben Tag (14%) und gegenüber einer Nestgenossin, die 10 Tage zuvor dem Nest entnommen worden war (26%).

7.4 Diskussion

In den Kolonien B, F und G wurden Angehörige des Nachbarnestes als Testobjekt vor Aufhebung der Trennung genau so aggressiv wie fremde, nach Aufhebung der Trennung jedoch genau so wenig aggressiv wie nesteigene Mitglieder behandelt. In der vierten Kolonie C wurden vor der Aufhebung der Trennung die Arbeiterinnen aus dem Nachbarnest zwar weniger als fremde Arbeiterinnen attackiert, jedoch bestand zu diesem Zeitpunkt auch hier ein signifikanter Unterschied in der Behandlung benachbarter und kolonieeigener Arbeiterinnen. Dieser Unterschied war auch in Kolonie C nach Aufhebung der Trennung nicht mehr zu beobachten. Die Tatsache, daß es überhaupt zu aggressiven Handlungen gegenüber den nesteigenen Arbeiterinnen kam, ist sicherlich auf das Fehlen jeglicher Verhaltensweisen des leblosen Testobjektes zurückzuführen. Die Aggressionsrate war zwar in zwei Nestern zum späteren Versuchszeitpunkt generell (auch fremden Arbeiterinnen gegenüber) geringer, der entscheidende signifikante Unterschied in der Aggressionsrate gegenüber einer als Testobjekt gebotenen Arbeiterin aus dem Nachbarnest und einer fremden Arbeiterin war jedoch auch hier zu beobachten. Die Tatsache, daß selbst bei fremden Arbeiterinnen als Testobjekt höchstens die Hälfte der Arbeiterinnen nach einem Kontakt Aggression zeigten, könnte Rückschlüsse darauf zulassen, daß für eine einzelne Arbeiterin die Motivation zu einem aggressiven Verhalten von ihrer Funktion innerhalb der Kolonie abhängt. Bei *V. vulgaris* beispielsweise übernehmen vorrangig ältere Arbeiterinnen die Aufgabe der Nestverteidigung, während die jüngeren Kolonienmitglieder zur Nahrungssuche ausfliegen (EDWARDS 1980a). Es ist vorstellbar, daß die foragierenden Arbeiterinnen

eine geringere Bereitschaft zur Nestverteidigung und zu einem aggressiven Verhalten haben als die Wächter.

Die Abnahme der Aggressionen gegenüber einer Arbeiterin aus dem Nachbarnest nach Aufhebung der Trennung beider Nester läßt sich mit einer Angleichung beider Nesterdüfte und entsprechend angenähertem cuticulären Kohlenwasserstoffprofil bei den Mitgliedern der Nachbarnester erklären. Die vormalig koloniespezifischen Unterschiede waren nun offensichtlich aufgehoben. Da ein Körperkontakt der Arbeiterinnen beider Nester durch die doppelschichtige Gaze nicht möglich war, kann dies nur über den Austausch volatiler Nestgeruchskomponenten über den Luftraum (durch die Gaze hindurch) erfolgt sein. Cuticuläre Kohlenwasserstoffe, die für die Ausbildung des Nestgeruchs verantwortlich sind, haben trotz ihrer relativ hohen Kettenlänge (C₂₃-C₃₁ bei *V. vulgaris*, vgl. Abschnitt 6.3) eine gewisse Flüchtigkeit und können über den Luftraum übertragen werden. Dies ermöglicht ihren Einsatz als Alarm-, Sex- oder Aggregationspheromone (BLUM 1985, BORDEN 1995, HAYNES und BIRCH 1985, TAMAKI 1985). Für die Koloniespezifität des Nestgeruchs sind keine qualitativen, sondern nur relative quantitative Unterschiede der einzelnen Kohlenwasserstoffe verantwortlich (z. B. BUTTS et al. 1993, 1995). Eine gegenseitige Angleichung der Nesterdüfte über den Luftraum konnte bei den *V. vulgaris*-Kolonien aus diesem Grund vermutlich relativ leicht und schnell erfolgen. Bei verschiedenen Ameisenarten wurde bereits gezeigt, daß sich die Nesterdüfte intra- und sogar interspezifischer Kolonien einander angleichen, wenn sie im selben Nistraum gehalten werden (BAGNÈRES et al. 1991, ERRARD und JAISON 1991, VIENNE et al. 1995, DHABI und LENOIR 1998). Hier wurde jedoch stets ein Körperkontakt zwischen den Arbeiterinnen zugelassen und somit passiver direkter Transfer der cuticulären Kohlenwasserstoffe ermöglicht, der für die Überwindung der artspezifischen qualitativen Unterschiede des Nestgeruchs (z. B. unterschiedlich methylierte Verbindungen, vgl. die cuticulären Kohlenwasserstoff-Profile von *Vespula vulgaris* (Abschnitt 6.3), *V. germanica* (BROWN et al. 1991) und anderer Arten der Vespinae (BUTTS et al. 1991) vermutlich unerlässlich ist. Im Gegensatz zur Ausbildung bzw. Verteilung eines *Gestalt*-Geruchs innerhalb einer oder mehrere Kolonien auf eng benachbartem Raum durch direkten Kontakt wie Trophallaxis und Allogrooming (z. B. VIENNE et al. 1995, DHABI et al. 1999, LENOIR et al. 2001a, b, SOROKER et al. 1998) beschäftigten sich relativ wenige Arbeiter mit dem Austausch volatiler Komponenten

des Nestgeruchs. Dieses Phänomen wurde vor dieser Arbeit nur bei der Ameisenart *Camponotus fellah* (BOULAY et al. 2001) beschrieben.

Die Angleichung des Nestgeruchs bei benachbarten *V. vulgaris*-Kolonien im selben Luftraum weist darauf hin, daß die Zusammensetzung des Nestgeruchs zumindest teilweise von exogenen Faktoren beeinflusst wird und Geruchssubstanzen aus der Umgebung von der Cuticula der Arbeiterinnen aufgenommen werden.

Obwohl Kohlenwasserstoffe sicherlich die wichtigsten Komponenten innerhalb des Nestgeruchs sind, anhand derer die Erkennung des Nestes und der Nestgenossinnen bei sozialen Insekten erfolgt (BONAVITA-COUGOURDAN et al. 1987, SINGER et al. 1998, CLÉMENT und BAGNÈRES 1998, LAHAV et al. 1999), ist allerdings auch eine Beteiligung sämtlicher anderer Verbindungsklassen am Nestgeruch vorstellbar, die in der Umwelt des Insekts zur Verfügung stehen (VANDER MEER und MOREL 1998, SMITH und BREED 1995, BREED 1998). Die entsprechenden Geruchskomponenten können dabei vom umgebenden Nisthöhlensubstrat, von der Quelle des Baumaterials oder vom Futter an die Cuticula der Arbeiterinnen adsorbiert werden (HÖLLDOBLER und MICHENER 1980, SMITH und BREED 1995), durch ständigen Kontakt der Koloniemitglieder untereinander oder durch Transfer über den Luftraum den *Gestalt*-Geruch der Kolonie beeinflussen und bei der Erkennung von Nestgenossinnen genutzt werden. Einflüsse von unterschiedlichen Futterquellen auf den Nestgeruch und die Fähigkeit zur Erkennung von Nestgenossinnen wurden bereits bei *Apis mellifera* (KALMUS und RIBBANDS 1952) und einigen Ameisenarten beschrieben (WALLIS 1962, JUTSUM et al. 1979), bei denen sich unter verschiedenen Nahrungsbedingungen gehaltene Kolonien einer Art oder Fragmente einer einzigen Kolonie aggressiver begegneten als (Teil-) Kolonien mit derselben Nahrungsquelle.

Bei einer Beteiligung exogener Faktoren, die sich wie z. B. die Art der Futterquelle oder des Baumaterials täglich ändern können (VANDER MEER und MOREL 1998), wäre es überraschend, wenn die Zusammensetzung des Nestgeruchs einer Kolonie konstant bliebe. Tatsächlich wurde für viele Ameisen- und Wespenarten beschrieben, daß sich die cuticulären Kohlenwasserstoffe nicht nur physiologisch bedingt innerhalb der verschiedenen ontogenetischen Stadien der Koloniemitglieder unterscheiden (BROWN 1991), sondern auch die Zusammensetzung des Kohlenwasserstoff-Profiles, das dem Nestgeruch entspricht, in der Cuticula adulter Koloniemitglieder einem ständigen Wechsel unterliegt (SINGER et al. 1998, VANDER

MEER et al. 1989, PROVOST et al. 1993, BOULAY 2000, LENOIR et al. 2001b, LAHAV et al. 2001).

Die in dieser Arbeit vorgestellten Ergebnisse aus den verschiedenen Konfrontationsversuchen in den einzelnen *V. vulgaris*-Kolonien legen ebenfalls eine zeitliche Änderung des Nestgeruchs nahe: Die Nestgenossinnen, die 10 bzw. 19 Tage zuvor dem Nest entnommen und eingefroren worden waren, wurden von ihren Kolonimitgliedern bei einer Konfrontation nicht mehr wie Nestgenossinnen behandelt. Es ist sehr unwahrscheinlich, daß sich das Kohlenwasserstoffprofil der bei -76°C eingefrorenen Arbeiterinnen geändert haben kann. Da das aggressive Verhalten der Kolonimitglieder jedoch darauf hindeutet, daß das Geruchsprofil der gebotenen alten Nestgenossin von dem der Arbeiterinnen der Kolonie abwich, bedeutet dies, daß sich das Geruchsprofil in der gesamten Kolonie innerhalb von 10 bzw. 19 Tagen geändert haben mußte.

In ähnlichen Versuchsansätzen mit *Camponotus fellah* wurden die einige Zeit vom Nest isoliert gehaltenen Arbeiterinnen bei späterer Integration ins Nest ebenfalls aggressiv behandelt (BOULAY et al. 2000, 2001). Dabei nahm, genau wie auch bei *V. vulgaris*, die Aggression gegenüber den reintegrierten Arbeiterinnen tendentiell zu, je länger diese vom Nest isoliert gehalten worden waren. Im Unterschied zu den Versuchen mit den Ameisen wurden in den Konfrontationsversuchen mit *V. vulgaris* keine lebenden Arbeiterinnen verwendet, da zu befürchten war, daß sie durch ihre (bei dieser Wespenart generell recht hohe) Bewegungsaktivität die Aggressionsraten der getesteten Arbeiterinnen beeinflussen würden. Biotests mit leblosen Arbeiterinnen waren möglich, weil sie von den *V. vulgaris*-Arbeiterinnen nicht ignoriert werden, wie es z. B. bei der Ameisenart *Atta cephalotes* beobachtet wurde (BREED und BENNETT 1987).

Die Tatsache, daß sich der Koloniegeruch sozialer Insekten im Lauf der Zeit ständig ändert, bedeutet, daß frisch geschlüpfte Kolonimitglieder den Nestgeruch nicht als ein starres Muster erlernen können. Vielmehr müssen sie ihr inneres Bild vom Nestgeruch ("template", VANDER MEER und MOREL 1998) dem jeweils aktuellen Geruch im Rahmen eines ständigen Lernprozesses angleichen (VANDER MEER 1988, SINGER et al. 1998).

