

Unterirdische Landwirtschaft bei Blattschneiderameisen

Flavio Roces*

Zusammenfassung

Blattschneiderameisen sind die erfolgreichsten Herbivoren der Neotropen. Uns interessieren die Mechanismen, welche der sozialen Organisation im Kontext des Sammel- und Bauverhaltens zugrunde liegen: Wie schaffen es Arbeiterinnen innerhalb der sehr großen Kolonien, sich zu organisieren und die anfallenden Arbeiten durchzuführen? Wie schafft es eine Kolonie von Tausenden von Individuen, die Arbeiten ohne eine zentrale Instanz zu koordinieren, welche die Aufgaben verteilt und Befehle gibt? Wir haben es bei den Blattschneiderameisen mit einer Sozietät zu tun, die dezentral organisiert ist und bei der auf Kolonieebene ein emergentes Verhalten entsteht, d. h. eine kollektive Antwort, die über die Antworten der einzelnen Individuen hinausgeht. Es wird davon ausgegangen, dass die Individuen innerhalb einer Kolonie nur über lokale Informationen verfügen und keine Kenntnisse über globale Zustände und Bedürfnisse der Kolonie haben. Dennoch zeigen sie eine koordinierte Reaktion auf Kolonieebene. In unseren Arbeiten versuchen wir, die Brücke zwischen dem Verhalten der Einzelindividuen und der Kolonieantwort zu schlagen. Im Folgenden werden Beispiele über soziale Koordinationsmechanismen in Blattschneiderameisenkolonien vorgestellt, mit dem Ziel, die Rolle des symbiotischen Pilzes bei der Auswahl geeigneter Futterpflanzen zu verstehen und die Organisation des Nestbaus zu charakterisieren.

Summary

Underground agriculture in leaf-cutting ants. Leaf-cutting ants are the dominant herbivores of the Neotropics. We are interested in the mechanisms underlying the social organization of the colonies in two different contexts, i. e., foraging and nest construction. Relevant questions are: How do workers within their huge colonies manage to organize their work and to allocate workers to the different tasks? How does a group without central control achieve the coordination of work? Leaf-cutting ants, like colonies from other social insects, operate as a distributed social network with emerging colony-wide patterns. Usually, it is argued that individual workers only manage local information and have no knowledge about the global colony conditions and needs. However, ant workers are able to generate coordinated responses at the level of the colony as a whole. Our research aims at linking the behaviour of the individuals with the patterns we observe at the colony level. The manuscript presents investigations focusing on the role of the symbiotic fungus during the collective decision-making process involved in the selection of plants, and also on the social organization of nest building and climate control.

* Roces, Flavio, Prof. Dr., Julius-Maximilians-Universität Würzburg, Lehrstuhl für Verhaltensphysiologie und Soziobiologie (Zoologie II), Biozentrum, Am Hubland, 97074 Würzburg; roces@biozentrum.uni-wuerzburg.de

Einführung

Kolonien von Blattschneider- und Grasschneiderameisen (Attini, Gattungen *Atta* und *Acromyrmex*) beherbergen eine riesige Pilzbiomasse in ihren Nestern und können eine enorme Größe mit mehreren Millionen Individuen erreichen. Diese Tiere stellen die dominanten Herbivoren in den tropischen und subtropischen Gebieten Zentral- und Südamerikas dar (Wirth et al. 2003; Abb. 1). Der außerordentliche ökologische Erfolg der Blattschneiderameisen beruht auf einer engen Symbiose mit einem Pilz (*Leucocoprinus gongylophorus*, Agaricaceae), der in der Natur nur in Assoziation mit den Ameisen vorkommt (Hölldobler & Wilson 1990). Die Palette an Interaktionen zwischen den beiden Symbiosepartnern erstreckt sich von der Auswahl geeigneter Futterpflanzen (Howard 1987) bis hin zur Optimierung der mikroklimatischen Wachstumsbedingungen für den Pilz im Nest durch die Ameisen (Kleineidam & Roces 2000; Abb. 2).

Die Symbiose aus Blattschneiderameisen und ihrem Pilz zeichnet sich neben dem Transfer von Stoffen besonders durch interspezifische Informationsübermittlung und Informationsspeicherung mittels der Lernfähigkeit der Ameisen aus. Sie stellt eine höchst integrierte Einheit dar, deren Partner physiologische, antibiotische und trophische Wechselbeziehungen aufweisen (Currie et al. 1999, Martin 1987). In allen Attini-Symbiosen stellt der im Nest gezüchtete Pilz die einzige Nahrungsquelle für die Larven dar (Quinlan & Cherrett 1979), während die Arbeiterinnen den Hauptteil ihres Energiebedarfs durch extrafloralen Nektar oder durch Pflanzensäfte decken,

die sie während der Sammelaktivität von den Futterpflanzen aufnehmen (Bass & Cherret 1995, Quinlan & Cherret 1978).

Die Ameisen sind auf den symbiontischen Pilz angewiesen, da dieser Enzyme zum Abbau von Zellulose produziert, die ihnen selbst nicht zur Verfügung stehen. Weiterhin können die Ameisen auf ein sehr breites Spektrum an Pflanzenarten zur Substratgewinnung zurückgreifen, da der Pilz die Sekundärstoffe der eingetragenen Blätter abbaut (Powell & Stradling 1991). Trotzdem werden selektiv nur bestimmte Pflanzenarten und bestimmte Pflanzenteile und diese wiederum oftmals nur in einem bestimmten Zeitraum genutzt (Wirth et al. 2003, Meyer et al. 2006). Diese selektive Herbivorie wird teilweise durch Abwehrstoffe der Pflanzen geregelt, die direkt auf die Ameisen wirken (Powell & Stradling 1991). Es wird vermutet, dass Arbeiterinnen auf Stoffe mit fungizider Wirkung reagieren, was dazu führt, dass diese Pflanzen nicht geerntet werden (Bueno et al. 1990). Dies kann aber keine allgemeine Regel sein, da Ameisen Blätter von nicht einheimischen Pflanzenarten wie z. B. *Canavalia ensiformis* (Jackbohne) und *Sesamum indicum* (Sesam), die Stoffe mit stark fungizider Wirkung enthalten, eintragen und somit deren letale Wirkung für den Pilz nicht direkt erkennen (Mullenax 1979, Pagnocca et al. 1990). Neuere Untersuchungen deuteten darauf hin, dass auch der symbiontische Pilz in der Lage ist, das benötigte Pflanzensubstrat »auszuwählen«, indem er das Sammelverhalten der Ameisen beeinflusst (North et al. 1999). Es ist aber unbekannt, durch welche Mechanismen der symbiontische Pilz die Herbivorie der Ameisen reguliert.



Abb. 1. Grasschneiderameisen der Art *Atta vollenweideri* in Argentinien. **a.** Abtransport der ausgeschnittenen Grashalme. **b.** Nest mit Ventilationstürmen. – Fotos: Flavio Roces.

Die trophischen Beziehungen zwischen den beiden Symbiosepartnern müssen auf verschiedenen Ebenen analysiert werden. Sie erstrecken sich von der Auswahl der Futterpflanzen durch die Ameisen bis hin zum letzten Schritt, der Kultivierung von Pilzanschwellungen (Gongylidia), welche von den Ameisen geerntet werden. Es stellt sich die Frage, inwieweit der symbiontische Pilz der Blattschneiderameisen eine Rolle bei der Wirtspflanzenwahl spielt. Da die Arbeiterinnen sich nicht direkt vom Pilz ernähren, stellt sich auch die Frage, durch welche Merkmale der Futterpflanzen die Ameisen auf deren Qualität für den Pilz schließen können. Darüber hinaus beinhaltet die Frage nach der Maximierung des Pilzwachstums durch die Ameisen folgendes ökophysiologische Problem: Neben der Auswahl geeigneter Pflanzen für den Pilz sind die Ameisen für die Vermeidung einer Ausbreitung von Pathogenen im Pilzgarten (Currie & Stuart 2001) und für die Optimierung der mikroklimatischen Wachstumsbedingungen für den Pilz im Nest (Kleineidam & Roces 2000, Roces & Kleineidam 2000, Kleineidam et al. 2001) verantwortlich.

Um die Mechanismen zu verstehen, welche der Regelung der kollektiven Sammelaktivität und der Klimakontrolle im Nest zugrunde liegen, haben wir sowohl im Labor als auch im Freiland ökophysiologische Untersuchungen durchgeführt, die im Folgenden kurz dargestellt werden. Sie fokussieren auf die Rolle des symbiontischen Pilzes für die Wahl geeigneter Pflanzen und auf die Verhaltensmechanismen zur Kontrolle des Nestklimas.

Sammelverhalten und die Rolle aversiven Lernens

Unsere Untersuchungen zur Regelung der Herbivorie haben ergeben, dass der symbiontische Pilz der Blattschneiderameisen eine wesentliche Rolle bei der Wirtspflanzenwahl spielt. Blätter von geeigneten Futterpflanzen, die zuvor mit einem für die Ameisen nicht detektierbaren Fungizid behandelt worden sind, werden zunächst wie unbehandelte Kontrollblätter eingetragen. Innerhalb von 24 Stunden bildet sich aber eine spezifische Ablehnung gegenüber dieser Pflanzenart aus. Während die Ameisen andere Pflanzenarten weiterhin akzeptieren, werden unbehandelte Kontrollblätter der Versuchspflanze nicht mehr eingetragen. Dieses Phänomen wurde bereits als



Abb. 2. Ausgegrabene Pilzkammer aus einem Nest der Blattschneiderameise *Atta laevigata* in Brasilien. – Foto: Wolfgang Thaler.

»verzögerte Ablehnung« beschrieben (Knapp et al. 1990, North et al. 1999) und es spricht für eine Rückkopplung über den symbiontischen Pilz im Nest auf die Furagierentscheidungen der Ameisen. Versuche mit naiven Tieren haben gezeigt, dass diese auch dann noch verschiedene Futterpflanzen erkennen und im Kontext des Sammelns artspezifisch ablehnen, wenn sie nur noch als millimetergroße Partikel im Pilzgarten vorhanden sind (Herz et al. 2008, Saverschek et al. 2010, Saverschek & Roces 2011). Wir gehen davon aus, dass die Tiere in der Lage sind, Merkmale des bereits im Pilz eingebauten Substrates mit dessen negativer Wirkung auf das Pilzwachstum zu assoziieren. Somit findet ein Lernprozess aversiver Natur statt.

Was die Dynamik des Ablehnungsprozesses angeht konnten wir zeigen, dass Ameisen bereits 10 Stunden nach dem ersten Eintrag ungeeigneten Pflanzenmaterials einer Pflanzenart diese signifikant weniger bevorzugen und sie nach 24 Stunden komplett ablehnen (Herz et al. 2008). Außerdem konnten wir herausfinden, dass die Information im Garten nur wenige Tage für diesen aversiven Lernvorgang zur Verfügung steht. Naive, unerfahrene Tiere, die erst 3 bzw. 4 Tage nach dem Eintrag des ungeeigneten Materials Kontakt mit dem Pilzgarten hatten, sammelten die ursprünglich behandelten Blätter, d.h., sie konnten die Pflanzenart nicht mit dem schlechten Pilzwachstum assoziieren. Es bleibt die Frage

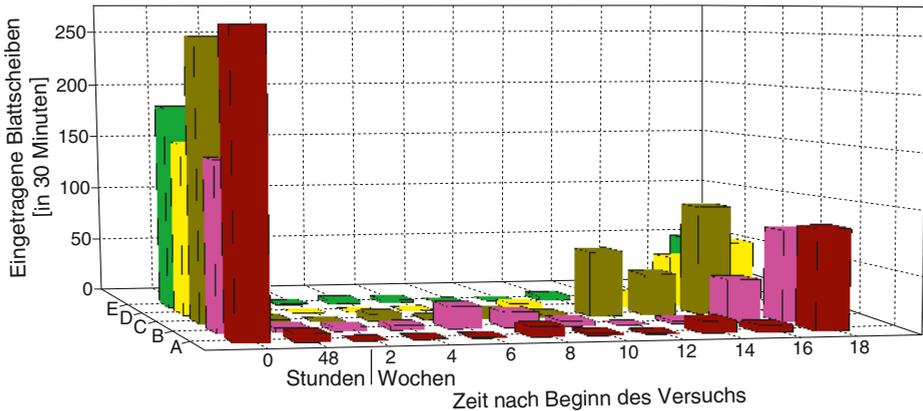


Abb. 3. Eintrag von angebotenen Pflanzenstücken (Anzahl), die innerhalb von 30 Minuten gesammelt wurden, durch 5 Feldkolonien (A bis E) der Art *Atta colombica* in Panama über 18 Wochen. Am Beginn des Experiments wurden mit einem Giftstoff für den symbiontischen Pilzpartner inokulierte Pflanzenstücke angeboten. Bei den folgenden Tests (alle 2 Wochen) wurden unbehandelte Pflanzenstücke angeboten. – Daten aus der Studie von Saverschek et al. (2010).

offen, ob nach 3–4 Tagen die Pflanzenmerkmale, welche für die Erkennung verantwortlich sind, nicht mehr auszumachen sind oder ob die Veränderung im Pilzgewebe, deren Natur unbekannt ist, nicht mehr wahrgenommen werden kann.

Wie lange erinnern sich Kolonien an Pflanzen, die eine negative Auswirkung auf das Pilzwachstum haben? Um diese Frage zu beantworten, haben wir im Freiland (Panama) untersucht, wie lange Kolonien der Art *Atta colombica* unter natürlichen Bedingungen eine verzögert abgelehnte Pflanzenart weiterhin ablehnen (Saverschek et al. 2010). Fünf Versuchskolonien im Freiland wurde eine gut akzeptierte Futterpflanze angeboten, die mit Cycloheximid behandelt worden war. Cycloheximid hat eine fungizide Wirkung, kann von den Ameisen nicht detektiert werden und hat keine toxischen Effekte auf die Tiere selbst (North et al. 1999). Bei jeder Kolonie wurde an einer Erntestraße unbehandeltes und an allen anderen Straßen behandeltes Blattmaterial angeboten. In den drei folgenden Tagen wurden an allen Erntestraßen Präferenztests durchgeführt und die Stärke der Akzeptanz bzw. Ablehnung dieser Pflanzenart bestimmt. Anschließend wurden die Kolonien über einen Zeitraum von 18 Wochen beobachtet und alle 2 Wochen wurden Präferenztests mit unbehandeltem Blattmaterial durchgeführt. Erwartungsgemäß wurde das ungeeignete Blattmaterial 48 Stunden nach seinem Eintrag abgelehnt. Die Ablehnung hielt

über 12–14 Wochen an und erst nach 16–18 Wochen wurde die Pflanzenart wieder akzeptiert (Abb. 3). Das heißt, die Tiere erinnern sich nach dieser einmaligen Ernte über 4–5 Monate, dass diese Pflanze für den Pilz schädlich ist. Dieser Zeitraum korreliert mit der Lebensdauer einer Arbeiterin, die etwa 3–4 Monate als Sammlerin tätig ist. Dies deutet darauf hin, dass es sich dabei um ein lebenslanges Lernen handeln könnte.

Die Organisation des Nestbaus

Die zum Teil komplexen Strukturen von Ameisennestern faszinierten Wissenschaftler schon vor Jahrhunderten. Jede Ameisenart baut ihre Behausungen nach einer ganz eigenen Architektur. Die einfachsten Bauten bestehen aus unterirdischen, mehr oder weniger senkrecht verlaufenden Tunneln, die durch horizontal gelegene Kammern miteinander verbunden sind (z. B. Tschinkel 2004, 2005; Abb. 4 und 5). Die beim Bau dieser Nester anfallenden Erdmassen werden rund um die Nestöffnung aufgehäuft, sodass kraterähnliche Strukturen entstehen. Andere Ameisenbauten weisen dagegen sehr komplexe oberirdische Strukturen auf, z. B. Luftschächte und Türme, welche nicht als Ein- bzw. Ausgang während der Sammelaktivität der Ameisen benutzt werden, sondern ausschließlich der Belüftung des Nestes dienen (Cosarinsky & Roces 2007, 2012; Abb. 1, 6). Solche Neststrukturen können als eine



Abb. 4. Freilegung eines mit Zement ausgegossenen Nestes von *Atta laevigata* in Brasilien. – Foto: Wolfgang Thaler.

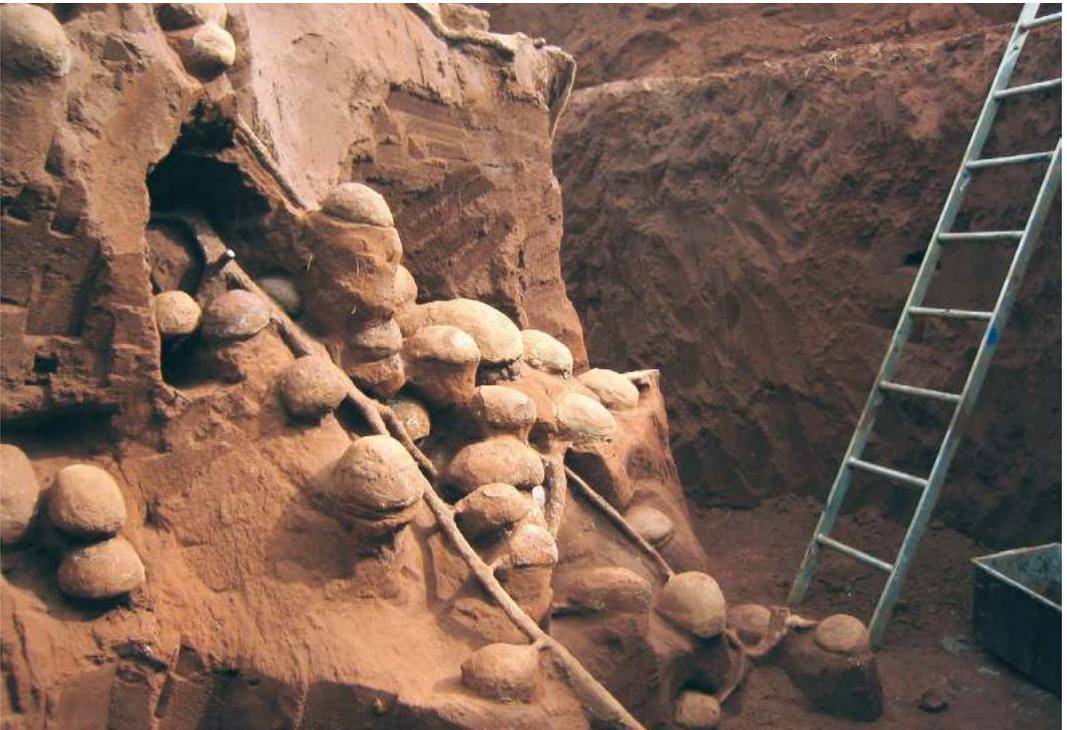


Abb. 5. Pilzkammern und Verbindungstunnel des mit Zement ausgegossenen Nestes von *Atta laevigata*. – Foto: Wolfgang Thaler.

Art »eingefrorenes Verhalten« betrachtet werden, an dem wir die von den Tieren verwendeten Bauregeln untersuchen können. Die Bauarbeiten, z. B. die Erweiterung von Tunneln und Kammern

oder die Errichtung neuer Strukturen, werden bei Ameisen gewöhnlich von vielen Arbeiterinnen gleichzeitig durchgeführt. Da die Tiere die Bautätigkeiten anscheinend ohne Anweisungen

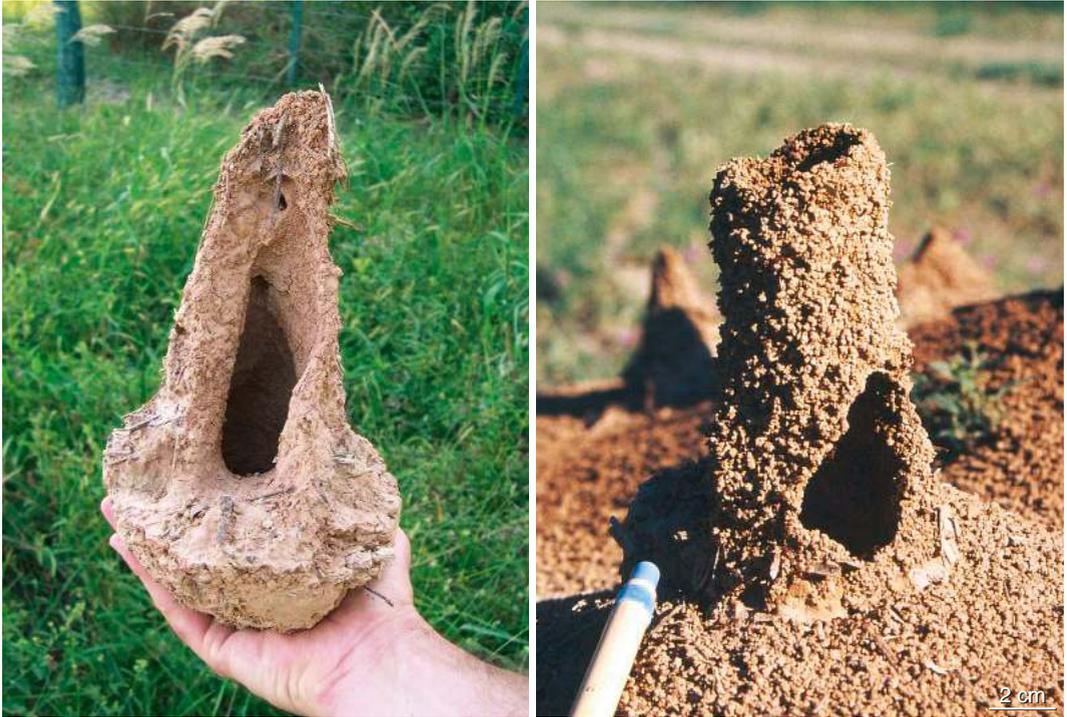


Abb. 6. Ventilationstürme von Nestern der Grasschneiderameise *Atta vollenweideri* in Argentinien. Solche Öffnungen fungieren ausschließlich als Lüftungsschächte. – Fotos: Flavio Roces.

und ohne übergeordneten Plan ausführen und koordinieren, wird ihr Bauverhalten als ein »sich selbst organisierendes Phänomen« diskutiert.

In letzter Zeit wurde mithilfe von Computermodellierung gezeigt, dass die Entstehung hochkomplexer, naturgetreuer Nester sehr präzise simuliert werden kann, auch wenn die programmierten Verhaltensweisen, welche die virtuellen Ameisen zeigen, sehr einfach strukturiert sind. Die Ähnlichkeit zwischen virtuellen und realen Nestern bedeutet aber weder, dass die Ameisen unter natürlichen Bedingungen wirklich die gleichen Regeln wie die Computerprogramme verwenden, noch, dass ihr Verhaltensrepertoire so einfach ist, wie die Modelle es postulieren. Unser Ziel war es nicht, die Entstehung einer komplexen Neststruktur so gut wie möglich mithilfe eines Computerprogrammes zu simulieren, sondern vielmehr, die von den Tieren verwendeten Verhaltensregeln und Signale zu identifizieren, die ihre Arbeit unter natürlichen Bedingungen koordinieren.

Wie bereits erwähnt, leben in den unterirdischen Nestern der Blattschneiderameisen

mehrere Millionen Individuen mit ihrem Pilz. Durch die Atmung des Pilzes und der Ameisen werden große Mengen an Sauerstoff verbraucht und dementsprechend auch viel Kohlendioxid produziert. Der Boden mit seiner Mikrobiota ist ebenfalls eine wichtige Quelle von Kohlendioxid. Zum Austausch der respiratorischen Gase und zur Kontrolle der Nesttemperatur müssen die Nester belüftet werden, da sich die wichtigsten Nestbereiche, die Pilzkammern, relativ abgeschlossen tief im Boden befinden und nur durch schmale lange Tunnel mit der Außenluft in Verbindung stehen. Aus diesem Grund sind Blattschneiderameisen ein geeignetes Modellsystem für Untersuchungen zum Bauverhalten und zur Kontrolle klimatischer Bedingungen in Ameisennestern.

Wie wird nun das Grabverhalten in einer Kolonie koordiniert, sodass eine kohärente Nestarchitektur entsteht? Es ist zu erwarten, dass Strukturen, die von einer großen Arbeiterinnengruppe gebaut werden, schneller angefertigt werden als solche, die durch einzelne Tiere oder eine kleine Gruppe entstehen. Dabei stellt sich aber die Frage, ob

die Geometrie der resultierenden Bauten unterschiedlich ist. Wir haben dazu Unterschiede in der Nestmorphologie (und nicht nur in der Nestgröße) zwischen kleinen Nestern, die entweder Arbeiterinnengruppen oder einzelne Arbeiterinnen angelegt hatten, untersucht, um diejenigen Neststrukturen zu identifizieren, die emergent entstehen. Außerdem wurden Experimente zur Anpassung der Nestgröße an die Koloniegröße durchgeführt, um herauszufinden, wie die Größe des gebauten Nestes kontrolliert wird.

Wir konnten zeigen, dass *Acromyrmex-landi*-Arbeiterinnen anfangen, ein Nest zu vergrößern, wenn sich der für die Ameisen zur Verfügung stehende Platz innerhalb des Nestes reduziert, und dass sie aufhören, wenn wieder genügend Platz vorhanden ist (Fröhle 2010; Abb. 7). Ob beim Graben aber eher die schon vorhandenen Pilzkammern vergrößert oder neue Tunnel angelegt werden, hing von der Kombination der Stimuli ab. So bewirkte ein Platzmangel, ausgelöst durch eine, relativ zur Nestgröße, große Zahl an Arbeiterinnen, dass bereits existierende Tunnel verlängert oder neue angelegt wurden. Eine Kammervergrößerung konnte dagegen nur beobachtet werden wenn der symbiotische Pilz vorhanden und der Platz in der Kammer reduziert war (Fröhle & Roces 2009). Wir gehen daher davon aus, dass sowohl bei der Festlegung der Tunnellänge als auch bei der Regulierung der Kammergröße mehrere Kriterien mit in die Entscheidung einfließen. So fangen Ameisen nicht nur an, ein Nest zu vergrößern, wenn sich der zur Verfügung stehende Platz innerhalb des Nestes reduziert und dadurch die lokale Ameisendichte größer wird, sondern auch, wenn die Tiere aufgrund Platzmangels oder ungeeigneter Klimabedingungen Brut bzw. Pilz verlagern und sich Tiere am Ort der Verlagerung ansammeln. Kürzlich konnten wir zeigen, dass die lokale Erhöhung der Individuendichte zu einem signifikanten Anstieg der Grabeaktivität führt, sodass Kammern nur dort gebaut werden, wo ursprünglich Brut bzw. Pilz verlagert worden ist. Verlagerte Brut bzw. Pilz fungiert somit als eine Art »Kristallisationskern«, welcher das Grabeverhalten nach sich zieht und dieses dadurch räumlich bestimmt (Römer & Roces 2014).

Weiterhin haben wir mithilfe der Kombination von Labor- und Freilandarbeiten untersucht, inwiefern das Bauverhalten von Blattschneiderameisen der Gattung *Acromyrmex* durch klima-



Abb. 7. Im Labor angelegte Nestkammer mit Pilzgarten von *Acromyrmex landi*. Der gelbe Kreis markiert den zur Verfügung gestellten Platz. Die Arbeiterinnen verlagerten den Pilz in die ursprünglich leere Kammer und erweiterten sie. – Foto: Kerstin Fröhle.

tische Variablen beeinflusst wird und dem Erhalt für die Ameisen geeigneter klimatischer Bedingungen dient (Bollazzi & Roces 2010a). Betrachtet wurden verschiedene *Acromyrmex*-Arten, die sich in ihrer Verbreitung und ihrer Art des Nestbaus unterscheiden. Unser Ziel war es, zu verstehen, inwiefern: i) Temperatur und Feuchtigkeit als Reize das Bauverhalten der Arbeiterinnen beeinflussen, ii) Unterschiede im Bauverhalten und die regionale Variation des Klimas über den südamerikanischen Kontinent die beobachteten, inter- und intraspezifischen Unterschiede zwischen den Nesttypen südamerikanischer *Acromyrmex*-Arten erklären, iii) unterschiedliche Nestarchitekturen für die Aufrechterhaltung für die Ameisen geeigneter klimatischer Bedingungen im Nest sorgen, iv) klimatische Variablen Verhaltensweisen auslösen, die der Kontrolle kurzfristiger Änderungen des Nestklimas dienen.

Zunächst wurde experimentell gezeigt, dass die Bodentemperatur ein Reiz ist, der das Bauverhalten von Ameisen beeinflusst (Bollazzi et al. 2008). *Acromyrmex-landi*-Arbeiterinnen reagieren sowohl auf Temperaturen als auch auf Temperaturänderungen und entscheiden abhängig von diesen Variablen über die Aufnahme oder den Abbruch des Grabehaltens. Ein maximales Koloniewachstum sollte daher in dem Temperaturbereich im Boden erwartet werden, in dem

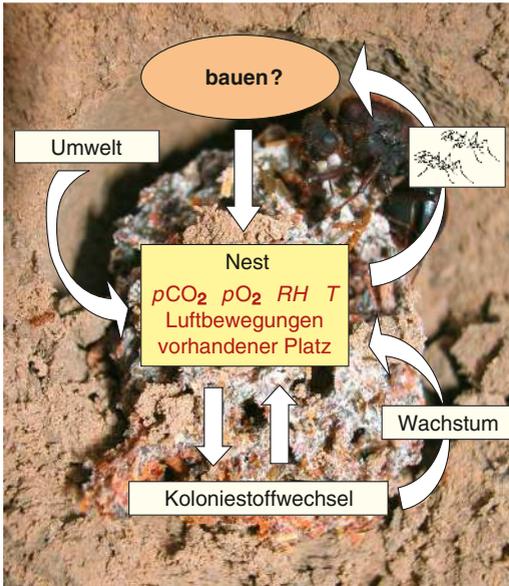


Abb. 8. Modell für die Rückkopplungsschleifen, welche der Kontrolle des Bauverhaltens und somit der Regelung der Nesttemperatur zugrunde liegen. $p\text{CO}_2$, $p\text{O}_2$: Partialdruck von CO_2 bzw. O_2 ; RH : rel. Luftfeuchte; T : Temperatur. – Foto: Oliver Geissler.

die Arbeiterinnen bevorzugt graben, nämlich zwischen 20 und maximal 30 °C.

Zudem legen diese Ergebnisse nahe, dass die Orientierung des kollektiven Grabeverhaltens an der Bodentemperatur den Ameisen ermöglicht, Nestkammern in geeigneten Bodenschichten zu etablieren, und dass daher die Nesttiefe bei *Acromyrmex* stark von den Temperaturbedingungen im Boden abhängt. Je höher die Temperatur in den obersten Bodenschichten, desto tiefer das Nest, denn die Bodentemperatur sinkt mit zunehmender Tiefe. Ein Vergleich von Literaturdaten zu den Nistgewohnheiten von 21 südamerikanischen *Acromyrmex*-Arten bestätigt, dass mit zunehmender mittlerer Bodentemperatur in einer Tiefe von 50 cm der Anteil der Arten, die ausschließlich unterirdische Nester bauen, im Vergleich zu den Arten mit Oberflächennestern zunimmt. Dies deutet darauf hin, dass temperaturabhängiges Graben die geografische Verteilung der Nistgewohnheiten von *Acromyrmex* in Südamerika erklären könnte: Unterirdische Nester überwiegen in den nördlichen, tropischen Regionen und Oberflächennester in den gemäßigten Regionen im Süden (Bollazzi et al. 2008).

Neben dem Vorteil, den eine geringe Nesttiefe in diesem Fall für die Temperatur in der Nestkammer bietet, spielen weitere Aspekte eine Rolle. Kolonien mit oberflächlichen Nestern profitieren zwar von der vergleichsweise guten Nestventilation, setzen sich dabei aber einem erhöhten Risiko aus, durch den Verlust von Feuchtigkeit an die Außenluft auszutrocknen. Bei zwei *Acromyrmex*-Arten zeigten die Ergebnisse das Auftreten regulatorischer Bauaktivität, welche, ausgelöst und räumlich organisiert durch klimatische Variablen, einem unerwünschten Feuchtigkeitsverlust innerhalb des Nestes entgegenwirkt. Arbeiterinnen der hügelbauenden Grasschneiderameise *A. heyeri* verschlossen Öffnungen im Nesthügel als Antwort auf die Austrocknung der Außenluft, und das selbst bei einer Nesttemperatur, auf die unter anderen Umständen mit der Öffnung derselben zur Senkung der Nesttemperatur reagiert worden wäre (Bollazzi & Rocas 2010b). Bei der Blattschneiderameise *A. ambiguus*, die unter bestimmten Bedingungen ihre Tunnel mit Pflanzenmaterial verschließt, wurde gezeigt, dass die Richtung der Luftbewegung in den Nestgängen das Verschließen der Eingänge räumlich beeinflusst (Bollazzi & Rocas 2007). Dennoch reagierten die Arbeiterinnen nur, wenn der Feuchtigkeitsgehalt der zirkulierenden Luft niedrig war, sie beschränkten somit die Nestventilation, um eine höhere Luftfeuchtigkeit aufrechtzuerhalten (Bollazzi & Rocas 2010c). Zusammengenommen zeigen diese Ergebnisse, dass mikroklimatische Parameter im Nest Reize für das Bauverhalten der Arbeiterinnen in *Acromyrmex*-Kolonien darstellen. Grundsätzlich können sie Grab- und Bauverhaltensweisen, die der Aufrechterhaltung eines geeigneten Nestklimas dienen, sowohl auslösen als auch räumlich organisieren.

Die Bedeutung der Nestarchitektur für die Maximierung des Koloniewachstums wird deutlich, wenn das Bauverhalten als Stellglied eines hypothetischen Regelkreises zur Kontrolle des Mikroklimas im Nest betrachtet wird (Abb. 8). Zunächst wird das Mikroklima sowohl durch Umwelt- als auch durch kolonieinterne Faktoren (z. B. Stoffwechselwärme) bestimmt. Die Arbeiterinnen nehmen Abweichungen vom optimalen Klima-Sollwert im Nest wahr und beginnen entsprechende Baumaßnahmen, die das passende Nestklima wieder herstellen. Anhand welcher klimatischer Variablen sie die Abweichungen vom Sollwert feststellen, ist noch unklar. Wir

konnten aber zeigen, dass die Arbeiterinnen für ihre Pilzzucht sowohl einen bestimmten Feuchteals auch Temperaturbereich bevorzugen (Bollazzi & Roces 2002, Roces & Kleineidam 2000). Dabei handelt es sich um genau jene Bereiche, bei denen der symbiontische Pilz seine optimale Wachstumsrate entfaltet. Durch Baumaßnahmen und auch durch die Verlagerung von Pilzgärten innerhalb des Nestes fördern die Ameisen das Pilzwachstum. Sie betreiben also eine Art unterirdische Landwirtschaft.

Fazit

- Der symbiontischen Pilz beeinflusst die Entscheidungen der Sammlerinnen.
- Verhaltensplastizität ermöglicht Lernen und Umlernen; dadurch können die Tiere auf die sich ändernde Pflanzenqualität reagieren.
- Bei Blattschneiderameisen entstehen komplexe Kolonieantworten, obwohl die Arbeiterinnen nur über lokale, begrenzte Informationen verfügen.
- Individuen zeigen ebenfalls komplexe Verhaltensantworten, d. h., es gibt keinen Widerspruch zwischen Komplexität auf Kolonie- und auf individueller Ebene.
- Ameisen beginnen, das Nest zu vergrößern, wenn sich der zur Verfügung stehende Platz innerhalb des Nestes verringert und dadurch die lokale Ameisendichte zunimmt.
- Die Anwesenheit von Brut bzw. Pilz bedingt die Aggregation von Arbeiterinnen an dieser Stelle, was wiederum das Grabverhalten auslöst.
- Die räumliche Orientierung des kollektiven Grabverhaltens an der Bodentemperatur ermöglicht den Ameisen, Nestkammern in Bodenschichten zu etablieren, die geeignete Temperaturbedingungen für die Pilzzucht bieten.
- Die Bedeutung der Nestarchitektur für die Maximierung des Koloniewachstums wird deutlich, wenn das Bauverhalten als Stellglied eines Regelkreises zur Kontrolle des Nestklimas im Nest betrachtet wird.

Danksagung

Herzlichen Dank an Hubert Herz und Nicole Saverschek für ihre Ideen und kompetente Forschungsarbeiten zum Thema Sammelverhalten und Lernleistungen

von Ameisen, und an Luiz Forti, Kerstin Fröhle, Martin Bollazzi, Marcela Cosarinsky, Steffen Pielström, Oliver Geissler, Christoph Kleineidam und Daniela Römer für spannende Entdeckungen und inspirierende Diskussionen über die Jahre. Die hier dargestellten Forschungsarbeiten wurden aus Mitteln der DFG finanziert (SFB 554 »Mechanismen und Evolution des Arthropodenverhaltens« und SFB 567 »Mechanismen der interspezifischen Interaktionen von Organismen«).

Literatur

- Bass, M. & J. M. Cherrett. 1995. Fungal hyphae as a source of nutrients for the leaf-cutting ant *Atta sexdens*. – *Physiological Entomology*, 20(1): 1–6.
- Bollazzi, M. & F. Roces. 2002. Thermal preference for fungus culturing and brood location by workers of the thatching grass-cutting ant *Acromyrmex heyeri*. – *Insectes Sociaux*, 49(2): 153–157.
- 2007. To build or not to build: circulating dry air organizes collective building for climate control in the leaf-cutting ant *Acromyrmex ambiguus*. – *Animal Behaviour*, 74(5): 1349–1355.
 - 2010a. The thermoregulatory function of thatched nests in the South American grass-cutting ant *Acromyrmex heyeri*. – *Journal of Insect Science*, 10: 137; www.insectscience.org/10.137/
 - 2010b. Leaf-cutting ant workers (*Acromyrmex heyeri*) trade off nest thermoregulation for humidity control. – *Journal of Ethology*, 28(2): 399–403.
 - 2010c. Control of nest water losses through building behavior in leaf-cutting ants (*Acromyrmex heyeri*). *Insectes Sociaux*, 57(3): 267–273.
- Bollazzi, M., J. Kronenbitter & F. Roces. 2008. Soil temperature, digging behaviour, and the adaptive value of nest depth in South American species of *Acromyrmex* leaf-cutting ants. – *Oecologia*, 158(1):165–175.
- Bueno, O. C., M. J. A. Hebling-Beraldo, S. L. R. Castro, O. Aulino da Silva, F. Pagnocca, J. B. Fernandez & P. C. Vieira. 1990. Toxic effect of plants on leaf-cutting ants and their symbiotic fungus. – In: Vander Meer, R. K., K. Jaffe & A. Cedeno (eds): *Applied myrmecology: a world perspective*. Westview Press, Boulder, CO, USA: 420–426.
- Cosarinsky, M. I. & F. Roces. 2007. Neighbor leaf-cutting ants and mound-building termites: comparative nest micromorphology. – *Geoderma*, 141(3–4): 224–234.
- 2012. The construction of turrets for nest ventilation in the grass-cutting ant *Atta vollenweideri*: import and assembly of building materials. – *Journal of Insect Behavior*, 25(3): 222–241.
- Currie, C. R. & A. E. Stuart. 2001. Weeding and grooming of pathogens in agriculture by ants. – *Proceedings of the Royal Society B, London*, 268(1471): 1033–1039.
- Currie, C. R., U. G. Mueller & D. Malloch. 1999. The agricultural pathology of ant fungus gardens. – *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.*, 96(14): 7998–8002.

- Fröhle, K. 2010. Mechanismen zur Regulierung der Nestgröße während des Koloniewachstums bei Blattschneiderameisen. – Dissertation, Fakultät für Biologie, Julius-Maximilians-Universität Würzburg, 205 S.
- Fröhle, K. & F. Roces. 2009. Underground Agriculture: the Control of Nest Size in Fungus-Growing Ants. – In: Theraulaz, G., R. Solé & P. Kuntz (eds.): From Insect Nests to Human Architecture – Workshop on Engineering Principles of Innovation in Swarm-made Architectures. European Centre for Living Technology, Venedig, Italien: 95–104.
- Herz, H., B. Hölldobler & F. Roces. 2008. Delayed rejection in a leaf-cutting ant after foraging on plants unsuitable for the symbiotic fungus. – Behavioral Ecology, 19 (3): 575–582.
- Hölldobler, B. & E. O. Wilson. 1990. The Ants. – Belknap Press, Harvard University Press, Cambridge, MA, USA, 746 S.
- Howard, J. J. 1987. Leafcutting ant diet selection: the role of nutrients, water, and secondary chemistry. – Ecology, 68 (3): 503–515.
- Kleineidam, C. & F. Roces. 2000. Carbon dioxide concentrations and nest ventilation in nests of the leaf-cutting ant *Atta vollenweideri*. – Insectes Sociaux, 47 (3): 241–248.
- Kleineidam, C., R. Ernst & F. Roces. 2001. Wind-induced ventilation of the giant nests of the leaf-cutting ant *Atta vollenweideri*. – Naturwissenschaften, 88 (7): 301–305.
- Knapp, J. J., P. E. Howse & A. Kermarrec. 1990. Factors controlling foraging patterns in the leaf-cutting ant *Acromyrmex octospinosus* (Reich). – In: Vander Meer, R. K., K. Jaffe & A. Cedeno (eds.): Applied myrmecology: a world perspective. Westview Press, Boulder, CO, USA: 382–409.
- Martin, M. M. 1987. Invertebrate-Microbial Interactions: Ingested Fungal Enzymes in Arthropod Biology. – Comstock Publishing Associates, Cornell University Press, Ithaca, NY, USA, 176 S.
- Meyer, S., F. Roces & R. Wirth. 2006. Selecting the drought stressed: effects of plant stress on intra-specific and within-plant herbivory patterns of the leaf-cutting ant *Atta colombica*. – Functional Ecology, 20 (6): 973–981.
- Mullenax, C. H. 1979. The use of jackbean (*Canavalia ensiformis*) as a biological control for leaf-cutting ants (*Atta* spp.). – Biotropica, 11 (4): 313–314.
- North, R. D., C. W. Jackson & P. E. Howse. 1999. Communication between the fungus garden and workers of the leaf-cutting ant, *Atta sexdens rubropilosa*, regarding choice of substrate choice of substrate for the fungus. – Physiological Entomology, 24 (2): 127–133.
- Pagnocca, F. C., O. Aulino da Silva, M. J. Hebling-Beraldo, O. C. Bueno, J. B. Fernandes & P. C. Vieira. 1990. Toxicity of sesame extracts to the symbiotic fungus of leaf-cutting ants. – Bulletin of Entomological Research, 80 (3): 349–352.
- Powell, R. J. & D. J. Stradling. 1991. The selection and detoxification of plant material by fungus-growing ants. – In: Huxley, C. R. & D. F. Cutler (eds.): Ant-Plant Interactions. Oxford University Press, Oxford, UK: 19–41.
- Quinlan, R. J. & J. M. Cherrett. 1978. Aspects of the symbiosis of the leaf-cutting ant *Acromyrmex octospinosus* (Reich) and its food fungus. – Ecological Entomology, 3 (3): 221–230.
- 1979. The role of fungus in the diet of the leaf-cutting ant *Atta cephalotes* (L.). – Ecological Entomology, 4 (2): 151–160.
- Roces, F. & C. Kleineidam. 2000. Humidity preference for fungus culturing by workers of the leaf-cutting ant *Atta sexdens rubropilosa*. – Insectes Sociaux, 47 (4): 348–350.
- Römer, D. & F. Roces. 2014. Nest enlargement in leaf-cutting ants: relocated brood and fungus trigger the excavation of new chambers. – PLoS ONE, 9 (5): e97872, doi: 10.1371/journal.pone.0097872
- Saverschek, N. & F. Roces. 2011. Foraging leaf-cutting ants: olfactory memory underlies delayed avoidance of plants unsuitable for the symbiotic fungus. – Animal Behaviour, 82 (3): 453–458.
- Saverschek, N., H. Herz, M. Wagner & F. Roces. 2010. Avoiding plants unsuitable for the symbiotic fungus: learning and long-term memory in leaf-cutting ants. – Animal Behaviour, 79 (3): 689–698.
- Tschinkel, W. R. 2004. The nest architecture of the Florida harvester ant, *Pogonomyrmex badius*. – Journal of Insect Science, 4: 21; www.insectscience.org/4.21/
- 2005. The nest architecture of the ant, *Camponotus socius*. – Journal of Insect Science, 5: 9; www.insectscience.org/5.9/
- Wirth, R., H. Herz, R. J. Ryel, W. Beyschlag & B. Hölldobler. 2003. Herbivory of leaf-cutting ants. A case study on *Atta colombica* in the tropical rainforest of Panama. – Ecological Studies, 164. Springer, Berlin, Heidelberg, New York, 233 S.

Diskussion

S. Foitzik: Die Pilzkammern sehen auf den Bildern alle in etwa gleich groß aus. Liegt der Grund dafür im Wachstum des Pilzes? Er muss ja laufend mit Blattstücken versorgt werden. Ist das der Grund, warum eine Kammer nicht weiter vergrößert wird, sondern über einen Gang eine neue Kammer angelegt wird?

F. Roces: Es gibt eine gewisse Variabilität bei der Größe der Kammern, und bei den verschiedenen Arten sind die Kammergrößen unterschiedlich. Aber wir wissen nicht, inwieweit es eine maximale Kammergröße gibt. Es ist auch nicht so, dass die Tiere die Kammern nacheinander bauen, das heißt, dass sie zunächst eine Kammer bauen, der Pilz dann wächst und wenn die maximale Größe erreicht ist, die Tiere eine zweite Kammer bauen usw. Es werden vielmehr mehrere Kammern gleichzeitig gebaut. Es mag sein, dass die Kammergröße etwas mit der Versorgung des Pilzes zu tun hat, aber letztlich wissen wir das nicht.

M. Ayasse: Spielt bei der Auswahl der Pflanzen durch die Blattschneiderameisen immer das Lernen eine Rolle, oder gibt es zum Beispiel giftige Pflanzen, die sehr verbreitet sind und die dann auch von naiven Tieren abgelehnt werden, auch wenn die Pflanzen noch nie in das Nest eingebracht worden sind?

F. Roces: Es gibt drei Linien der Qualitätskontrolle. Zum einen können die Tiere giftige Pflanzen aufgrund der Sekundärstoffe erkennen und sie vor Ort ablehnen, also ohne dass Blattstücke herausgeschnitten und ins Nest eingetragen werden. Als zweites gibt es den Prozess, dass Pflanzen zunächst nicht als giftig erkannt werden und ins Nest gebracht werden, aber die Gärtnerinnen im Nest, die das eingetragene Material verarbeiten, diese Pflanzenstücke unzerkaut entsorgen. Die dritte Linie ist, dass die Blätter geschnitten, eingetragen, zerkaut und verarbeitet werden, aber dann aufgrund ihrer negativen Auswirkung auf den Pilz abgelehnt werden.

B. Hoppe: Sie haben erwähnt, dass die erfahrenen Tiere ihre Erfahrungen auf die naiven Tiere übertragen. Geschieht dies einfach dadurch, dass die erfahrenen Tiere die giftigen Pflanzen nicht mehr sammeln?

F. Roces: Die Antwort auf die Frage, wie diese Übertragung tatsächlich geschieht, wüssten wir auch gerne. Wir können im Labor Ameisengruppen aus verschiedenen Kolonien mischen, die alle aus derselben Mutterkolonie stammen und daher direkt verwandt sind. Dadurch erzeugen wir Gruppen mit unterschiedlichen Erfahrungen. Wir konnten sehen, dass erfahrene Tiere, die wir in eine Gruppe bringen, interagieren, das heißt antennenieren. Was diese Interaktionen durch Antennenbewegungen genau bedeuten und wie die Erfahrung dabei genau übertragen wird, wissen wir nicht. Es kann sein, dass die naiven Tiere die Pflanzen danach möglicherweise vermeiden, weil sie sie bei diesen Interaktionen gerochen haben.

R. F. Moritz: Wie muss ich mir das vorstellen, wenn eine Ameise mit einem Blattstück ins Nest kommt und dieses auf den Pilz legt: Merkt sie zwei Tage später, wenn sie wiederkommt, dass es dem Pilz nicht gut geht? Ist das realistisch?

F. Roces: Das stimmt so nur teilweise. Die Fragmente werden in Massen in das Nest eingetragen und zufällig verteilt, und sie stammen von ganz verschiedenen Pflanzen. Es müssen also nicht die gleichen Tiere sein, sondern auch andere, naive Tiere lernen, dass an einer bestimmten Stelle der Pilz nicht wächst. Wir wissen dabei nicht, welche Stoffe der Pilz als Signal abgibt. Wir konnten aber zeigen, dass die Tiere tatsächlich lernen, die Pflanzenfragmente mit dem Zustand des Pilzes in Verbindung zu bringen, und dass dazu sogar die Düfte der Fragmente ausreichen, um die Pflanzen später wiederzuerkennen und abzulehnen. Das heißt, die Verbindung von schlechtem Pilzwachstum und Pflanze kann olfaktorisch abgerufen werden. Man könnte sich vorstellen, dass die Arbeiterinnen, wenn sie nicht sammeln, die Pilzkammern patrouillieren und sich merken, auf welchen Fragmenten es dem Pilz nicht gut geht.

W. Tanner: Was weiß man über die Gasverhältnisse, das heißt über den CO₂- und Sauerstoffgehalt in den Pilzkammern? Vermutlich ist der Pilz aerob und erzeugt CO₂, was zu einer erhöhten CO₂-Konzentration in der Kammer führen würde. Die Öffnungen dienen dann vermutlich der Entlüftung?

F. Roces: Die CO_2 -Konzentration in den Pilzgärten kann in der Tat sehr hoch sein, aber nicht nur, weil die Pilze CO_2 produzieren, sondern weil der Boden selbst eine sehr hohe CO_2 -Konzentration aufweist. Unsere erste Untersuchung sorgte für eine große Überraschung. Wir haben einen Schlauch in eine Pilzkammer eingeführt, um die CO_2 -Konzentration zu messen, und diese war sehr hoch. Die gleiche Messung in einem Kontrollloch ergab aber dieselbe hohe Konzentration an CO_2 . Das heißt, der Boden ist eine Quelle für CO_2 , aber gleichzeitig auch eine Falle (ein sink) für CO_2 . Wenn Sie Bodenbiologen fragen, wie sich die CO_2 -Konzentration im Boden verhält, wechseln diese gern das Thema, weil die Frage sehr schwer zu beantworten ist. Temperatur und Feuchtigkeit sind dagegen sehr einfach voraus sagbar und damit berechenbar. Es kommt zum Beispiel auch darauf an, wo die Nester stehen, die wir verglichen haben. In den lehmhaltigen Böden sind die Diffusionsraten sehr gering und die CO_2 -Konzentrationen in den Kammern sehr hoch. Interessanterweise haben die Arten, die dort vorkommen, diese besonderen Ventilationstürme entwickelt. Andere Arten, die in brasilianischen Böden leben, die sehr sandig sind, bauen diese Kamme nicht und dennoch sind die CO_2 -Konzentrationen

in den Kammern identisch mit denen im Boden, das heißt, es stellt sich ein Gleichgewicht ein. Möglicherweise ist die Tiefe der limitierende Faktor beim Nestbau: Je tiefer eine Kammer liegt, desto kühler ist es, aber desto schwieriger ist es auch, mit den CO_2 -Konzentrationen umzugehen. Wir sind gerade dabei, im Labor zu untersuchen, wie Tiere auf verschiedene CO_2 -Konzentrationen in ihren Nestern reagieren.

D. Herm: Wählen die Ameisen, wenn sie schon eine Art Landwirtschaft betreiben, auch ihre Pilzpartner aus? Möglicherweise hängt die regionale Begrenzung ihres Vorkommens mit der spezifischen Auswahl ihrer Pilzpartner zusammen.

F. Roces: Die Ameisen züchten in einem Nest nur eine bestimmte Pilzart, von der die geflügelten Ameisenweibchen, die Prinzessinnen, bei ihrem Flug aus dem Mutternest ein Stückchen mitnehmen. Damit gründen sie nach der Begattung ein neues Nest. Das heißt, der Pilz wird klonal an die nächste Generation weitergegeben. Die meisten Blattschneiderameisenarten züchten einen Pilz der Gattung *Leucocoprinus* aus der Familie Agaricaceae (Basidiomycota: Agaricales).