



universität
wien

DIPLOMARBEIT

Titel der Diplomarbeit

Diskriminierung komplexer Blütenmuster
der Heldreichs Ragwurz (*Ophrys heldreichii*)
durch die Honigbiene (*Apis mellifera*)

Angestrebter akademischer Grad

Magistra der Naturwissenschaften (Mag. rer. nat.)

| | |
|------------------|--------------------------------------------------------------------------------------|
| Verfasserin: | Elisabeth Hansy |
| Matrikel-Nummer: | 0303976 |
| Studienrichtung: | Lehramtsstudium UF Biologie und Umweltkunde UF Haushaltsökonomie und Ernährung |
| Betreuer: | Univ.-Ass. Dr. Johannes Spaethe |

Wien, am

*„Die Strategie der Ragwurz beruht auf der Geilheit der Drohne,
bedient sich des Duftes betörend verlockender Pheromone,
gaukelt auch optisch ihr vor, sie sei eine willige duftende Biene,
heiß, scharf – kurz: ganz zweifellos der Traum einer Konkubine,
und verstärkt raffiniert noch dazu durch taktile
Reize der Drohne schon mächtig drängende Lustgefühle.
Doch ach! Irgendwie bringt er's dann doch nicht, der Sex!
Und unvermerkt – schwupps! – hat geklebt an die Drohne die eig'nen Pollen das list'ge Gewächs!
Und bis die den Schwindel gerafft, bedarf es noch mehrerer Paarungsversuche,
doch schlagen die dann allein für der Ragwurz Vermehrung zu Buche.
Oh, Drohne, erkenne, du scharfer Stenz,
beim Sex nicht die Rolle der Intelligenz!“*

(TAMEER 2009)



INHALTSVERZEICHNIS

| | |
|---------------------------------------------------------------------|----|
| ABSTRACT | 4 |
| ZUSAMMENFASSUNG | 6 |
| EINLEITUNG | 8 |
| Sexuelle Täuschung | 9 |
| Sexuelle Täuschung bei der Gattung <i>Ophrys</i> | 9 |
| Ablauf der sexuellen Täuschung bei <i>Ophrys</i> | 10 |
| Visuelle Signale bei <i>Ophrys</i> | 12 |
| Varianz in der <i>Ophrys-holoserica-oestrifera</i> -Gruppe | 13 |
| Visuelle Fähigkeiten der Bienen | 14 |
| Ziel dieser Arbeit..... | 16 |
| MATERIAL UND METHODE | 17 |
| Zeit und Ort..... | 17 |
| Versuchsobjekte | 17 |
| <i>Ophrys heldreichii</i> | 17 |
| <i>Apis mellifera</i> | 17 |
| Vorbereitungen | 18 |
| Errichten der Futterstation..... | 18 |
| Herstellung der Versuchsutensilien | 19 |
| Versuchsaufbau | 19 |
| Versuchsreihen | 20 |
| Versuch 1: Große Targets – Muster unterschiedlicher Pflanzen | 21 |
| Versuch 2: Große Targets – Muster der gleichen Pflanze..... | 22 |
| Versuch 3: Kleine Targets – Muster unterschiedlicher Pflanzen | 23 |
| Versuch 4: Kleine Targets – Muster der gleichen Pflanze..... | 24 |
| Methode | 25 |
| Methode 1 | 25 |
| Methode 2 | 30 |
| Analyse der von den Bienen gefällten Entscheidungen | 30 |
| ERGEBNISSE | 32 |
| Resultate großer Targets (Versuche 1 & 2)..... | 32 |
| Resultate kleiner Targets (Versuche 3 & 4)..... | 33 |
| Vergleich aller Versuche | 34 |
| Nach Größe (Versuche 1 & 2 vs. 3 & 4) | 35 |
| Nach Schwierigkeitsgrad (Versuche 1 & 3 vs. 2 & 4) | 35 |
| Korrelation Training/Test | 35 |
| DISKUSSION | 37 |
| Fehleranalyse und Änderungsvorschläge | 42 |
| DANKSAGUNG | 44 |
| LITERATURVERZEICHNIS | 45 |
| ABBILDUNGSVERZEICHNIS | 49 |
| TABELLENVERZEICHNIS | 50 |
| APPENDIX | 51 |
| Datenauswertung – nach Methoden differenziert..... | 51 |
| Versuch 3: Kleine Targets – Muster unterschiedlicher Pflanzen | 51 |
| Versuch 4: Kleine Targets – Muster der gleichen Pflanze..... | 51 |
| Korrelation Training/Test..... | 52 |
| Datenauswertung – Andressur | 52 |
| Protokollvorlagen | 54 |
| Lebenslauf | 56 |

ABSTRACT

Most species of the Mediterranean orchid genus *Ophrys* attract their pollinators by sexual deception. This means that the blossoms of the genus *Ophrys* imitate female signals (olfactory, visual, tactile) which cause copulation, and thus attract male pollinators which try to copulate with the blossoms (“pseudocopulation” or “Pouyanne mimicry”). The pollinators come in contact with the pollinia, which adhere to their body (head, abdomen). When the males visit a further blossom, the pollinia attain to its carpel and so the pollination becomes successful.

Although most species of the genus *Ophrys* show an inconspicuous coloured perianth, the perianth of some species is conspicuously coloured. The coloured perianth could be a cue for the significance of visual appeals at the searching for mates of the pollinators. Particularly in species of the group *Ophrys holoserica-oestrifera* – a group that gets pollinated mainly by long-horned bees of the genus *Eucera* and *Tetralonia* – the patterns of the labella are very variable and complex. Here, the patterns of the blossoms from different plants are more different than the patterns of blossoms from the same plant. Consequently, one can assume that the high visual variance (as well as the olfactory variance) of the species of this group serves their pollinators to recognise the blossoms. Although it is well established that bees are attracted by the scent of blossoms, there is still the need to clarify the function of the patterns of the labella. Furthermore, there is the question whether the male bees – whose spatial resolution is rather weak – are actually able to differentiate the patterns of the blossoms.

To clear up these questions, some tests were carried out. Photographies showing the patterns of blossoms of the species *Ophrys heldreichii* were converted into black-and-white and presented on a vertical disc to 20 honeybees which were at first conditioned absolutely and afterwards conditioned differentially. It was tested:

1. Is it possible for bees to learn and differentiate the patterns?
2. If yes, are the bees more successful to differentiate the patterns of different plants than the patterns of the same plant?
3. Which part takes the absolute largeness of the pattern at the differentiation?

It was found out that the bees were able to recognise, differentiate and learn the high variable blossom-patterns of *Ophrys heldreichii*. The patterns of different plants could be significantly better differentiated than the patterns of the same plant. There was no

significant difference found between the different sizes (original size vs. 5-times bigger).

These results support the theory that the species of the group *Ophrys holoserica-oestrifera* facilitate their pollinators the recognition of the flowers, which have been visited yet by visual variation amongst others, so that they boost the probability of cross-pollination and reduce the risk of self-pollination. Still, further experiments are necessary, e.g. experiments testing which mechanism of recognition the bees use to recognise patterns (for example snapshot or “low level cues”), which resolution the eyes of bees possess, whether bees are not actually able to differentiate the patterns of the same plant, whether bees are able to learn patterns with a higher symmetry better than asymmetrical ones and which significance the patterns of the labella actually have in attracting males.

ZUSAMMENFASSUNG

Ein Großteil der Arten der mediterranen Orchideengattung *Ophrys* betreibt zur Anlockung ihrer Bestäuber sexuelle Täuschung. Darunter versteht man, dass die *Ophrys*-Blüten weibliche paarungsauslösende Signale (olfaktorische, visuelle, taktile) imitieren und dadurch Bestäubermännchen anlocken, die dann beim Versuch, mit ihnen zu kopulieren („Pseudokopulation“ bzw. „Pouyann'sche Mimikry“), mit den Pollinien in Kontakt kommen, die an ihrem Körper (Kopf, Abdomen) kleben bleiben. Besucht das Männchen die nächste Blüte, gelangen die Pollinien nun auf deren Narbe, womit die Bestäubung erfolgreich ist.

Während die meisten Arten der *Ophrys*-Gattung ein ganz unscheinbares Perianth besitzen, ist das von einigen Arten auffällig gefärbt. Das bunte Perianth dürfte ein Hinweis auf die Bedeutung visueller Reize bei der Partnersuche der Bestäuber sein. Vor allem bei Arten der *Ophrys-holoserica-oestrifera*-Gruppe – einer Gruppe, die vor allem von den Langhornbienen der Gattungen *Eucera* und *Tetralonia* bestäubt wird – ist außerdem die Musterung des Labellums sehr variabel und komplex, wobei sich die Muster von Blüten unterschiedlicher Pflanzen stärker voneinander unterscheiden als Blütenmuster der gleichen Pflanze. Man nimmt an, dass die große visuelle (aber auch olfaktorische) Varianz der *Ophrys*-Arten dieser Gruppe dazu dient, ihren Bestäubern das Erkennen bereits besuchter Blüten zu erleichtern. Während bereits vielfach bewiesen wurde, dass Bienen vom „Duft“ der Blüten angelockt werden, gibt es bezüglich der Funktion der Lippenmusterung jedoch noch großen Klärungsbedarf. Außerdem steht die Frage im Raum, ob die Bienenmännchen die Blütenmuster überhaupt zu unterscheiden in der Lage sind, da sie nur über ein grobes räumliches Auflösungsvermögen verfügen.

Um diese Fragen zu klären, wurden Versuche durchgeführt, bei denen Fotografien von Blütenmustern der *Ophrys heldreichii* in schwarz-weiß konvertiert und auf einer vertikalen Drehscheibe insgesamt 20, erst absolut und später differentiell konditionierten, Honigbienen präsentiert wurden. Getestet wurde:

1. Können die Blütenmuster von Bienen gelernt und unterschieden werden?
2. Wenn ja, können Bienen Muster von Blüten verschiedener Pflanzen besser unterscheiden als Muster von Blüten derselben Pflanze?
3. Welche Rolle spielt die absolute Größe der Muster bei der Unterscheidung?

Die Untersuchungen ergaben, dass die Bienen die hochvariablen Blütenmuster von *Ophrys heldreichii* tatsächlich erkennen, unterscheiden und lernen können. Die Muster

unterschiedlicher Pflanzen konnten hierbei signifikant besser unterschieden werden als die Muster der gleichen Pflanze. Zwischen den unterschiedlichen Größen (Originalgröße vs. fünffache Vergrößerung) konnte kein signifikanter Unterschied festgestellt werden.

Diese Ergebnisse unterstützen die Theorie, wonach die *Ophrys*-Arten der Gruppe *Ophrys holoserica-oestrifera* u.a. durch große visuelle Varianz ihren Bestäubern das Erkennen bereits besuchter Blüten erleichtern und somit die Wahrscheinlichkeit einer Fremdbestäubung erhöhen und das Risiko einer Selbstbestäubung reduzieren. Es sind jedoch noch weitere Untersuchungen notwendig, um beispielsweise zu erfahren, welchen Erkennungsmechanismus die Biene bei der Mustererkennung anwendet (z.B. Snapshot oder „low level cues“), welche Auflösung das Bienenauge hat, ob Bienen Muster der gleichen Pflanze gar nicht oder nur schwer auseinanderzuhalten imstande sind, ob sie symmetrische Muster besser lernen als asymmetrische und welche Bedeutung die Labellummusterung nun wirklich für die Männchenanlockung hat.

EINLEITUNG

Die Vermehrung von Pflanzen mit Hilfe verschiedener Insektenarten stellt innerhalb der Biologie einen Bereich dar, in dem es noch viel zu erforschen und grundlegende Fragestellungen zu klären gilt. Im Speziellen die europäischen Orchideen gelten aufgrund ihrer zum Teil etwas ausgefallenen Fortpflanzungsmechanismen in der Forschung als besonders interessantes Betätigungsfeld. Zur Anlockung ihrer Bestäuber haben sie zwei grundlegende Mechanismen entwickelt: Anlockung durch Belohnung oder Anlockung durch Täuschung. Die artenreichen Gattungen, wie zum Beispiel *Ophrys*, *Orchis* oder *Dactylorhiza*, zählen zur letzteren Gruppe, jener der Täuschblumen (PAULUS 2005). Bestäubung durch Täuschung findet bei über 70% aller Orchideenarten der europäischen Flora statt (NILSSON 1992, PAULUS 1988, PAULUS & GACK 1990).

Unter Täuschung versteht man allgemein, dass Blüten bestimmte Signale imitieren, die normalerweise mit einer Belohnung (etwa Futter oder ein paarungsbereites Weibchen) für den Blütenbesucher verbunden sind, wodurch sie potentielle Bestäuber anlocken (DAFNI 1984, PAULUS 2005). Da jedoch in Wirklichkeit keine Belohnung angeboten wird, kehren die Bestäuber kaum wieder zu bereits besuchten Blüten zurück, was von der Pflanze beabsichtigt ist, da durch die für Orchideen charakteristische Präsentation des Pollens in Form von Pollinien bereits riesige Pollenmengen mit nur wenigen Blütenbesuchen übertragen werden können („pollinia-hypothesis“). Die Existenz von Pollinien stellen eine wesentliche Voraussetzung für die Entwicklung von Täuschungsstrategien dar (NILSSON 1992, PAULUS 1988, PAULUS & GACK 1990), da sie eine Wiederkehr des Bestäubers nicht nur überflüssig machen, sondern es eine solche sogar wegen der Gefahr einer Selbstbestäubung zu vermeiden gilt. Diese würde bei dieser Bestäubungsart fatale Konsequenzen nach sich ziehen, da große Pollenmengen falsch transferiert oder verloren gehen würden (PAULUS 2005, 2006, 2007) und darüber hinaus die Aufnahme anderen Pollens nur mehr eingeschränkt möglich wäre (PAULUS 2005). Täuschung kann daher als eine mögliche Strategie zur Vermeidung von Selbstbestäubung und Förderung von Fremdbestäubung betrachtet werden (PAULUS 2005, 2006, 2007). Außerdem spart die Pflanze den Aufwand zur Nektarproduktion ein und kann stattdessen in Samenproduktion investieren (DAFNI 1984).

Die häufigsten Arten der Anlockung durch Täuschung sind innerhalb der Orchidaceae die Nahrungs- sowie die Sexualtäuschung (DAFNI 1984, PAULUS 2006, 2007), wobei die letztere die bisher wohl am besten erforschte Strategie ist (PAULUS 2005) und auch den Background meiner Arbeit darstellt.

SEXUELLE TÄUSCHUNG

Bei der sexuellen Täuschung werden von den Blüten artspezifische weibliche paarungsauslösende Signale so gut imitiert, dass Männchen der entsprechenden Art angelockt werden und Paarungsverhalten ausgelöst wird, wobei die Männchen mit den Pollinien in Kontakt kommen und der Pollen beim Besuch der nächsten Blüte auf diese übertragen wird (DAFNI 1984, KULLENBERG 1961, PAULUS 1988, 1997, 2005, 2006, 2007, PAULUS & GACK 1980, 1990, POUYANNE 1917, SCHIESTL 2005, SPAETHE ET AL. 2010). Laut Paulus parasitiert die Orchidee damit am sogenannten „angeborenen Auslösemechanismus“ (AAM) der Bestäubermännchen (PAULUS 1988, 1997, 2005, 2006, 2007). Durch die erfolglosen Paarungsversuche und die somit ausbleibende Belohnung werden diese entmutigt, ihr Interesse an der Blüte sinkt nach kurzer Zeit schnell wieder ab (siehe „pollinia-hypothesis“) (NILSSON 1992, PAULUS 1988, 2005, 2007, PAULUS & GACK 1980, 1990).

Bereits Darwin schilderte 1877 Beobachtungen, in denen Bienen Blüten „attackierten“, wofür er aber keinen Grund finden konnte (DARWIN 1877). Pouyanne entdeckte 1916 schließlich, dass nur Männchen die Blüten besuchten und auf deren Labellum Bewegungen durchführten, die denen bei Paarungsversuchen glichen, woraus er schloss, dass sie diese Blüten wohl für Weibchen hielten (POUYANNE 1916). Kullenberg erklärte rund 40 Jahre später, dass die *Ophrys*-Blüten wohl die hochspezifischen weiblichen Sexualpheromone der Bestäuberart imitierten, wodurch Weibchen suchende Männchen angelockt, die Blüte besuchen und beim Versuch, sich mit dieser wie mit einem echten Weibchen zu paaren, bestäuben würden (KULLENBERG 1961). Dieses Phänomen wird gemeinhin als „Pseudokopulation“ oder auch nach dessen Entdecker als „Pouyanne'sche Mimikry“ bezeichnet (PAULUS 2005, 2006, 2007).

Sexuelle Täuschung findet aber nicht nur bei Orchideen des europäischen Raums statt, sondern wurde auch bei einigen Gattungen in Australien (BEARDSSELL & BERNHARDT 1982, SCHIESTL ET AL. 2003), Südamerika (VAN DER PIJL & DODSON 1966, SINGER ET AL. 2004) und Südafrika (STEINER ET AL. 1994) beobachtet, wo sie sich anscheinend unabhängig entwickelt hat (NILSSON 1992, VAN DER PIJL & DODSON 1966).

SEXUELLE TÄUSCHUNG BEI DER GATTUNG OPHRYS

Am häufigsten findet man das Phänomen der sexuellen Täuschung jedoch bei der mediterranen Orchideengattung *Ophrys* (AYASSE ET AL. 2000, PAULUS 2005, PAULUS & GACK 1990), einer Gattung, die bereits lange Zeit für ihre skurrile und insektenähnliche Erscheinung bekannt ist (PAULUS 2005, 2006, 2007). Fast alle *Ophrys*-Arten erlangen Bestäubung durch sexuelle Täuschung, wobei, wie man aus zahlreichen

Freilandexperimenten weiß (u.a. KULLENBERG ET AL. 1984, PAULUS 1997, PAULUS & GACK 1981, 1986, 1990, VÖTH 1984), jede Art von nur einer einzigen Bestäuberart, meist Männchen aculeater Hymenoptera, bestäubt wird (KULLENBERG 1961, PAULUS 1988, 1997, 2005, 2006, 2007, PAULUS & GACK 1990, SPAETHE ET AL. 2010). Sexuelle Täuschung funktioniert nämlich am besten, wenn sich die Blüte auf eine Bestäuberart, die als Modell dient, beschränkt (PAULUS 1997, 2005, 2007). Die *Ophrys*-Blüten sind somit das evolutionäre Produkt einer spezifischen Selektion durch die Bestäubermännchen, die jene Blüten bevorzugen, die ihren Erwartungen eines Weibchens am nächsten kommen, wodurch sie die höchste Bestäubungsrate erzielen (PAULUS 1997, 2005, 2006, 2007, PAULUS & GACK 1990, SCHIESTL 2004). Dadurch fungieren die Männchen als ein sehr effektiver, bereits vor der Bestäubung wirkender Isolationsmechanismus (Präpollinations-Isolationsmechanismus) (LEVIN 1978, PAULUS 1988, 1997, 2005, 2006, 2007, PAULUS & GACK 1990). Ein solcher ist notwendig, um sowohl Hybridisierung zu vermeiden (AYASSE ET AL. 2000, PAULUS 1997) und den spezifischen Genpool aufrecht zu erhalten (PAULUS & GACK 1990) als auch den Pollenverlust durch Besuch nicht spezialisierter Bestäuber zu minimieren (AYASSE ET AL. 2000, SPAETHE ET AL. 2010).

Ablauf der sexuellen Täuschung bei *Ophrys*

Zur Erkennung paarungsbereiter Weibchen dienen den Männchen von Hymenopteren unterschiedliche Signale (olfaktorisch, visuell, taktil), die von den *Ophrys*-Blüten nachgeahmt werden (KULLENBERG 1961, PAULUS 1997, 2005, 2006, 2007, PAULUS & GACK 1990).

Zunächst wird der AAM der Männchen durch die Imitation des Weibchenduftes ausgelöst. So wie die Weibchen hochspezifische Sexualpheromone produzieren, um die Aufmerksamkeit der Sexualpartner auf sich zu lenken, schüttet auch *Ophrys* chemische Lockstoffe aus, um Bestäubermännchen anzuziehen (AYASSE ET AL. 2000, KULLENBERG 1961, PAULUS 1997, 2005, 2006, 2007, POUYANNE 1917, SCHIESTL 2005, SCHIESTL ET AL. 1999). Erst kürzlich wurde herausgefunden, dass die *Ophrys*-Blüten zur Anlockung der Bestäuber exakt die gleichen chemischen Komponenten wie die Bestäuberweibchen erzeugen (SCHIESTL ET AL. 1999), jedoch in größeren Mengen (SCHIESTL 2004). Außerdem dürfte jede Blüte über einen individuellen Duft verfügen (AYASSE ET AL. 2000, KULLENBERG 1961, PAULUS & GACK 1990). Sobald ein paarungswilliges Männchen der Bestäuberart in eine solche Duftspur gelangt, beginnt es dieser zu folgen (PAULUS 1997, 2005, 2006, 2007, STREINZER ET AL. 2009).

Folgt das Männchen der Duftspur, kann es ab einer Entfernung von ca. 1 Meter die artspezifischen optischen Signale des Weibchens wahrnehmen, die ihm Informationen über dessen genauen Aufenthaltsort und tatsächliche Artzugehörigkeit liefern. Auch diese Signale macht sich *Ophrys* zunutze (KULLENBERG 1961, NILSSON 1992, PAULUS 1997, 2005, 2006, 2007), wie im Unterkapitel „Visuelle Signale bei *Ophrys*“ näher erläutert werden wird.

Sobald der Körperkontakt zwischen Männchen und Weibchen hergestellt ist, kommen taktile Signale ins Spiel. Diese geben z.B. Auskunft über den Strich der Haare oder die Körpergröße, was dem Männchen hilft, die richtige Position für die anschließenden Kopulationsversuche zu finden (KULLENBERG 1961, PAULUS 1988, 1997, 2005, 2006, 2007). Da die *Ophrys*-Blüte auch diese Signale imitiert, versucht das Männchen sich auch mit dem Labellum der Blüte zu paaren (KULLENBERG 1961, PAULUS 1988, 1997, 2006, 2007, PAULUS & GACK 1990). Die Form der Blüte lenkt dabei den am Labellum sitzenden Besucher in eine Sitzposition, in der er beim Durchführen der heftigen Paarungsbewegungen zwangsläufig mit den Klebescheiben der Pollinien in Kontakt kommt (PAULUS 2005). Nach 10 bis 30 Sekunden verlässt das Männchen die Blüte. Wird es nun von einer anderen Blüte derselben *Ophrys*-Art angezogen und ist sexuelles Mimikry wieder erfolgreich, so wird der Pollen übertragen und die Blüte bestäubt (AYASSE ET AL. 2000, KULLENBERG 1961, PAULUS 1988, 1997, 2005, 2006, 2007, PAULUS & GACK 1990).

Da manche Bestäuberarten eine hohe Lernfähigkeit besitzen, die sie aus ihrem normalen Paarungsverhalten mitbringen (PAULUS 1988), lernen sie bald, bereits besuchte Blüten zu meiden, so als handle es sich dabei um unattraktive Weibchen (PAULUS 1988, 2005, 2006, 2007). Nachdem sie erst nur jene Pflanzen meiden, die sie schon besucht haben, durchschauen sie den Betrug bald und meiden schließlich alle *Ophrys*-Blüten (PAULUS 1988, 1997, 2005, 2006, 2007, PAULUS & GACK 1990). Die Blüten erhalten daher neue Besuche meist nur von blütennaiven Männchen (DAFNI 1984, PAULUS & GACK 1990), was auch der Grund dafür ist, dass Pseudokopulation im Freiland nur sehr selten beobachtet wird (AYASSE ET AL. 2000). Die Bestäubungsraten bei *Ophrys* sind im Allgemeinen relativ gering und liegen bei ca. fünf bis zehn Prozent (KÜNKELE & BAUMANN 1998). Die Bestäubung selbst ist aber hocheffektiv, da jede bestäubte Blüte einige tausend Samen erzeugt (die Samenanzahl ist artabhängig und reicht von 500-12.000 bei europäischen Orchideen, wie z.B. *Ophrys holoserica* (Paulus 2005, 2006), bis zu über drei Millionen bei tropischen Orchideen (PAULUS 2005)). (Paulus vergleicht diese Bestäubungsart mit einem Lotteriespiel, da auf der einen Seite die Bestäubungswahrscheinlichkeit extrem gering ist, auf der anderen Seite bei

geglückter Befruchtung aber eine enorm hohe Zahl an Samen produziert wird (PAULUS 2005).)

Visuelle Signale bei *Ophrys*

Während der Großteil der Gattung *Ophrys* ein braunes Labellum, das dieselbe Größe wie das Bestäuberweibchen hat, und unauffällig grün gefärbte Sepalen besitzt, bilden ca. 30% aller *Ophrys*-Arten ein auffällig gefärbtes (meist pinkes oder weißes) Perianth aus. Spaethe et al. (2007) zeigten am Beispiel von *Ophrys heldreichii* und ihrem natürlichen Bestäuber *Tetralonia berlandi*, dass eine bunte Färbung der Sepalen und Petalen die Wahrscheinlichkeit der Entdeckung und die Attraktivität der Blüte für den Bestäuber erhöhen kann. Die Ausbildung eines gefärbten Perianths könnte somit ein Hinweis darauf sein, dass Farbsignale für die Bestäuberart wichtig bei der Partnersuche sind (SPAETHE ET AL. 2007, 2010, STREINZER ET AL. 2009).

Ebenso wird angenommen, dass auch die Musterung, die bei einigen Arten auf den Labella sichtbar ist, darauf hindeutet, dass visuelle Signale bei der Partnersuche der spezifischen Bestäuberart eine große Rolle spielen. Paulus führte zur Überprüfung der Fragestellung, ob Bienenmännchen ihre Geschlechtspartnerinnen tatsächlich anhand optischer Muster wählen, bereits in den 80er-Jahren Versuche durch, u.a. an *Ophrys heldreichii* mit ihrem Bestäuber *Tetralonia berlandi*, die das bestätigten (Paulus 1988). Diese Versuche, wie auch die große Varietät der Labellummuster bei *Ophrys*, geben Grund zur Annahme, dass die Männchen durch viele verschiedene optische Hinweise angelockt werden. Beispielsweise scheint es, dass das Labellum von *Ophrys speculum* die glänzenden Flügel der Bestäuberweibchen imitiert (Abbildung 1; KULLENBERG 1961, NILSSON 1992, PAULUS 1997, 2005, 2006, 2007).

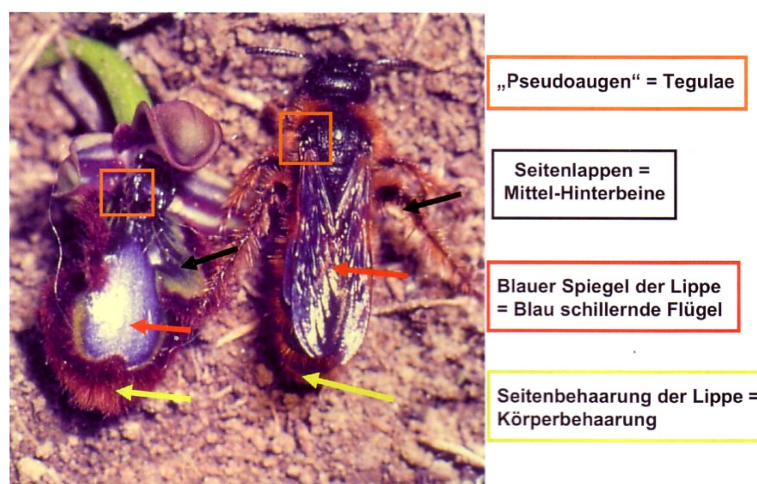


Abbildung 1: Vergleich zwischen einer Blüte von *Ophrys speculum* und einem Weibchen ihrer Bestäuberart *Dasyscolia ciliata*. Auch für das menschliche Auge ist eine große Ähnlichkeit feststellbar. Interpretation: „Pseudoaugen“ = Tegulae, Seitenlappen = Mittel-Hinterbeine, blauer Spiegel der Lippe = blau schillernde Flügel, Seitenbehaarung der Lippe = Körperbehaarung. Quelle: PAULUS (2007)

Nach der Genauigkeit der Imitation der Weibchenkörper durch die Musterung werden drei Typen unterschieden:

- Ein wichtiges Beispiel für eine Art, deren Labellum eine, auch für den Menschen deutlich wahrnehmbare, große optische Ähnlichkeit mit dem Bestäuberweibchen, *Dasyscolia ciliata*, zeigt, was darauf schließen lässt, dass optische Erkennung im Sexualleben des Bestäubers von großer Bedeutung ist, ist *Ophrys speculum* (= *vernixia*), jene Art, an der Pouyanne das Phänomen der Pseudokopulation entdeckte.
- *Ophrys cretica*, deren Bestäuber zur Gattung *Melecta* zählt, steht dagegen beispielhaft für eine Art, deren Labellummusterung bereits sehr viel weniger Insektenähnlichkeit aufweist.
- Die Musterung von *Ophrys sphegodes* schließlich zeigt eine für den Menschen kaum mehr erkennbare Ähnlichkeit mit ihrem Bestäuber *Andrena nigroaenea* und imitiert nur mehr dessen Grundfärbung (PAULUS 1997, 2007).

Vor kurzem kamen jedoch Zweifel über diese Theorie der Körperimitation auf. Aufgrund von mit *Ophrys heldreichii* und ihrem natürlichen Bestäuber *Tetralonia berlandi* durchgeführten Versuchen erkannte man, dass das Muster dieser Pflanze vermutlich doch keine Körperimitation darstellt, sondern nur der Lernerleichterung zu dienen scheint (STREINZER ET AL. eingereicht).

Die Labella können außerdem auch UV-Licht reflektierende Muster enthalten, was wahrscheinlich ebenfalls die Wahrnehmung der Blüte durch die Männchen erleichtert (KULLENBERG 1961, NILSSON 1992, PAULUS 1997, 2005, 2006, 2007).

Varianz in der *Ophrys-holoserica-oestrifera*-Gruppe

Vor allem bei Arten der *Ophrys-holoserica-oestrifera*-Gruppe ist das Labellummuster besonders variabel und komplex und keine Blüte gleicht der anderen. Interessanterweise unterscheiden sich die Blüten unterschiedlicher Individuen viel stärker voneinander (Beispiel siehe Abbildung 5) als Blüten der gleichen Infloreszenz, die – zumindest für das menschliche Auge – beinahe ident erscheinen (Beispiel siehe Abbildung 6; PAULUS 2006, 2007). Die *Ophrys-holoserica-oestrifera*-Gruppe wird vor allem von den Langhornbienen der Gattungen *Eucera* und *Tetralonia* bestäubt (PAULUS 1997, PAULUS & GACK 1990), die einen stark ausgeprägten sensorischen Sexualdimorphismus aufweisen und deren Männchen große Augen besitzen und bei der Partnersuche vor allem auf visuelle Signale achten (MICHENER 2000). So konnte

beispielsweise bereits gezeigt werden, dass *Ophrys*-Arten, die von *Eucera* bestäubt werden, großteils ein buntes Perianth aufweisen, was ebenfalls darauf schließen lässt, dass optische Wahrnehmung für diese Bestäuber von erhöhter Wichtigkeit zu sein scheint (SPAETHE ET AL. 2010). Dass *Eucera*- und *Tetralonia*-Männchen die optische Erscheinung zur Objektunterscheidung nutzen, bestätigten auch Versuche von Kullenberg (1961) und Paulus (1988), welche zeigten, dass die Blüten für die Männchen oft reizvoller als die Weibchen selbst zu sein scheinen. Paulus und Kullenberg präsentierten den Bestäubermännchen dabei eine *Ophrys*-Blüte (*Ophrys speculum* oder *Ophrys heldreichii*) gemeinsam mit einem toten Weibchen (*Dasyscolia ciliata* oder *Tetralonia berlandi*) und die Bienen zeigten sich, bei gleichem Duftreiz, eher an den Blüten interessiert (KULLENBERG 1961, PAULUS 1988). Auch berichtete Paulus, dass vor allem die Langhornbienen nach der Pseudokopulation noch für einige Sekunden vor der Blüte schwirrten, was den Anschein erweckte, dass sie sich die individuellen Muster regelrecht einprägten, um sie später wiedererkennen zu können (PAULUS 1988, 2005, 2006, 2007).

Es scheint deshalb so, als ob die *Ophrys*-Arten dieser Gruppe die Lernfähigkeit der Bestäuber nutzen und ihnen das Lernen durch große visuelle – und auch olfaktorische – Varianz erleichtern würden (AYASSE ET AL. 2000, PAULUS 1988, 2005, 2006, 2007).

VISUELLE FÄHIGKEITEN DER BIENEN

Da Hymenopteren nur ein geringes räumliches Auflösungsvermögen besitzen (LAND 1997) – beispielsweise ist jenes der Bienen etwa um das 80-fache schlechter als jenes des Menschen (LAND & NILSSON 2002) – ist Voraussetzung für die oben beschriebene Theorie der Nutzung optischer Signale zur Objektunterscheidung bei Bienen allerdings, dass diese die relativ kleinen Muster der Labella, die eine ungefähre Größe von 1,5x1cm aufweisen, überhaupt wahrnehmen und auflösen können.

Das räumliche Auflösungsvermögen von Facettenaugen hängt vor allem von der Dichte der Photorezeptoren (= „interommatidial angle“ $\Delta\Phi$) und der Kontrastempfindlichkeit des Auges (= visuelles Feld (= „acceptance angle“ $\Delta\rho$) des einzelnen Ommatidiums) ab. Um zwei Objekte unterschiedlicher Intensität auflösen zu können, müssen diese für zwei benachbarte Ommatidien sichtbar sein, da ein Ommatidium allein nur die durchschnittliche Intensität wahrnehmen würde. Somit ergibt sich eine kleinste räumliche Auflösung von $2\Delta\Phi$. Am Beispiel der Honigbiene würde sich somit, aufgrund $\Delta\Phi = 1,4^\circ$ in vertikaler und $\Delta\Phi = 2,8^\circ$ in horizontaler Richtung, eine feinste räumliche Auflösung von $2,8^\circ$ bzw. $5,6^\circ$ ergeben. Dieser minimalste Winkel wird aber nur erreicht, wenn der Intensitätsunterschied der Objekte hoch genug, d.h.

das Signal-Rausch-Verhältnis ausreichend ist. Bei farbigsehtüchtigen Tieren wie den Bienen – sie besitzen drei Farbrezeptoren (UV, blau, grün) – liefert der Farbkontrast, der unabhängig vom Intensitätskontrast ist, zusätzliche Informationen. Lehrer und Bischof konnten zeigen, dass bei großen Sehwinkeln der Intensitätskontrast an Bedeutung verliert, wenn Farbkontrast vorhanden ist. Die unterschiedlichen Kontrasttypen beeinflussen somit auch das räumliche Auflösungsvermögen (LEHRER & BISCHOF 1995).

Neben dem achromatischen Intensitäts- und dem chromatischen Farbkontrast ist der rezeptorspezifische achromatische Grünkontrast für die Bienen ebenfalls von großer Bedeutung, da sie in ihrer natürlichen Umgebung hauptsächlich von unterschiedlichen Grün- und Grautönen (z.B. Laub, Erde,...) umgeben sind und eine genaue Unterscheidung dieser für eine gute Orientierung notwendig ist (GIURFA & LEHRER 2001). Giurfa et al. (1996b, 1997) konnten zeigen, dass bei der Blütenwahrnehmung nicht nur der Farbkontrast (chromatisch) zwischen Objekt und Hintergrund, sondern auch der Grünkontrast (achromatisch) wichtig ist. Objekte mit Farb- und Grünkontrast konnten ab einem visuellen Winkel von 5° detektiert werden, jene Objekte, die zwar Farb-, aber keinen Grünkontrast aufwiesen, erst ab einem visuellen Winkel von 15°. Unter visuellem Winkel versteht man jenen Winkel, den das Zielobjekt gegenüber dem Auge einnimmt (GIURFA ET AL. 1996b, 1997). Dieser ist folglich bei nahegelegenen bzw. großen Objekten größer, als bei fernegelegenen und kleinen (DAFNI 1997, GIURFA ET AL. 1996b, 1997). Die Ergebnisse lassen folgern, dass Objekte in größerer Entfernung lediglich anhand des Grünkontrastes und somit nur in Grautönen erkannt werden, während nahegelegene Objekte in Farbe wahrgenommen werden (GIURFA & LEHRER 2001). Zu überprüfen bleibt deshalb noch, ob farbige Blüten tatsächlich zur Anlockung der Bestäuber aus großer Entfernung dienen, wie man bis jetzt vermutete (GIURFA & LEHRER 2001).

Außerdem konnten Giurfa et al. (1996) zeigen, dass Zielobjekte mit Farb- und Grünkontrast besser als solche, die nur Grünkontrast aufweisen, gelernt werden. Man schließt daraus, dass die Wahrnehmung dieser beiden Kontrastarten durch die Bienen unter anderem der Entdeckung und Erkennung von Pflanzenarten dient (GIURFA ET AL. 1996b). Auch Spaethe et al. (2007) konnten zeigen, dass die Wahrscheinlichkeit der Entdeckung einer Blüte durch ein farbiges Perianth erhöht wird (vgl. Unterkapitel „Visuelle Signale bei *Ophrys*“).

ZIEL DIESER ARBEIT

Das Wissen über die tatsächliche Bedeutung visueller Signale für die Anlockung der Bestäuber bei *Ophrys* ist, wie man den vorhergehenden Ausführungen entnehmen kann, noch relativ gering. Verhaltensversuche unter anderem zur Mustererkennung sind notwendig, um zu testen, ob die Bienenmännchen diese Blütenmuster überhaupt wahrnehmen können, da Hymenopteren nur ein geringes räumliches Auflösungsvermögen besitzen (LAND 1997). Ziel meiner Arbeit ist es, mit Hilfe von solchen Versuchen Erkenntnisse zur Fähigkeit der Biene, diese Muster zu erkennen und zu unterscheiden, zu gewinnen. Folgende Fragen galt es im Rahmen dieser Arbeit zu beantworten:

1. Eine Theorie besagt, dass die *Ophrys*-Pflanzen durch große visuelle Variabilität den Bestäubern das Lernen ihrer Muster erleichtern, diese in der Folge imstande sind, die Blüte wiederzuerkennen und nicht mehr anfliegen. Voraussetzung dafür ist jedoch, dass Bienen fähig sind, sich an die Blütenmuster zu erinnern und sie zu unterscheiden. Deshalb lautet die erste Fragestellung, der ich mich widmen werde: *Können Bienen die verschiedenen Lippenmuster von Ophrys heldreichii voneinander unterscheiden?*
2. Die Blütenmuster von *Ophrys* zeigen eine große Variabilität, d.h. jede Blüte besitzt ein anderes Muster. In der *Ophrys-holoserica-oestrifera*-Gruppe unterscheiden sich die Blütenmuster zwischen Individuen jedoch stärker als innerhalb eines Individuums. Die zweite zu untersuchende Frage lautet daher: *Können Bienen die Muster von Blüten unterschiedlicher Pflanzen besser unterscheiden als Blütenmuster der gleichen Pflanze?*
3. Da einerseits das räumliche Auflösungsvermögen von Hymenopteren ziemlich gering ist, andererseits die Labella von *Ophrys* und die sich darauf befindlichen Muster relativ klein sind (ca. 1,5x1cm), ergibt sich drittens folgende Frage: *Können Bienen die Blütenmuster auch unterscheiden, wenn diese nicht in überproportionaler, sondern in der Originalgröße präsentiert werden bzw. fällt ihnen dies sogar leichter?*

MATERIAL UND METHODE

ZEIT UND ORT

Die Versuche wurden im Zeitraum von 7. August 2009 bis 25. November 2009 auf der Dachterrasse des Biozentrums der Universität Wien (Department für Evolutionsbiologie, Ebene 3, Spange 2, Althanstraße 14, 1090 Wien) durchgeführt.

VERSUCHSOBJEKTE

Als Versuchsobjekte dienten mir ein Vertreter der Gruppe *Ophrys holoserica-oestrifera*, *Ophrys heldreichii* SCHLTR., und Honigbienen (*Apis mellifera*).

Ophrys heldreichii

Ophrys heldreichii ist in der südlichen Ägäis und auf Kreta heimisch und blüht von Anfang März bis Mitte April. Ihr spezifischer Bestäuber ist die Langhornbiene *Tetralonia berlandi* DUSMET (syn. *Eucera (Synhalonia) berlandi* DUSMET; Apoidea, Apidae, Eucerini). *Ophrys heldreichii* ist aufgrund ihres auffälligen Musters am Labellum sehr gut geeignet, Fragen über dessen funktionelle Bedeutung zu untersuchen.

Apis mellifera

Da die Versuche nicht in Kreta, sondern in Österreich durchgeführt wurden, wo die Langhornbiene *Tetralonia berlandi* nicht heimisch ist, wurde mit der Honigbiene, *Apis mellifera*, gearbeitet. Da taxonomische Verwandtschaft zwischen den verschiedensten Bienengattungen besteht, ist eine ähnliche Verarbeitung visueller Reize sehr wahrscheinlich. Außerdem ist auch aufgrund von Studien (u.a. PEITSCH ET AL. 1992), in denen gezeigt werden konnte, dass Bienen unterschiedlicher Gattungen eine ähnliche Verteilung dreier Farbrezeptoren (UV, blau, grün) und somit eine ähnliche visuelle Wahrnehmung besitzen (siehe „Visuelle Fähigkeiten der Bienen“), davon auszugehen, dass vom Verhalten der *Apis mellifera* auf jenes der *Tetralonia berlandi* geschlossen werden kann.

Honigbienen sind darüberhinaus für Versuche zu den visuellen und kognitiven Fähigkeiten von Bienen besonders geeignet, da sie, wie die meisten sozialen und auch einige andere Blüten besuchende Insekten, Blütenkonstanz zeigen, d.h. nach einem Blütenbesuch immer zur gleichen Pflanzenart zurückkehren, bei der sie vorher Futter fanden, wodurch sie ihre Suche nach Nektar und Pollen optimieren. Ein hohes Lern- und Erinnerungsvermögen (DAFNI 1997, GIURFA & LEHRER 2001, TAUTZ 2007) sowie die Fähigkeit zur Verallgemeinerung, d.h. von bekannten Informationen auf unbekannte ähnliche zu schließen (BENARD ET AL. 2006, STACH & GIURFA 2005), ist notwendig, um

die verschiedenen Blüten anhand ihrer Signale, wie Farben, Formen und Gerüche, unterscheiden zu können.

Die fast ausschließliche Verwendung von Honigbienen in der Forschung dürfte sowohl historisch als auch praktisch bedingte Gründe haben – historisch bedingte, weil die ersten Versuche an ihr durchgeführt wurden (VON FRISCH 1914) und praktisch bedingte, weil aufgrund der Imkerei früh relativ umfassendes Wissen über sie erlangt und sie in viele Länder exportiert wurde, weshalb sie nun weltweit zu finden ist.

Die bei diesem Versuch verwendeten Tiere stammten vom institutseigenen, bei Spange 3 platzierten, Bienenstock.

VORBEREITUNGEN

Errichten der Futterstation

Zu Beginn musste zur Anlockung Futter sammelnder Arbeiterinnen eine Futterstation (engl. *feeder*) errichtet werden. Diese bestand aus einer Plexiglasplatte mit Rillen und einem mit 25vol%igem Zuckerwasser gefüllten Filmdöschen, das verkehrt herum auf die Plexiglasplatte gestellt wurde, so dass sich die Flüssigkeit aus dem Döschen in die Rillen der Platte verteilen konnte. Die Bienen konnten jetzt aus den Rillen Zuckerwasser trinken. Diese Konstruktion wurde auf einem verkehrt aufgestellten Kübel platziert (Abbildung 2).

Um die Bienen an den Besuch der so improvisierten Futterstation zu gewöhnen, war ein mehrtägiges Training notwendig. Dazu wurde der Feeder einige Zentimeter vor dem Bienenstock aufgestellt. Vor dem Eingang des Stocks befanden sich kleine Gefäße (hier: Deckel von Eppendorfgefäßen) mit 25vol%iger Zuckerlösung. Sobald eine Biene bei einem dieser Behälter zu trinken begann, wurde er mit der Biene darauf mit Hilfe einer Pinzette auf den Feeder transferiert. Diese Prozedur wurde so lange wiederholt, bis einige Bienen von selbst direkt zum Feeder fanden. Danach wurde der Feeder Schritt für Schritt immer weiter an die Stelle gerückt, wo die Experimente stattfinden sollten (ca. 50m vom Bienenstock entfernt). Da sich Bienen vor allem Orte einprägen, war es hierbei wichtig, in kleinen Schritten vorzugehen, damit sie den versetzten Feeder auch tatsächlich wieder fanden. Diese Prozedur nahm einige Stunden in Anspruch.

Im weiteren Verlauf des Trainings konnte die Zuckerkonzentration stetig gesenkt werden, da immer genügend Bienen den Feeder besuchten. Im Spätsommer und Herbst reichte sogar eine Konzentration von 6% aus, damit der Feeder von einer ausreichenden Zahl von Sammlerinnen besucht war, was auf das geringere Blütenangebot zurückgeführt wird.

Herstellung der Versuchsutensilien

Da es Ziel der Versuche war herauszufinden, ob die Bienen die Muster der Labella lernen und unterscheiden können, galt es, alle anderen möglichen Faktoren, an denen Bienen Blüten erkennen könnten, wie z.B. die Sepalen, auszuschalten. Daher wurde mit Fotos gearbeitet, die mit Hilfe des Programms CorelDRAW X3 so bearbeitet worden waren, dass nur mehr das Labellum mit dem Muster zu sehen war. Auch wurden die Bilder in schwarz-weiß konvertiert, um die Erkennung anhand der Farben ausschließen zu können (Abbildung 3). Die Muster wurden schließlich mit einem handelsüblichen Laserdrucker auf weißem Kopierpapier ausgedruckt, ausgeschnitten (rechteckig 8x5cm) und einlaminiert, um sie nach einem Bienenbesuch mit Alkohol reinigen zu können. Es wurde darauf geachtet, dass auch nach dem Laminieren alle Muster die gleiche Helligkeit besaßen. Da die Versuche im Freien durchgeführt wurden, wurden matte Folientaschen (RENZ Folientaschen, 125 Mic, 86x54mm) verwendet, um Spiegelungen zu vermeiden.

Versuchsaufbau

Der Versuchstisch mit der senkrechten Drehscheibe (Durchmesser 60cm, grau) befand sich ca. fünf Meter neben der Futterstation. Auf der Drehscheibe befanden sich kleine Haken für die Hängescheibchen (9,5x6,5cm, grau), auf denen mit doppelseitigem Klebeband die einlamierten Blütenmuster befestigt wurden. Auf das untere Ende der Hängescheibchen waren kleine Landebahnen geschraubt, auf denen sich die Bienen niederlassen konnten (Abbildung 4; vgl. DYER ET AL. 2005, 2008). Diese Konstruktion ermöglichte es den Bienen – im Gegensatz zu Versuchsaufbauten, bei denen



Abbildung 2: Feeder

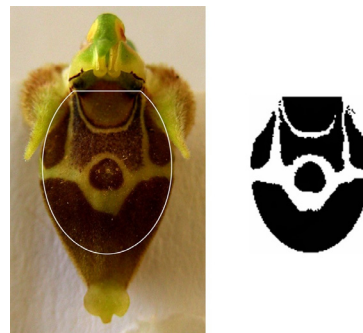


Abbildung 3: Beispielfoto eines Labellum von *Ophrys heldreichii* vor (links) und nach der Bearbeitung (rechts)



Abbildung 4: Versuchsaufbau

Abstand und Winkel zum Objekt fest vorgegeben sind (vgl. u.a. GIURFA ET AL. 1996, 1999, HORRIDGE 1996, 2003) – bei ihrer Entscheidung über den geeignetsten Landeplatz den Abstand frei zu wählen (DYER ET AL. 2005, EFLER & RONACHER 2000, GIGER & SRINIVASAN 1995). Zu beachten war auch noch, dass die Lichtverhältnisse am Versuchsort so gleichbleibend wie möglich sein sollten, was die Verwendung eines Sonnensegels erforderlich machte.

VERSUCHSREIHEN

Es wurden zwei unterschiedliche Größen der Muster getestet:

1. Begonnen wurde mit ovalen Scheiben einer Länge von 7,5 und einer Breite von 5cm. Ich wählte diese Größe, da bereits gezeigt werden konnte, dass Bienen komplexe Muster dieser Größe gut lernen und unterscheiden können (vgl. DYER 2005, 2008).
2. Im zweiten Teil meiner Arbeit untersuchte ich, ob die Bienen dieselben Muster ebenfalls in der wesentlich kleineren Originalgröße unterscheiden können. Diese beträgt ca. 1,5x1cm.

Des weiteren entschied ich mich, Blütenmuster unterschiedlichen Schwierigkeitsgrades zu testen:

1. Ich begann mit einem Test, bei dem die Muster von Blüten unterschiedlicher Pflanzen stammten. Wie bereits in der Einleitung erwähnt, unterscheiden sich diese stark voneinander.
2. Nachdem gezeigt werden konnte, dass diese Muster problemlos unterschieden werden können, wurden Blütenmuster, die von der gleichen Pflanze stammten und sich für das menschliche Auge kaum voneinander unterscheiden, getestet.

Somit wurden insgesamt vier verschiedene Versuche durchgeführt, die sich einerseits in der Größe und andererseits im Schwierigkeitsgrad der Stimuli unterschieden (Tabelle 1).

Tabelle 1: Überblick über die durchgeführten Versuche

| | unterschiedliche Pflanzen | gleiche Pflanzen |
|--------------|----------------------------------|-------------------------|
| groß | Versuch 1 | Versuch 2 |
| klein | Versuch 3 | Versuch 4 |

In den Versuchsreihen 1 und 2 wurde nach dem Zufallsprinzip ein Muster ausgewählt, das als Target (belohnendes Objekt) fungieren sollte, d.h. als Stimulus, den es anzufliegen galt und bei dem mit Zuckerwasser belohnt wurde. Die anderen Muster dienten als Distraktoren (Störfaktoren), d.h. als Stimuli, die beim Anflug nicht belohnt wurden. Da die Muster der Versuchsreihen 3 und 4 denen von 1 und 2 entsprachen und sich nur in der Größe von ihnen unterschieden, wurden hier die gleichen Muster

als Target gewählt. In der Trainings- und Testphase wurde schließlich das Target gegen die fünf bzw. drei Distraktoren, welche in zufälliger Reihenfolge gezeigt wurden, präsentiert.

Versuch 1: Große Targets – Muster unterschiedlicher Pflanzen

Bei diesem Versuch wurden die Stimuli auf ca. das Fünffache der Originalgröße digital vergrößert (7,5x5cm). Alle Muster stammten von unterschiedlichen Pflanzen, d.h. die Unterschiede waren (zumindest für einen menschlichen Betrachter) groß und die Muster daher vermutlich leicht zu unterscheiden (PAULUS 2007). Folgende Bilder wurden als Stimuli verwendet:

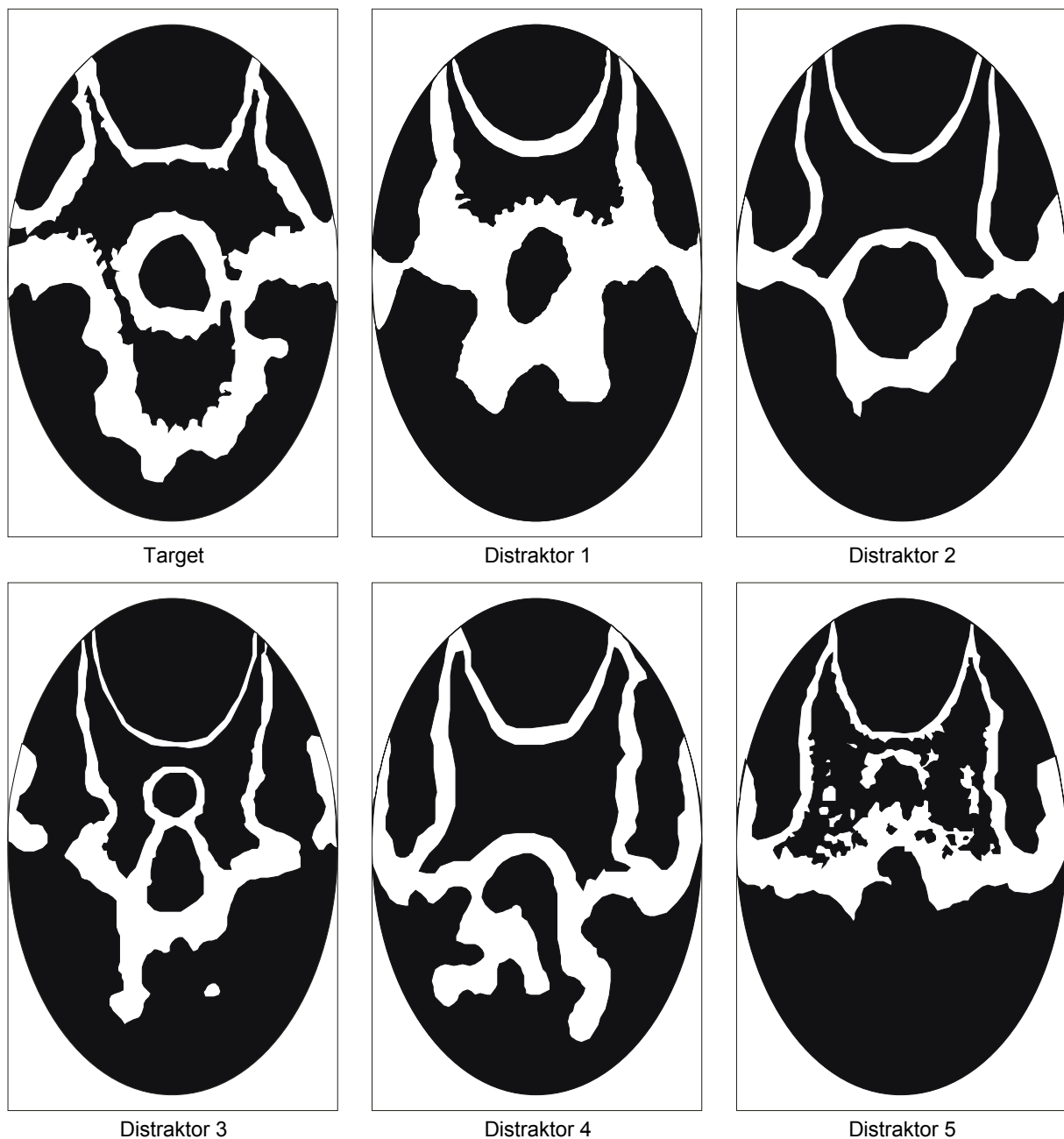


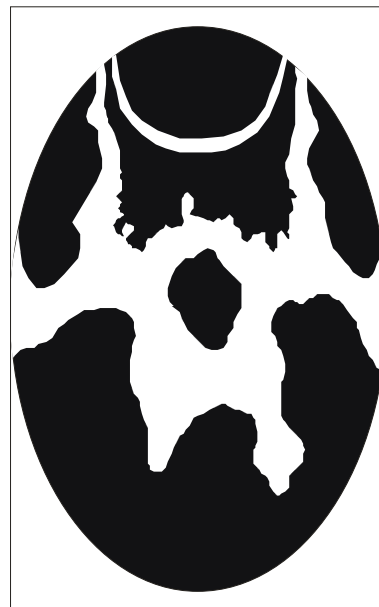
Abbildung 5: Stimuli bei Versuch 1 – große, sich stark voneinander unterscheidende Targets (Originalgröße)

Versuch 2: Große Targets – Muster der gleichen Pflanze

Bei diesem Versuch wurden die Stimuli auf ca. das Fünffache der Originalgröße digital vergrößert (7,5x5cm). Alle Stimuli stammten von der gleichen Pflanze, weshalb sie sich voneinander nur sehr geringfügig unterschieden (PAULUS 2007). Folgende Bilder wurden als Stimuli verwendet:



Target



Distraktor 1



Distraktor 2



Distraktor 3

Abbildung 6: Stimuli bei Versuch 2 – große, einander sehr ähnliche Targets (Originalgröße)

Versuch 3: Kleine Targets – Muster unterschiedlicher Pflanzen

Bei diesem Versuch wurden die Stimuli in der Originalgröße präsentiert (1,5x1cm). Sie stammten von unterschiedlichen Pflanzen, d.h. die Unterschiede waren (zumindest für einen menschlichen Betrachter) groß und die Muster daher vermutlich leicht zu unterscheiden (PAULUS 2007). Die Muster entsprachen denen aus Versuch 1, weshalb auch das gleiche Muster als Target und die gleiche Reihenfolge der Distraktoren gewählt wurden. Folgende Bilder wurden als Stimuli verwendet:

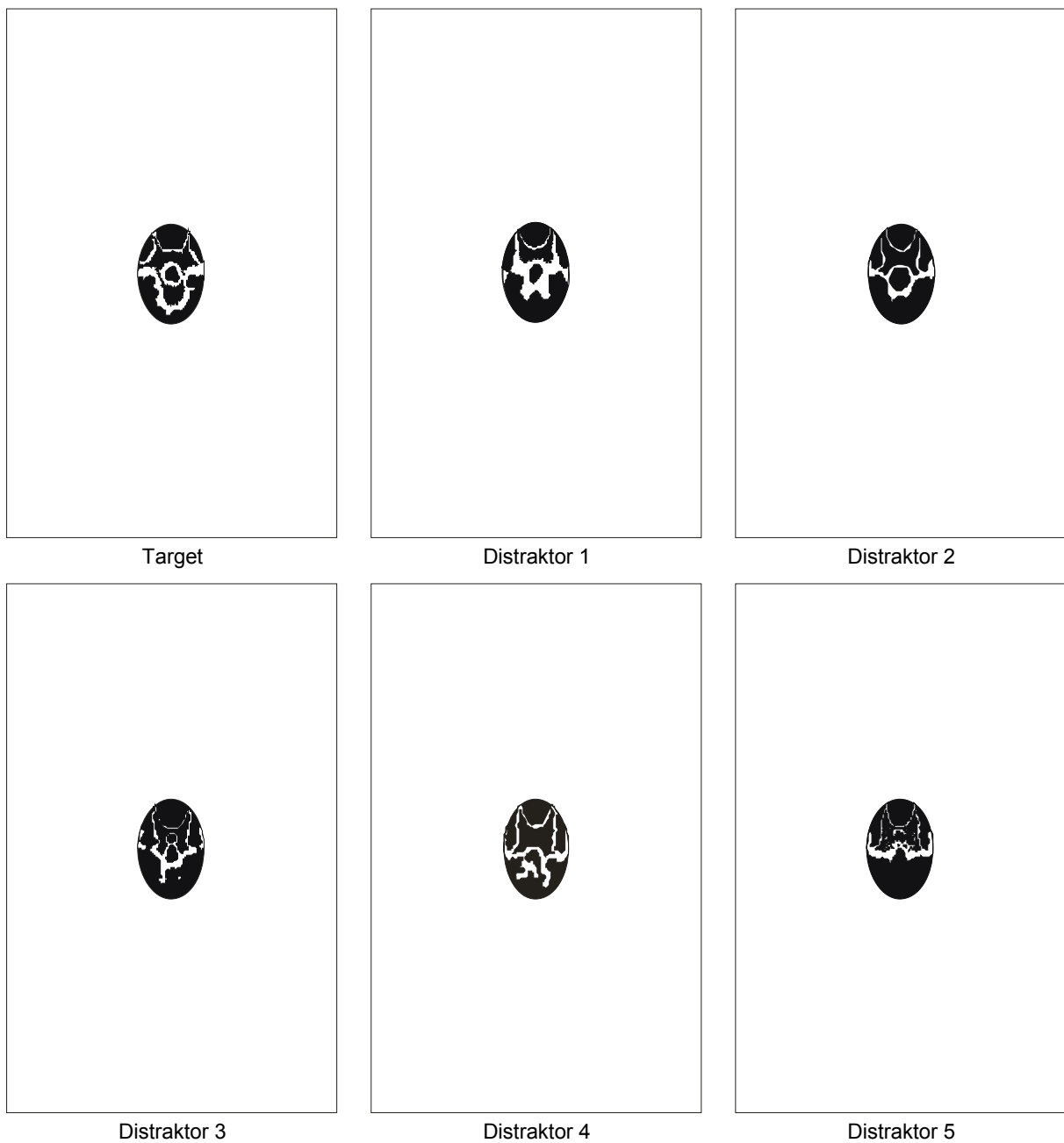


Abbildung 7: Stimuli bei Versuch 3 – kleine, sich stark voneinander unterscheidende Targets (Originalgröße)

Versuch 4: Kleine Targets – Muster der gleichen Pflanze

Bei diesem Versuch wurden die Stimuli in der Originalgröße präsentiert (1,5x1cm). Alle Stimuli stammten von der gleichen Pflanze, weshalb sie sich voneinander nur sehr geringfügig unterschieden (PAULUS 2007). Die Muster entsprachen denen aus Versuch 2, weshalb auch das gleiche Muster als Target und die gleiche Reihenfolge der Distraktoren gewählt wurden. Folgende Bilder wurden als Stimuli verwendet:



Abbildung 8: Stimuli bei Versuch 4 – kleine, einander sehr ähnliche Targets (Originalgröße)

METHODE

Der Großteil der Versuche wurde nach der im Folgenden beschriebenen Methode 1 durchgeführt. Da aber nach einiger Zeit aufgrund durchgeführter Kontrollversuche die Vermutung auftrat, dass die Bienen die Targets nicht nur am Muster, sondern eventuell auch am durch die Reinigung der Bilder bedingten, unterschiedlich starken Alkoholgeruch voneinander unterscheiden konnten, wurde die weiter unten erläuterte Methode 2 entwickelt, mit der ab 5. Oktober 2009 getestet wurde.

Methode 1

Andressur

Große Stimuli

Zunächst werden die Tiere mittels absoluter Konditionierung darauf trainiert, das Target zu besuchen.

Das gewählte Target wird zu diesem Zweck mit doppelseitigem Klebeband auf einem Hängescheibchen befestigt und an die Drehscheibe gehängt. Direkt vor dem Hängescheibchen wird eine Konstruktion (hier: Teller, Marmeladeglas, Plexiglasplatte mit schwarzem Karton als Unterlage) errichtet, die auf gleicher Höhe wie die kleine Landebahn des Hängescheibchens abschließt und als deren Vergrößerung dient. Darauf wird ein kleines Gefäß (hier: Deckel eines Filmdöschens) mit 25vol%igem Zuckerwasser (ZW) (vgl. DYER ET AL. 2005, 2008) platziert (Abbildung 9).

Mit einem Stab (hier: Stiel einer Fliegenklatsche) kann nun eine Biene vom Feeder geholt werden. Dazu tropft man mit einer Pipette 25vol%iges ZW auf die Spitze des Stabes, hält ihn vor eine Biene am Feeder (vorzugsweise – da die Lernfähigkeit mit dem Alter abnimmt – ein, meist an der stärkeren Rückenbehaarung erkennbares, junges Tier, das gerade neu landet, da dieses noch nicht satt ist) und versucht diese dazu zu bringen, die Nahrung vom Stab aufzunehmen. Beginnt sie zu trinken, kann man den Stab langsam hochnehmen und die Biene zum Versuchstisch tragen und auf den mit ZW gefüllten Deckel setzen, wo sie nun weiter trinken sollte. Die Biene wird sich, sobald sie satt ist, vor ihrer Rückkehr zum Stock Muster und Umgebung des Ortes, an dem sie bei ihrer Futtersuche fündig geworden ist, genau einprägen, um später wieder zurückzufinden. Dazu wird sie einige Sekunden vor dem Target hin und her schweben.

Nach einigen Minuten kehrt die Biene in der Regel zum Versuchsort zurück und setzt sich wieder zum Trinken auf den Deckel mit ZW, wobei man sie jetzt mit einem Lackstift am Thorax markieren kann. Das die Belohnung enthaltende Gefäß wird nach jedem Anflug ein Stückchen weiter zum Target geschoben. Nach mindestens drei so praktizierten Anflügen kann man testen, ob die Biene bereits ohne die Hilfskonstruktion zum Target findet, wenn sich das ZW zur Belohnung auf der kleinen Landebahn befindet. Nach ca. zwei Anflügen auf das Target ohne Hilfskonstruktion kann man beginnen, die Drehscheibe ein wenig zu bewegen, sodass das Target nun ca. 10cm ortsversetzt erscheint. Auf diese Weise sollten wieder ca. zwei Anflüge absolviert werden, wobei die Scheibe nach jedem Anflug ein Stückchen weitergedreht wird, damit sich die Biene nicht einen bestimmten Ort einprägen kann. Wichtig ist, dass das Hängescheibchen und das Bild mit dem Muster nach jedem Besuch mit Alkohol (hier: 17-35%; vgl. DYER ET AL. 2005, 2008) abgewischt werden, da Bienen auf ihren Tarsen Drüsen besitzen, mit denen sie die belohnenden Muster markieren können (GIURFA 1993, ELTZ 2006, JARAU ET AL. 2005), was zu verfälschten Ergebnissen führen könnte.

Ziel des nächsten Schrittes ist es, dass die Biene zwischen zwei Bildern zu unterscheiden lernt und sich gleichzeitig an den Stab mit dem belohnenden ZW gewöhnt. Gemeinsam mit dem Target wird ein zweiter Stimulus präsentiert, der jedoch kein Muster enthält (engl. *blank*). Das ZW befindet sich nicht mehr auf der Landebahn des Targets, sondern am Stab. Lässt sich die Biene auf der Landebahn des Targets nieder, nähert man sich mit dem Stab und lässt sie trinken (Abbildung 10). Setzt sich die Biene jedoch auf die falsche Landebahn, nämlich die des Blanks, bekommt sie keine Belohnung. (Wichtig ist dabei darauf zu achten, dass die Biene nur belohnt wird, wenn sie sich tatsächlich



Abbildung 9: Hilfskonstruktion bei Andressur mit großen Targets



Abbildung 10: Belohnung mit Stab bei Andressur



Abbildung 11: Hilfskonstruktion bei Andressur mit kleinen Targets

bereits gelandet ist. Andernfalls besteht die Gefahr, dass sie sich nach einiger Zeit überhaupt nicht mehr setzt und schon im Flug den belohnenden Stab erwartet, was ebenfalls eine Verfälschung der Ergebnisse zur Folge haben könnte.) Während die Biene vom Stab trinkt, entfernt man diesen ca. einen Meter von der Drehscheibe und bewegt diese, um die Bilder in eine andere Konstellation zu bringen. Hat die Biene den ZW-Tropfen vom Stab vollständig aufgesaugt, startet sie einen neuen Anflug auf der Suche nach weiterem Futter. Sobald sie sich erneut am Target niederlässt, wird sie wieder wie oben beschrieben belohnt. Dieser Vorgang wird so lange wiederholt, bis die Biene kein ZW mehr aufnimmt und zum Stock zurückfliegt.

Nach insgesamt ca. 10 Anflügen kann der Schwierigkeitsgrad weiter gesteigert werden, indem man die zwei bereits vorhandenen Stimuli um ein weiteres Target und ein weiteres Blank ergänzt (Abbildung 4). Die Arbeit mit vier Stimuli ist notwendig, damit die Biene lernt, dass es für die erfolgreiche Futtersuche unbedingt notwendig ist, auf das richtige Muster zu achten. Arbeitete man mit nur zwei Stimuli, würde die Biene lernen, dass sie, wenn sie bei einem Muster nicht belohnt wird, beim anderen auf jeden Fall eine Belohnung bekommt, wodurch die Motivation, das richtige Muster zu suchen, sinken würde. Sobald die Biene fünf Mal hintereinander eine richtige Entscheidung getroffen hat, d.h. sich fünf Mal in Folge auf das Target gesetzt hat, ohne vorher am Blank gelandet zu sein, kann mit dem nächsten Schritt begonnen werden.

Wichtig ist bei der Andressur und der im Anschluss folgenden Trainingsphase darauf zu achten, jede Biene gleich zu behandeln, d.h. den Ablauf, der vorher genau festgelegt sein sollte, bei jedem Individuum auf dieselbe Art und Weise zu gestalten, da Bienen mit unterschiedlichen Erfahrungen unterschiedliche Hinweise zur Mustererkennung verwenden, was zur Folge hätte, dass die erhaltenen Ergebnisse nicht miteinander verglichen werden könnten (BENARD ET AL. 2006, STACH & GIURFA 2005).

Kleine Stimuli

Da sich das Muster bei den kleinen Targets in der Mitte des Hängescheibchens befindet, also ca. 4cm über der Landebahn liegt, muss als Hilfskonstruktion eine zweite Landebahn direkt unter dem Muster angebracht werden. Eine Konstruktion zur Vergrößerung der Landefläche, wie sie bei den Versuchen mit den großen Targets verwendet wurde, ist hier nicht möglich, da sie den unteren Teil des Bildes verdecken würde. Das Zuckerwasser befindet sich von Anfang an direkt auf dieser zweiten Landebahn. Die Biene lernt darauf zu landen und wird sich später, wenn die Hilfskonstruktion entfernt wird, direkt auf das Muster setzen (Abbildung 11).

Trainingsphase I (belohnte Phase)

In dieser Phase wird das Target gegen die fünf Distraktoren, die in randomisierter Reihenfolge gezeigt werden, präsentiert. Die Bienen werden darauf trainiert, ersteres anzufliegen (differentielle Konditionierung). Bevor mit dem eigentlichen Training und den darin eingebetteten Tests begonnen wird, muss die Reihenfolge, in der die Stimulikombinationen (Targetpaar + Distraktorpaar) präsentiert werden sollen, festgelegt werden. Dazu werden die Distraktoren durchnummeriert und anschließend eine zufällige Reihenfolge gewürfelt. Bei der Erstellung ist darauf zu achten, dass alle Distraktoren gleich oft, z.B. fünf Mal, vorkommen, wobei derselbe Distraktor aber – da Bienen sich sehr schnell an konstante Verhältnisse gewöhnen – nicht öfter als zwei Mal nacheinander gezeigt werden sollte, um zu gewährleisten, dass alle Distraktoren gleich gut gelernt werden (Abbildung 25). Insgesamt werden sieben Durchgänge mit unterschiedlichen Reihenfolgen der Bilder durchgeführt, was bedeutet, dass jede Stimulikombination insgesamt 35 Mal (d.h. 5 Mal pro Durchgang x 7 Durchgänge) belohnt wird.

Der erste Distraktor der festgelegten Reihenfolge wird nun in zweifacher Ausführung auf den Hängescheibchen montiert und gemeinsam mit dem ebenfalls doppelt vorhandenen Target auf der Drehscheibe präsentiert, an der nun also insgesamt vier Bilder hängen (Abbildung 12). Sobald sich die Biene annähert, müssen alle von ihr getroffenen Entscheidungen bezüglich Landeplatz notiert werden, bis sie das erste Mal richtig, also am Target, landet (siehe unten „Analyse der Bienenwahl“). Ist die Biene richtig gelandet, wird sie mit 10µl 25vol%iger Zuckerwasserlösung auf dem Stab belohnt. Während die Biene die Nahrung aufnimmt, werden die Distraktoren entsprechend der vorher bestimmten zufälligen Reihenfolge gewechselt und die Drehscheibe ein Stück weiterbewegt. Ein



Abbildung 12: Training mit zwei Targets und zwei Distraktoren

währenddessen über die trinkende Biene gestülpter Behälter (hier: Marmeladeglas) verhindert, dass sie bereits wieder auf die Scheibe zufliegt, bevor die Distraktoren gewechselt werden konnten. Nachdem die Biene wieder freigelassen wurde, fliegt sie von neuem auf die Scheibe zu. Dieser Ablauf wiederholt sich so lange, bis die Biene kein ZW mehr aufnimmt und zum Stock zurückfliegt. Die Zeit vor ihrer Wiederkehr sollte dazu genutzt werden, die Bilder und Hängescheibchen mit Alkohol (hier 17-35%)

zu säubern, um von ihr hinterlassene Duftspuren zu beseitigen. Für einen guten Überblick ist es außerdem ratsam, auf dem Protokoll zu vermerken, wann ein Besuch begonnen und geendet hat.

Sobald ein Distraktor fünf Mal belohnt wurde, kann der Test durchgeführt werden.

Testphase (unbelohnte Phase)

Die Tests finden nicht erst nach Abschluss des Trainings statt, sondern sind in die Trainingsphase eingebettet und werden durchgeführt, sobald ein Distraktor fünf Mal belohnt wurde (Abbildung 25). Dazu werden der Biene die mit Alkohol gereinigten Bilder präsentiert und ihre Entscheidungen (hier: die ersten zwanzig) festgehalten (Abbildung 26). Der Gebrauch eines Diktiergerätes ermöglicht es dabei, das Geschehen zu verfolgen, ohne wegblicken zu müssen. Im Unterschied zur Trainingsphase wird die Biene bei einer richtigen Entscheidung nicht belohnt und die Scheibe während des Tests auch nicht gedreht. Die Biene fliegt frei zwischen den vier Stimuli umher und trifft ihre Entscheidungen. Durch die ausbleibende Belohnung soll gewährleistet werden, dass sie das Target tatsächlich nur am Muster und nicht an anderen Faktoren und Hinweisen, wie z.B. Zuckerwasserduft, Annäherung der Hand mit dem belohnenden Stab, etc. erkennt. Mehr als zwanzig Entscheidungen in der Testphase abzuwarten ist nicht empfehlenswert, da die Biene mit der Zeit durch die ausbleibende Belohnung demotiviert wird und eventuell nicht mehr zum Versuchsort zurückkehrt.

Belohnungsphase

Nach jedem Test wird eine Belohnungsphase durchgeführt, bei der die Biene nur zwischen den beiden Targets und den beiden Blanks wählen (Abbildung 4) und somit keine schwierigen Entscheidungen treffen muss. Sie wird dabei wieder bei jeder richtigen Entscheidung belohnt und bleibt so für den weiteren Verlauf des Experiments motiviert. Rund zehn Anflüge sind für diese Phase ausreichend (vgl. DYER ET AL. 2005, 2008, STACH & GIURFA 2005).

Trainingsphase II (belohnte Phase)

Da die Tests mit anschließender Belohnungsphase in die Trainingsphase integriert sind, wird diese danach so lange fortgesetzt, bis alle Distraktoren fünf Mal belohnt und ein Mal getestet wurden. Danach ist der erste Durchgang beendet und es kann mit dem zweiten, der nach demselben Prinzip abläuft, begonnen werden.

Methode 2

Obwohl bereits bei Methode 1 sehr darauf geachtet wurde, Duftspuren zu vermeiden, indem die von den Bienen besuchten Hängescheibchen stets sorgfältig mit Alkohol gereinigt wurden, kam aufgrund eines Kontrollversuches der Verdacht auf, dass solche trotz aller Vorsichtsmaßnahmen vorhanden sein mussten, da die Bienen jene Targets, auf denen sie bereits vorher gelandet waren, gegenüber neuen, ungebrauchten bevorzugten. Zu vermuten ist, dass die Bienen die Targets am stärkeren Alkoholduft erkennen konnten, da diese öfter als die Distraktoren mit Alkohol gereinigt worden waren. Aus diesem Grund wurde Methode 2 entwickelt, bei der für jeden Versuchsschritt eigene Kärtchen hergestellt wurden, die immer gleich oft mit Alkohol abgewischt wurden (Tabelle 2).

Tabelle 2: Kärtchenaufteilung bei Methode 2

| Versuchsschritt | Kärtchenmenge |
|------------------------|-----------------------------|
| Andressur | 2 Targets, 2 Blanks |
| Training | 6 Targets, 3x2 Distraktoren |
| Test | 6 Targets, 3x2 Distraktoren |
| Belohnungsphase | 2 Targets, 2 Blanks |
| Kontrolle | 2 Targets |

Kontrollversuch

Zusätzlich wurde nach den regulären Versuchen ein Kontrollversuch durchgeführt, bei dem zwei bereits bei den Tests verwendete Targets gegen zwei neue, die aber gleich oft mit Alkohol abgewischt worden waren, getestet wurden. Der Kontrollversuch wurde wie ein regulärer Test durchgeführt, d.h. es wurden zwanzig unbelohnte Anflüge abgewartet und, wie im Kapitel „Analyse der Bienenwahl“ beschrieben, festgehalten.

Anmerkungen

Aus Zeitgründen konnte Methode 2 lediglich in den Versuchsreihen 3 und 4 angewendet werden. Außerdem mussten die Distraktoren in Versuchsreihe 3 von fünf auf drei (Distraktoren 1, 4 und 5) reduziert werden, da die gewonnenen Daten am aussagekräftigsten sind, wenn alle Versuche, die mit einer Biene durchgeführt werden, am gleichen Tag stattfinden, was das im Herbst schlechter werdende Wetter bei einer zu hohen Zahl von Distraktoren aber nicht zugelassen hätte.

ANALYSE DER VON DEN BIENEN GEFÄLLTEN ENTSCHEIDUNGEN

Gewertet wurde, ob sich die Biene auf das Target oder den Distraktor niederließ (engl. *land*) oder dieses oder jenen ablehnte (engl. *abort*), was insgesamt vier Kriterien, nämlich *Target Land*, *Target Abort*, *Distraktor Land* und *Distraktor Abort*, ergab (Abbildung 25, 26). Beim Kontrollversuch, der am Ende der mit Methode 2

durchgeführten Experimente gemacht wurde, wurde nach den Kriterien *Alt Land*, *Alt Abort*, *Neu Land*, *Neu Abort* beurteilt.

Definiert wurde ein „Abort“ dadurch, dass sich die Biene einem Bild erst auf eine Distanz von weniger als 10cm annäherte (Abbildung 13: 1-5) und kurz davor schwebt (Abbildung 13: 6-9), dann aber gezielt wieder wegflieg (Abbildung 13: 10-13). Als Landung wurde dagegen bezeichnet, wenn sie mit mindestens vier Beinen das Hängescheibchen oder das Bild berührte (Abbildung 13: 17).



Abbildung 13: Die Abbildung zeigt, wie Bienen durch visuelle Inspektion entscheiden zu landen oder abzuweichen: Annäherung an den Distraktor (1-5), Schweben vor dem Distraktor (6-9), Abweisung des Distraktors (10-13), erneute Betrachtung der Stimuli aus der Weite (14), Annäherung an das Target (15-16), Landung am Target (17). Erstellt anhand des Videos eines Anfluges einer Honigbiene (25 Bilder/sec, insgesamt besteht die Sequenz aus 164 Bildern = 6,56 Sekunden).

Als richtige Entscheidungen wurde die Summe der relativen Häufigkeiten von *Target Land* und *Distraktor Abort* gewertet, als falsche dagegen die Summe der relativen Häufigkeiten von *Target Abort* und *Distraktor Land*. Das beim Kontrollversuch der Methode 2 verwendete neue Target wurde ebenfalls wie ein Distraktor behandelt, d.h. die Summe der relativen Häufigkeiten von *Alt Land* und *Neu Abort* wurde als richtige und die Summe der relativen Häufigkeiten von *Alt Abort* und *Neu Land* als falsche Entscheidungen angesehen.

Zur statistischen Analyse der erhaltenen Ergebnisse wurde das Programm SPSS 11.5 verwendet.

ERGEBNISSE

Insgesamt wurden 20 Tiere getestet (fünf pro Versuch). Die Daten von Versuch 1 und 2 wurden vollständig mit Methode 1 erhoben. Bei Versuch 3 und 4 wurden jeweils drei Tiere mit Methode 1 und zwei Tiere mit Methode 2 getestet. Aufgrund der sich dem Ende zuneigenden Bienensaison konnten somit nur mehr insgesamt vier Bienen mit Methode 2 getestet werden (Tabelle 3).

Tabelle 3: Übersicht über die Anzahl (N) getesteter Individuen pro Versuch

| | N Methode 1 | N Methode 2 |
|-----------|--------------------|--------------------|
| Versuch 1 | 5 | |
| Versuch 2 | 5 | |
| Versuch 3 | 3 | 2 |
| Versuch 4 | 3 | 2 |
| Gesamt | 16 | 4 |
| | 20 | |

In den folgenden Grafiken wurde jedoch nicht nach Methode 1 und Methode 2 unterschieden, da sich die durch Methode 2 erhobenen Daten nicht signifikant von den durch Methode 1 erhobenen Daten unterschieden. Für eine detailliertere, nach Methoden unterschiedene Ansicht siehe Appendix (Abbildung 18-20).

RESULTATE GROSSER TARGETS (VERSUCHE 1 & 2)

In randomisierter Reihenfolge wurde ein zufällig gewählter Stimulus (Target) gegen fünf bzw. drei andere Stimuli (Distraktoren) präsentiert. Getestet wurden um das Fünffache vergrößerte Muster sowohl von unterschiedlichen als auch von der gleichen Pflanze.

Abbildung 14 zeigt für Versuch 1 und 2, dass mit fortschreitender Lerndauer keine Steigerung in der Performance stattfand (Rangkorrelation nach Spearman; Versuch 1: Distr. 1: $r_s=0.18$, Distr. 2: $r_s=0.36$, Distr. 3: $r_s=0.23$, Distr. 4: $r_s=0.58$, Distr. 5: $r_s=0.2$, alle $p>0.01$, Bonferroni korrigiert; Versuch 2: Distr. 1: $r_s=0.49$, Distr. 2: $r_s=0.51$, Distr. 3: $r_s=0.23$, alle $p>0.017$, Bonferroni korrigiert). Bei Versuch 1 trafen die Bienen (N=5) in Durchgang 1 durchschnittlich $74\pm 5.18\%$ richtige Entscheidungen, in Durchgang 2 $81\pm 6.11\%$, in Durchgang 3 $72\pm 8.79\%$, in Durchgang 4 $69\pm 12.9\%$, in Durchgang 5 $70\pm 11.82\%$, in Durchgang 6 $75\pm 4.83\%$ und in Durchgang 7 $74\pm 6.83\%$. Bei Versuch 2 trafen die Bienen (N=5) in Durchgang 1 durchschnittlich $67\pm 12.27\%$ richtige Entscheidungen, in Durchgang 2 $62\pm 6.62\%$, in Durchgang 3 $56\pm 19.39\%$, in Durchgang 4 $66\pm 9.32\%$, in Durchgang 5 $60\pm 14.26\%$, in Durchgang 6 $59\pm 5.96\%$ und in Durchgang 7 $57\pm 18.60\%$.

Um zu prüfen, ob sich die Erfolge in Bezug auf das Erlernen der einzelnen Distraktormuster signifikant voneinander unterschieden, wurde mit den erhaltenen Mittelwerten aller Durchgänge ein Kruskal-Wallis-H-Test durchgeführt. Da dieses Ergebnis ebenfalls nicht signifikant war (Versuch 1: $H(4) = 5.572$, $p > 0.05$; Versuch 2: $H(2) = 4.86$, $p > 0.05$), d.h. alle Distraktoren gleich gut unterschieden werden konnten, wurde für jeden Versuch ein Mittelwert aus den Ergebnissen aller Distraktoren berechnet, der die durchschnittliche Testperformance wiedergibt. Dieser liegt bei Versuch 1 bei $74 \pm 5.97\%$ und bei Versuch 2 bei $61 \pm 8.65\%$ (Abbildung 14, Tabelle 4).

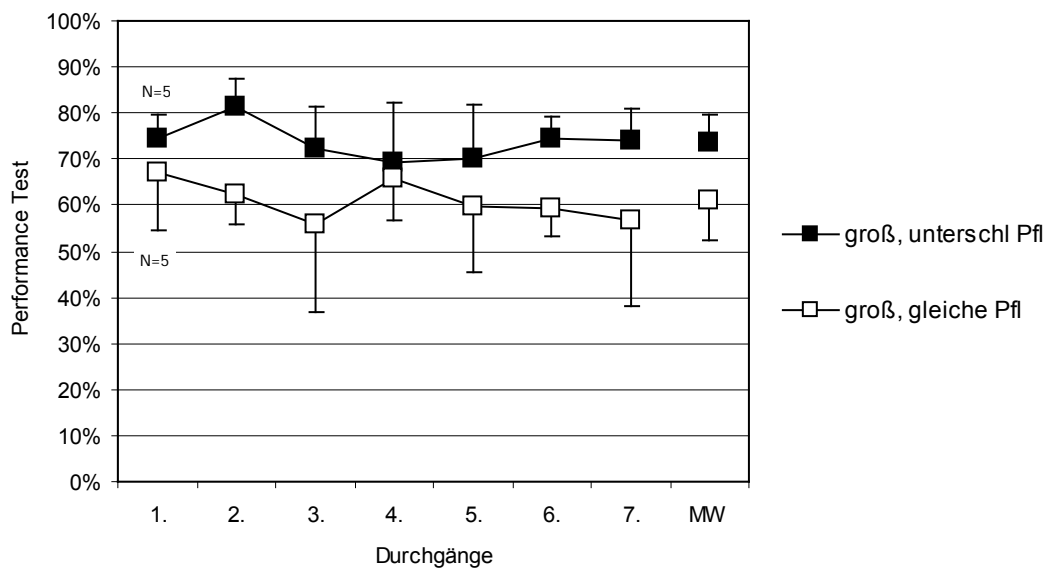


Abbildung 14: Durchschnittliche Testperformance im Verlauf der sieben Durchgänge bei den leichten und schweren großen Targets. Dargestellt sind die Durchschnittswerte richtiger Entscheidungen aller Individuen und jene aller Distraktoren dieser Versuchsreihe.

RESULTATE KLEINER TARGETS (VERSUCHE 3 & 4)

In randomisierter Reihenfolge wurde ein zufällig gewählter Stimulus (Target) gegen fünf bzw. drei andere Stimuli (Distraktoren) präsentiert. Getestet wurden Muster in Originalgröße sowohl von unterschiedlichen als auch von der gleichen Pflanze.

Abbildung 15 zeigt für Versuch 3 und 4, dass mit fortschreitender Lerndauer keine Steigerung in der Performance stattfand (Rangkorrelation nach Spearman; Versuch 3: Distr. 1: $r_s = 0.45$, Distr. 2: $r_s = 0.04$, Distr. 3: $r_s = 0.87$, Distr. 4: $r_s = 0.23$, Distr. 5: $r_s = 0.05$, alle $p > 0.01$, Bonferroni korrigiert; Versuch 4: Distr. 1: $r_s = 0.57$, Distr. 2: $r_s = 0.04$, Distr. 3: $r_s = 0.04$, alle $p > 0.017$, Bonferroni korrigiert). Bei Versuch 3 trafen die Bienen ($N=5$) in Durchgang 1 durchschnittlich $76 \pm 6.13\%$ richtige Entscheidungen, in Durchgang 2 $76 \pm 9.96\%$, in Durchgang 3 $72 \pm 13.77\%$, in Durchgang 4 $77 \pm 5.08\%$, in Durchgang 5 $73 \pm 9.45\%$, in Durchgang 6 $81 \pm 7.52\%$ und in Durchgang 7 $84 \pm 6.66\%$. Die Kontrollversuche ($N=2$) lagen bei durchschnittlich $68 \pm 10.61\%$. Bei Versuch 4 trafen die

Bienen (N=5) in Durchgang 1 durchschnittlich $70 \pm 8.11\%$ richtige Entscheidungen, in Durchgang 2 $69 \pm 6.93\%$, in Durchgang 3 $65 \pm 9.05\%$, in Durchgang 4 $68 \pm 20.67\%$, in Durchgang 5 $66 \pm 15.66\%$, in Durchgang 6 $69 \pm 14.79\%$ in beim Durchgang 7 $78 \pm 9.17\%$. Die Kontrollversuche (N=4) lagen bei durchschnittlich $60 \pm 7.07\%$. Eine Unterscheidung der Ergebnisse nach Methode 1 und Methode 2 wurde hier vernachlässigt. Für eine detailliertere Darstellung siehe Appendix (Abbildung 18-20).

Um zu prüfen, ob sich die Erfolge in Bezug auf das Erlernen der einzelnen Distraktormuster signifikant voneinander unterschieden, wurde mit den erhaltenen Mittelwerten aller Durchgänge ein Kruskal-Wallis-H-Test durchgeführt. Da dieses Ergebnis ebenfalls nicht signifikant war (Versuch 3: $H(4) = 4.530$, $p > 0.05$; Versuch 4: $H(2) = 1.841$, $p > 0.05$), d.h. alle Distraktoren gleich gut unterschieden werden konnten, wurde auch hier für jeden Versuch ein Mittelwert aus den Ergebnissen aller Distraktoren berechnet, der die durchschnittliche Testperformance wiedergibt. Dieser liegt bei Versuch 3 bei $77 \pm 6.03\%$ und bei Versuch 4 bei $69 \pm 9.16\%$ (Abbildung 15, Tabelle 4).

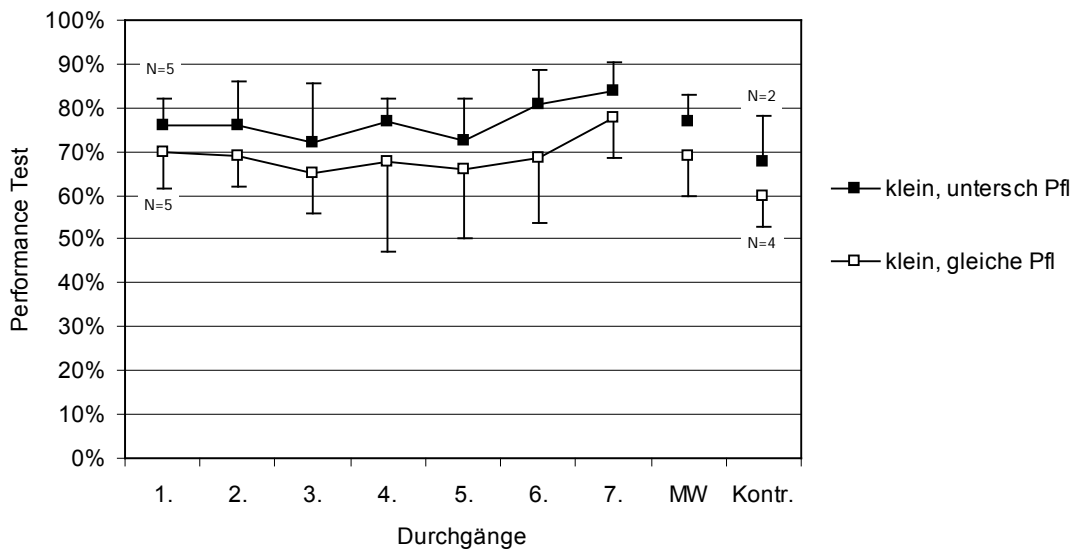


Abbildung 15: Durchschnittliche Testperformance im Verlauf der sieben Durchgänge bei den leichten und schweren kleinen Targets. Dargestellt sind die Durchschnittswerte richtiger Entscheidungen aller Individuen und jene aller Distraktoren dieser Versuchsreihe.

VERGLEICH ALLER VERSUCHE

Tabelle 4: Vergleich der durchschnittlichen Testperformances (alle Individuen, alle Distraktoren, alle Durchgänge) und Trainingsanflüge aller vier Versuche

| | unterschiedliche Pflanzen | | gleiche Pflanze | |
|--------------|---------------------------|------------------|-------------------|------------------|
| | Testperformance % | Trainingsanflüge | Testperformance % | Trainingsanflüge |
| groß | $74 \pm 5,97$ | 80 | $61 \pm 8,65$ | 99 |
| klein | $77 \pm 6,03$ | 103 | $69 \pm 9,16$ | 130 |

Nach Größe (Versuche 1 & 2 vs. 3 & 4)

Tabelle 4 bietet einen Überblick über die Durchschnittswerte der Testperformances aller vier Versuche. Der zu erkennende Unterschied in der Testperformance zwischen den großen und den kleinen Stimuli (höhere Performance bei den kleinen Bildern) ist statistisch gesehen nicht signifikant ($p > 0,05$). Das bedeutet, dass das visuelle Auflösungsvermögen der Bienen offenbar so gut ist, dass sie die kleinen Targets (mindestens) genauso gut wie die großen unterscheiden können.

Nach Schwierigkeitsgrad (Versuche 1 & 3 vs. 2 & 4)

Aus den obigen Abbildungen 14 und 15 sowie aus Tabelle 4 geht hervor, dass die Muster unterschiedlicher Pflanzen sowohl bei den großen als auch bei den kleinen Targets mit einer höheren Performance angefliegen wurden als die Muster der gleichen Pflanze. Abbildung 16, in der nicht nach der Größe der Targets unterschieden wird, zeigt, dass dieser Unterschied in der Testperformance signifikant ist ($p < 0,05$), was bedeutet, dass Bienen die Muster unterschiedlicher Pflanzen offenbar besser lernen und unterscheiden können als die der gleichen Pflanze.

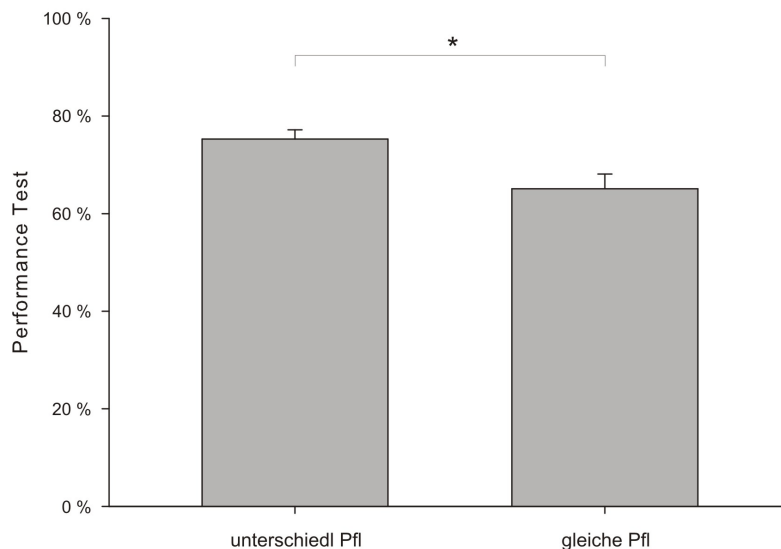


Abbildung 16: Zu erkennen ist, dass die Muster unterschiedlicher Pflanzen signifikant besser gelernt und unterschieden werden konnten als die Muster der gleichen Pflanze ($p < 0,05$). Da in der Erfolgsquote kein signifikanter Unterschied zwischen großen und kleinen Targets festgestellt werden konnte, wurden bei dieser Grafik die Werte zusammengelegt. Somit liegt die Anzahl der getesteten Individuen pro Balken bei $N=10$.

KORRELATION TRAINING/TEST

Um zu klären, ob zwischen erzielttem Lernerfolg und Anzahl der benötigten Anflüge während der Trainingsphase ein Zusammenhang besteht, wurden die erhaltenen Mittelwerte der Testperformances mit den Mittelwerten der benötigten Trainingsanflüge

korreliert. Zu den Trainingsanflügen zählen alle Anflüge auf eine Stimulikumkombination (z.B. Targetpaar + Distraktor-1-Paar), die eine Biene vom Anfang des ersten Durchgangs an bis zum Ende des siebten und letzten Durchgangs gemacht hat. Es ist interessant, die Anzahl der Trainingsanflüge bei der Datenauswertung zu berücksichtigen, da dadurch ersichtlich wird, ob die Muster leicht und schnell, d.h. innerhalb weniger Trainingsanflüge, oder schwer und langsam, d.h. unter Benötigung sehr vieler Trainingsanflüge, gelernt wurden. Tabelle 4 bietet einen Überblick über die Mittelwerte von Testperformances und Trainingsanflügen aller Versuche. Abbildung 17 stellt diese grafisch dar.

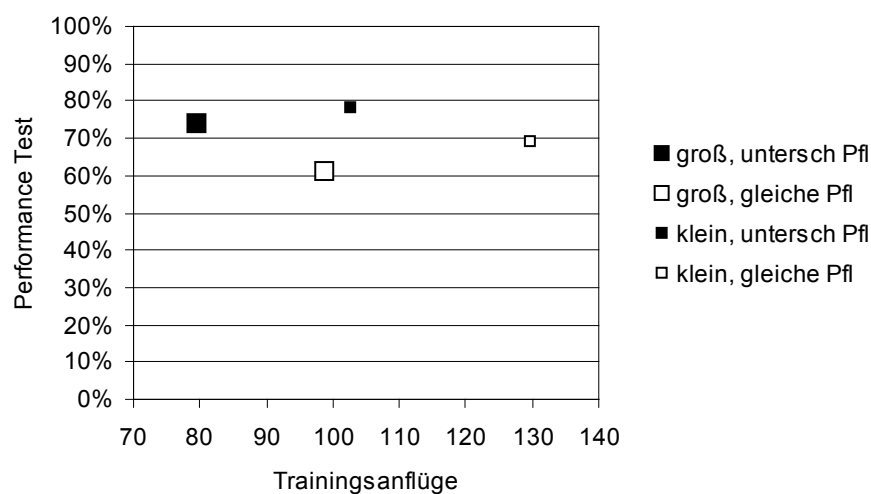


Abbildung 17: Anzahl der durchschnittlichen Trainingsanflüge, aufgetragen gegen die durchschnittliche Testperformance in allen vier Versuchen

Wie aus Abbildung 17 und Tabelle 4 hervorgeht, war bei den Targets unterschiedlicher Pflanzen (Versuch 1 und 3) einerseits die Testperformance höher und andererseits die Zahl der benötigten Trainingsanflüge niedriger als bei denen der gleichen Pflanze (Versuch 2 und 4), was bedeutet, dass diese Muster sowohl besser als auch schneller gelernt wurden. Vergleicht man die großen mit den kleinen Mustern, so wird ersichtlich, dass die Bienen für das Erlernen der großen Targets zwar weniger Trainingsanflüge benötigten, jedoch auch niedrigere Testperformances lieferten, was andererseits bedeutet, dass die kleinen Muster zwar langsamer, dafür aber besser gelernt wurden. Während in den Testperformances also keine signifikanten Unterschiede zwischen großen und kleinen Targets hervortraten, können solche an der Geschwindigkeit des Lernprozesses sehr wohl beobachtet werden. Diese Ergebnisse dürfen jedoch nur als Tendenz gewertet werden, da für einen aussagekräftigen statistischen Test zu wenige Daten vorhanden sind.

DISKUSSION

Ziel dieser Arbeit war es mit Hilfe von Versuchen herauszufinden, ob die Honigbiene, *Apis mellifera*, die Fähigkeit besitzt, Labellummuster von *Ophrys*-Blüten von unterschiedlicher Größe und unterschiedlichem Schwierigkeitsgrad zu erkennen und voneinander zu unterscheiden. Als Musterquelle diente eine Art der Gruppe *Ophrys holoserica-oestrifera*, *Ophrys heldreichii*, die für ihr variables und komplexes Labellummuster bekannt ist. Im Folgenden werde ich nun die am Beginn dieser Arbeit formulierten Fragen zu beantworten versuchen:

Können Bienen verschiedene Lippenmuster von Ophrys heldreichii voneinander unterscheiden?

Die erhobenen Daten zeigen, dass Bienen die unterschiedlichen Lippenmuster (Abbildung 5 und 7) unterscheiden können. Die durchschnittliche Performance richtiger Entscheidungen lag bei den großen Targets bei $74 \pm 5.97\%$ und bei den kleinen bei $77 \pm 6.03\%$ (Tabelle 4) (mindestens 60% Performance mussten erreicht werden, um von keinen willkürlichen Entscheidungen ausgehen zu können).

Schon Dyer et al. (2005) konnten zeigen, dass Honigbienen verschiedene Muster voneinander zu unterscheiden imstande sind. Sie verwendeten für ihre Versuche den gleichen Versuchsaufbau, benutzten jedoch keine Blütenmuster, sondern achromatische Fotografien mit menschlichen Gesichtern. Sie kamen zu dem Ergebnis, dass Bienen zwischen Target und Distraktor unterscheiden und ersteres auch in Präsenz eines neuen, unbekanntem Distraktors herausfinden können. Die Performance richtiger Entscheidungen lag in ihren Versuchen bei jeweils ca. 80%. Weiters führten Dyer et al. (2008) mit dem gleichen Versuchsaufbau Tests durch, bei dem Landschaftsfotos als Stimuli dienten. Auch hier gelang es ihnen zu zeigen, dass Bienen sowohl Target und Distraktor zu unterscheiden (Performance 69%) als auch im Test mit unbekanntem Distraktoren das Target herauszufinden fähig sind (Performance 61.5%). Ihre Trainingsmethode unterschied sich jedoch etwas von der meinigen. Beispielsweise erhielten die Bienen bei einer falschen Entscheidung zur Bestrafung eine 0.12%ige Quinine-Lösung (DYER ET AL. 2005, 2008). Diese Methode wandte ich bei meinen Experimenten nicht an, da die Verwendung von Bestrafungen bei Versuchen in ökologischem Kontext nicht sinnvoll scheint, weil diese auch in der Natur nicht vorkommen.

Beobachten konnte ich auch, dass die Bienen, bevor sie auf einem Stimulus landeten, das jeweilige Muster aus einer Entfernung von einigen Millimetern bis einem Zentimeter genau abschnitten und dann erst entschieden, ob sie darauf landen wollten.

Auch Dyer et al. (2005, 2008) schreiben von solchen Beobachtungen. Bei ihren Versuchen von 2005 schwebten die Bienen durchschnittlich $6.4 \pm 1.1 \text{ cm}$ ($\alpha=64^\circ$) und bei denen von 2008 $5.3 \pm 0.5 \text{ cm}$ ($\alpha=74^\circ$) vor dem Stimulus, bevor sie sich darauf niederließen. Auch Paulus machte diese Erfahrungen und schildert, dass viele Bienen, vor allem die Langhornbienen, nach der Pseudokopulation noch für einige Sekunden vor der Blüte umherschwirrten und es regelrecht schien, als ob sie sich die individuellen Muster und Duftbouquets einprägten, um sie später wiedererkennen zu können (PAULUS 1988, 2005, 2006, 2007). Diese Erkenntnisse unterstützen die Hypothese der Vermeidung von Selbstbestäubung durch Täuschung. Die Tiere dürften in der Lage sein, sich Muster, bei denen sie nicht erfolgreich waren, also keine Belohnung (in Form von Paarung oder Nahrung) erhielten, einzuprägen und zu lernen, und diese in der Folge nicht mehr anfliegen („pollinia-hypothesis“) (NILSSON 1992, PAULUS 1988, 2005, 2006, 2007, PAULUS & GACK 1980, 1990).

Können Bienen die Muster von Blüten unterschiedlicher Pflanzen besser unterscheiden als Blütenmuster der gleichen Pflanze?

Das Resultat der Untersuchung war, dass Bienen Muster unterschiedlicher Pflanzen (Versuch 1 und 3; Abbildung 5 und 7) signifikant besser unterscheiden können (Performance 74 ± 5.97 und 77 ± 6.03) als Muster der gleichen Pflanze (Versuch 2 und 4; Abbildung 6 und 8; Performance 61 ± 8.65 und 69 ± 9.16) ($p < 0.05$, Tabelle 4, Abbildung 16). Diese Ergebnisse decken sich mit denen, die bereits Paulus (2006, 2007) in Kreta gemacht hatte. Als Versuchsobjekte hatten ihm dort Exemplare der *Ophrys heldreichii*, diesmal jedoch mit ihrem richtigen Bestäuber, nämlich *Eucera berlandi*, einer Langhornbiene, gedient. Paulus beobachtete, dass Blüten unterschiedlicher Pflanzen besser unterschieden werden konnten als jene der gleichen Pflanze. Diese Ergebnisse unterstützen die Theorie, dass die *Ophrys*-Arten der Gruppe *Ophrys holoserica-oestrifera* u.a. durch visuelle Varianz ihren Bestäubern das Auseinanderhalten der Blüten erleichtern und damit sowohl die Wahrscheinlichkeit einer Fremdbestäubung erhöhen als auch das Risiko einer Selbstbestäubung reduzieren.

Bei meinen Versuchen zeichneten sich aber auch Tendenzen ab, dass die Muster der gleichen Pflanze sehr wohl unterschieden werden können, da die Performance über der Schwelle von 60% liegt. Die Standardabweichung ist jedoch sehr groß (Abbildung 14 und 15, Tabelle 4). Auch bei Paulus' Experimenten waren derartige Tendenzen bemerkbar, bei einer weiteren Versuchsdurchführung erkannte er jedoch, dass diese wohl nur auf ein anderes Unterscheidungsmerkmal, nämlich den individuellen Blütenduft, zurückzuführen waren (PAULUS 2006, 2007). Die Frage, ob sehr ähnliche Muster von den Bienen unterschieden werden können, ist damit noch nicht restlos

geklärt, weitere Experimente sind notwendig. Trotzdem sind die Ergebnisse beeindruckend, wenn man bedenkt, dass zu Beginn der Forschung (um ca. 1900) angenommen wurde, Bienen seien nicht einmal fähig, ein Quadrat von einem Dreieck zu unterscheiden (VON FRISCH 1915).

Gibt es Muster, die besser, und welche, die schlechter unterschieden werden können?

Mit einem Kruskal-Wallis-H-Test wurde getestet, ob die verschiedenen Distraktoren sowohl unterschiedlicher Pflanzen wie auch der gleichen Pflanze unterschiedlich gut gelernt werden konnten. Das Ergebnis zeigte keinen signifikanten Unterschied im Lernerfolg der Bienen ($p > 0.05$).

Die Theorie von Giurfa et al. (1996a), nach der bei stark symmetrischen Mustern eine höhere Testperformance vorliegen müsste, da Bienen symmetrische Muster besser als asymmetrische lernen würden, konnte somit nicht bestätigt werden. Nach Augenmaß würden bei Versuch 1 und 3 die Distraktoren 1, 2 und 5 eine relativ hohe Symmetrie aufweisen. Eine genaue Vermessung der Muster wurde jedoch nicht durchgeführt, da sich die Testergebnisse in Bezug auf die einzelnen Distraktoren ohnehin nicht signifikant voneinander abhoben.

Können Bienen die Blütenmuster auch noch unterscheiden, wenn diese nicht in überproportionaler, sondern in der Originalgröße präsentiert werden?

Die Daten der Targets unterschiedlicher Größe unterschieden sich nicht signifikant voneinander ($p > 0.05$). Es wurde jedoch überraschenderweise eine Tendenz sichtbar, dass die Bienen die kleinen, der Originalgröße entsprechenden Bilder (Versuch 3 und 4) besser als die vergrößerten (Versuch 1 und 2) lernten (Tabelle 4). Folgende Gründe könnte es dafür geben:

1. Wie bereits oben erwähnt, nähern sich die Bienen dem Muster oft bis auf einige Millimeter an, bevor sie entscheiden, sich darauf niederzulassen oder aber weiterzufliegen. Es liegt daher nahe, dass sie sich bei den großen Stimuli lediglich einen Ausschnitt des Gesamtbildes einprägen, der aufgrund der Vergrößerung im Vergleich zu den kleinen Stimuli eine geringere räumliche Frequenz aufweist. Die Theorie der figuralen Intensität und der räumlichen Frequenz, für deren Entwicklung vor allem von Frischs Versuche von Bedeutung waren, besagt, dass Bienen stark auf die Frequenz, d.h. das Verhältnis von Umfang und Fläche, reagieren und Muster mit höherer Frequenz bevorzugen (VON FRISCH 1915, HERTZ 1933, GIGER & SRINIVASAN 1995, GOULD & GOULD 1988, HORRIDGE 2005, SRINIVASAN 1994).

2. Eine andere Erklärung könnte darin liegen, dass die Bienen von den kleinen Stimuli eine Art „Snapshot“ machen, was ihnen jedoch bei den großen Bildern aufgrund ihres Umfanges nicht möglich ist. Diese Theorie des „eidetic image“ wurde 1966 von Wehner entwickelt und fand Mitte der 80er-Jahre durch Versuche von Gould Unterstützung. Wehner machte ebenfalls die Beobachtung, dass die Bienen einige Sekunden lang vor dem Stimulus schwebten, bevor sie sich darauf niederließen (vgl. DYER ET AL. 2005, 2008, Paulus 1988, 2005, 2006, 2007, eigene Beobachtungen), was auf ihn so wirkte, als ob sie das Bild fixierten und wie eine Fotografie abspeicherten, um es beim nächsten Anflug mit dem neuen Muster vergleichen zu können (GIGER & SRINIVASAN 1995, GOULD 1985, HORRIDGE 2005, SRINIVASAN 1994, WEHNER 1967). Die Theorie des „eidetic image“ wird jedoch von vielen Wissenschaftlern (u.a. BENARD ET AL. 2006, EFLER & RONACHER 2000) eher kritisch gesehen, da die Fähigkeit zur Wiedererkennung aufgrund der in der Natur ständig wechselnden Umweltbedingungen (z.B. Verformung des Pflanzenhabitus durch Wind, Änderung der Anflugrichtung,...) flexibel sein muss.

Die erhaltenen Ergebnisse geben keinen Aufschluss darüber, auf welche Weise die Bienen die Muster wiedererkannt haben. Diesbezüglich sind somit noch weitere Untersuchungen notwendig. Wichtig ist es jedoch zu erwähnen, dass sich die beiden oben beschriebenen Möglichkeiten nicht gegenseitig ausschließen (DAFNI 1997), welche Methode verwendet wird, hängt vielmehr vorwiegend vom Trainingsstimulus und der experimentellen Situation ab (GIURFA ET AL. 1999, RONACHER 1979). Wird beispielsweise absolute Konditionierung angewendet, d.h. nur ein belohnender Stimulus präsentiert, prägen sich die Tiere nur wenige Anhaltspunkte ein, meist in der unteren Hälfte des Bildes. Bei differentieller Konditionierung, d.h. bei Vorhandensein eines belohnenden und eines nicht-belohnenden Stimulus, werden mehr visuelle Informationen aus dem gesamten Bild verwertet und gleichzeitig auch Eigenschaften des nicht-belohnenden Stimulus gelernt („hemmende Konditionierung“) (GIURFA ET AL. 1999).

Welchen Einfluss hat die Trainingsdauer auf den Lernerfolg (Testperformance)?

Interessanterweise ist mit steigender Trainingsdauer keine Steigerung des Lernerfolges (Testperformance) erkennbar. Eine mögliche Erklärung dafür wäre, dass die Bienen die Muster bereits vor der ersten Testdurchführung sehr gut gelernt hatten. Bei der Andressur, also vor dem Beginn des eigentlichen Trainings, hatten sie sie ca. 20-30 Mal gesehen. Der erste Test wurde nach den weiteren 10-15 Anflügen der Trainingsphase durchgeführt. Aber auch Dyer hatte 2005 50 Anflüge mit differentieller

Konditionierung und 2008 sogar 15 Anflüge mit absoluter und 120 Anflüge mit differentieller Konditionierung abgewartet, bevor er den ersten Test durchführte, trotzdem jedoch einen Anstieg in der Lernkurve verzeichnen können (DYER ET AL. 2005, 2008). Berücksichtigte man dieses Ergebnis Dyers, so würde die von mir vorhin vermutete Erklärung doch eher unwahrscheinlich scheinen.

Eine Auswertung der Andressurdaten (siehe Appendix Abbildung 21-24) ergab jedoch, dass das Erlernen der Bilder in meinen Versuchen tatsächlich bereits während der Andressur stattgefunden hatte. Die viel längere Dauer des Lernprozesses bei Dyer im Vergleich zu meinen eigenen Versuchen könnte dadurch erklärt werden, dass die von Dyer verwendeten Stimuli für die Bienen schwerer zu lernen waren, da Gesichtserkennung (vgl. DYER ET AL. 2005) nicht in deren natürlichen Wahrnehmungsbereich fällt (DAFNI 1997). Beispielsweise waren auch Versuche, bei denen Bienen lernen sollten, ein Geräusch mit Futter in Zusammenhang zu bringen, erfolglos (TOWNE & KIRCHNER 1989). Ein weiterer Grund könnte sein, dass der Intensitätskontrast in Dyers Bildern sehr gering war. Wie nämlich Giurfa et al. (1996b) gezeigt haben, können Bienen Grautöne nur bei ausreichend hohem Intensitätskontrast (ca. 60-70%) unterscheiden. Die von mir verwendeten Muster waren dagegen schwarz-weiß und der Intensitätsunterschied damit so groß wie nur möglich.

Aus Effizienzgründen ist es für Bienen in der Natur durchaus sinnvoll, Muster schnell zu erlernen, um durch den nochmaligen Besuch einer bereits besuchten Blüte nicht unnötig Zeit zu verlieren (NILSSON 1992, PAULUS 1988, 2005, 2006, 2007, PAULUS & GACK 1980, 1990).

Besteht eine Korrelation zwischen Trainingsanflügen und Lernerfolg (Testperformance)?

Korreliert man die erhaltenen Testperformances mit der Anzahl der benötigten Trainingsanflüge, so ist gut zu erkennen, dass bei den großen Targets weniger Trainingsanflüge nötig waren als bei den kleinen. Die kleinen Bilder mussten offenbar öfter betrachtet werden, um sich ihre Form, die eine höhere räumliche Frequenz aufweist, einzuprägen. Waren die Formen jedoch erst einmal gelernt, konnten sie besser voneinander unterschieden werden als jene der großen Targets. Betrachtet man die Daten in Bezug auf den Schwierigkeitsgrad ist klar ersichtlich, dass die Targets unterschiedlicher Pflanzen viel schneller und besser gelernt wurden als die der gleichen Pflanze. Eine Korrelation zwischen Trainingsanflügen und Testperformance ist somit ersichtlich (Abbildung 17, Tabelle 4).

Warum haben nicht alle Orchideen eine Labellummusterung?

Da herausgefunden wurde, dass Bienen die Labellummuster lernen und unterscheiden können und diese Muster die Wahrnehmung der Blüte durch die Bestäubermännchen erleichtern (KULLENBERG 1961, NILSSON 1992, PAULUS 2005, 2006, 2007), stellt sich natürlich die Frage, warum nicht alle Orchideen ein solches Muster auf der Lippe entwickelt haben. Wie bereits in der Einleitung erwähnt, wird jede *Ophrys*-Art von einer einzigen Bestäuberart bestäubt, woraus folgt, dass sich die Pflanzen genau den Bedürfnissen ihres jeweiligen Bestäubers anpassen. Die Männchen selektieren die Blüten nach optischen Merkmalen, indem sie jene Blüten verstärkt anfliegen, welche die Signale imitieren, mit Hilfe derer sie ein Weibchen erkennen (vgl. KULLENBERG 1961, PAULUS 1988). Die unterschiedlichen Mustertypen der Orchideen sind somit Indikator für die unterschiedlich hohe Bedeutung optischer Signale für die Weibchenerkennung des Bestäubers (PAULUS 2007).

Zusammenfassung

Die erhaltenen Ergebnisse zeigen, dass Bienen die hochvariablen Blütenmuster von *Ophrys heldreichii* problemlos erkennen, unterscheiden und lernen können. Ihre Fähigkeiten bezüglich Mustererkennung reichen jedoch nicht aus, die viel geringeren Unterschiede zwischen den Mustern der gleichen Pflanze problemlos wahrzunehmen.

Es sind jedoch noch weitere Untersuchungen notwendig, um zu klären, welchen Erkennungsmechanismus die Biene bei der Mustererkennung anwendet (z.B. Snapshot oder sogenannte „low level cues“), welche Auflösung das Bienenauge besitzt, ob Bienen die Muster der gleichen Pflanze gar nicht oder nur schwer auseinander halten können, ob sie symmetrische Muster besser lernen als asymmetrische und welche Bedeutung die Labellummusterung tatsächlich für die Männchenanlockung hat.

FEHLERANALYSE UND ÄNDERUNGSVORSCHLÄGE

Obwohl sich die Daten der jeweils ersten Biene, mit der ein Versuch gestartet wurde und die daher neu erstellte Muster anflieg, nie stark von den Daten der folgenden Bienen unterschieden, müssen letztere mit Vorsicht betrachtet werden, denn wenngleich besonders darauf geachtet wurde, eine Markierung der Bilder durch Duftstoffe zu vermeiden, konnte diese Komponente offenbar nicht vollkommen ausgeschaltet werden. Sogar in den mit Methode 2 durchgeführten Versuchen, bei denen diesbezüglich mit noch größerer Vorsicht vorgegangen wurde, war eine Tendenz dahingehend erkennbar, dass die Bienen beim Kontrollversuch die Muster

unterscheiden konnten und eher jenes wählten, das sie schon vorher angefliegen hatten (Abbildung 15). Über die Gründe dafür lässt sich nur spekulieren:

- Erstens könnte es sein, dass der zum Reinigen der Bildchen verwendete Alkohol zu wenig konzentriert war und die Duftmarkierungen damit nicht gänzlich entfernt werden konnten. Obwohl auch Dyer et al. (2005, 2008) die Versuchskärtchen mit nur 20- bzw. 30%igem Ethanol reinigte, wäre es möglich, dass diese Konzentration zu gering ist.
- Zweitens ist es vorstellbar, dass die Laminierfolien für solche Versuche nicht geeignet waren und das Plastik die von der Biene abgegebenen Duftstoffe aufgenommen hat.

Zu überlegen wäre daher eine Methode, bei der noch mehr Bildchen zum Wechseln zur Verfügung stehen oder bei der auf die Kärtchen eine weitere durchsichtige Folie geklebt wird, die nach jedem Anflug ausgetauscht wird.

Eine wesentliche Änderung bedarf es bei der Andressur, da offensichtlich weniger Anflüge nötig sind, als ich bei meinen Versuchen durchgeführt habe. Eine Reduktion der Anflüge in der Trainingsphase würde dazu führen, dass mit fortschreitender Lerndauer ein Anstieg der Testperformance grafisch ersichtlich wird und somit eine Lernkurve entsteht.

Eine Überlegung wert wäre auch, die Kriterien „Land“ und „Abort“ noch um das Kriterium „Touching“ zu ergänzen, da in den von mir durchgeführten Versuchen einige Entscheidungen der Biene bereits als „Land“ gezählt wurden, obwohl sie das Kärtchen in Wahrheit lediglich kurz berührt hatte und nicht eigentlich darauf gelandet war. Dadurch gewänne man die Möglichkeit, „Land“ und „Touching“ unterschiedlich zu gewichten und diese unterschiedliche Gewichtung anhand einer Punkteverteilung (z.B. 2 Punkte für ein Landing und 1 Punkt für ein Touching) auch in die Daten einfließen zu lassen, so wie es Giger und Srinivasan (1995) in ihren Untersuchungen bereits getan haben.

Ein weiterer Verbesserungsvorschlag würde schließlich darin liegen, bei der Testdurchführung Distraktoren zu verwenden, deren Muster die Bienen noch nie zuvor gesehen haben, um festzustellen, ob sie das belohnende Target tatsächlich auch in einer neuen Situation zu erkennen imstande sind (Transfertest) (vgl. DYER ET AL. 2005, 2008, EFLER & RONACHER 2000, GIGER & SRINIVASAN 1995, VAN HATEREN ET AL. 1990, HORRIDGE 2005, STACH & GIURFA 2005).

DANKSAGUNG

Mein aufrichtiger Dank gilt

DR. JOHANNES SPAETHE, unter dessen Betreuung ich die beschriebenen Versuche durchführen und diese Diplomarbeit verfassen durfte und der es mir damit ermöglichte, umfassenderen Einblick in die wissenschaftliche Forschung zu bekommen,

DR. CHRISTA NEUMEYER für die Erlaubnis zur 3-tägigen Teilnahme an ihrer Praktikumsveranstaltung über Blütenbesucher, ihre Gastfreundschaft und Betreuung während meines gesamten Aufenthaltes in Mainz sowie die zur Verfügung gestellten Versuchsutensilien (Versuchsdrehscheibe und Hängescheibchen),

ADRIAN DYER, PH.D., der mir mit seiner Erfahrung und seinen wissenschaftlichen Ratschlägen stets weiterhalf, ob während meines Aufenthaltes in Mainz, per E-Mail oder bei seinem Besuch in Wien,

MAG. LINDE MORAWETZ, die mich mit der Materie der Bienenforschung vertraut machte, mir bei der Entwicklung, Durchführung und Auswertung meiner Versuche stets hilfreich, beratend und unterstützend zur Seite stand und ohne die ich in so mancher schwierigen Situation nicht weiter gewusst hätte,

MAG. MARTIN STREINZER für seine Hilfe in jeglicher Hinsicht und die aufwändige und zeitintensive Herstellung der Muster, Fotos und Filme,

GERALD, SARAH, NICOLE, BENJAMIN, MARTIN, NORBERT, DEMETRA, JOHN und JOSEF für das tolle Betriebsklima,

meiner Familie, die immer an mich geglaubt hat und auf deren Unterstützung ich jederzeit zählen konnte – sowohl bei der Durchführung dieser Arbeit als auch während des gesamten Studiums.

LITERATURVERZEICHNIS

- AYASSE M., SCHIESTL F. P., PAULUS H. F., LÖFSTEDT C., HANSSON B., IBARRA F., FRANCKE W. (2000) Evolution of reproductive strategies in the sexually deceptive orchid *Ophrys sphegodes*: How does flower-specific variation of odor signals influence reproductive success? *Evolution* 54: 1995-2006.
- BEARDSSELL D. V. & BERNHARDT P. (1982) Pollination biology of Australian terrestrial orchids. In: Williams E. G. et al. (Eds), *Pollination 1982. Proc. Symp. Plant Cell Biol. Res. Centr. Melbourne.*
- BENARD J., STACH S., GIURFA M. (2006) Categorization of visual stimuli in the honeybee *Apis mellifera*. *Anim. Cogn.* 9: 257-270.
- DAFNI A. (1984) Mimicry and deception in pollination. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 15: 259-78.
- DAFNI A., LEHRER M., KEVAN P. G. (1997) Spatial flower parameters and insect spatial vision. *Biol. Rev.* 72: 239-282.
- DARWIN C. (1877) *Fertilisation of orchids: The various contrivances by which orchids are fertilised by insects* (2. ed.). London, John Murray.
- DYER A. G., NEUMEYER C., CHITTKA L. (2005) Honeybee (*Apis mellifera*) vision can discriminate between and recognise images of human faces. *J. Exp. Biol.* 208: 4709-4714.
- DYER A. G., ROSA M. G. P., RESER D. H. (2008) Honeybees can recognise images of complex natural scenes for use as potential landmarks. *J. Exp. Biol.* 211: 1180-1186.
- EFLER D. & RONACHER B. (2000) Evidence against a retinotopic-template matching in honeybees' pattern recognition. *Vis. Res.* 40: 3391-3403.
- ELTZ T. (2006) Tracing Pollinator Footprints on Natural Flowers. *J. Chem. Ecol.* 32: 907-915.
- VON FRISCH K. (1915) Der Farbensinn und Formensinn der Bienen. *Zool. Jb. Abt. allg. Zool. Physiol.* 35, 1-182.
- GIGER A. D. & SRINIVASAN M. (1995) Pattern recognition in honeybees: eidetic imagery and orientation discrimination. *J. Comp. Physiol. A* 176: 791-795.
- GIURFA M. (1993) The repellent scent-mark of the honeybee *Apis mellifera ligustica* and its role as communication cue during foraging. *Insect Soc.* 40: 59-67.
- GIURFA M., EICHMANN B., MENZEL R. (1996a) Symmetry perception in an insect. *Nature* 382: 458-461.
- GIURFA M., HAMMER M., STACH S., STOLLHOFF N., MÜLLER-DEISIG N., MIZYRYCKI C. (1999) Pattern learning by honeybees: conditioning procedure and recognition strategy. *Anim. Behav.* 57: 315-324.
- GIURFA M., VOROBYEV M., BRANDT R., POSNER B., MENZEL R. (1997) Discrimination of colored stimuli by honeybees: alternative use of achromatic and chromatic signals. *J. Comp. Physiol. A* 180: 235-244.
- GIURFA M., VOROBYEV M., KEVAN P., MENZEL R. (1996b) Detection of colored stimuli by honeybees: minimum visual angles and receptor specific contrasts. *J. Comp. Physiol. A* 178: 699-709.
- GIURFA M. & LEHRER M. (2001) Honeybee vision and floral displays: from detection to close-up recognition. In: *Cognitive Ecology of Pollination* (ed. L. Chittka and J. D. Thomson), pp. 61-82. Cambridge: Cambridge University Press.
- GOULD J. L. (1985) How bees remember flower shapes. *Science* 227: 1492-1494.

- GOULD J. L. & GOULD C. G. (1988) The honey bee. Scientific American Library, New York.
- VAN HATEREN J. H., SRINIVASAN M. V., WAIT P. B. (1990) Pattern recognition in bees: orientation discrimination. *J. Comp. Physiol. A* 197: 649-654.
- HERTZ M. (1933) Über figurale Intensität und Qualität in der optischen Wahrnehmung der Biene. *Biol. Zentralbl.* 53: 10-40.
- HORRIDGE A. (2005) What the honeybee sees: a review of the recognition system of *Apis mellifera*. *Physiol. Entom.* 30: 2–13.
- HORRIDGE G. A. (1996) Pattern Vision of the Honeybee (*Apis mellifera*): the Significance of the Angle Subtended by the Target. *J. Insect Physiol.* 42: 693-703.
- Horrige G. A. (2003) Visual resolution of gratings by the compound eye of the bee *Apis mellifera*. *J. Exp. Biol.* 206, 2105-2110.
- JARAU S., HRNCIR M., ZUCCHI R., BARTH F. G. (2005) Morphology and structure of the tarsal glands of the stingless bee *Melipona seminigra*. *Naturwissenschaften* 92: 147-150.
- KULLENBERG B. (1961) Studies in *Ophrys* pollination. *Zool. Bidr. Uppsala* 34: 1-340.
- KULLENBERG B., BÜEL H., TKALC B. (1984) Übersicht von Beobachtungen über Besuche von *Eucera*- und *Tetralonia*-Männchen auf *Ophrys*-Blüten (Orchidaceae). – *Nova Acta Reg. Soc. Sci. Uppsaliensis, Ser. V, C*, 3:27-40.
- KÜNKELE S. & BAUMANN H. (1998) Orchidaceae, Orchideen. In: Sebald O., Seybold S., Philippi G., Wörz A. (eds.) *Die Farn- und Blütenpflanzen Baden-Württembergs*, Bd. 8, Spezieller Teil. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart, pp. 286-462.
- LAND M. F. (1997) Visual acuity in insects. *Annu. Rev. Entomol.* 42:147-177.
- LAND M. F. & NILSSON D.-E. (2002): *Animal Eyes*. Oxf. Univ. Press.
- LEHRER M. & BISCHOF S. (1995) Detection of model flowers by honeybees: the role of chromatic and achromatic contrast. *Naturwissenschaften* 82: 145-147.
- LEVIN D. A. (1978) The origin of isolation mechanisms in flowering plants. *Evol. Biol.* 11: 185-317.
- MICHENER C. D. (2000) *The bees of the world*. Johns Hopkins University Press, Baltimore and London.
- NILSSON L. A. (1992) Orchid pollination biology. *Trends Ecol. Evol.* 7: 255-259.
- PAULUS H. F. (1988) Co-evolution and unilateral adaptations in flower-pollinator systems. Pollinators as pacemakers in the evolution of flowers (Co-Evolution und einseitige Anpassungen in Blüten-Bestäubersystemen: Bestäuber als Schrittmacher in der Blütenevolution). *Verh. Deutsch. Zool. Ges.* 81: 25-46.
- PAULUS H. F. (1997) Signale in der Bestäuberanlockung: Weibchenimitation als Bestäubungsprinzip bei der mediterranen Orchideengattung *Ophrys*. *Verh. Zool.-Bot. Ges. Österreich* 134: 133-176.
- PAULUS H. F. (2005) Zur Bestäubungsbiologie der Orchideen – In *Arbeitskreisen Heimische Orchideen* (Ed.), *Die Orchideen Deutschlands*: 98-140, Uhlstädt-Kirchhasel (Germany).
- PAULUS H. F. (2006) Deceived males – Pollination biology of the Mediterranean orchid genus *Ophrys* (Orchidaceae). *J. Europ. Orchid.* 38: 303-353.
- PAULUS H. F. (2007) Wie Insekten-Männchen von Orchideenblüten getäuscht werden – Bestäubungstricks und Evolution in der mediterranen Rangwurzgattung *Ophrys*. *Denisia* 20: 255-294.

- PAULUS H. F. & GACK C. (1980) Beobachtungen und Untersuchungen zur Bestäubungsbiologie südspanischer *Ophrys*-Arten. – In: Senghas K. & H. Sundermann (Hrsg.), Probleme der Evolution bei europäischen und mediterranen Orchideen. Die Orchidee (Sonderheft 1980): 55-68
- PAULUS H. F. & GACK C. (1981) Neue Beobachtungen zur Bestäubungsbiologie (Pseudokopulation) verschiedener südspanischer *Ophrys*-Arten, unter besonderer Berücksichtigung des Formenkreises *Ophrys fusca* agg. – Plant Syst. Evol. 137: 241-258.
- PAULUS H. F. & GACK C. (1986) Neue Befunde zur Pseudokopulation und Bestäuberspezifität in der Orchideengattung *Ophrys* – Untersuchungen in Kreta, Süditalien und Israel. In: Senghas K., Sundermann H. (eds.) Probleme der Taxonomie, Verbreitung und Vermehrung europäischer und mediterraner Orchideen II. Die Orchidee (Hildesheim), Sonderheft 1986: 48-86.
- PAULUS H. F. & GACK C. (1990) Pollinators as prepollinating isolation factors: Evolution and speciation in *Ophrys* (Orchidaceae). Israel J. Bot. 39: 43-79.
- PEITSCH D., FIETZ A., HERTEL H., DE SOUZA J., FIX VENTURA D., MENZEL R. (1992): The spectral input systems of hymenopteran insects and their receptor-based colour vision. J. Comp. Physiol. A 170: 23-40.
- VAN DER PIJL L. & DODSON C. H. (1966) Orchid flowers. Their pollination and evolution. Univ. Miami Press, Coral Gables, 1-214.
- POUYANNE A. (1917) La fecundation des *Ophrys* par les insectes. Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Noire 8: 6-7.
- RONACHER B. (1979) Äquivalenz zwischen Größen- und Helligkeitsunterschieden im Rahmen der visuellen Wahrnehmung der Honigbiene. Biol. Cybern. 32: 63-75.
- SCHIESTL F. P. (2004) Floral evolution and pollinator mate choice in a sexually deceptive orchid. J. Evol. Biol. 17: 67-75.
- SCHIESTL F. P. (2005) On the success of a swindle: pollination by deception in orchids. Naturwissenschaften 92: 255-264.
- SCHIESTL F. P., AYASSE M., PAULUS H. F., LÖFSTEDT C., HANSSON B. S., IBARRA F., FRANCKE W. (1999) Orchid Pollination by sexual swindle. Nature 399: 421-422.
- SCHIESTL F. P., PEAKALL R., MANT J. G., IBARRA F., SCHULZ C., FRANKE S., FRANCKE W. (2003) The Chemistry of Sexual Deception in an Orchid-Wasp Pollination System. Science 302: 437-438.
- SINGER R. B., FLACH A., KÖHLER S., MARSAIOLI A. J., DO CARMO E., AMARAL M. (2004) Sexual Mimicry in *Mormolyca ringens* (LINDL.) SCHLTR. (Orchidaceae: Maxillariinae). Annals Bot. 93: 755-762.
- SPAETHE J., MOSER W. H., PAULUS H. F. (2007) Increase of pollinator attraction by means of a visual signal in the sexually deceptive orchid, *Ophrys heldreichii* (Orchidaceae). Pl. Syst. Evol. 264: 31-40.
- SPAETHE J., STREINZER M., PAULUS H. F. (2010) Why sexually deceptive orchids have coloured flowers. CIB 3(2): 1-3.
- SRINIVASAN M. V. (1994) Pattern recognition in the honeybee: recent progress. J. Insect Physiol. 40: 183-194.
- STACH S. & GIURFA M. (2005) The influence of training length on generalization of visual feature assemblies in honeybees. Behav. Brain Res. 161: 8-17.
- STEINER K., WHITEHEAD V. B., JOHNSON S. D. (1994) Floral and pollinator divergence in two sexually deceptive south African orchids. Am. J. Bot. 81: 185-194.

- STREINZER M., ELLIS T., PAULUS, H. F., SPAETHE J. (eingereicht) Visual discrimination between two sexually deceptive *Ophrys* species by a bee pollinator.
- STREINZER M., PAULUS H. F., SPAETHE J. (2009) Floral colour signal increases short-range detectability of a sexually deceptive orchid to its bee pollinator. J. Exp. Biol. 212: 1365-1370.
- TAMEER N.: Posting (30.10.2009) zu „Raffiniertes Täuschungsmanöver“. Internet: <http://derstandard.at/1256255978295/Raffiniertes-Taeuschungsmanoever> (27.10.2009).
- TAUTZ J. (2007) Phänomen Honigbiene. Elsevier GmbH, München.
- TOWNE W. F. & KIRCHNER W. H. (1989) Hearing in the honeybee: detection of air-particle oscillations. Science 244: 686-688.
- VÖTH W. (1984) Bestäubungsbiologische Beobachtungen an griechischen *Ophrys*-Arten. Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orchid. Baden-Württ. 16: 1-20.
- WEHNER R. (1967) Pattern recognition in bees. Nature (Lond.) 215, 1244-1248.

ABBILDUNGSVERZEICHNIS

| | |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| Abbildung 1: Vergleich zwischen einer Blüte von <i>Ophrys speculum</i> und einem Weibchen ihrer Bestäuberart <i>Dasyscolia ciliata</i> . Auch für das menschliche Auge ist eine große Ähnlichkeit feststellbar. Interpretation: „Pseudoaugen“ = Tegulae, Seitenlappen = Mittel-Hinterbeine, blauer Spiegel der Lippe = blau schillernde Flügel, Seitenbehaarung der Lippe = Körperbehaarung. Quelle: PAULUS (2007)..... | 12 |
| Abbildung 2: Feeder | 19 |
| Abbildung 3: Beispielfoto eines Labellum von <i>Ophrys heldreichii</i> vor (links) und nach der Bearbeitung (rechts) | 19 |
| Abbildung 4: Versuchsaufbau | 19 |
| Abbildung 5: Stimuli bei Versuch 1 – große, sich stark voneinander unterscheidende Targets (Originalgröße)..... | 21 |
| Abbildung 6: Stimuli bei Versuch 2 – große, einander sehr ähnliche Targets (Originalgröße). 22 | |
| Abbildung 7: Stimuli bei Versuch 3 – kleine, sich stark voneinander unterscheidende Targets (Originalgröße)..... | 23 |
| Abbildung 8: Stimuli bei Versuch 4 – kleine, einander sehr ähnliche Targets (Originalgröße). 24 | |
| Abbildung 9: Hilfskonstruktion bei Andressur mit großen Targets | 26 |
| Abbildung 10: Belohnung mit Stab bei Andressur..... | 26 |
| Abbildung 11: Hilfskonstruktion bei Andressur mit kleinen Targets | 26 |
| Abbildung 12: Training mit zwei Targets und zwei Distraktoren | 28 |
| Abbildung 13: Die Abbildung zeigt, wie Bienen durch visuelle Inspektion entscheiden zu landen oder abzdrehen: Annäherung an den Distraktor (1-5), Schweben vor dem Distraktor (6-9), Abweisung des Distraktors (10-13), erneute Betrachtung der Stimuli aus der Weite (14), Annäherung an das Target (15-16), Landung am Target (17). Erstellt anhand des Videos eines Anfluges einer Honigbiene (25 Bilder/sec, insgesamt besteht die Sequenz aus 164 Bildern = 6,56 Sekunden)..... | 31 |
| Abbildung 14: Durchschnittliche Testperformance im Verlauf der sieben Durchgänge bei den leichten und schweren großen Targets. Dargestellt sind die Durchschnittswerte richtiger Entscheidungen aller Individuen und jene aller Distraktoren dieser Versuchsreihe. | 33 |
| Abbildung 15: Durchschnittliche Testperformance im Verlauf der sieben Durchgänge bei den leichten und schweren kleinen Targets. Dargestellt sind die Durchschnittswerte richtiger Entscheidungen aller Individuen und jene aller Distraktoren dieser Versuchsreihe. | 34 |
| Abbildung 16: Zu erkennen ist, dass die Muster unterschiedlicher Pflanzen signifikant besser gelernt und unterschieden werden konnten als die Muster der gleichen Pflanze ($p < 0,05$). Da in der Erfolgsquote kein signifikanter Unterschied zwischen großen und kleinen Targets festgestellt werden konnte, wurden bei dieser Grafik die Werte zusammengelegt. Somit liegt die Anzahl der getesteten Individuen pro Balken bei $N=10$ | 35 |
| Abbildung 17: Anzahl der durchschnittlichen Trainingsanflüge, aufgetragen gegen die durchschnittliche Testperformance in allen vier Versuchen | 36 |
| Abbildung 18: Durchschnittliche Testperformance im Verlauf der sieben Durchgänge bei den kleinen, leichten Targets. Dargestellt sind die Durchschnittswerte richtiger Entscheidungen aller Individuen und aller Distraktoren dieser Versuchsreihe, getrennt nach Methoden. Die durchschnittliche Testperformance lag bei Methode 1 ($N=3$) bei $80 \pm 6.51\%$ und bei Methode 2 ($n=2$) bei $72 \pm 5.39\%$ | 51 |
| Abbildung 19: Durchschnittliche Testperformance im Verlauf der sieben Durchgänge bei den kleinen, schweren Targets. Dargestellt sind die Durchschnittswerte richtiger Entscheidungen aller Individuen und aller Distraktoren dieser Versuchsreihe, getrennt nach Methoden. Die durchschnittliche Testperformance lag bei Methode 1 ($N=3$) bei $76 \pm 6.3\%$ und bei Methode 2 ($N=2$) bei $59 \pm 7.24\%$ | 51 |

| | |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| Abbildung 20: Anzahl der durchschnittlichen Trainingsanflüge, aufgetragen gegen die durchschnittliche Testperformance, unterschieden nach Methoden. Bei Versuch 3 lag die durchschnittliche Performance bei Methode 1 (N=3) bei 80% und bei Methode 2 (N=2) bei 72%. Die durchschnittlich benötigten Trainingsanflüge waren bei Methode 1 (N=3) 100 und bei Methode 2 (N=2) 108. Bei Versuch 4 lag die durchschnittliche Performance bei Methode 1 (N=3) bei 76% und bei Methode 2 (N=2) bei 59%. Die durchschnittlich benötigten Trainingsanflüge waren bei Methode 1 (N=3) 107 und bei Methode 2 (N=2) 165. | 52 |
| Abbildung 21: Daten der Andressur von Versuch 1 (groß, unterschiedliche Pflanzen). Von der ersten Biene liegen keine Daten vor..... | 52 |
| Abbildung 22: Daten der Andressur von Versuch 2 (groß, gleiche Pflanzen) | 53 |
| Abbildung 23: Daten der Andressur von Versuch 3 (klein, unterschiedliche Pflanzen)..... | 53 |
| Abbildung 24: Daten der Andressur von Versuch 4 (klein, gleiche Pflanzen) | 53 |
| Abbildung 25: Protokollvorlage für Andressur und einen Trainingsdurchgang | 54 |
| Abbildung 26: Protokollvorlage für Tests | 55 |

TABELLENVERZEICHNIS

| | |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| Tabelle 1: Überblick über die durchgeführten Versuche | 20 |
| Tabelle 2: Kärtchenaufteilung bei Methode 2..... | 30 |
| Tabelle 3: Übersicht über die Anzahl (N) getesteter Individuen pro Versuch | 32 |
| Tabelle 4: Vergleich der durchschnittlichen Testperformances (alle Individuen, alle Distraktoren, alle Durchgänge) und Trainingsanflüge aller vier Versuche..... | 34 |

APPENDIX

DATENAUSWERTUNG – NACH METHODEN DIFFERENZIERT

Versuch 3: Kleine Targets – Muster unterschiedlicher Pflanzen

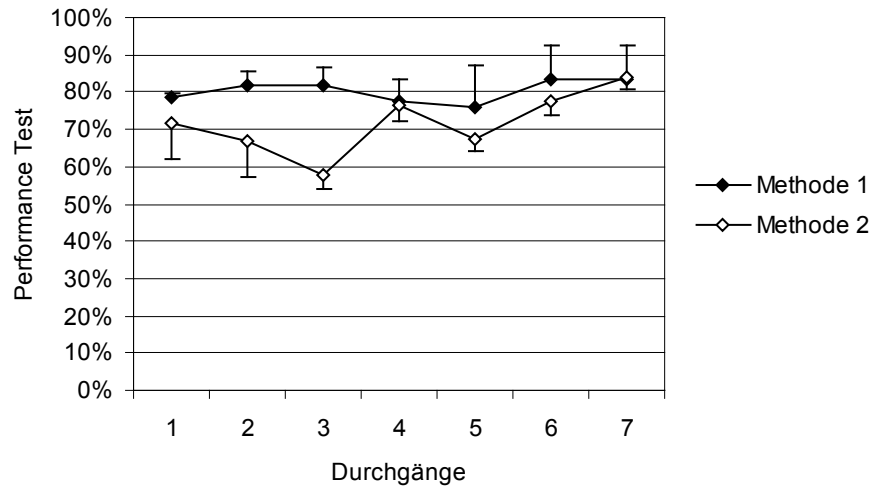


Abbildung 18: Durchschnittliche Testperformance im Verlauf der sieben Durchgänge bei den kleinen, leichten Targets. Dargestellt sind die Durchschnittswerte richtiger Entscheidungen aller Individuen und aller Distraktoren dieser Versuchsreihe, getrennt nach Methoden. Die durchschnittliche Testperformance lag bei Methode 1 (N=3) bei $80 \pm 6.51\%$ und bei Methode 2 (n=2) bei $72 \pm 5.39\%$.

Versuch 4: Kleine Targets – Muster der gleichen Pflanze

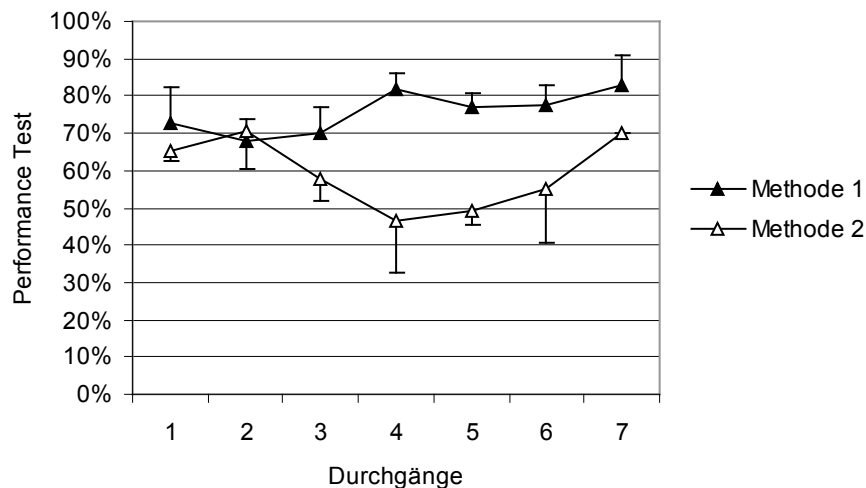


Abbildung 19: Durchschnittliche Testperformance im Verlauf der sieben Durchgänge bei den kleinen, schweren Targets. Dargestellt sind die Durchschnittswerte richtiger Entscheidungen aller Individuen und aller Distraktoren dieser Versuchsreihe, getrennt nach Methoden. Die durchschnittliche Testperformance lag bei Methode 1 (N=3) bei $76 \pm 6.3\%$ und bei Methode 2 (N=2) bei $59 \pm 7.24\%$.

Korrelation Training/Test

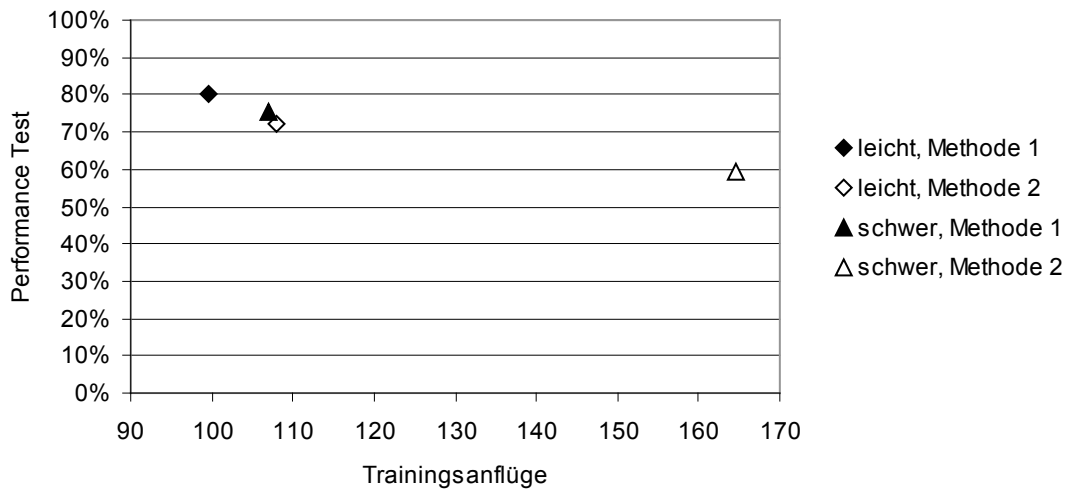


Abbildung 20: Anzahl der durchschnittlichen Trainingsanflüge, aufgetragen gegen die durchschnittliche Testperformance, unterschieden nach Methoden. Bei Versuch 3 lag die durchschnittliche Performance bei Methode 1 (N=3) bei 80% und bei Methode 2 (N=2) bei 72%. Die durchschnittlich benötigten Trainingsanflüge waren bei Methode 1 (N=3) 100 und bei Methode 2 (N=2) 108. Bei Versuch 4 lag die durchschnittliche Performance bei Methode 1 (N=3) bei 76% und bei Methode 2 (N=2) bei 59%. Die durchschnittlich benötigten Trainingsanflüge waren bei Methode 1 (N=3) 107 und bei Methode 2 (N=2) 165.

DATENAUSWERTUNG – ANDRESSUR

Bei jeder der folgenden Grafiken (**Abbildung 21-24**) ist zu sehen, dass beim Großteil der Bienen mit fortschreitender Dauer der Andressur ein Anstieg in der Performance zu sehen ist, beginnend bei ca. 60%. Das zeigt, dass bereits in der Phase der Andressur die Muster gelernt wurden und deshalb in der Testperformance kein weiterer Anstieg mehr stattgefunden hat.

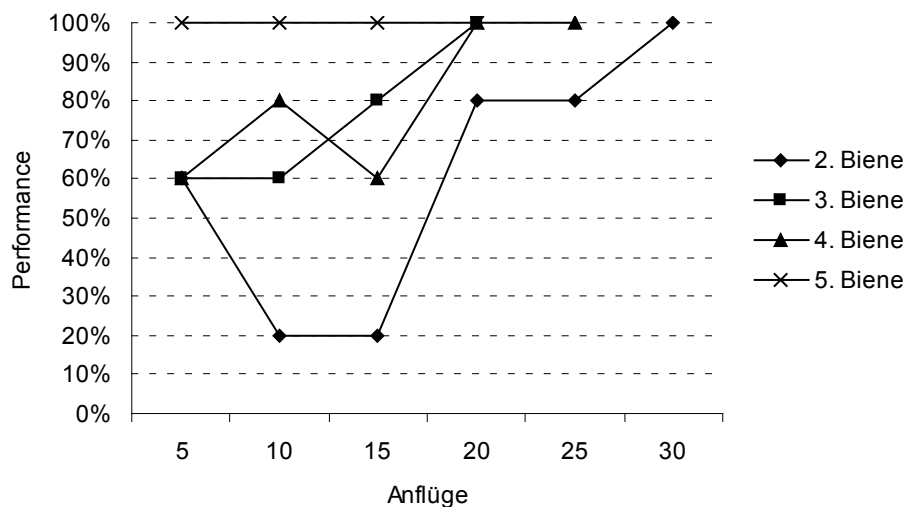


Abbildung 21: Daten der Andressur von Versuch 1 (groß, unterschiedliche Pflanzen). Von der ersten Biene liegen keine Daten vor.

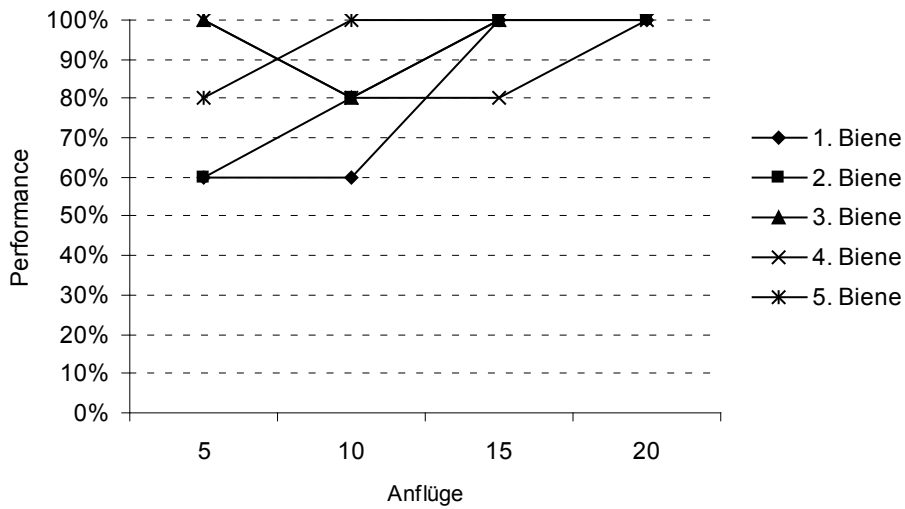


Abbildung 22: Daten der Andressur von Versuch 2 (groß, gleiche Pflanzen)

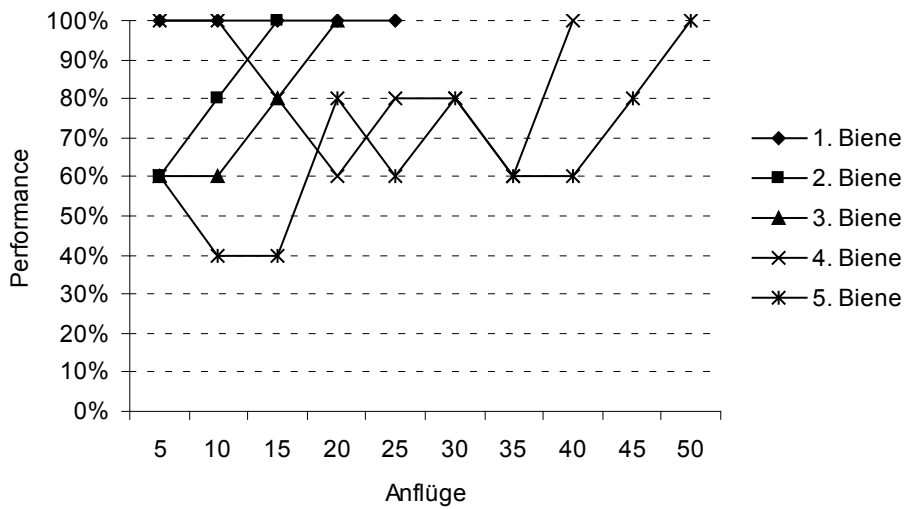


Abbildung 23: Daten der Andressur von Versuch 3 (klein, unterschiedliche Pflanzen)

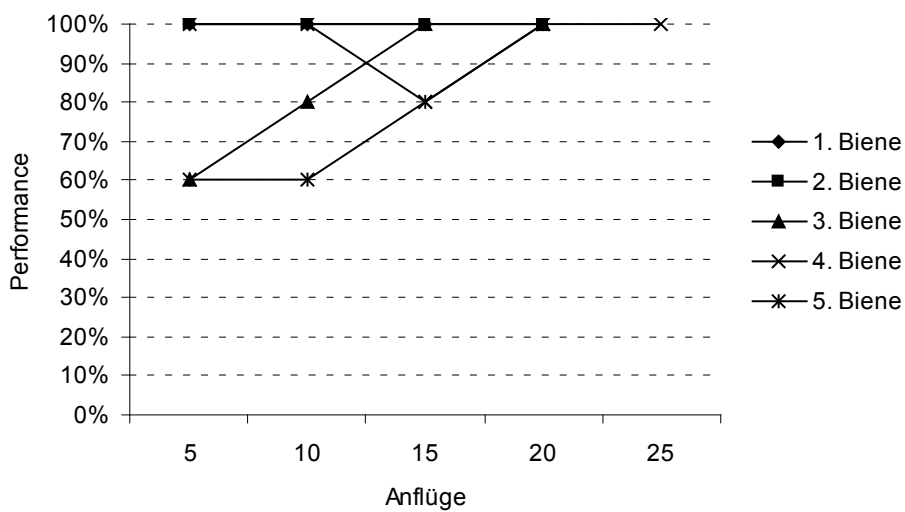


Abbildung 24: Daten der Andressur von Versuch 4 (klein, gleiche Pflanzen)

PROTOKOLLVORLAGEN

| Durchgang: | 1 | Target: | 2* | Datum: | | |
|---------------------------------------|--------|-----------|----------|---------------|-------------|-------------|
| Biene: | | Konz. ZL: | 25% 10µl | Konz. Feeder: | | |
| ANDRESSUR | | | | | | |
| | | | | | Bemerkungen | |
| mit Konstr., ohne drehen (mind.3): | | | | | | |
| ohne Konstr., ohne drehen (1-2): | | | | | | |
| ohne Konstr., mit drehen (1-2): | | | | | | |
| mit Löffel und 1 Blank (10): | | | | | | |
| 2 Target und 2 Blanks (5 richtig): | | | | | | |
| TRAINING | | | | | | |
| Nr. | Distr. | Target | | Distraktor | | Bemerkungen |
| | | Land | Abort | Land | Abort | |
| 1 | 5 | | | | | |
| 2 | 4 | | | | | |
| 3 | 3 | | | | | |
| 4 | 2 | | | | | |
| 5 | 1 | | | | | |
| 6 | 3 | | | | | |
| 7 | 5 | | | | | |
| 8 | 2 | | | | | |
| 9 | 3 | | | | | |
| 10 | 5 | | | | | |
| 11 | 3 | | | | | |
| 12 | 1 | | | | | |
| 13 | 4 | | | | | |
| 14 | 5 | | | | | |
| 15 | 3 | | | | | |
| Test: Distraktor 3 | | | | | | |
| Belohnung (2 Target + 2 Blanck, ~10): | | | | | | |
| 16 | 4 | | | | | |
| 17 | 5 | | | | | |
| Test: Distraktor 5 | | | | | | |
| Belohnung (2 Target + 2 Blanck, ~10): | | | | | | |
| 18 | 4 | | | | | |
| 19 | 2 | | | | | |
| 20 | 1 | | | | | |
| 21 | 2 | | | | | |
| 22 | 4 | | | | | |
| Test: Distraktor 4 | | | | | | |
| Belohnung (2 Target + 2 Blanck, ~10): | | | | | | |
| 23 | 1 | | | | | |
| 24 | 2 | | | | | |
| Test: Distraktor 2 | | | | | | |
| Belohnung (2 Target + 2 Blanck, ~10): | | | | | | |
| 25 | 1 | | | | | |
| Test: Distraktor 1 | | | | | | |
| Belohnung (2 Target + 2 Blanck, ~10): | | | | | | |

Abbildung 25: Protokollvorlage für Andressur und einen Trainingsdurchgang

| VERSUCHE (ohne Drehung, ohne Löffel) | | | | | | | | | | |
|--------------------------------------|-------------|--------------|-------------|--------------|-----|-------------|--------------|-------------|--------------|----|
| Distraktor 1 | | | | | | | | | | TL |
| Nr. | Target Land | Target Abort | Distr. Land | Distr. Abort | Nr. | Target Land | Target Abort | Distr. Land | Distr. Abort | |
| 1 | | | | | 11 | | | | | |
| 2 | | | | | 12 | | | | | TA |
| 3 | | | | | 13 | | | | | |
| 4 | | | | | 14 | | | | | |
| 5 | | | | | 15 | | | | | DL |
| 6 | | | | | 16 | | | | | |
| 7 | | | | | 17 | | | | | |
| 8 | | | | | 18 | | | | | DA |
| 9 | | | | | 19 | | | | | |
| 10 | | | | | 20 | | | | | |
| Distraktor 2 | | | | | | | | | | TL |
| Nr. | Target Land | Target Abort | Distr. Land | Distr. Abort | Nr. | Target Land | Target Abort | Distr. Land | Distr. Abort | |
| 1 | | | | | 11 | | | | | |
| 2 | | | | | 12 | | | | | TA |
| 3 | | | | | 13 | | | | | |
| 4 | | | | | 14 | | | | | |
| 5 | | | | | 15 | | | | | DL |
| 6 | | | | | 16 | | | | | |
| 7 | | | | | 17 | | | | | |
| 8 | | | | | 18 | | | | | DA |
| 9 | | | | | 19 | | | | | |
| 10 | | | | | 20 | | | | | |
| Distraktor 3 | | | | | | | | | | TL |
| Nr. | Target Land | Target Abort | Distr. Land | Distr. Abort | Nr. | Target Land | Target Abort | Distr. Land | Distr. Abort | |
| 1 | | | | | 11 | | | | | |
| 2 | | | | | 12 | | | | | TA |
| 3 | | | | | 13 | | | | | |
| 4 | | | | | 14 | | | | | |
| 5 | | | | | 15 | | | | | DL |
| 6 | | | | | 16 | | | | | |
| 7 | | | | | 17 | | | | | |
| 8 | | | | | 18 | | | | | DA |
| 9 | | | | | 19 | | | | | |
| 10 | | | | | 20 | | | | | |
| Distraktor 4 | | | | | | | | | | TL |
| Nr. | Target Land | Target Abort | Distr. Land | Distr. Abort | Nr. | Target Land | Target Abort | Distr. Land | Distr. Abort | |
| 1 | | | | | 11 | | | | | |
| 2 | | | | | 12 | | | | | TA |
| 3 | | | | | 13 | | | | | |
| 4 | | | | | 14 | | | | | |
| 5 | | | | | 15 | | | | | DL |
| 6 | | | | | 16 | | | | | |
| 7 | | | | | 17 | | | | | |
| 8 | | | | | 18 | | | | | DA |
| 9 | | | | | 19 | | | | | |
| 10 | | | | | 20 | | | | | |
| Distraktor 5 | | | | | | | | | | TL |
| Nr. | Target Land | Target Abort | Distr. Land | Distr. Abort | Nr. | Target Land | Target Abort | Distr. Land | Distr. Abort | |
| 1 | | | | | 11 | | | | | |
| 2 | | | | | 12 | | | | | TA |
| 3 | | | | | 13 | | | | | |
| 4 | | | | | 14 | | | | | |
| 5 | | | | | 15 | | | | | DL |
| 6 | | | | | 16 | | | | | |
| 7 | | | | | 17 | | | | | |
| 8 | | | | | 18 | | | | | DA |
| 9 | | | | | 19 | | | | | |
| 10 | | | | | 20 | | | | | |

Abbildung 26: Protokollvorlage für Tests

LEBENS LAUF



Persönliche Daten:

geboren am 20. Juli 1984
in Hainburg an der Donau
österreichische Staatsbürgerin
ledig

Bildungsgang:

| | |
|-------------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| 1990 – 1994 | Volksschule in Engelhartstetten |
| 1994 – 1998 | Hauptschule in Lasseo |
| 1998 – 2003 | Höhere Lehranstalt für wirtschaftliche Berufe in Neusiedl am See |
| WS 2003/04 | Studium der Rechtswissenschaften an der Universität Wien |
| SS 2004 – SS 2005 | Lehramtsstudium für die Unterrichtsfächer Französisch und Biologie & Umweltkunde an der Universität Wien |
| WS 2005/06 – SS 2010 | Lehramtsstudium für die Unterrichtsfächer Biologie & Umweltkunde und Haushaltsökonomie & Ernährung an der Universität Wien |

Berufserfahrung:

| | |
|------|---------------------------------------------------------------------------------|
| 2001 | dreimonatiges Praktikum im Hotel „Kaiser Franz-Joseph“ in Wien, Bereich Service |
| 2004 | zweiwöchiger Au-pair-Aufenthalt in Toulouse (Frankreich) |
| 2005 | dreiwöchiger Au-pair-Aufenthalt in Toulouse (Frankreich) |
| 2005 | Leiterin eines Französischkurses für Anfänger in Lasseo |
| 2007 | vierwöchige Arbeit als Betreuerin im Feriencamp Allentsteig |
| 2008 | fünfwöchiger Au-pair-Aufenthalt in Inch (Irland) |