



universität  
wien

# MASTERARBEIT / MASTER'S THESIS

Titel der Masterarbeit / Title of the Master's Thesis

„Die funktionelle Diversität von Pflanzengemeinschaften  
aus der Sicht von blütenbesuchenden Insekten“

verfasst von / submitted by

Lisa Wiesmann BSc

angestrebter akademischer Grad / in partial fulfilment of the requirements for the degree of  
Master of Science (MSc)

Wien, 2017 / Vienna 2017

Studienkennzahl lt. Studienblatt /  
degree programme code as it appears on  
the student record sheet:

A 066 831

Studienrichtung lt. Studienblatt /  
degree programme as it appears on  
the student record sheet:

Masterstudium Zoologie

Betreut von / Supervisor:

Prof. Dr. Jürg Schönenberger

## 1. Inhaltsverzeichnis

1. Inhaltsverzeichnis.....	2
1.1 Abbildungsverzeichnis.....	3
1.2 Tabellenverzeichnis.....	3
2. Einleitung .....	3
2.1 Funktionelle Diversität .....	4
2.2 Evolution der Farbpräsentation .....	5
2.3 Farbwahrnehmung von Hummeln .....	5
2.4 Farbwahrnehmung von Fliegen .....	6
2.5 Duftpräsentation und -wahrnehmung .....	7
2.6 Kombiniertes Signal.....	8
3. Material & Methoden .....	10
3.1 Untersuchungsflächen.....	10
3.2 Verwendete Spezies bei der olfaktorischen und visuellen Wahrnehmungsuntersuchung .....	11
3.3 Farbmessung und Auswertung.....	12
3.4 Duftmessung und Auswertung .....	13
3.5 Elektroantennographische Untersuchungen.....	13
3.6 Gegenüberstellung der neutralen und taxonspezifischen Distanzen .....	14
4. Ergebnisse .....	16
4.1 Abundanzen der Pflanzenfamilien entlang des Höhengradienten .....	16
4.2 Farbwahrnehmung der Versuchsspezies .....	17
4.3 Unterschiede der taxonspezifischen Farbwahrnehmung entlang des Höhengradienten.....	20
4.4 Auswertung der olfaktorischen Wahrnehmung der beiden Untersuchungsspezies .....	22

4.5	Gegenüberstellung der olfaktorischen und visuellen Wahrnehmung der Blütendiversität aus Sicht blütenbesuchender Insekten .....	23
5.	Diskussion.....	26
4.6	Wechselbeziehungen der Modalitäten Duft und Farbe.....	26
4.7	Die Multimodalität der Blütensignale .....	28
6.	Danksagung.....	30
7.	Literaturverzeichnis .....	31
8.	Anhang.....	35
8.1	Zusammenfassung .....	35
8.2	Abstract .....	36
9.	Eidesstattliche Erklärung.....	45

### 1.1 *Abbildungsverzeichnis*

Abb. 1:	Spektrale Sensitivitätskurven von <i>Bombus terrestris</i> und <i>Eristalis tenax</i> . ....	12
Abb. 2:	Spektrale Sensitivität der Photorezeptoren von <i>B. terrestris</i> . .....	18
Abb. 3:	Spektrale Sensitivität der Photorezeptoren von <i>E. tenax</i> . .....	19
Abb. 4:	Relative Anteile der verschiedenen Blütenfarben an den Untersuchungsflächen .....	21
Abb. 5:	Gegenüberstellung distanzbasierter Clusterdiagramme basierend auf den Datensätzen von Hummeln. ....	24
Abb. 6:	Gegenüberstellung distanzbasierter Clusterdiagramme basierend auf den Datensätzen von Schwebfliegen.....	25

### 1.2 *Tabellenverzeichnis*

Tab. 1:	Aufführung der Untersuchungsflächen .....	10
Tab. 2:	Aufführung der durchschnittlichen Blütenzahlen pro m <sup>2</sup> . .....	17
Tab. 3:	Gesamtanteil der wahrgenommenen Duftstoffklassen. ....	22

## 2. Einleitung

Für viele fremd bestäubte Pflanzenarten stellen Blütenbesucher (Insekten, Vögel, Säuger) den Vektor zur Pollenübertragung von einem Pflanzenindividuum zu einem anderen dar. Damit es zur erfolgreichen Reproduktion kommen kann, haben Pflanzen eine Reihe von Signalen entwickelt, um Bestäuber anzulocken (Muhlemann et al. 2014). Im Falle der Blütenbesucher finden sich nur einige Spezies, die als zuverlässige Bestäuber dienen. Die Bestäubersyndrom-Hypothese besagt, dass Blütenevolution auf der Selektion von Blütenmerkmalen durch die häufigsten und/oder effizientesten Besucher basiert. Blütencharakteristika sind also deren Präferenzen angepasst. Konvergenzen innerhalb dieser Blütenmerkmale zwischen unverwandten Arten sind auf die Spezialisierung auf gleiche Typen von Bestäubern zurückzuführen (Omura & Honda 2005; Lázaro et al. 2008).

Damit es zur Bestäubung kommt, wäre es von erheblichem Vorteil für die Pflanzen, würden einzelne Blütenbesucher möglichst ausschließlich Blüten der gleichen Art besucht (Chittka & Menzel 1992; Junker & Parachnowitsch 2015). Das Werben durch Belohnungen gewährleistet ein breites Spektrum an möglichen Bestäuberarten und eine effektive Bestäubung, sofern Individuen, die bereits eine belohnende Blüte besucht haben, eine höhere Tendenz zeigen, Blüten der gleichen Art häufiger zu besuchen (Waser 1986; Chittka & Menzel 1992). Das Erlernen der Signale einer belohnenden Blüte durch die Bestäuber setzt eine schnelle und leichte Unterscheidung von Signalen konkurrierender Arten voraus (Menzel 1967; Chittka & Menzel 1992).

Viele Charakteristika einer Pflanze können sie von sympatrischen Arten hervorheben. Unter anderem der Standort, die Blütenhöhe, die Blühdauer eines Tages und die Blütengröße, -form, -färbungsmuster, -symmetrieebene, sowie das Duftbouquet. All diese Faktoren beeinflussen sich gegenseitig in vielseitiger Weise. Ausgehend von diesen Charakteristika scheint das Duftbouquet allerdings der entscheidendste und die Blütenfärbung der weitreichendste Faktor zur Lokalisierung zu sein (Chittka & Menzel 1992, Junker & Parachnowitsch 2015).

## 2.1 Funktionelle Diversität

Funktionelle Diversität (FD) wird heute häufig als "Nutzen und Reichweite der Spezies und Organismusmerkmale, welche das Funktionieren eines Ökosystems beeinflussen" beschrieben. Dies bedeutet, dass zur Vermessung der FD eine Vermessung der funktionellen Merkmalsdiversität nötig ist. Diese funktionellen Merkmale sind Organismuskomponenten, welche die Prozesse einzelner Ökosystemstufen beeinflussen (Petchey & Gaston 2006).

Eine erhöhte Diversität innerhalb der funktionellen Merkmale einer Art ermöglicht ein größeres Spektrum der zu nutzenden Ressourcen und somit eine Koexistenz mit anderen konkurrierenden Arten (Ressourcennutzungskomplementarität) (Tilman et al. 2001; Petchey et al. 2004; Cardinale et al. 2006; Petchey & Gaston 2006). Die Diversität dieser funktionellen Merkmale kann somit als ein Maß für die Produktivität einer Gemeinschaft und die Funktionalität eines Ökosystems herangezogen werden, wobei funktionelle Merkmale Komponenten des Phänotyps eines Organismus sind (Petchey et al. 2004; Petchey & Gaston 2006; Cadotte et al. 2009). Die FD orientiert sich an der unterschiedlichen Ausprägung von Merkmalen innerhalb zu vergleichender Arten und analysiert die Distanzen (Unterschiede) der Arten innerhalb des dreidimensionalen Merkmalraumes. Die Einflüsse der Biodiversität auf das Funktionieren eines Ökosystems hängen natürlich von abiotischen Faktoren wie der geografischen Lage ab (bspw. die Fähigkeit zur Stickstoffspeicherung) und lassen daher nicht von einem Untersuchungsort auf einen anderen oder gar ganze Regionen schließen (Petchey et al. 2004; Petchey & Gaston 2006).

Da Bestäuber aufgrund der gegenseitigen Spezialisierung von der Blütendiversität abhängig sind, kann die Abnahme der Blütendiversität durch zunehmende Landnutzung zum Aussterben bestimmter Bestäuberarten führen (Fründ et al. 2010). Anfang der 2000 Jahre wurden einige Studien zum Thema der funktionellen Diversität veröffentlicht. Allein in den Jahren 2003-05 wurde sie in 238 Artikeln erwähnt. Hieran lässt sich erkennen, welches Gewicht ihr mittlerweile im Bereich der Ökologie beigemessen wird. Jedoch gibt es noch immer keine einheitliche Definition für die funktionelle Diversität, ebenso wenig, wie eine einheitliche Mess- und Deutungsweise (Petchey & Gaston 2006). Der Erhalt der biologischen Diversität ist zurzeit eines der größten Ziele von Umweltorganisationen und -ämtern, was

bedeutet, dass die Bedeutung der funktionellen Diversität für die Aufrechterhaltung und die Leistung eines Ökosystems immer mehr anerkannt wird (Fründ et al. 2010).

## 2.2 *Evolution der Farbpräsentation*

Blütenfarben und die Farbwahrnehmung der Bestäuber stehen in einem Signal-Empfänger-System zueinander, dessen Komponenten in einem koevolutiven Zusammenhang stehen (Kevan & Baker 1983; Waser 1983; Chittka & Menzel 1992; Arnold et al. 2009).

Farbstimuli können verschiedene Verhaltensreaktionen, wie Annäherung an die Blüte aus der Distanz oder auch die Nahbereichorientierung, die Landung und das Ausfahren der Mundwerkzeuge auslösen. Pflanzenarten, welche um die gleichen Bestäuberarten konkurrieren, evolvieren konvergent generelle, artenspezifische Blüten Signale, was zu einer Standardisierung dieser bestimmten Blüten Signale führt. Die Evolution abweichender Blüten Signale im Falle von konkurrierenden Arten verursacht Diversität (Lunau & Maier 1995). Durch die Entwicklung unterschiedlicher artspezifischer Farbpräferenzen kommt es in Pflanzengemeinschaften mit diversen Blütenfarben zur Reduzierung von Konkurrenz unter Blütenbesuchern und ebenfalls zur Erhöhung der pflanzlichen Ehrlichkeit bezüglich vorhandener Ressourcen. Somit könnte die voneinander abweichende Farbwahrnehmung von Bestäubern, für die divergente Farbgebung sympatrischer Pflanzenarten verantwortlich sein (Junker & Parachnowitsch 2015).

## 2.3 *Farbwahrnehmung von Hummeln*

Der grundsätzliche Bauplan der UV-Blau-Grün-Trichromaten scheint bis zu dem Vorfahren aller pterygoten Insekten im Devon zurückzureichen (Briscoe & Chittka 2001). Heutige Trichromaten der Hymenoptera weisen sehr ähnliche UV- ( $\lambda_{\max} \sim 340\text{nm}$ ), Blau- ( $\lambda_{\max} \sim 430\text{nm}$ ) und Grünrezeptoren ( $\lambda_{\max} \sim 535\text{nm}$ ) auf. Einige Arten zeigen einen zusätzlichen Rotrezeptor ( $\lambda_{\max} \sim 600\text{nm}$ ) (Peitsch et al. 1992). Die größten Sensitivitäten im Hinblick auf Wellenlängenunterschiede können in

Bereichen der Überschneidung von Sensitivitätsfunktionen zweier Photorezeptoren gefunden werden. Innerhalb dieser Regionen löst eine Veränderung der Wellenlänge einen maximalen Unterschied zwischen den entgegengesetzt verlaufenden Sensitivitäten der Photorezeptoren aus und ein großer Farbunterschied wird in Systemen wahrgenommen, in denen die Rezeptorsignale gemäß der Gegenfarbentheorie verarbeitet werden (Chittka & Menzel 1992).

Frisch geschlüpfte Blütenbesucher ererben Farbpräferenzen bevor individuelle Erfahrungen mit Blüten gemacht werden, während erlernte Farbpräferenzen anschließend temporäre Spezialisierungen von Bestäubern auf belohnende Blütenarten darstellen (Lunau & Maier 1995; Delle-Vedove et al. 2011). Hymenoptera wiesen in bisherigen Studien stets die Lernfähigkeit zur Verknüpfung bestimmter Blütenfarben mit einer Belohnung seitens der Blüte auf, was sogar die Unterscheidung von bekannten zu unbekanntem Blüten oder, im Falle der bekannten, auch belohnenden zu nicht-belohnenden Blüten erlaubt (Menzel 1979, Chittka et al. 1992; Chittka & Menzel 1992). Eine Spezialisierung auf solche präferierten Blütenfarben birgt hinsichtlich der wechselnden Umweltfaktoren und ihren mitunter negativen Einflüssen auf die Konstanz von Blüten als Nahrungsressource Nachteile für die Bestäuber. Daher besitzen Hymenoptera aufgrund ihrer hohen Lernfähigkeit gute Voraussetzungen, sich an ändernde Nahrungsquellen anpassen zu können. Es muss also eine Sinnesausstattung gegeben sein, die es ermöglicht Blütenpflanzen voneinander unterscheiden zu können (Chittka & Menzel 1992). Auch aus Sicht der Pflanzen ist die Präsentation einer einheitlichen Blütenfarbe entsprechend den Vorlieben der Bestäuber von Nachteil. Je häufiger ein Blütenbesucher konkurrierende Pflanzenarten aufgrund großer Ähnlichkeit anfliegt, desto mehr artspezifischer Pollen geht verloren, weniger Zeit verbringt das Individuum auf Blüten derselben Art und desto höher wird die Wahrscheinlichkeit, dass artfremder Pollen die eigenen Stigmata verklebt oder weiblichen Reproduktionsorgane stört (Chittka & Menzel 1992, Gumbert et al. 1999).

#### 2.4 *Farbwahrnehmung von Fliegen*

Ein Großteil der Diptera besitzt fünf Rezeptorarten, von denen vier für die Farbwahrnehmung genutzt werden. Diesen vier Rezeptoren werden häufig die

Bezeichnungen R7p (höchste Sensitivität im UV), R7y (höchste Sensitivität im violetten Licht), R8p (höchste Sensitivität im blauen Licht) und R8y (höchste Sensitivität im grünen Licht) zugeordnet. Die beiden p- oder y-Rezeptoren (p = „pale“, y = „yellow“) setzen sich jeweils zu den beiden Ommatidien-Typen zusammen, die bei Fliegen gefunden werden können. Farbstimuli werden neuronal in einem Gegenüberstellungssystem verarbeitet, sodass einer der beiden, im Ommatidium verschmolzenen Rezeptoren, stärker stimuliert wird als der andere. Daraus ergeben sich vier mögliche Farbkategorien in denen Fliegen visuelle Signale verarbeiten können (p+y+; p-y-; p+y-; p-y+), welche als Fliegen–UV, –blau, –gelb und –violett bezeichnet werden (Arnold et al. 2009; Trojé 1993).

## 2.5 *Duftpräsentation und -wahrnehmung*

Der charakteristische Duft einer Pflanze besteht aus einer Unzahl verschiedener Komponenten, die für jede Art in einer einzigartigen Zusammensetzung vorliegen (Kunze & Gumbert 2001). Da Pflanzen sessile Organismen sind, müssen sie sich ständig wechselnden Umweltbedingungen anpassen, um überleben und sich reproduzieren zu können. Für diese umweltbedingten Adaptationen ist eine große Bandbreite von spezialisierten Metaboliten nötig, die auch natürliche Pflanzenprodukte genannt werden. Etwa 1% dieser Metaboliten entsprechen flüchtigen organischen Stoffen (VOC´s), die lipophile Flüssigkeiten mit geringem molekularem Gewicht und hohem Verdunstungsdruck bei Umgebungstemperatur darstellen. Sie werden in allen Pflanzenteilen synthetisiert und ihre physikalischen Eigenschaften erlauben ihnen einen freien Membrantransport, sodass sie in das Umfeld abgegeben werden können. Die größten Mengen und Diversitäten dieser VOC´s werden in den Blüten produziert, wo sie im Vergleich zu anderen Pflanzenorganen neben der Abwehr (Pathogene und Florivore) auch der Anlockung von Besuchern dienen (Muhlemann et al. 2014).

Die primäre Funktion flüchtiger Blütenstoffe ist die Vermittlung von ökologischen Interaktionen zwischen den Blüten und möglichen Besuchern, was auch Bestäuber umfasst. Somit gewährleisten sie den reproduktiven und evolutionären Erfolg der Pflanzen, indem der Pollentransfer auf Artgenossen erzielt wird (Kunze & Gumbert 2001; Muhlemann et al. 2014). Die Anlockung von Bestäubern über größere



Distanzen wird durch die Emission der Petalen-Duftstoffe gewährleistet. Von Nektarien oder Pollen abgegebene VOC's dienen eher der Verfügbarkeitsanzeige von Nahrungsressourcen und sollen zum Landen, Fressen und der Reproduktion verleiten (bspw. verströmen manche Orchideen Duftstoffe, die Pheromone mancher weiblicher Bestäuber imitieren, um Männchen dieser Art zur Kopulation zu bewegen) (Muhlemann et al. 2014).

Bis heute wurden mehr als 1700 Duftstoffkomponenten in über 900 blühenden Pflanzenarten beschrieben. Um Florivore von einem Besuch abzuhalten und Bestäuber zu einem solchen zu bewegen, müssen Pflanzen eine gute Balance zwischen anziehenden und abschreckenden VOC's finden, sodass eine Unmenge möglicher Duftstoffkombinationen möglich ist. Daher lässt sich nach wie vor nicht anhand eines bestimmten Duftbouquets einer Pflanze die Bestäubergilde vorhersagen (Muhlemann et al. 2014).

## 2.6 *Kombiniertes Signal*

Die Relevanz von visuellen und olfaktorischen Signalen zur Anlockung von Bestäubern hat in bisherigen Studien zu teils enormen Abweichungen geführt. So sahen einige das Duftbouquet der Pflanzen als den entscheidenden Faktor an (Vereecken & Schiestl 2009) und andere wiederum erachteten die Farbpräsentation als wichtigstes Motiv zur Interaktion (Hirota et al. 2012). Ein eindeutiger Trend geht allerdings zurzeit dahin, Duft und Farbe als ein kombiniertes Signal zu betrachten, da multimodale Signale besser unterschieden, eingepreßt und erlernt werden können, als Signale einer einzigen Modalität (Kunze & Gumbert 2001; Delle-Vedove et al. 2011; Leonard et al. 2011; Junker & Parachnowitsch 2015). In den meisten Fällen beeinflusst nicht nur die Präferenz für eine dieser Modalitäten, sondern eine Hierarchie unter diesen den Blütenbesuch (Omura & Honda 2005). Sobald unterschiedliche Modalitäten von einem Sender präsentiert werden, können sie sich entweder gegenseitig in ihrer Funktion beeinflussen oder beide addieren sich auf, beziehungsweise wirken zusammen mit einer gemeinsamen Funktion (Junker & Parachnowitsch 2015). So können beispielsweise nicht-belohnende Blüten innerhalb einer Pflanzengemeinschaft aufgrund der Multimodalität verschiedener Merkmale

erkannt werden und die Effizienz des Fouragierens wird erhöht (Omura & Honda 2005; Delle-Vedove et al. 2011).

Betrachtet man die biosynthetische Entstehung mancher Duftklassen und Pigmente, können einige in direktem Zusammenhang miteinander stehen, da ihren Synthesierungswegen die gleichen Vorläuferstoffe zugrunde liegen. So werden Carotinoide und Monoterpene beispielsweise jeweils durch den Pyruvat-Kreislauf synthetisiert (Majetic et al. 2006; Delle-Vedove et al. 2011; Junker & Parachnowitsch 2015). Aufgrund dessen sind einige Kombinationen aus beiden Instanzen in diesen gemeinsamen Synthesewegen begründet und treten nicht getrennt voneinander auf. Solche Verknüpfungen gehen nicht aus der natürlichen Selektion hervor (Delle-Vedove et al. 2011).

Die Frage, die sich somit stellt ist, ob die Farbpräsentation bestimmter Pflanzenarten unweigerlich mit der Zusammensetzung ihres Duftbouquets zusammenhängt und die daraus resultierende Kombination der Modalitäten ebenfalls als zusammenhängend von den Blütenbesuchern wahrgenommen wird. Daher wurde ausgehend von der Feststellung, dass sich Blüten besuchende Insekten stark in ihrer Ausstattung mit olfaktorischen und visuellen Rezeptoren unterscheiden, die Hypothese überprüft, ob aus der Sicht verschiedener Insektentaxa die olfaktorische und visuelle Zusammensetzung von Pflanzengemeinschaften unterschiedlich wahrgenommen wird oder nicht.

### 3. Material & Methoden

#### 3.1 Untersuchungsflächen

Im Sommer 2014 wurden acht Wochen lang (Mai – Juni) alpine Blütenpflanzen auf sieben verschiedenen Untersuchungsflächen entlang der Großglockner Hochalpenstraße (Salzburg, Österreich) beprobt und analysiert. Die Untersuchungsflächen verteilten sich regelmäßig auf einem gesamten Höhenunterschied von 1424 m, zwischen dem niedrigsten Vermessungsstandort (1146 m ü. NHN) und demjenigen mit der höchsten Lage (2570 m ü. NHN).

An jeder Untersuchungsfläche (Tab 1) wurden sämtliche Blütenpflanzen bestimmt, ihre Abundanz vermerkt und einige Pflanzen- bzw. Blütenmerkmale (z.B. Pflanzen-/Blütenhöhe, Blütendurchmesser/-winkel, Blattfläche/-breite/-länge/-dicke/-gewicht, Nektartiefe/-weite) vermessen. Zusätzlich wurden von allen Blüten vor Ort Düfte angereichert und mithilfe von Duftfallen gesammelt. Ebenso wurde die spektrale Reflexion der Blüten und Blätter gemessen.

Tab. 1: Aufführung der unterschiedlichen Untersuchungsflächen mit Angaben zu der Höhenlage, der Größe, dem Untersuchungsdatum und vorhandenen Merkmalen.

Untersuchungs- fläche	Höhenlage [m.ü.NHN]	Größe [m <sup>2</sup> ]	Untersuchungs- datum	Merkmale
1.	1146	210	20.05.2016	ebene Weidefläche
2.	1281	35	26.05.2016/ 24.06.2016	Zweimalig untersucht, direkt an einer Haltebucht gelegen
3.	1447	52	27.05.2016	ebenfalls an Haltebucht gelegen, allerdings weiter abseits von der Straße

4.	1724	1520	05.06.2016	weit ausgezogen, zusammengesetzt aus mehreren Pflanzen- ansammlungen
5.	2086	234	16.06.2016/ 02.07.2016	witterungsbedingt unterbrochene Untersuchung auf felsigerem Untergrund
6.	2275	108	12.06.2016	Hochgebirgsmulde mit welligem Gelände
7.	2570	60	10.06.2016	abschüssiges Gelände direkt unterhalb der Aussichtsstelle „Edelweißspitze“

### 3.2 *Verwendete Spezies bei der olfaktorischen und visuellen Wahrnehmungsuntersuchung*

Bienen (Hymenoptera: Apoidea) und Schwebfliegen (Diptera: Syrphidae) zählen in temperaten Regionen zu den wichtigsten Bestäubern. Da innerhalb der beobachteten Untersuchungsflächen Hummeln und Schwebfliegen die abundantesten Taxa darstellten, wurden im Sommer 2014 lebende, adulte Vertreter der Arten *Bombus terrestris* (Apidae: Hymenoptera) und *Eristalis tenax* (Syrphidae: Diptera) dem botanischen Garten der naturwissenschaftlichen Fakultät in Salzburg entnommen. Diesen wurde einige Minuten lang vor dem Start der Messungen die Möglichkeit zur Akklimatisierung an die Laborräumlichkeiten der Versuchsdurchführung (24 °C ± 2 °C) gegeben.

Anschließend wurden mit beiden Arten elektroantennographische Untersuchungen durchgeführt, um ihre olfaktorische Wahrnehmung zu ermitteln. Die spektrale Sensitivität beider Arten wurde nicht an lebenden Individuen erhoben, sondern der Literatur entnommen (s. unten).

### 3.3 Farbmessung und Auswertung

Von allen bestimmten Blütenpflanzen innerhalb der Untersuchungsflächen wurde die spektrale Reflexion mithilfe eines Spektrometers (Jaz spectrometer, Ocean Optics, Ostfildern, Deutschland), welches mit einer gepulsten Xenon Lichtquelle (Jaz-PX light source, Ocean Optics, Ostfildern, Deutschland) gekoppelt war, vermessen. Vor jeder Messung wurde das Gerät hierbei mithilfe eines Weiß- (Spectralon®) und eines Schwarzstandards (schwarzer Karton) kalibriert. Die Messungen wurden an jeweils drei verschiedenen Blüten derselben Art aus einem 45°-Winkel zur Oberfläche durchgeführt.

Die spektralen Sensitivitätskurven (Abb. 1) der beiden Arten wurden im Fall von *B.terrestris* einem Artikel von Peitsch et al. (1992) und für *E.tenax* aus Kelber et al. (2001) entnommen. Aus den entnommenen Sensitivitätskurven konnten die einzelnen Datenpunkte im Wellenlängenbereich von 300 – 700nm mithilfe des Programmes CurveSnap (*public domain*, open source) generiert und diese mit den Reflexionskurven der Blüten zum Quantum Catch verrechnet werden.

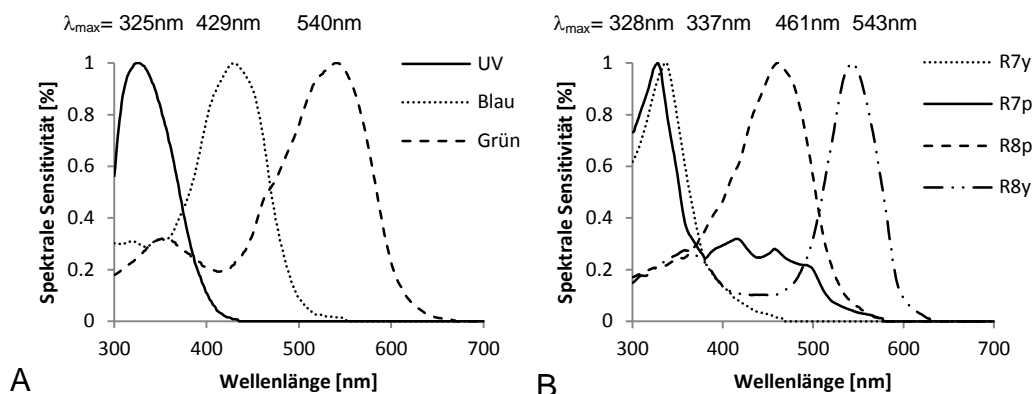


Abb. 1: Spektrale Sensitivitätskurven von *Bombus terrestris* (A) und *Eristalis tenax* (B) mit den Absorptionsmaxima der drei (*B.terrestris*) bzw. vier (*E.tenax*) verschiedenen Photorezeptoren. Viele Diptera besitzen bis zu fünf verschiedene Photorezeptoren, die sich in zwei generellen Typen von Ommatidien zusammensetzen. Die Ommatidien enthalten entweder die beiden p-Typ („pale“) Rezeptoren (R7p + R8p) oder die beiden y-Typ („yellow“) Rezeptoren (R7y + R8y), sodass sich aus der Sicht der Fliegen vier verschiedene Farbkategorien je nach Sensitivität der Rezeptor-Typen ergeben (p+y+; p-y-; p+y-; p-y+).

### 3.4 *Duftmessung und Auswertung*

Die flüchtigen Duftstoffe aller Blütenpflanzen wurden im Feld mithilfe einer dynamischen „Head Space Analyse“ gesammelt. Dazu wurden Blüten von lebenden Pflanzen in geruchslosen Bratschlauchsäckchen eingeschlossen und der Blütenduft innerhalb dieser (Head Space) für 45 min angereichert. Diese angereicherte Luft wurde anschließend für zwei Minuten bei einer Luftdurchflussgeschwindigkeit von  $200 \text{ ml min}^{-1}$  durch Duftstofffallen gesaugt. Solche Fallen enthielten eine Mischung aus 1,5 mg Tenax-TA (mesh60-80; Supelco, Deutschland) und 1,5 mg Carbotrap B (mesh 20-40; Supelco, Deutschland).

Im Labor wurden die gesammelten Duftstoffe anschließend mithilfe eines, mit einem GC-MS (Model QP2010 Ultra EI, Shimadzu, Japan) gekoppelten, TD (Thermale Desorption) -System (Model TD-20, Shimadzu, Japan) von den Fallen gelöst. Der Gaschromatograph (GC) war mit einer 60 m langen Säule (Zebron ZB-5, Newport Beach, USA) eines Durchmessers von 0,25 mm und einer Filmstärke von  $0,25 \mu\text{m}$  ausgerüstet. Der Säulenfluss (Helium) fand mit einer Rate von  $1,5 \text{ ml min}^{-1}$  statt. Die Ofentemperatur wurde hierbei für eine Minute bei  $40^\circ\text{C}$  konstant gehalten und anschließend um  $6^\circ\text{C min}^{-1}$  bis zu einem Maximum von  $250^\circ\text{C}$  erhöht. Die Oberfläche des Massenspektrometers (MC) wurde auf eine Temperatur von  $260^\circ\text{C}$  festgelegt und die Ionenquelle auf  $200^\circ\text{C}$ . Für die Identifikation der Duftkomponenten nutzten wir eine GCMSolutions Software (Version 2.72, Shimadzu, Japan), sowie die Massenspektren authentischer Standards, Spektren-Bibliotheken (ADAMS, ESSENTIALOILS-23P, FFNSC 2, W9N11) und mithilfe von n-Alkanen generierte Kovats-Indizes.

### 3.5 *Elektroantennographische Untersuchungen*

Um festzustellen, welche Duftstoffkomponenten von *B. terrestris* und *E. tenax* wahrgenommen werden können, wurde ein, an den Gaschromatographen gekoppeltes, elektroantennographisches Nachweis-System (GC-EAD) verwendet. Der aus der Säule des GCs austretende Gasstrom wurde mittels Splitter (AFT splitter package, Shimadzu, Japan) getrennt und zwei Drittel zum EAD überführt (Transferabschnitt wurde auf  $220^\circ\text{C}$  erhitzt).

Für die Analyse wurden zwei unterschiedliche Duftstoffmischungen erzeugt, welche die am häufigsten vertretenen Standardsubstanzen enthielten (s. Anhang Tab. 2). Ein  $\mu\text{l}$  Aliquot dieser wurde bei einer Ofentemperatur von  $40\text{ }^{\circ}\text{C}$  in das GC/EAD-System gegeben. Über einen Gasspalter (Gerstel, Mülheim, Germany) wurde ein Teil dem Detektor (FID) zugeführt, der andere über einen befeuchteten Luftstrom einer frisch präparierten Insektenantenne. Bei Zugabe des Aliquots ist besagter Gasspalter noch nicht geöffnet und somit erfolgte noch kein Transport der Gase zum Detektor beziehungsweise zu den Insektenantennen. Eine Minute nach der Zugabe wurde der Gasspalter geöffnet (1:100) und der Ofen wurde um  $6\text{ }^{\circ}\text{C min}^{-1}$  auf  $250\text{ }^{\circ}\text{C}$  erhitzt. Wie bei der GC-MS-Analyse bereits beschrieben, wurde eine ZB-5 Säule (Wasserstoff als Transportgas) mit einem Säulenfluss von  $1,5\text{ ml min}^{-1}$  genutzt (Zito et al. 2015).

Im Fall der Hummeln wurde die Antenne nach Betäubung der Tiere (durch  $\text{CO}_2$ ) an der Basis abgetrennt und mit beiden Spitzen zwischen zwei Glaskapillarelektroden gespannt, welche mit Ringerlösung für Insekten (8.0 g/l NaCl, 0.4 g/l KCl, 0.4 g/l CaCl) gefüllt und mit Silberdrähten verbunden waren. Bei den Fliegen wurde der gesamte Kopf abgetrennt. Eine der beiden Kapillaren wurde in Kontakt mit der Schnittstelle und die andere mit der Spitze der Antenne gebracht. Um eventuelles Hintergrundrauschen zu minimieren, wurden den Fliegen zusätzlich die Mundwerkzeuge und Arista entfernt. Als EAD-aktiv wurden solche Duftstoffkomponenten betrachtet, die in mindestens drei Versuchsdurchführungen zur Depolarisation der olfaktorischen Sinneszellen führten (Zito et al. 2015).

### 3.6 Gegenüberstellung der neutralen und taxonspezifischen Distanzen

Um die Diversität einer Pflanzengemeinschaft berechnen und visualisieren zu können, wurden mithilfe des Statistikprogrammes R-Studio (Version 1.0.44, *open source*) die merkmalsbasierenden Distanzen (bezüglich Duft und Farbe) der Pflanzen berechnet und eine hierarchische Clusterung in Baumstruktur (Dendrogramm) erstellt. Die darin enthaltenen euklidischen (s. Farbe), beziehungsweise Bray-Curtis (s. Duft) Distanzen zwischen den Spezies stellten dabei die funktionellen Distanzen der Pflanzen in den quantitativen Merkmalen dar. Die Distanzen beider Modalitäten

wurden hierbei mithilfe des R-Paketes *vegan* (Community Ecology Package, Oksanen et al. 2008-2016) berechnet.

Die neutralen Dendrogramme der beiden Modalitäten berechneten sich basierend auf den originalen Duftbouquets und Reflexionsspektren der untersuchten Pflanzenspezies wie folgt. Nach der Analyse der von den jeweiligen Arten emittierten Duftstoffkomponenten (ng/h), ließ sich eine Clusterung anhand der Ähnlichkeit (Zusammensetzung und Menge) der Pflanzen innerhalb dieses Merkmales erstellen. Ähnlich wurde hier bei der spektralen Reflexion der Blüten verfahren. So wurde eine neutrale Clusterung der untersuchten Pflanzen anhand der Intensität der spektralen Reflexion pro nm Wellenlängenbereich erzeugt.

Zusätzlich wurden Dendrogramme für die visuelle und olfaktorische Wahrnehmung von *B. terrestris* und *E. tenax* konstruiert. Für die Verarbeitung der Farbdaten wurde das Paket *pavo* für R genutzt (Maia et al. 2013). Mit dessen Hilfe ließen sich die Reflektionskurven der Pflanzen mit den Sensitivitätskurven der Insekten verrechnen und eine hierarchische Clusterung konnte erstellt werden. Die euklidischen Distanzen der visuellen Wahrnehmung der Insekten basierten demnach auf dem Quantum catch jedes einzelnen Photorezeptors (*vismodel* Funktion des *pavo* Paketes). Im Falle der olfaktorischen Wahrnehmung wurde die jeweilige relative Wahrnehmung der Duftklassen (im Vergleich zu der am stärksten wahrgenommenen Klasse) mit der Peak Area der emittierten Duftstoffkomponenten im Pflanzenbouquet zur taxonspezifischen Wahrnehmung verrechnet. Die darauf basierenden Bray-Curtis-Distanzen gaben Aufschluss über die Ähnlichkeiten in der olfaktorischen Wahrnehmung der unterschiedlichen Pflanzenspezies.

In einem sogenannten Tanglegram (*dendextend* Paket für R-Studio, Galili 2015) konnten anschließend die neutralen Dendrogramme und die wahrnehmungsspezifischen Dendrogramme der Insekten bezüglich der merkmalsbasierenden Distanzen statistisch und visuell in Beziehung gesetzt werden. In einer solchen Zusammenstellung wurden die Dendrogramme so weit rotiert, dass eine möglichst geringe Überschneidung von Verbindungslinien (s. Abb 5 + 6) innerhalb eines Tanglegrammes zustande kam. Diese dienten dem Vergleich von Abweichungen, zwischen 1) der Farbwahrnehmung und den neutralen Farbdistanzen, 2) der Duftwahrnehmung und den neutralen Duftdistanzen und 3) der Farbwahrnehmung der Arten und deren Duftwahrnehmung. Um die Korrelation



(Ähnlichkeit) der neutralen Distanzen mit den, auf der Wahrnehmung der Insekten basierenden, Distanzen zu ermitteln, wurde ein Manteltest angewendet.

## 4. Ergebnisse

### 4.1 *Abundanzen der Pflanzenfamilien entlang des Höhengradienten*

Jede der untersuchten Wiesenflächen wurde von einer bestimmten Pflanzenfamilie dominiert (s. Anhang Abb. 1), bis auf die dritte Untersuchungsfläche, die in den prozentualen Anteilen drei Familien in überwiegend gleichem Maße aufweist. Doldenblütler (Apiaceae) dominierten beispielsweise die größeren Höhen (UF5: 98,36%; UF6: 91,27%). Bei nicht allen Familien allerdings waren die höchsten prozentualen Anteile auf bestimmte Höhenkategorien beschränkt, so nahmen Nelkengewächse (Caryophyllaceae) die größten Anteile der untersten (UF1: 47,6%) und der obersten Untersuchungsflächen ein (UF7: 60,98%). Wie bereits erwähnt wurde nur eine Untersuchungsfläche nicht von nur einer Pflanzenfamilie dominiert. Die Dritte wies somit in etwa gleich große Anteile von Lippenblütlern (21,7%), Rosengewächsen (27%) und Baldriangewächsen (26,6%) auf. Auffällig ist bei der Höhenverteilung fast aller Pflanzenfamilien, dass sie beispielsweise in geringen Höhen anzufinden sind, in mittleren Höhen nicht und in großen Höhen sogar den Hauptanteil der Blütenpflanzen ausmachen können (s. Anhang 1 Apiaceae).

Die mit Abstand größte Blütendichte konnten wir auf der zweiten UF (1281 müNHN), bei der ersten Vermessung dieser, beobachten (11216 Blüten/m<sup>2</sup>). Die geringsten Blütendichten wurden auf der ersten UF aufgenommen, die am frühesten im Jahr vermessen wurde und der Vierten, welche sehr weit ausgezogen mit einigen Pflanzenansammlungen war. Interessant zu beobachten ist der enorme Rückgang der Blütenabundanz zwischen der ersten (11216 Blüten/m<sup>2</sup>) und der zweiten (1006 Blüten/m<sup>2</sup>) Vermessung der zweiten UF, die in etwa einen Monat auseinanderlagen.

Tab. 2: Aufführung der durchschnittlichen Blütenanzahl pro m<sup>2</sup> auf den 7 unterschiedlichen Untersuchungsflächen. Berechnung aus der gesamten Blütenabundanz und der Größe der Untersuchungsfläche [m<sup>2</sup>]. 2(2) umfasst die zweite Vermessung der zweiten Untersuchungsfläche.

<b>Untersuchungsfläche</b>	<b>Größe der Untersuchungsfläche [m<sup>2</sup>]</b>	<b>Anzahl der vermessenen Blütenpflanzen -arten</b>	<b>Blütenabundanz Gesamt</b>	<b>Durchschnittliche Blütenzahl pro m<sup>2</sup></b>
1	210	11	1635	8
2	35	11	392574	11216
2(2)	35	12	35218	1006
3	52	15	7134	137
4	1520	18	12999	9
5	234	16	372658	1593
6	108	21	74829	693
7	60	11	1922	32

#### 4.2 Farbwahrnehmung der Versuchsspezies

Durch den Vergleich der, mit dem Photospektrometer, erhaltenen Reflexionskurven der Pflanzenarten mit den spektralen Sensitivitätskurven von *B. terrestris* und *E. tenax*, ließ sich (basierend auf den Farbwahrnehmungskategorisierungen von Chittka et al. (1994) für *B.t.* und Trojé et al. (1993) für *E.t.*), feststellen, wie unterschiedliche Blütenfarben von den Insekten wahrgenommen werden.

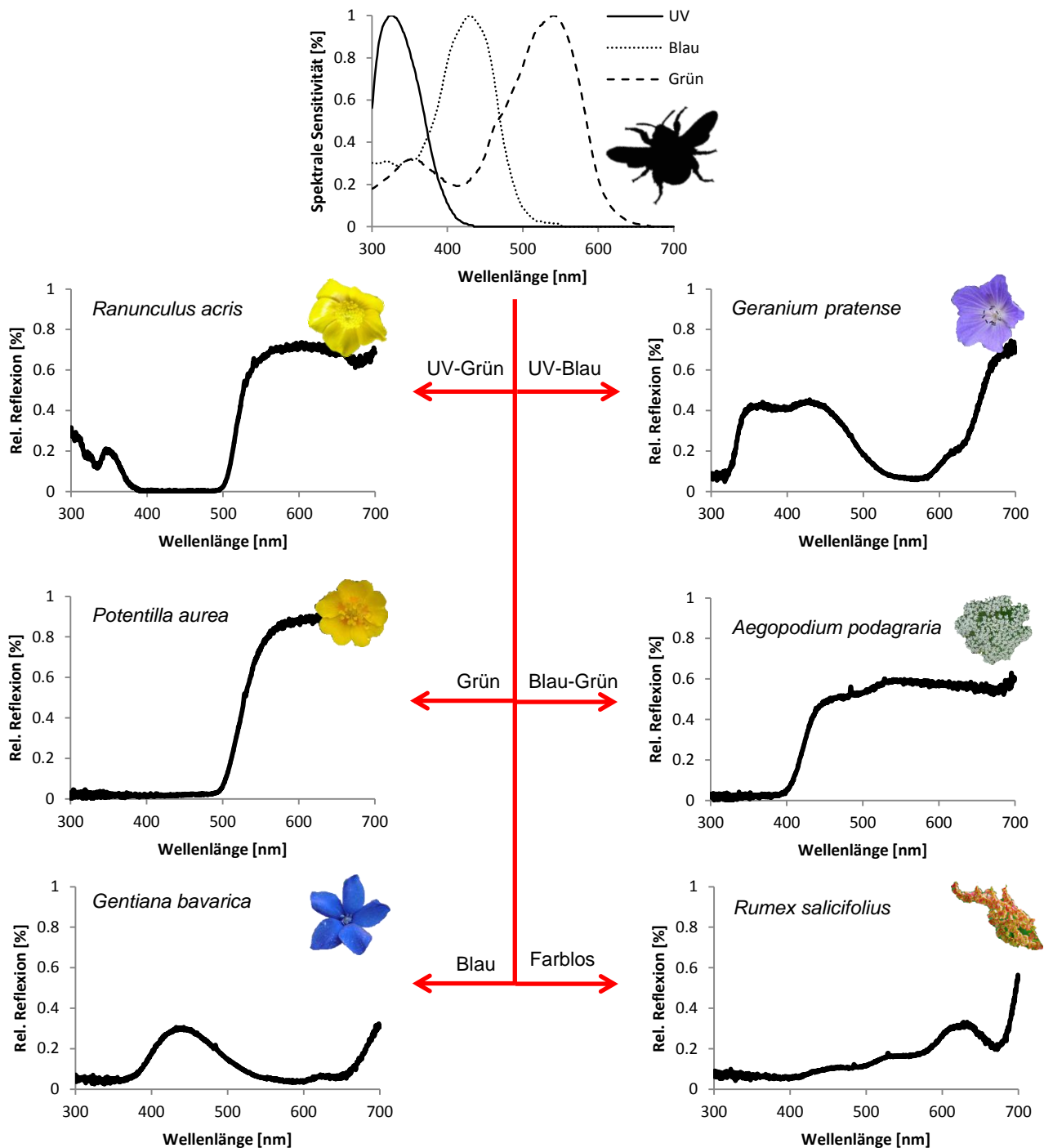


Abb. 2: Spektrale Sensitivität der Photorezeptoren von *B. terrestris*, Reflexionsspektren unterschiedlicher Pflanzenarten im Bereich zwischen 300-700 nm und daraus ergebene Farbkategorien in denen diese aus Sicht von *B. terrestris* wahrgenommen werden.

Aus den Möglichkeiten, der gleichzeitigen Anregung mehrerer oder auch nur einzelner Photorezeptoren von *B. terrestris*, ergeben sich sechs verschiedene Farbkategorien, die diese wahrnehmen können (Abb. 2). Sollte kein Rezeptor in ausreichendem Maß, beziehungsweise eindeutiger als die anderen Rezeptoren gereizt werden, ist eine Zuordnung zu einer bestimmten Farbkategorie neuronal nicht

möglich und die Blüte kann nicht als, vom Hintergrund hervorgehoben, erkannt werden (Chittka et al. 1994). Im Falle von *Rumex salicifolius* wird beispielsweise keiner der drei Photorezeptoren gereizt und die Infloreszenz wird von der Hummel als farblos wahrgenommen. Blüten, die für den Menschen gelb erscheinen, können sich für Insekten in ihrer Reflexion von UV-Licht unterscheiden (s. *Ranunculus acris* und *Potentilla aurea*).

Im Unterschied zu den Trichromaten nehmen Fliegen, so auch *E. tenax*, nur vier verschiedene Farbkategorien wahr.

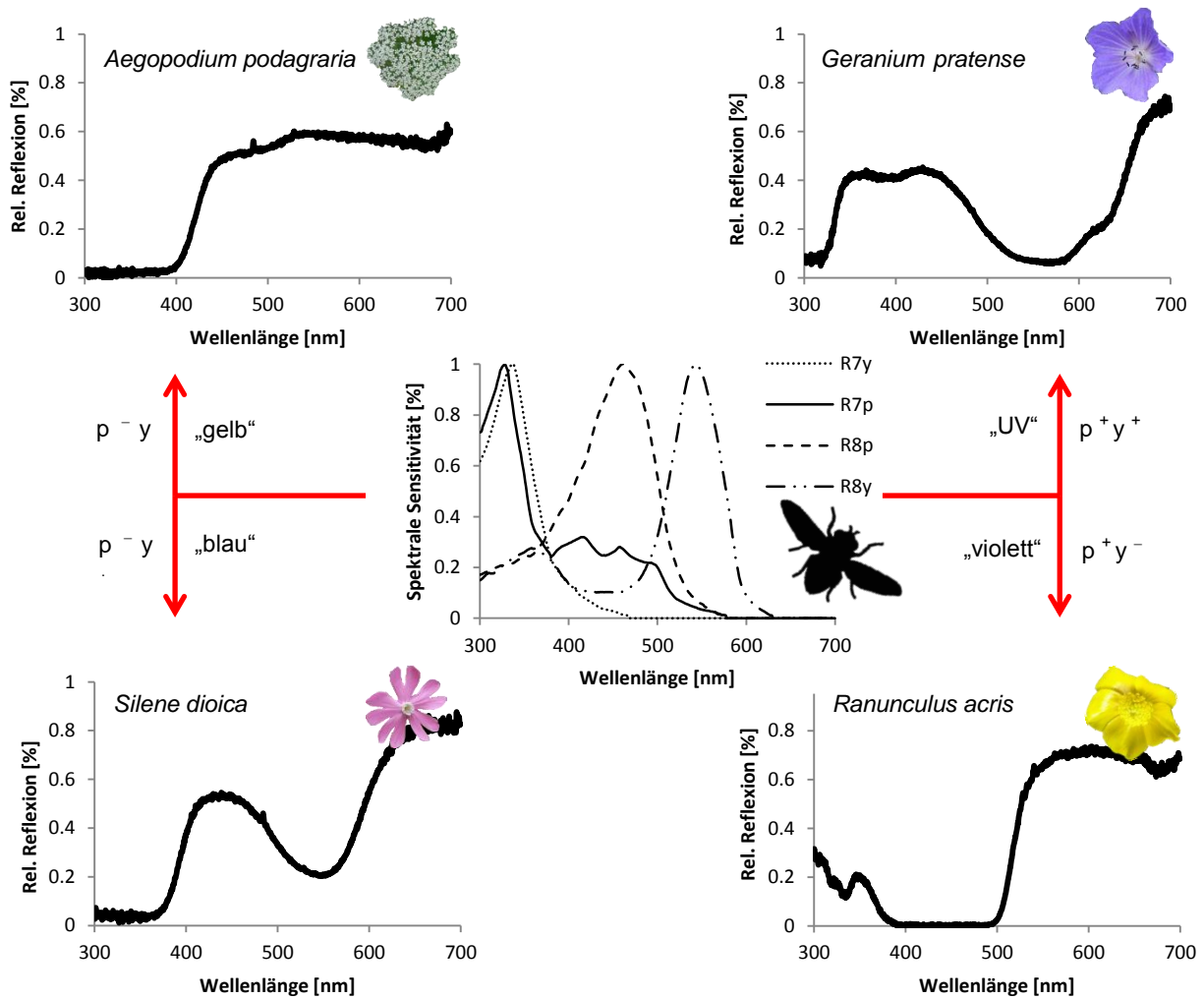
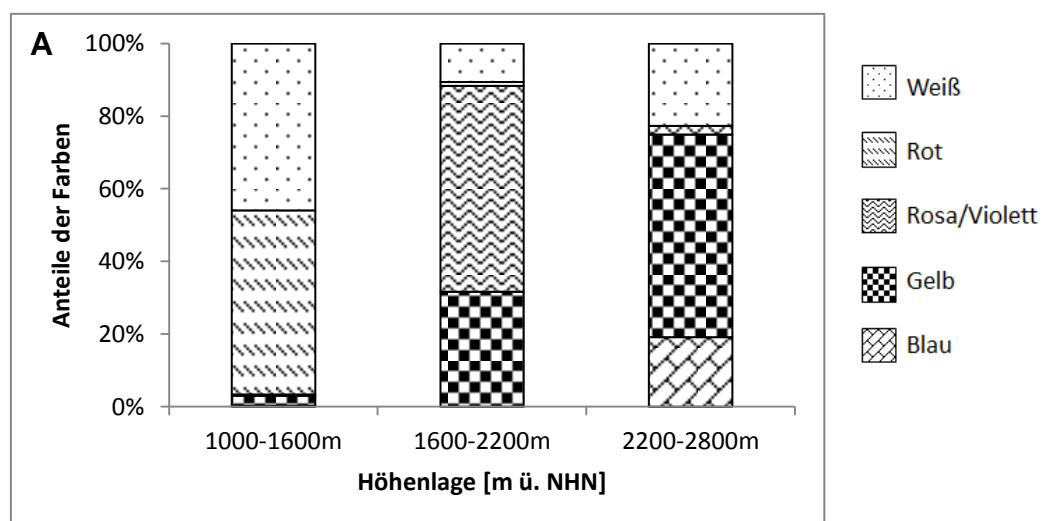


Abb. 3: Spektrale Sensitivität der Photorezeptoren von *E. tenax*, Reflexionsspektren unterschiedlicher Pflanzenarten im Bereich zwischen 300-700 nm und daraus ergebene Farbkategorien in denen diese aus Sicht von *E. tenax* wahrgenommen werden.

#### 4.3 Unterschiede der taxonspezifischen Farbwahrnehmung entlang des Höhengradienten

Um zu verdeutlichen, wie sich die wahrgenommenen Farbanteile der Blütengemeinschaften über einen Höhengradienten aus Sicht der Insekten im Vergleich zur menschlichen Wahrnehmung verändern, ist die humanoide Sicht in Abb. 4 ebenfalls aufgeführt. Dies soll lediglich verdeutlichen, dass eine Kategorisierung der Farbwahrnehmung von Insekten aus menschlicher Perspektive nicht sinnvoll ist.

Aus menschlicher Perspektive nahm der Anteil gelber Blüten mit der Höhe zu. Den größten Anteil an den Blütengemeinschaften der tiefer gelegenen Untersuchungsflächen machten weiße Blüten aus. Dies war besonders durch das dortige Hauptauftreten des Giersch (*Aegopodium podagraria*, Apiaceae) bedingt. Ebenso repräsentierten der Weidenblatt- und Alpen-Ampfer (*Rumex salicifolius*, *R. alpinus*, Polygonaceae) einen Hauptanteil der Pflanzengesellschaften in den niedrigeren Höhenlagen, sodass rote Blüten überdurchschnittlich vertreten waren. Beide Pflanzenarten bilden Infloreszenzen aus. Da die einzelnen Blüten dieser gezählt wurden, fielen die Abundanzen dieser Arten so markant aus. Die meisten rosa-violetten Blüten konnten in den mittleren Höhen, also auf der fünften Untersuchungsfläche und blaue Blüten am häufigsten in den oberen Höhenlagen gefunden werden.



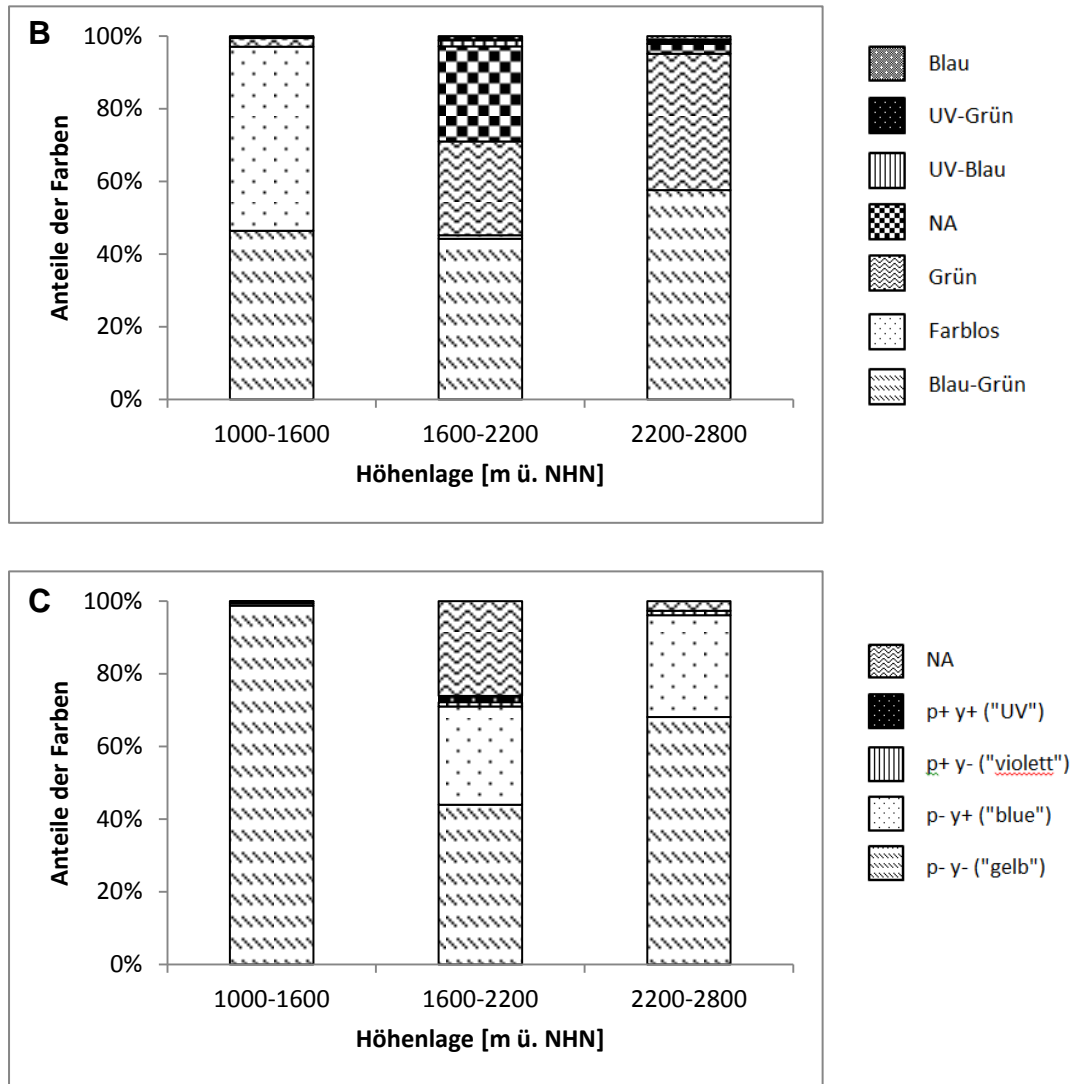


Abb. 4: Relative Anteile der verschiedenen Blütenfarben an den Untersuchungsflächen mit steigender Höhenlage. Blüten sind anhand ihres Erscheinungsbildes aus **A** menschlicher Sicht **B** der Apidae (nach der Klassifizierung von Chittka et al. 1994) und **C** der Syrphidae (nach der Klassifizierung von Troje 1993) klassifiziert. Anzahl der Pflanzenspezies an den Untersuchungsflächen von (1) 1000-1600m: N=42, (2) 1600-2200m: N=16, (3) 2200-2800m: N=25. In die untersten Höhenlagen, ging die Vermessung von 4 Untersuchungsflächen ein, in die mittleren Höhenlagen 1 Untersuchungsfläche und in die obersten Höhenlagen 2.

Die prozentuale visuelle Zusammensetzung der Pflanzengemeinschaften ähnelt sich stark im Falle von *B. terrestris* und *E. tenax*. Der Anteil der, von *E. tenax*, auf den unteren Untersuchungsflächen als „gelb“ wahrgenommenen Blüten, verteilt sich bei *B. terrestris* auf die Farbkategorien „blau-grün“ und „farblos“. Auch in den sonstigen Höhenlagen ähneln sich die beiden Insektenarten in dem Anteil ihrer Wahrnehmung von „blau-grünen“ (*B. t.*) beziehungsweise „gelben“ (*E. t.*) Blüten. Hinzu kommt, dass Individuen von *B. terrestris* in den mittleren und oberen Höhenlagen einen ebenso großen Anteil „grüner“ Blüten wahrgenommen haben, wie *E. tenax* „blaue“ Blüten.

Der Anteil der nicht angegebenen Blütenfarben in den mittleren Höhenlagen ist dadurch bedingt, dass es aufgrund wettertechnischer Umstände nicht möglich war, auf der fünften Untersuchungsfläche die spektrale Reflexion der Petalen von *Valeriana tripteris* (Steinbaldrian, Valerianaceae) aufzunehmen.

Entscheidend hierbei ist also, dass die Blütengemeinschaften sich aus Sicht der beiden Arten anteilig in nahezu gleichem Maße unterteilen, nur werden die Blütenfarben in unterschiedlichen Kategorien wahrgenommen.

#### 4.4 Auswertung der olfaktorischen Wahrnehmung der beiden Untersuchungsspezies

Vergleicht man die Gesamtanteile der wahrgenommenen Duftstoffklassen (Tab. 3), die von den vermessenen Pflanzen für *Bombus terrestris* und *Eristalis tenax* berechnet werden konnten, ähneln diese sich in den meisten Klassen. Den größten Unterschied wiesen die beiden Untersuchungsspezies in der Wahrnehmung von Sesquiterpenen (ST) auf. So nahmen die ST bei *B. terrestris* – Individuen lediglich 2% ( $\pm 6\%$ ) der, als wahrgenommen feststellbaren, Duftklassen ein, wohingegen der Anteil der ST an den wahrgenommenen Duftstoffklassen im Falle von *E. tenax* 11% ( $\pm 18\%$ ) betrug. Von beiden Arten war der Anteil der Aromaten mit funktioneller Gruppe (A\_FG) am höchsten (*B.t.* 47%  $\pm$  34%; *E.t.* 34%  $\pm$  29%). Bezüglich der anderen Duftstoffklassen unterschieden die beiden Arten sich bis zu 5% in der olfaktorischen Wahrnehmung.

Tab. 3: Gesamtanteil der wahrgenommenen Duftstoffklassen an den vermessenen Pflanzenspezies von *Bombus terrestris* und *Eristalis tenax*. A\_FG (Aromaten\_Funktionelle Gruppen); FAD (Fettsäure-Derivate); IT (Irreguläre Terpene); MT\_FG (Monoterpene\_Funktionelle Gruppen); MT\_KW (Monoterpene\_Kohlenwasserstoffe); ST (Sesquiterpene). Vollständige Tabelle, mit Aufführung der einzelnen Pflanzenarten s. Anhang.

Untersuchte Spezies	A_FG	FAD	IT	MT_FG	MT_KW	ST
<i>Bombus terrestris</i>	0.47 $\pm$ 0.34	0.22 $\pm$ 0.29	0.07 $\pm$ 0.17	0.14 $\pm$ 0.22	0.08 $\pm$ 0.17	0.02 $\pm$ 0.06
<i>Eristalis tenax</i>	0.34 $\pm$ 0.29	0.25 $\pm$ 0.28	0.07 $\pm$ 0.16	0.1 $\pm$ 0.16	0.13 $\pm$ 0.2	0.11 $\pm$ 0.18

#### 4.5 Gegenüberstellung der olfaktorischen und visuellen Wahrnehmung der Blütendiversität aus Sicht blütenbesuchender Insekten

Betrachtet man die Gegenüberstellung der Farbwahrnehmung von *B. terrestris* mit den neutralen Blütenfarben innerhalb des Merkmalraumes (Abb. 5), wird augenfällig, dass die beiden Dendrogramme miteinander korrelieren (Manteltest:  $r = 0,846$ ;  $p = 0,001$ ). So weichen nur wenige Arten wie *Lathyrus pratensis* und *Potentilla aurea* bezüglich der Blütenfarbe von ihrer Position im neutralen Merkmalsraum ab und sortieren sich in völlig neue Gruppierungen ein. *Potentilla aurea* ist somit eines der besten Beispiele für die vom Menschen abweichende Farbwahrnehmung der Hummeln aufgrund ihres zusätzlichen UV-Rezeptors.

Eine ebensolche Korrelation zeigen das originale Duftbouquet und die taxon-spezifische Duftwahrnehmung der Hummeln (Manteltest:  $r = 0,497$ ;  $p = 0,001$ ). Hierbei kommt es zwar zu einer augenscheinlich größeren Umsortierung, merkmalsorientierte Gruppierungen bleiben aber größtenteils bestehen.

Stellt man die Wahrnehmung der Pflanzengemeinschaft durch *B. terrestris* aus visueller und olfaktorischer Sicht gegenüber, wird klar, wie sehr diese voneinander abweichen (Manteltest:  $r = 0,118$ ;  $p = 0,102$ ). Die Gruppenverhältnisse innerhalb der beiden einzelnen Dendrogramme weichen grundlegend voneinander ab.

Ein ähnliches Bild ergibt die Gegenüberstellung der Farb- (Manteltest:  $r = 0,64$ ;  $p = 0,001$ ) und Duftwahrnehmung (Manteltest:  $r = 0,68$ ;  $p = 0,001$ ) von *E. tenax* mit den neutralen Distanzen der beiden Cues (Abb. 6). Hierbei weichen nur *Lathyrus pratensis* und *Rumex salicifolius* stark von ihrer Position innerhalb des spektral neutralen Dendrogrammes ab und gliedern sich bei der Wahrnehmung durch *E. tenax* in veränderte Clusterverhältnisse ein. Bezüglich des Duftes könnte man, ähnlich wie bei *B. terrestris*, davon ausgehen, dass eine starke Umsortierung stattgefunden haben muss, aber auch hier bleiben Clusterverhältnisse des originalen Duftbouquets in der taxonspezifischen Wahrnehmung von *E. tenax* größtenteils bestehen.

Erneut lassen sich durch eine Gegenüberstellung der visuellen und olfaktorischen Wahrnehmung einer Pflanzengemeinschaft durch *E. tenax*, die gegenseitigen Abweichungen der Clusterverhältnisse dieser beobachten (Manteltest:  $r = 0,01$ ;  $p = 0,454$ ).



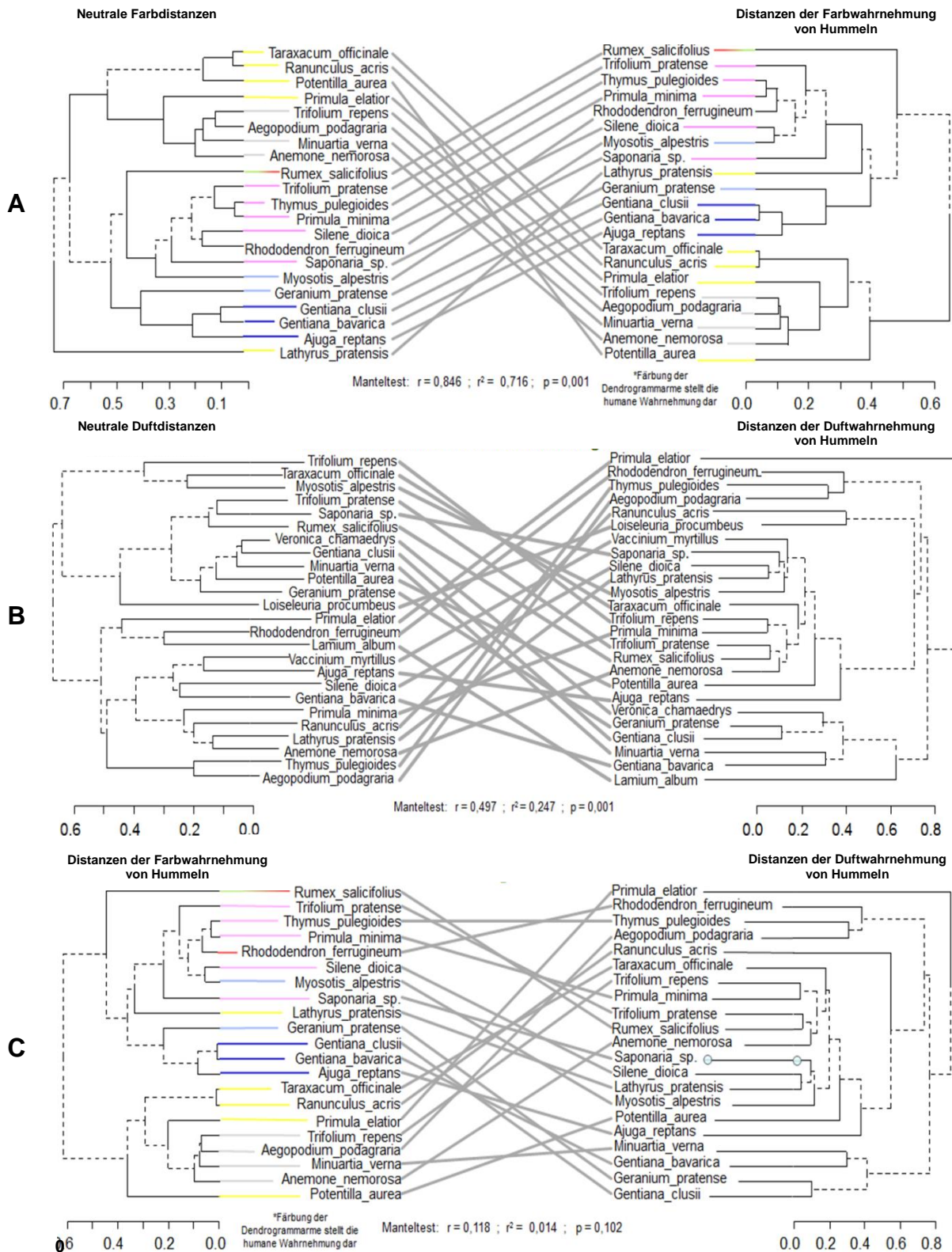


Abb. 5: Gegenüberstellung distanzbasierter Clusterdiagramme (Dendrogramme) basierend auf den Datensätzen von Hummeln. Geringere Distanzen innerhalb eines Dendrogramms zeugen von höherer Ähnlichkeit bezüglich des beobachteten Merkmals. Die Verbindungslinien zwischen den beiden Dendrogrammen spiegeln das Maß der Umsortierung der miteinander gruppierten Arten wider. **A)** Neutrale Farbdistanzen der Pflanzenarten → Farbwahrnehmung von *B. terrestris*; **B)** Neutrale Duftdistanzen der Pflanzenarten → Duftwahrnehmung von *B. terrestris*; **C)** Farbwahrnehmung von *B. terrestris* → Duftwahrnehmung von *B. terrestris*.

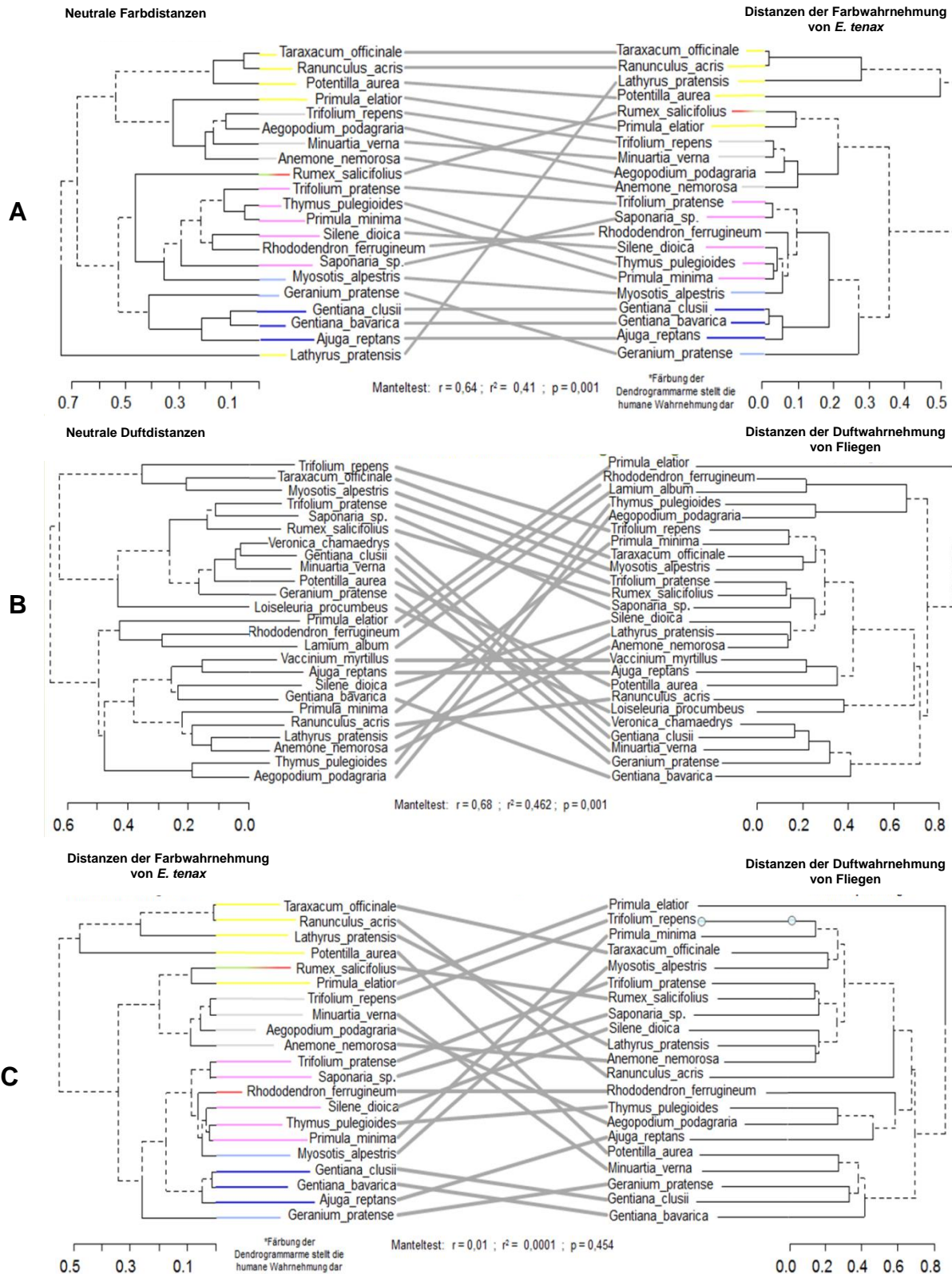


Abb. 6: Gegenüberstellung distanzbasierter Clusterdiagramme (Dendrogramme) basierend auf den Datensätzen von Schwebfliegen. Geringere Distanzen innerhalb eines Dendrogramms zeugen von höherer Ähnlichkeit bezüglich des beobachteten Merkmals. Die Verbindungslinien zwischen den beiden Dendrogrammen spiegeln das Maß der Umsortierung der miteinander gruppierten Arten wider. **A)** Neutrale Farbdistanzen der Pflanzenarten → Farbwarnnehmung von *E. tenax*; **B)** Neutrale Duftdistanzen der Pflanzenarten → Duftwarnnehmung von *B. terrestris*; **C)** Farbwarnnehmung von *E. tenax* → Duftwarnnehmung von *E. tenax*.

## 5. Diskussion

### 4.6 Wechselbeziehungen der Modalitäten Duft und Farbe

Ziel dieser Studie war es zu erörtern, ob die olfaktorische und visuelle Zusammensetzung von Pflanzengemeinschaften aus der Sicht verschiedener Insektentaxa unterschiedlich wahrgenommen wird. Dazu wurde die Wahrnehmung beider Modalitäten aus Sicht zweier Untersuchungsarten (*B. terrestris* und *E. tenax*) analysiert und miteinander in Verbindung gesetzt.

Die Farbdiversitäten innerhalb der Untersuchungsflächen unterschieden sich aus Sicht der beiden Untersuchungsarten (*B.t.* und *E.t.*) wie zu erwarten war kaum. Trotz der unterschiedlichen Anzahl an Photorezeptoren setzten sich die Untersuchungsflächen aus nahezu identischen Anteilen der unterschiedlichen Farbkategorien zusammen, auch wenn sie pro Art unterschiedlich benannt waren (Abb. 4). So setzte sich, aus Sicht der Hummeln, in den unteren Höhenlagen ein Großteil der Blütengemeinschaften aus „farblosen“ und „blau-grünen“ Blüten zusammen. Eine nahezu ebenso große Menge der Untersuchungsflächen, wie aus der Kombination der beiden Farbkategorien der Hummeln, wurde von Schwebfliegen als „gelb“ wahrgenommen. Die Diversität der Blütengemeinschaften wird somit ähnlich von Syrphidae und Apidae unterteilt, nur differenzieren sich weniger unterschiedliche Farben daraus hervor. In gleichem Maße ähneln die beiden Untersuchungsarten sich in der Wahrnehmung der olfaktorischen Diversität der Untersuchungsflächen (Tab. 3). Nur innerhalb einer Duftstoffklasse kam es zu Abweichungen in der prozentualen Wahrnehmung bezüglich der Blütengemeinschaften (s. Sesquiterpene). Das Duftbouquet der Blütengemeinschaften schien sich also größtenteils ähnlich für *B. terrestris* und *E. tenax* zusammenzusetzen.

Nun ließe sich aufgrund der großen Ähnlichkeiten innerhalb der Wahrnehmung der beiden Modalitäten vermuten, dass *B. terrestris* und *E. tenax* bei der Gegenüberstellung dieser, eine ähnliche Diversität innerhalb der Blütengemeinschaften wahrnehmen müssten. Ebendies scheint der Fall zu sein. Stellt man die jeweilige olfaktorische und die visuelle Wahrnehmung für die beiden Insektenarten gegenüber (Abb. 5 + 6), wird in beiden Fällen klar, wie stark diese voneinander abweichen. Somit lässt sich herauskristallisieren, dass die Farb- und

Duftwahrnehmung einer Blütengemeinschaft durch unterschiedliche Taxa nicht miteinander korrelieren. Das olfaktorische und visuelle Erscheinungsbild von Blüten wird somit unabhängig voneinander selektiert. Dieser Befund lässt vermuten, dass Blütenpflanzen so die interspezifische Konkurrenz um Bestäuber minimieren, da sie sich in mindestens einer Modalität von den anderen Arten unterscheiden und nicht von einer Modalität auf die andere geschlossen werden kann (Junker & Parachnowitsch 2015).

Dies ist von grundlegender Bedeutung, da Pflanzen für eine erfolgreiche Bestäubung darauf angewiesen sind, dass Blütenbesucher möglichst nur artverwandte Individuen besuchen (Chittka & Menzel 1992; Junker & Parachnowitsch 2015). Dies ist der Fall, da mit der Besuchshäufigkeit konkurrierender Arten artspezifischer Pollen an diesen verloren geht, die Besuchshäufigkeit von Artgenossen nachlässt und die Wahrscheinlichkeit steigt, dass artfremder Pollen die eigenen Stigmata verklebt. Demnach ist es für Blütenpflanzen vorteilhafter, Blütensignale zur Schau zu stellen, die von anderen unterscheidbar sind und einen Wiedererkennungswert haben (Gumbert et al. 1999). Entsprechend der daraus folgenden Entwicklung möglichst artspezifischer, wiedererkennbarer Merkmalskombinationen und die divergierende evolutionäre Anpassung der Pflanzen an unterschiedliche Besucher, entsteht eine funktionell diverse Pflanzengemeinschaft (Tilman et al. 2001; Petchey et al. 2004; Cardinale et al. 2006; Petchey & Gaston 2006; Junker & Parachnowitsch 2015).

Ob die Farbpräsentation einer Pflanze unweigerlich mit der Zusammensetzung des Duftbouquets zusammenhängt (zusammenhängende Synthetisierungswege etc.), konnte mithilfe meiner Studie nicht geklärt werden. Es konnte lediglich festgestellt werden, dass die beiden Modalitäten aus Sicht beider Insektenspezies nicht miteinander korrelieren (sprich voneinander abweichen). Ein interessanter Aspekt bei der weiterführenden Analyse dieser Abweichungen wäre, zu analysieren, ob es einen biochemischen Zusammenhang für das „Maß der Unterschiedlichkeit“ der Modalitäten gibt.

Ein weiterer ausbaubarer Aspekt meiner Studie wäre, dass die spektralen Reflexionskurven der Blüten schlicht mit der spektralen Wahrnehmung (Absorptionskurven der Photopigmente) der Insekten verrechnet wurden. Um die wirkliche Farbwahrnehmung bestimmter Arten untersuchen zu können, sind allerdings vorzugsweise elektrophysiologische Messungen der Photorezeptoren

durchzuführen, da so das wirkliche Signal an das neurale Verarbeitungssystem zur Farberkennung und –Unterscheidung gemessen werden kann. Dieses umfasst neben den Absorptionsspektren der einzelnen Photopigmente zusätzliche Informationen (z.B. Abschirmungspigmente, Wellen leitende Effekte, Filterung durch zusätzliche Photopigmente, Antennenpigmente und elektrische Interaktionen zwischen benachbarten Rezeptoren) (Peitsch et al. 1992). Künftige Studien, die diesen Faktor mit einbeziehen, könnten somit eine viel umfassendere Analyse der visuellen Wahrnehmung einer Pflanzengemeinschaft bewerkstelligen.

Die Verknüpfung von Farbe und Duft ist einer der wichtigsten Faktoren beim zukünftigen Studium der Bestäubungsökologie und unterstreicht, wie wichtig es ist alle Blütenmerkmale im Zusammenhang miteinander zu betrachten, um die Diversität von Pflanzengemeinschaften zu analysieren (Delle-Vedove et al. 2011).

#### 4.7 *Die Multimodalität der Blütensignale*

Die Ergebnisse dieser Studie (s. Abb. 5 + 6) belegen eine Multimodalität der Blütensignale. Visuelle und olfaktorische Signale korrelieren für die Blütenbesucher nicht miteinander und führen somit vermutlich zu artspezifischen, wiedererkennbaren Merkmalskombinationen. Aufgrund der Vielzahl an unterschiedlichen Pflanzen-Besucher-Interaktionen (Blütenbestäuber, Florivore, Nektarräuber, Samenprädatoren oder auch Mikroben) und der daraus resultierenden unterschiedlichen Funktionalität der verschiedenen Blütenmerkmale (Anlockung und Abwehr etc.), werden unterschiedliche Kommunikationskanäle bereitgestellt und eine Multimodalität der Blütensignale kommt zustande (Leonard & Masek 2014; Junker & Parachnowitsch 2015). Junker und Parachnowitsch zogen 2015 den Schluss, dass durch eine komplexere Kommunikation über diverse Signale der verschiedenen Pflanzenmerkmale eine vereinfachte Kommunikation mit nur einem Interaktionspartner gegeben sein könnte. Hinsichtlich der Ausstattung mit unterschiedlichen Rezeptoren nehmen Pflanzenbesucher (wie oben gezeigt) eine Blütengemeinschaft teils unterschiedlich wahr. Angesichts meiner Ergebnisse liegt allerdings die Vermutung nahe, dass bestimmte Taxa (wie hier beispielsweise fliegende Arten, deren Nahrungsquelle Pollen und/oder Nektar darstellt) eine

Blütengemeinschaft (bis auf einige Ausnahmen) ähnlich wahrnehmen. Um die Wahrnehmung weiterer Taxa miteinander vergleichen zu können, ist eine Erweiterung der, von mir vorgenommenen, Untersuchungen (EAD-; Quantum catch-; Korrelationsuntersuchungen) auf weitere Insektenordnungen nötig.

Zweck dieser Studie war es, zwei der Modalitäten von Blütensignalen (Duft/ Farbe) einander gegenüberzustellen bzw. miteinander zu vergleichen, allerdings nicht direkt das multimodale Signal aus dem Zusammenwirken dieser zu analysieren. Durch das Studium des Zusammenspiels aller Blütenmerkmale und ihrer Multimodalität lassen sich allerdings möglicherweise Rückschlüsse auf die Funktionen einzelner Merkmale ziehen. Dementsprechend können auf diese Weise zusätzliche Informationen über die Komplexität der Blüten-Bestäuber-Interaktion/Kommunikation gewonnen werden, ausgehend von Studien, die sich mit nur einem Pflanzenmerkmal im Detail befassen. Natürlich stellt die Vermessung aller Pflanzenmerkmale und die Analyse ihres Zusammenspiels, bereits eine rein logistische Herausforderung dar, da es teils große Umstände bereitet, alle technischen Hilfsmittel im Feld nutzen zu können. Nichtsdestotrotz können solch umfassende Studien ein viel umfangreicheres und detaillierteres Verständnis für Blütendiversität und die Evolutionswege komplexer Blütenphänotypen vermitteln. Zukünftige Studien sollten sich also mit der Signalfunktion kombinierter Pflanzenmerkmale auf jegliche Pflanzenbesucher (Mutualisten und Antagonisten) befassen. Betrachtet man die Kombination der verschiedenen Merkmalssignale, lässt sich zusätzlich herausfiltern, welche funktionellen Merkmale entscheidend für die Aufrechterhaltung des Reproduktionserfolges der Pflanzen sind. Somit liefern derartige Studien die Grundlage auf die Frage, wie sich die Biodiversität einer Pflanzengemeinschaft zusammensetzt und wie sie zukünftig bewahrt werden kann (Junker & Parachnowitsch 2015).

## 6. Danksagung

An dieser Stelle möchte ich all jenen danken, die durch ihre fachliche und persönliche Unterstützung zum Gelingen dieser Masterarbeit beigetragen haben.

Allen voran, möchte ich mich bei Prof. Dr. Robert R. Junker und Anne-Amélie Larue-KontiĆ bedanken, die mir die Arbeit an diesem Thema und somit eine wunderbare Erfahrung ermöglicht haben. Für ihre hilfreichen Anregungen und ihre konstruktive Kritik bei der Erstellung dieser Arbeit bin ich ebenfalls sehr dankbar.

Ebenfalls bedanken, möchte ich mich bei Prof. Dr. Jürg Schönenberger für die Revision dieser Arbeit und die Möglichkeit zum fachlichen Austausch.

Für ein wunderbares Arbeitsklima, Hilfe bei der Erörterung der Vorgehensweise und die Erklärung der Gerätschaften in den Räumlichkeiten der Universität Salzburg bedanke ich mich insbesondere bei Dr. Irmgard Schäfler und den anderen Mitarbeitern der AG Ökologie, Biodiversität und Evolution der Tiere in Salzburg.

Dank geht auch an Dr. Ingeborg P. Illich, welche die Projektarbeit an der Forschungsstation Wilfried Haslauer Haus ermöglichte und die Deutsche Forschungsgemeinschaft für die Bereitstellung von Forschungsgeldern.

Zu guter Letzt möchte ich meinen Eltern Stefan und Kaja Wiesmann gegenüber, erneut meinen unendlichen Dank für die Unterstützung während meiner gesamten Ausbildung ausdrücken.

## 7. Literaturverzeichnis

ARNOLD, S.E.J., SAVOLAINEN, V. & CHITTKA, L. (2009). Flower colours along an alpine altitude gradient, seen through the eyes of fly and bee pollinators. *Arthropod-Plant Interactions* **3**: 27-43.

BRISCOE, A.D. & CHITTKA, L. (2001). The Evolution of Color Vision in Insects. *Annual Review of Entomology* **46**: 471-510.

CADOTTE, M.W., CAVENDER-BARES, J., TILMAN, D. & OAKLEY, T.H. (2009). Using Phylogenetic, Functional and Trait Diversity to Understand Patterns of Plant Community Productivity. *PLoS One* **4**(5): e5695. doi:10.1371/journal.pone.0005695.

CARDINALE, B.J., SRIVASTAVA, D.S., DUFFY, J.E., WRIGHT, J.P., DWOWNING, A.L., et al. (2006). Effects of biodiversity on the functioning of trophic groups and ecosystems. *Nature* **443**: 989-992.

CHITTKA, L., BEIER, W., HERTEL, H., STEINMANN, E. & MENZEL, R. (1992). Opponent colour coding is a universal strategy to evaluate the photoreceptor signals in Hymenoptera. *Journal of Comparative Physiology A* **170**: 545-563.

CHITTKA, L. & MENZEL, R. (1992). The evolutionary adaptation of flower colours and the insect pollinators' colour vision. *Journal of Comparative Physiology A* **171**: 171-181.

CHITTKA, L., SHMIDA, A., TROJE, N. & MENZEL, R. (1994). Ultraviolets as a Component of Flower Reflections, and the Colour Perception of Hymenoptera. *Vision research* **34** (11): 1489-1508.

DELLE-VEDOVE, R., JUILLET, N., BESSIÈRE, J.-M., GRISON, C. & BARTHES, N. et al. (2011). Colour-scent associations in a tropical orchid: Three colours but two odours. *Phytochemistry* **72**: 734-742.

FRUEND, J., LINSENMAIR, K.E. & BLÜTHGEN, N. (2010). Pollinator diversity and specialization in relation to flower diversity. *Oikos* **119** (10): 1581-1590.



GALILI, T. (2015). dendextend: an R package for visualizing, adjusting and comparing trees of hierarchical clustering. *Bioinformatics*: btv428.

GUMBERT, A., KUNZE, J. & CHITTKA, L. (1999). Floral colour diversity in plant communities, bee colour space and a null model. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* **266** (1429): 1711-1716.

HIROTA, S.K., NITTA, K., KIM, Y., KATO, A. & KAWAKUBO, N. *et al.* (2012). Relative role of flower color and scent on pollinator attraction: experimental tests using F1 and F2 hybrids of daylily and nightlily. *PLoS One* **7**(6): e39010. doi:10.1371/journal.pone.0039010.

JUNKER, R.R. & PARACHNOWITSCH, A.L. (2015). Working towards a holistic view on flower traits – how floral scents mediate plant-animal interactions in concert with other floral characters. *Journal of the Indian Institute of Science* **95** (1): 43-68.

KEVAN, P.G. & BAKER, H.G. (1983). Insects as flower visitors and pollinators. *Annual review of entomology* **28**: 407-453.

KUNZE, J. & GUMBERT, A. (2001). The combined effect of color and odor on flower choice behavior of bumble bees in flower mimicry systems. *Behavioral Ecology* **12** (4): 447-456.

LÁZARO, A., HEGLAND, S.J. & TOTLAND, Ø. (2008). The relationships between floral traits and specificity of pollination systems in three Scandinavian plant communities. *Oecologia* **157**: 249-257.

LEONARD, A.S., DORNHAUS, A. & PAPAJ, D.R. (2011). Flowers help bees cope with uncertainty: signal detection and the function of floral complexity. *Journal of Experimental Biology* **214**: 113-121.

LEONARD, A.S. & MASEK, P. (2014). Multisensory integration of colors and scents: insights from bees and flowers. *Journal of Comparative Physiology A* **200** (6): 463-474.

LUNAU, K. & MAIER, E.J. (1995). Innate colour preferences of flower visitors. *Journal of Comparative Physiology A* **177**: 1-19.

MAIA, R., ELIASON, C.M., BITTON, P.-P., DOUCET, S.M. & SHAWKEY, M.D. (2013). pavo: an R package for the analysis, visualization and organization of spectral data. *Methods in Ecology and Evolution* **4** (10): 906-913.

MAJETIC, C.J., RAGUSO, R.A., TONSOR, S.J. & ASHMAN, T.-L. (2006). Flower color- flower scent associations in polymorphic *Hesperis matronalis* (Brassicaceae). *Phytochemistry* **68** (6): 865-874.

MENZEL, R. (1967). Untersuchungen zum Erlernen von Spektralfarben durch die Honigbiene (*Apis mellifica*). *Journal of Comparative Physiology A* **56**: 22-62.

MENZEL, R. (1979). Spectral sensitivity and colour vision in invertebrates. In: Autrum, H. (Ed.) *Invertebrate Photoreceptors* (Handbook of sensory physiology, Vol. VII/6A, S. 503-580). Berlin-Heidelberg: Springer-Verlag.

MUHLEMANN, J.K., KLEMPIEN, A. & DUDAREVA, N. (2014). Floral volatiles: from biosynthesis to function. *Plant, Cell & Environment* **37** (8): 1936-1949.

OKSANEN, J., KINDT, R., LEGENDRE, P., O'HARA, B., SIMPSON, G.L., SOLYMOS, P., STEVENS, M.H.H. & WAGNER, H. (2008). The vegan package. *Community ecology package* **10**: <http://vegan.r-forge.r-project.org/>.

OMURA, H. & HONDA, K. (2005). Priority of color over scent during flower visitation by adult *Vanessa indica* butterflies. *Oecologia* **142**: 588-596.

PEITSCH, D., FIETZ, A., HERTEL, H., DE SOUZA, J., VENTURA, D.F. & MENZEL, R. (1992). The spectral input systems of hymenopteran insects and their receptor-based colour vision. *Journal of Comparative Physiology A* **170**: 23-40.

PETCHEY, O.L., HECTOR, A. & GASTON, K.J. (2004). How do different measures of functional diversity perform? *Ecology* **85** (3): 847-857.

PETCHEY, O.L. & GASTON, K.J. (2006). Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters* **9**: 741-758.

TILMAN, D., REICH, P.B., KNOPS, J., WEDIN, D., MIELKE, T., et al. (2001). Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. *Science* **294**: 843-845.

TROJE, N. (1993). Spectral categories in the learning behaviour of blowflies. *Zeitschrift für Naturforschung C* **48** (1-2): 96-104.

VERECKEN, N.J. & SCHIESTL, F.P. (2009). On the roles of colour and scent in a specialized floral mimicry system. *Annals of Botany* **104** (6): 1077-1084.

WASER, N.M. (1983). The adaptive nature of floral traits: ideas and evidence. In: Real, L.A. (Ed.) *Pollination biology* (S. 241-285). New York: Academic Press.

WASER, N.M. (1986). Flower Constancy: Definition, Cause and Measurement. *The American Naturalist* **127** (5): 593-603.

ZITO, P., DÖTTERL, S. & MAURIZIO, S. (2015). Floral Volatiles in a Sapromyophilous Plant and Their Importance in Attracting House Fly Pollinators. *Journal of chemical ecology* **41** (4): 340-349.

## 8. Anhang

### 8.1 Zusammenfassung

Die Zusammensetzung einer Pflanzengemeinschaft ist neben dem Wirken der Umweltfaktoren auch durch interspezifische Konkurrenz beeinflusst. Die Pflanzen konkurrieren um Ressourcen ebenso wie um Bestäuber. Um Konkurrenz um Bestäuber zu vermeiden, unterscheiden sich Pflanzen im Erscheinungsbild ihrer Blüten. Besonders olfaktorische und visuelle Signale können hierbei große interspezifische Unterschiede aufweisen, um möglichst verschiedene Tierarten anzulocken. Ausgehend von der Feststellung, dass sich blütenbesuchende Insekten stark in ihrer Ausstattung mit olfaktorischen und visuellen Rezeptoren unterscheiden, wurde die Hypothese überprüft, ob aus der Sicht verschiedener Insektentaxa die olfaktorische und visuelle Zusammensetzung von Pflanzengemeinschaften unterschiedlich wahrgenommen wird. Dafür wurden im Sommer 2014 sowohl die Blütenduftbouquets als auch die spektrale Reflexion von Blüten diverser alpiner Blütenpflanzen beprobt und analysiert.

Anhand meiner Ergebnisse lässt sich erkennen, dass Blütenbesucher Pflanzengemeinschaften taxonspezifisch wahrnehmen, was die evolutionäre Anpassung von Pflanzenarten an verschiedene Bestäuber begünstigen könnte. Außerdem zeigen die Ergebnisse, dass das olfaktorische und visuelle Erscheinungsbild von Blüten unabhängig voneinander selektiert wird und dass die Ähnlichkeit der einen Modalität nicht durch die Ähnlichkeit der anderen erklärt werden kann. Dieser Befund lässt vermuten, dass Blütenpflanzen so die interspezifische Konkurrenz um Bestäuber minimieren, da sie sich in mindestens einer Modalität von den anderen Arten unterscheiden.

## 8.2 *Abstract*

The composition of plant communities is influenced by different environmental factors as well as by interspecific competition. Plants compete for resources and pollinators. To avoid competition regarding pollinators, plants differ in the phenotype of their flowers. Especially olfactory and visual cues show great interspecific variations, trying to attract a variety of different insect species. Based on the observation of flower visiting insects having a distinct equipment of olfactory and visual receptors, I investigated the hypothesis of distinctive insect taxa perceiving plant communities different regarding their olfactory and visual composition. On account of that, I sampled and analyzed scent compositions and spectral reflections of a diversity of alpine flowers in summer of 2016.

By the means of my study I found evidence, that flower visitors perceive plant communities in a specific manner of their taxon, therefore most likely facilitating evolutionary adaptations of plant species to a diversity of different pollinators. Furthermore, my findings reveal independent selections of the olfactory and visual phenotypes of the flowers. Resemblances in one of those modalities cannot be described by resemblances in the other one. Those findings suggest the assumption of flowering plants minimizing interspecific competition by differing in at least one modality.

Tab.1: Prozentuales Auftreten der unterschiedlichen Pflanzenfamilien auf den verschiedenen Untersuchungsflächen. 1) Untersuchungsfläche (UF) 1 (1146 müNHN; 20.05.2016), 2) UF2 (1281 müNHN; 26.05.2016), 3) UF2 (1281 müNHN; 24.06.2016), 4) UF3 (1447 müNHN; 27.05.2016), UF4 (1724 müNHN; 05.06.2016), UF5 (2086 müNHN; 16.06.+ 02.07.2016), UF6 (2275 müNHN; 12.06.2016), UF7 (2570 müNHN; 10.06.2016).

Familie	1.	2.	2. (2)	3.	4.	5.	6.	7.
Apiaceae	0	4.6	5.56	0	0	98.36	91.27	4.68
Asteraceae	4.9	0	0	0.4	0	0.01	0.01	1.09
Boraginaceae	0	0	2.55	0	0	0	2.45	0
Brassicaceae	14.9	0.1	0	0	0.15	0	0	0
Caryophyllaceae	47.6	0	0	5.1	0.14	0.12	0.92	60.98
Ericaceae	0	0	0	5.6	24.45	0	0	9.37
Fabaceae	0	0	0.20	0.9	0	0.2	0	0
Gentianaceae	1.6	0	0	0	0	0	0	2.13
Geraniaceae	0	0	0	1.7	0	0	0	0
Iridaceae	0	0	0	0	0.36	0	0	0
Lamiaceae	0	0.3	2.16	21.7	0.02	0.02	0.43	0
Liliaceae	0	0	0	0	0	0	0	0.52
Orchidaceae	0	0	0	0	0	0.1	0	0
Oxalidaceae	0	0	0	0	0.02	0	0	0
Plantaginaceae	0	0.1	0.46	0	0.11	0.1	0	0
Polygalaceae	0	94	0	0	0	0	0	0
Polygonaceae	0	0	82.81	0	58.36	0.99	0	0
Primulaceae	9.1	0	0	4.8	0.01	0	0	6.09
Ranunculaceae	0	0.4	1.31	0	0.8	0	0.32	0
Rosaceae	21.9	0.3	4.95	27	15.56	0	4.57	12.43
Rubiaceae	0	0	0	6.2	0	0	0	0
Saxifragaceae	0	0	0	0	0	0	0.03	0
Valerianaceae	0	0.2	0	26.6	0	0	0	0
Violaceae	0	0	0	0	0	0.02	0	2.71

Tab. 2: Zusammensetzung der beiden unterschiedlichen Duftstoffgemische, die für die Analyse der olfaktorischen Wahrnehmung von *B. terrestris* und *E. tenax* erzeugt wurden. Duftstoffklassen: A\_FG (Aromaten\_Funktionelle Gruppen); FAD (Fettsäure-Derivate); IT (Irreguläre Terpene); MT\_FG (Monoterpene\_Funktionelle Gruppen); MT\_KW (Monoterpene\_Kohlenwasserstoffe); ST (Sesquiterpene).

Mix	Substanz	Duftstoffklasse
1	Benzaldehyd	A_FG
1	Eugenol	A_FG
1	p-Cresol	A_FG
1	Phenyl aceto nitril	A_FG
1	Hexanal	FAD
1	n-Pentadecane	FAD
1	(±) Citronellal	MT_FG
1	Cineol (1,8)	MT_FG
1	Geraniol	MT_FG
1	Linalool oxide (furanoid,Z)	MT_FG
1	Linalool	MT_FG
1	Nerol	MT_FG
1	(1s)-(-)- $\alpha$ -Pinene	MT_KW
1	(-)- $\beta$ -Pinene	MT_KW
1	DL-Limonene	MT_KW
1	$\alpha$ -humulene	ST
1	Z-Nerolidol	ST
1	trans-Caryophyllene	ST
2	2-Phenylethanol	A_FG
2	Benzyl benzoate	A_FG
2	Methy eugenol	A_FG
2	Methyl isoeugenol	A_FG
2	Methyl salicylate	A_FG
2	cis-3-Hexen-1-ol	FAD
2	(Z)-3-hexenyl acetate	FAD
2	Geranylacetone	IT
2	Citral cis,trans-Gemisch	MT_FG

2	Myrcene	MT_KW
2	Ocimene 90% isomer	MT_KW
2	p-cymene	MT_KW
2	Sabinene	MT_KW
2	Terpinolene	MT_KW
2	EE-Farnesol	ST
2	trans-beta-Farnesene	ST



Tab.3: Prozentualer Anteil der verschiedenen, von *Bombus terrestris* (B.t.) und *Erystalis tenax* (E.t.) wahrgenommenen Duftstoff-Klassen pro Pflanzenspezies. A\_FG (Aromaten\_Funktionelle Gruppen); FAD (Fettsäure-Derivate); IT (Irreguläre Terpene); MT\_FG (Monoterpene\_Funktionelle Gruppen); MT\_KW (Monoterpene\_Kohlenwasserstoffe); ST (Sesquiterpene).

	A_FG		FAD		IT		MT_FG		MT_KW		ST	
	<i>E.t.</i>	<i>B.t.</i>	<i>E.t.</i>	<i>B.t.</i>	<i>E.t.</i>	<i>B.t.</i>	<i>E.t.</i>	<i>B.t.</i>	<i>E.t.</i>	<i>B.t.</i>	<i>E.t.</i>	<i>B.t.</i>
<b>Apiaceae</b>												
<i>Aegopodium podagraria</i>	<b>0.24</b>	0.31	<b>0.04</b>	0.02	<b>0.03</b>	0.02	<b>0.55</b>	0.62	<b>0.09</b>	0.02	<b>0.05</b>	0
<b>Asteraceae</b>												
<i>Taraxacum officinale</i>	<b>0.71</b>	0.79	<b>0.05</b>	0.02	<b>0.20</b>	0.16	<b>0.02</b>	0.02	<b>0</b>	0.03	<b>0.02</b>	0
<b>Boraginaceae</b>												
<i>Myosotis alpestris</i>	<b>0.67</b>	0.73	<b>0.06</b>	0.03	<b>0.04</b>	0.03	<b>0.23</b>	0.21	<b>0</b>	0	<b>0</b>	0
<b>Caryophyllaceae</b>												
<i>Minuartia verna</i>	<b>0.20</b>	0.37	<b>0.72</b>	0.53	<b>0.02</b>	0.03	<b>0.05</b>	0.07	<b>0</b>	0	<b>0.01</b>	0
<i>Sapanaria sp.</i>	<b>0.59</b>	0.72	<b>0.26</b>	0.13	<b>0</b>	0	<b>0.15</b>	0.15	<b>0</b>	0	<b>0</b>	0
<i>Silene dioica</i>	<b>0.57</b>	0.76	<b>0.15</b>	0.08	<b>0</b>	0	<b>0.11</b>	0.12	<b>0.14</b>	0.03	<b>0.03</b>	0
<b>Ericaceae</b>												
<i>Loiseleuria procumbens</i>	<b>0</b>	0	<b>0.11</b>	0.07	<b>0.70</b>	0.70	<b>0.19</b>	0.23	<b>0</b>	0	<b>0</b>	0
<i>Rhododendron ferrugineum</i>	<b>0.03</b>	0.15	<b>0</b>	0	<b>0</b>	0	<b>0.13</b>	0.49	<b>0.26</b>	0.22	<b>0.58</b>	0.14
<i>Vaccinium myrtillus</i>	<b>0.39</b>	0.69	<b>0.18</b>	0.13	<b>0.04</b>	0.04	<b>0.06</b>	0.09	<b>0.08</b>	0.03	<b>0.25</b>	0.02
<b>Fabaceae</b>												
<i>Lathyrus pratensis</i>	<b>0.52</b>	0.75	<b>0.08</b>	0.05	<b>0</b>	0	<b>0.10</b>	0.12	<b>0.30</b>	0.08	<b>0</b>	0
<i>Trifolium pratense</i>	<b>0.64</b>	0.83	<b>0.30</b>	0.16	<b>0</b>	0	<b>0</b>	0	<b>0.04</b>	0.01	<b>0.02</b>	0
<i>Trifolium repens</i>	<b>0.87</b>	0.98	<b>0.02</b>	0.01	<b>0</b>	0	<b>0</b>	0	<b>0.01</b>	0	<b>0.10</b>	0.01

<b>Gentianaceae</b>												
<i>Gentiana bavarica</i>	<b>0.06</b>	0.17	<b>0.53</b>	0.62	<b>0</b>	0	<b>0</b>	0	<b>0.41</b>	0.21	<b>0</b>	0
<i>Gentiana clusii</i>	<b>0</b>	0	<b>1</b>	1	<b>0</b>	0	<b>0</b>	0	<b>0</b>	0	<b>0</b>	0
<b>Geraniaceae</b>												
<i>Geranium pratense</i>	<b>0</b>	0.9	<b>0.66</b>	0	<b>0</b>	0	<b>0</b>	0	<b>0.10</b>	0.06	<b>0.23</b>	0.04
<b>Lamiaceae</b>												
<i>Ajuga reptans</i>	<b>0.24</b>	0.46	<b>0.30</b>	0.24	<b>0</b>	0	<b>0.15</b>	0.25	<b>0.10</b>	0.03	<b>0.21</b>	0.02
<i>Lamium album</i>	<b>0.03</b>	0.24	<b>0.07</b>	0.22	<b>0</b>	0	<b>0</b>	0	<b>0.16</b>	0.23	<b>0.74</b>	0.31
<i>Thymus pulegioides</i>	<b>0.02</b>	0.03	<b>0.02</b>	0.01	<b>0</b>	0	<b>0.65</b>	0.91	<b>0.09</b>	0.03	<b>0.22</b>	0.02
<b>Plantaginaceae</b>												
<i>Veronica chamaedrys</i>	<b>0.03</b>	0.06	<b>0.82</b>	0.71	<b>0.12</b>	0.17	<b>0.03</b>	0.06	<b>0</b>	0	<b>0</b>	0
<b>Polygonaceae</b>												
<i>Rumex salicifolius</i>	<b>0.62</b>	0.84	<b>0.21</b>	0.12	<b>0</b>	0	<b>0.02</b>	0.02	<b>0.02</b>	0	<b>0.14</b>	0.01
<b>Primulaceae</b>												
<i>Primula elatior</i>	<b>0</b>	0	<b>0</b>	0	<b>0</b>	0	<b>0.04</b>	0.17	<b>0.96</b>	0.83	<b>0</b>	0
<i>Primula minima</i>	<b>0.81</b>	0.95	<b>0.04</b>	0.02	<b>0</b>	0	<b>0</b>	0	<b>0.13</b>	0.03	<b>0.01</b>	0
<b>Ranunculaceae</b>												
<i>Anemone nemorosa</i>	<b>0.64</b>	0.88	<b>0.11</b>	0.06	<b>0</b>	0	<b>0</b>	0	<b>0.25</b>	0.06	<b>0</b>	0
<i>Ranunculus acris</i>	<b>0.24</b>	0.35	<b>0.08</b>	0.05	<b>0.48</b>	0.5	<b>0.04</b>	0.06	<b>0.15</b>	0.04	<b>0.01</b>	0
<b>Rosaceae</b>												
<i>Potentilla aurea</i>	<b>0.43</b>	0.66	<b>0.49</b>	0.31	<b>0</b>	0	<b>0.02</b>	0.02	<b>0.01</b>	0	<b>0.05</b>	0

<b>Gesamtanteil der wahrgenommenen Duftstoffklasse an den vermessenen Pflanzenspezies</b>	<b>0.34</b>	0.47	<b>0.25</b>	0.22	<b>0.07</b>	0.07	<b>0.1</b>	0.14	<b>0.13</b>	0.08	<b>0.11</b>	0.02
---	-------------	------	-------------	------	-------------	------	------------	------	-------------	------	-------------	------

## 9. Eidesstattliche Erklärung

Hiermit erkläre ich an Eides Statt, dass ich die vorliegende Arbeit selbstständig und nur unter Zuhilfenahme der ausgewiesenen Hilfsmittel angefertigt habe.

Sämtliche Stellen der Arbeit, die im Wortlaut oder dem Sinn nach anderen gedruckten oder im Internet verfügbaren Werken entnommen sind, habe ich durch genaue Quellenangaben kenntlich gemacht.

Ort, Datum

---

Lisa Wiesmann