

## Zusammenfassung

Bei der vorliegenden Dissertation handelt es sich um eine integrierte Studie über die Wechselbeziehungen in Pflanzen-Bestäuber-Gemeinschaften, um die Färbung der Blüten aus der Sicht der Bestäuber zu verstehen. Zu diesem Zweck wurde das Sammelverhalten von Honigbienen und Hummeln beobachtet und analysiert, um deren visuelle und kognitive Fähigkeiten zu untersuchen. In natürlichen Pflanzengemeinschaften wurden Verteilungen von Blütenfarben und zugehörige Belohnungsqualitäten gemessen. Verhaltensexperimente unter kontrollierten Bedingungen wurden angewandt, um zu verstehen, wie die Tiere mit solchen Farb-Belohnungs-Verteilungen umgehen. Während des Sammelns bilden Bienen eine Erwartung an die Belohnung an einer Futterquelle, die durch ihr Farbsignal charakterisiert ist. Sammelentscheidungen können daher als ein Ergebnis von Interaktionen zwischen der Erinnerungsstärke an Signale und Belohnungseinschätzungen verstanden werden. Das Ziel dieser Arbeit war, solche Interaktionen aufzuzeigen und die natürlichen Bedingungen zu charakterisieren, unter denen sich diese Fähigkeiten der Bienen möglicherweise entwickelt haben.

- 1) Der Bientanz übermittelt sowohl räumliche Informationen über die Futterquelle als auch Informationen über deren Ertrag von der Sammelbiene zu den Stockgenossinnen. Es ist bekannt, dass die Sammelbiene den Ertrag der Futterquelle, d.h. des ausgebeuteten Blütenareals, auf einer subjektiven Skala beurteilt, die zu einem großen Ausmaß von dem energetischen Gehalt der erhaltenen Belohnung beeinflusst wird. Nicht bekannt ist, wie die sensorischen Eigenschaften des ausgebeuteten Blütenareals in die Einschätzung des Ertrages integriert werden. Daher wurde unter kontrollierten Bedingungen das Tanzverhalten benutzt, um die Beziehung zwischen Farbzuverlässigkeit als visueller Stimulus, der die Belohnung vorhersagt, und der subjektiven Bewertung der angebotenen Belohnung durch die Sammelbiene darzulegen. Durch die Verteilung einer konstanten Belohnung auf künstliche Blüten, die entweder in zwei verschiedenen Farben oder nur in einer Farbe präsentiert wurden, wurden Signalzustände mit verschiedenen Zuverlässigkeiten hergestellt. Die Versuchsbienen entwickelten verschiedene Suchmuster, wenn die Belohnung nur auf einer Farbe präsentiert wurde, während die allgemeine Ertragsrate und die Sammelkosten konstant blieben. Die darauf folgende Tanzwahrscheinlichkeit nahm in

Reaktion auf die Wahrnehmungsänderungen im künstlichen Blütenareal zu. Dies führte zu der Schlussfolgerung, dass eine Sammelbedingung mit zunehmender visueller Zuverlässigkeit der Futterquelle den subjektiv, eingeschätzten Ertrag des Blütenareals erhöht.

- 2) Bestäuber lernen Farben als Signal für ihre Futterquellen. Pflanzen evolvierten Blütenmerkmale in der Art von Farben im Wettstreit um die effizientesten Bestäuber, die in der Lage sind, komplizierte Blütenmerkmale zu lernen und Blütenkonstanz zu entwickeln. Farb- und Belohnungsverteilungen in authentischen europäischen Pflanzen-Bestäuber-Gemeinschaften wurden gemessen, um festzustellen, ob der selektive Druck der Bestäuber zu charakteristischen Verteilungen dieser Blütenmerkmale geführt hat. Weiterhin wurden Blütenvorkommen, funktionelle Blütenform, die Größe von Blütenoberflächen und Besuchsraten bestimmt, um Faktoren festzulegen, die möglicherweise die relative Stärke der Belohnung in der Pflanzengesellschaft bestimmen. Blütenfarben wurden mit Hilfe eines Modells für das Farbsehen bei Honigbienen quantifiziert, um die Farben auf der Basis der Farbwahrnehmung der Bestäuber zu vergleichen. Blüten von hoch belohnenden Pflanzenarten wurden häufig von Bienenartigen besucht und hatten häufig blau-violette (mit oder ohne Ultraviolettanteil (UV)) Farben, auch wenn diese selten mit den Farben übereinstimmten, die zu denen gehörten, die angeborenermaßen bevorzugt wurden, was in Verhaltensexperimenten gezeigt werden konnte. Die Farben dieser Blüten waren nicht in einem hohen Maße verschieden zu denen von weniger belohnenden Arten und daher nicht einfach unterscheidbar von gleichzeitig blühenden Arten. Pflanzen mit offenem Nektarzugang waren meistens am höchsten belohnend, aber üblicherweise weniger oft von Bienenartigen besucht. Arten mit verborgenem Nektar waren üblicherweise weniger stark belohnend und hatten weniger Besucher, darunter aber hauptsächlich Bienenartige. Arten mit großen Einzelblüten präsentierten verschiedene Farben, waren nicht besonders hoch belohnend und zogen wenige Bienenbesucher an. Belohnungsverteilungen waren bezogen auf die Farbeigenschaften der Pflanzenarten nicht gruppiert und unterschiedlich in allen Untersuchungsgebieten. Daraus wurde geschlossen, dass Blüten in spezifischen Pflanzengemeinschaften in ihren Farben und Belohnungen divergieren und konvergieren können und dabei die sensorischen und kognitiven Fähigkeiten ihrer Bestäuber ausnutzen.
- 3) Die Ergebnisse des zweiten Kapitels weisen darauf hin, dass das Pflanzen-Bestäuber-System von verschiedenartigsten und sich stetig ändernden Bedingungen in Bezug auf

die Verteilung von Blütenfarben und Belohnungen geprägt ist. Es wurden analoge Messungen von Blütenfärbungen, zugehörigen Belohnungen und Besuchsraten in neuen, andersartigen Pflanzen-Bestäuber-Gemeinschaften in Nordost-Argentinien durchgeführt. Ähnlich zu den Ergebnissen aus europäischen Gebieten wiesen Untersuchungen der Belohnungs- in Bezug zu Farbeigenschaften auf eine nicht gruppierte Belohnungsverteilung hin. Im Gegensatz dazu präsentierten die hoch belohnenden und von Bienenartigen häufig besuchten Pflanzenarten meistens gelbe Farben (mit und ohne UV-Anteil). Hoch belohnenden Arten tendierten dazu, sich von den weniger hoch belohnenden und weniger oft besuchten Arten in ihrer Farbgebung zu unterscheiden. Des Weiteren waren Arten mit verborgenem Nektar meist höher belohnend als solche mit offenem Nektarzugang, und Besuche von Bienenartigen und nicht Bienenartigen kamen in allen Gruppen verschiedener funktioneller Blütenformen gleich häufig vor. Bienenartige waren nicht die Hauptbesucher von Pflanzenarten mit verborgenem Nektar, wie es in europäischen Gebieten beobachtet wurde. Es konnte also festgestellt werden, dass sich die in Argentinien vorkommenden Bienen anders verhielten als europäische Arten, mit denen sie enge phylogenetische Ursprünge haben. Erstere besiedelten die Neuwelt viel später und waren offensichtlich in der Lage, sich den neuen Gegebenheiten gut anzupassen, ohne durch ihre angeborenen Farbpräferenzen eingeschränkt zu sein. Des Weiteren schlussfolgern wir, dass die Zusammenstellung der Bestäubergemeinschaft in dieser Umwelt ein selektiverer Faktor war, der zu einer andersartigen Anpassung der Farb-Belohnungs-Verteilungen in den Pflanzengemeinschaften führte.

- 4) Um für den Bestäuber auffällig zu sein, können Blütenpflanzen ihre Blütenoberfläche durch größere Einzelblüten oder durch die Gruppierung von kleineren Einzelblüten vergrößern. Unter kontrollierten Bedingungen wurde an Honigbienen und Hummeln getestet, wie die räumliche Musterung von Zielobjekt- und Hintergrundfarben die Detektion der Objekte durch die Bienen beeinflusst. Die Detektion von Einzelobjekten hängt von der räumlichen Verteilung des Helligkeitskontrastes innerhalb des Objektes ab, die durch ein visuelles System mit Hilfe des Langwellen (L)-Rezeptors kodiert wird. Die Bienen wurden auf Gruppen von einfarbigen Scheiben und Einzelscheiben trainiert, die entweder einen L-Rezeptorkontrast zum Hintergrund aufwiesen oder nicht. Der Entfernungsbereich, über den die gruppierten Scheiben noch erkannt werden konnten, übertraf die Erwartungen, die aus den Detektionsgrenzen der Einzelscheiben hergeleitet wurden, jedoch nur bei Anwesenheit des

Helligkeitskontrastes. Dieses Ergebnis ist durch die höhere Dichte von Übergängen vom Objekt zum Hintergrund innerhalb der gruppierten Objekte zu erklären. Diese vom L-Rezeptor vermittelte Information wird von Neuronen bearbeitet, die eine Zentrums-Umfeld-Organisation haben.

- 5) Gegenseitige oder Müllerische Mimikry umfasst Pflanzenarten mit ähnlich aussehenden und belohnenden Blüten, die von ihrer gemeinsamen Farbe und von ihrer höheren kombinierten Blütendichte profitieren, um effektiv bestäubt zu werden. In dieser Arbeit wurde zum ersten Mal der Anpassungsvorteil solch einer, in diesem Falle einseitiger, Mimikryform erforscht. Dabei wurde demonstriert, dass *Turnera sidoides* ssp. *pinnatifida* (Turneraceae) einen besseren Bestäubungsservice und einen höheren Reproduktionserfolg erzielt, wenn selbige die Bestäuber von *Sphaeralcea cordobensis* (Malvaceae) teilt. Diese beiden Arten gleichen einander in ihrer ungewöhnlichen Farbe aus Sicht der Bestäuber sowie in ihren Belohnungseigenschaften. Eine weitere Rasse von *T. sidoides*, die geographisch getrennt vorkommt und eine andere Farbe hat, imitiert die Blüten von einer lokal vorkommenden Malvacee, was beweist, dass die konvergente Ähnlichkeit nicht nur das Ergebnis von ähnlich aussehenden Arten ist, die den sensorischen Präferenzen von gemeinsamen Bestäubern nachkommen.