

GENETISCHE DETERMINIERUNG DES LERNVERHALTENS UND IHRE VERÄNDERUNG DURCH DRESSUREN BEI DER HONIGBIENE

R. Koltermann, 6000, Frankfurt a.M.-1, Elsheimerstrasse 9, Germany

A. Einleitung

Alle Tiere zeigen in ihrem Verhalten ein Zusammenspiel von ererbten und modifizierenden erlernten Anteilen. Dabei ist zuweilen das Ethogramm starr festgelegt (Z. B. Nestbauverhalten des Stichlings, Beuteverhalten der Grabwespen), oder es lässt einen breiten Spielraum für Prägung in der Jugendphase oder für Lernvorgänge durch das ganze Leben zu.

In eigenen Untersuchungen (Koltermann 1969, 1971) zeigte sich, dass Bienen gegenüber verschiedenen Duftsignalen im Lernprozess unterschiedlich ansprechen. Nach Kriston (1971; 1973) gibt es eine unterschiedliche Signalbewertung (Duft, Farbe), und Martin (1969, 1970) fand, dass bestimmte Düfte entsprechend dem Lernverhalten in unterschiedliche Klassen eingeteilt werden können, die teilweise mit den Primärgerüchen von Amoore übereinstimmen.

In unseren Untersuchungen der letzten 3 Jahre suchten wir die Frage zu klären, gibt es im Lernvorgang eine Bevorzugung von Duftsignalen, die quantitativ erfasst werden kann und die spezifisch ist für Individuen, Völker, Rassen oder Arten der Honigbiene? Lauer und Lindauer (1971) hatten eine genetisch unterschiedliche Lerndisposition zwischen Apis mellifica carnica und Apis mellifica ligustica hinsichtlich optischer Hilfsmarken bei der Findung des Futterplatzes nachgewiesen.

Zwei Fragen sollen geklärt werden: 1) Gibt es eine rassen- bzw. artspezifische Bewertung von Duftsignalen? Dazu sollen mehrere Rassen und Arten der Honigbiene in die Untersuchung miteinbezogen werden.

2) Wie streng fixiert ist diese genetische Duftbewertung?

Lässt sie eine Veränderung durch Lernvorgänge zu?

Methode: Bienen lernen mit je einem Lernakt sukzessiv 2 Düfte. Im anschliessenden Test haben sie sich zwischen beiden Signalen zu entscheiden. Nach dem Gesetz der retroaktiven Hemmung wählen sie bei gleichattraktiven Düften beide Signale nicht zu je 50%, sondern den zweiten Duft zu 61-62%, den ersten zu 38-39% (Koltermann, 1973) (Abb. 1). Ausgehend von dieser Voraussetzung lässt sich an den Prozentzahlen für den zweiten Duft feststellen, ob er gegenüber dem ersten attraktiver ist (dann liegen die Wahlen höher als 61-62%), oder ob er weniger attraktiv ist (dann entscheiden sich die Bienen zu weniger als 61-62% für diesen). Auf diese Weise lässt sich mit quantitativen Angaben eine Rangordnung von verschiedenen Duftsignalen gegenüber einem Standardduft aufstellen. In gleicher Weise lässt sich nachprüfen, ob die Rangordnung volks-, rassen- oder artspezifisch ist.

Als Bienen wurden verwendet: Apis cerana, die Indische Honigbiene, Apis mellifica L. und zwar in folgenden Rassen: Apis m. carnica, Ap. m. ligustica und Ap. m. fasciata.

Das geprüfte Duftspektrum bestand aus 17 Signalen: Anis,

Eukalyptusöl, Fenchel, Fichtennadelöl, Jasmin, Kamillenöl, Lavendel, Orange, Rosenholzöl, Rosmarin, Thymian; Benzaldehyd, Benzylazetat, Bromstyrol, Capronsäure, Geraniol, Zimtalkohol.

Ergebnisse

I. Rassen- und artspezifische Duftbewertung

1. Apis mellifica

a) Ap. m. carnica wird als erste Rasse untersucht. Als erstes Duftsignal wählen wir Geraniol, als zweites wird jeweils eins der übrigen 16 Signale eingespeichert und mit 2 mol Zuckerwasser belohnt. Abb. 2 gibt das Resultat von 6 586 Entscheidungen wieder. Wir sehen daraus, dass die Einstufung der 17 Signale von dem schlechtesten (Capronsäure mit 26.30%) bis zu Rosmarin mit 71.46% reicht. Einige Düfte (Jasmin, Orange und Fenchel) sind negativ gegenüber dem Standardduft Geraniol, andere sehr positiv (Rosmarin, Lavendel).

b) Ap. mell. ligustica: Wieder wird Geraniol an erster Stelle mit 2mol Zuckerwasser einmal belohnt und ebenso danach jeweils einer der übrigen 16 Düfte. Aus Abb. 3 ist klar ersichtlich, dass auch die Italienische Rasse die einzelnen Signale sehr unterschiedlich bewertet. Darüberhinaus fällt bei einem Vergleich mit Abb. 2 auf, dass die Rangfolge der Düfte bei der Italienischen Rasse in fast allen Fällen eine andere ist als bei der Krainer Rasse. So wird z.B. Rosmarin von der Krainer Rasse mit 71.46% signifikant höher bewertet als bei den Italienern (61.13%). Unterschiedlich eingestuft werden auch Eukalyptus, Fenchel, Fichtennadelöl, Jasmin, Kamillenöl, Rosenholzöl und Thymian. Daraus können wir folgenden wichtigen Schluss ziehen: Das in den beiden Abb. ausgewiesene Lernverhalten bedeutet ein rassenspezifisches, d.h. taxonomisches Merkmal für die Krainer und Italienische Rasse der Westlichen Honigbiene.

c) Ap. mell. fasciata Latr. Als dritte Rasse untersuchten wir die Agyptische Honigbiene, deren Heimat das südöstliche Mittelmeergebiet ist. Nach bewährter Methode wird wieder Geraniol als erstes einzuspeicherndes Futtersignal und als zweites in verschiedenen Versuchsreihen eines der übrigen 16 Duftsignale eingespeichert. Für Geraniol gilt der früher (Koltermann, 1973) bestimmte Nullwert von $61.52 \pm 0.07\%$ bei retroaktiver Hemmung. Aus der Differenz des experimentell ermittelten Wertes für jeden Duft zu diesem Nullpunkt errechnet sich der positive bzw. negative duftspezifische Wert (ds) eines jeden der zu prüfenden Signale. Das Ergebnis von 174 Testbienen mit insgesamt 5 266 Entscheidungen ist in Abb. 4 zusammengefasst.

Die einzelnen Signale stehen auch für die Agyptische Rasse an einer für sie charakteristischen Stelle in der Rangordnung. So nimmt Rosenholzöl bei den Agyptischen Bienen mit 34.25% den letzten Platz ein, ist bei den Italienischen mit 72.46% in der Spitzengruppe und steht bei den Krainern mit 64.69% in einer mittleren Position. Rosmarin führt mit 71.46% die Liste der Duftsignale von Apis mell. carnica an, steht bei den Agyptern mit 43.51% an zweitletzter Stelle und bei den Italienern mit 61.13% im Mittelfeld. Insgesamt werden von der Krainer und der Agyptischen Rasse 8 Duftsignale statistisch gesichert verschieden eingestuft, 5 werden ungefähr gleich bewertet, und bei 3 Düften reicht das Zahlenmaterial zu

einer Sicherung nicht aus, sie liegen aber knapp unter der Signifikanzgrenze. Ähnliches trifft zu für den Unterschied zwischen Agyptischer und Italienischer Rasse: 8 Duftsignale werden signifikant verschieden eingestuft, 4 verschieden, aber in ihrem Unterschied nicht mehr zu sichern und 4 fast gleich.

Von daher können wir den Schluss ziehen: Auf Grund des unterschiedlichen Lernverhaltens ist es möglich, die drei untersuchten Rassen der Westlichen Honigbiene zu unterscheiden. So ist neben dem Lernverhalten von Orientierungsmarken (Lauer und Lindauer, 1971) auch die Lerndisposition gegenüber verschiedenen Duftsignalen ein rassenspezifisches, d. i. taxonomisches Unterscheidungsmerkmal. Bisher war vom Verhalten her nur auf Grund der unterschiedlichen Entfernungsweise durch abweichendes Tanztempo eine Unterscheidung der Italienischen und Agyptischen Rassen möglich (v. Frisch, 1948; Boch, 1957). Nach dem Tanztempo (=Anzahl der Umläufe pro 15 sek) nehmen die Italiener eine Mittelstellung zwischen den schnellen Krainern und den langsameren Agyptern ein. Hinsichtlich der Lerndisposition unserem Duftspektrum gegenüber ist nur festzustellen: Das Mass der Ubereinstimmung bzw. Verschiedenheit zwischen allen drei Rassen ist fast gleich. In der Bewertung von 8 bzw. 10 Signalen unterscheidet sich jede Rasse von der anderen. Einem einzigen Duft, Benzaldehyd, gegenüber verhalten sich alle drei Rassen ähnlich (Ap. mell. carnica: 66.03%; Ap. mell. ligustica: 66.15%, Ap. mell. fasciata: 63.56%). Sonst lassen sich mehr Ubereinstimmungen nur bei jeweils 2 der Rassen feststellen.

2. Apis cerana

Als Ergänzung zur rassenspezifischen Lerndisposition der Westlichen Honigbiene soll nun eine andere Art (Species) untersucht werden. Wir wählen dazu die Indische Honigbiene (Apis cerana Fabr.), die eine nahe Verwandte von Apis mellifica ist. Die Heimat der Ostlichen Honigbiene ist nach Grout und Ruttner (1971) Pakistan und Indien.

Da die bisher angewandte Methode (je eine Belohnung für die beiden sukzessiv zu lernenden Duftsignale) im Test eine nur sehr mangelhafte Verhaltensreaktion zeigte, wurde jeder Duft zweimal belohnt. In Kontrollversuchen mit den drei Rassen der Westlichen Honigbiene zeigte sich, dass auch bei je zwei Belohnungen die Rangordnung der Duftsignale in den Duftlisten dieselbe blieb.

Der Abb. 5 liegen die Ergebnisse von 283 getesteten Indischen Bienen mit zusammen 5 353 Entscheidungen zugrunde. Die einzelnen Düfte sind in einer für die Indische Biene charakteristischen Weise über die Skala verteilt. Im Unterschied zu den Rassen der Westlichen Honigbiene werden nur drei Düfte (Bromstyrol, Benzylacetat und Capronsäure) geringer bewertet als Geraniol. Der grösste Teil der Signale (9) liegt im Mittelbereich zwischen 64% und 68%. Benzaldehyd wird wieder ähnlich eingestuft wie bei den drei Rassen der Westlichen Honigbiene. Rosenholzöl steht im Unterschied zu den anderen drei Duftlisten hier an oberster Stelle mit 77.07%. Orange

wird besser bewertet als von den drei Rassen der Westlichen Honigbiene. Insgesamt unterscheidet sich Apis cerana in der Bewertung von 9 Düften signifikant von Ap. mell. carnica. Damit besteht auf Grund des Lernens von Duftsignalen kein grösserer Unterschied zwischen Apis cerana und den 3 Rassen von Apis mellifica als zwischen den Rassen der Westlichen Honigbiene untereinander. Bisher wurde von rassen- bzw. artspezifischer Lerndisposition gesprochen. Das ist aber erst zulässig, wenn nicht schon zwischen verschiedenen Völkern derselben Rasse derartige Unterschiede vorhanden sind. Nach Lauer und Lindauer (1971) bestehen bei Italienischer und Kärntener Biene keine volksspezifischen Unterschiede. Wir führten Stichproben mit 4 verschiedenen Völkern von Apis mell. carnica durch und fanden bei 10 getesteten Duftsignalen keine volksspezifischen Unterschiede. Die grösste Differenz lag bei 0.64%. Auch die individuellen Schwankungen sind nicht viel grösser (höchste Standardabweichung 3.19%). Dementsprechend können wir wirklich von rassen- bzw., im Fall der Ostlichen Honigbiene, von artspezifischer Lerndisposition sprechen.

3. Duftbevorzugung, entsprechend dem Habitat von Duftpflanze und Bienenrasse (bzw. -art).

An einigen Beispielen soll gezeigt werden, dass die Duftbewertung, wie sie für jede Rasse und Art hier charakteristisch nachgewiesen wurde, nicht willkürlich ist, sondern einer Regel folgt. Orangenöl, als 2. Futtersignal gelernt, wird von den Kärntener Bienen mit 50.86%, den Ägyptern mit 54.47%, von den Italienern mit 57.89%, von den Indischen Bienen hingegen mit 66.91% eingestuft. Die Heimat der Apfelsinen ist China bis Indien. Erst Anfang des 16. Jahrhunderts wurden Orangen von Indien nach Portugal gebracht und haben sich als angebaute Pflanze von dort über das Mittelmeergebiet ausgebreitet. Die Kärntener Biene, in deren Habitat Orangen nicht vorkommen, stuft den Duft um rund 16% geringer ein. Die Italienische Biene, in deren Habitat die Orangenbäume wohl zuerst eindringen, bewertet den Duft um etwa 9% negativer und die Ägyptische, in deren Heimat die Apfelsinen später kamen, um 12.44% weniger als die Indische Honigbiene.

Als zweites Beispiel sei die Bewertung von Jasmin herausgegriffen. Die Heimat von Jasminum officinale ist Persien bis China. Dementsprechend stufen die Italienische Rasse den Duft mit nur 37.42% und die Krainer mit 56.93% negativ ein. Die Ägyptische Rasse, deren Habitat an das der Pflanze in Persien angrenzt, bewertet den Duft etwa gleich hoch (66.96%) wie die Indische Biene (67.32%), wo der Jasmin endemisch ist.

Die echte Kamille (Matricaria chamomilla) stammt aus dem Mittelmeergebiet. Der Duft wird dementsprechend von der Italienischen (74.65%) und der Ägyptischen (74.72%) Biene signifikant höher eingestuft als von der Krainer Rasse (65.33%) und der Indischen Honigbiene (64.14%).

Auf ähnliche Weise lässt sich die Bevorzugung von fast allen Pflanzendüften erklären. Es muss also im Laufe der Zeit eine evolutive Adaptation an das Duftangebot des Habitats der einzelnen Bienenrassen bzw. -arten stattgefunden haben, auch wenn wir keine konkreten Vorstellungen haben, durch welche Mutationen oder Neukombination von Genen des vor

sich gegangen ist.

II. Variationsmöglichkeit der genetischen Duftbevorzugung durch Lernvorgänge

Jedes Tier ist in seinem Handeln nicht nur bestimmt durch erblich festgelegte Verhaltensmuster, sondern muss, um überleben zu können, sich verändernden Umweltbedingungen anpassen. Eine solche Veränderung im Leben der Biene bestände etwa darin, dass an einer bevorzugten Duftpflanze nicht mehr so hochkonzentrierter Nektar produziert wird, während bei einem negativ eingestuften Duft besseres Futter zu holen ist. Man kann die Belohnung als Lernmotiv bezeichnen. Die Frage ist also, beide Bedingungen in Konkurrenz zu bringen: einen genetisch negativ eingestuften Duft mit hoher Lernmotivation, einen positiv bewerteten Duft mit einer schrittweise geringer werdenden Motivation (=abnehmende Zuckerkonzentration). Diese verschiedenen, die Handlung determinierenden Ursachen müssen von dem Tier miteinander verrechnet werden. Es muss sich also in der Reaktion zeigen, wann der Umschlagspunkt zugunsten des negativen Futtersignals erfolgt und zweitens, ob der Verlauf der allmählich sich ändernden Wahlen in den Test rassen- oder artspezifisch ist.

1. Apis mellifica

a) Ap. mell. carnica wählen wir als erste Rasse. Als erster Duft wird Capronsäure (negativster Duft) mit 2 mol. Zuckerwasser belohnt, anschliessend ebenso Rosmarin. Im Test wählen die Bienen Capronsäure zu 11.63%, Rosmarin zu 88.37% (n = 344). Abb. 6 zeigt, wie die Wahlen kontinuierlich für Rosmarin zurückgehen, wenn die Molarität des Zuckerwassers stufenweise verringert wird, bei Capronsäure aber konstant zweimolar bleibt. Der Umschlagspunkt von 50% liegt bei etwa 1 mol Belohnung für Rosmarin. Daraus folgt: die unterschiedliche Duftbewertung bei der Krainer Rasse ist zwar genetisch bedingt, wenn das Futterangebot bei der bevorzugten Blüte gleich gut ist wie bei dem geringer eingestuften Duft. Aber nach diesen Ergebnissen ist es den Bienen möglich, sich schnell an ein sich wandelndes Futterangebot anzupassen und selbst bei einer Blüte Nektar einzutragen, deren Duft ihnen anlagemässig nicht oder weniger gut mit der Sammeltätigkeit assoziierbar ist.

b) Ap. mell. ligustica: In ähnlicher Weise prüfen wir auch die anderen Rassen bzw. Arten. Abb. 7 zeigt den Verlauf der Verrechnung von genetischer Disposition (Capronsäure/Fichtennadelöl) und verändernder Lernmotivation. Die Kurve ist ähnlich der von Ap. mell. carnica, doch von 1 auf 0.5 molar ist der Abfall steiler als bei der Kärntener Biene ($p < 0.0001$). Es liegt also in der Verrechnung ein rassen-spezifischer Unterschied vor.

c) Ap. mell. fasciata: Die Agyptische Rasse untersuchen wir auf dieselbe Weise (Capronsäure/Fichtennadelöl). Der Abfall der Kurve von 2 mol auf 1 mol ist hier erneut steiler als bei der Italienischen Rasse. Der negative Wert von Capronsäure ist schon fast kompensiert (45.63%), wenn der gute Duft mit nur 1.5 mol gegenüber 2 mol für den negativen Duft belohnt wird. Wieder ist genetische Disposition nur ein

generelles Handlungsmuster, das Anpassung an die konkrete Umwelt durch persönliche Erfahrung zulässt. Zudem ist die Verrechnung von genetischer Disposition und Lernmotivation wieder rassenspezifisch. (Abb. 8).

2. Apis cerana: Für die Indische Biene ist Rosenholzöl der genetisch höchsteingestufte Duft unseres Duftspektrums von 17 Futtersignalen. Wir verfahren ähnlich wie mit der Westlichen Honigbiene. Abb. 9 zeigt das Ergebnis. Der erste Teil der abfallenden Linie stimmt etwa mit dem bei der Agyptischen Biene überein. Aber für die Indische Biene ist eine Blüte mit Nektar einer geringeren Zuckerwasserkonzentration als 0.5 mol nicht mehr akzeptabel. Sie lässt sich auf Rosenholzöl mit einer derartigen Belohnung nicht mehr dressieren.

Damit ist auch für die Indische Biene eine artspezifische Verrechnung von natürlicher Blütenbevorzugung und Qualität des Futterangebots nachgewiesen. Vergleichen wir zum Schluss die Art der Verrechnung, so können wir eine kontinuierlich abfallende Linie in den Anforderungen feststellen, die die einzelnen Rassen oder Arten der Honigbiene an die Qualität des Futters stellen, ausgehend von der Indischen über die Agyptische, Italienische bis zur Krainer Rasse. Etwas kühn könnte man behaupten: Je mehr die Honigbiene aus dem tropischen Gebiet Indiens nach Nordwesten vordrang, um so mehr musste sie sich an veränderte ökologische Bedingungen mit geringerer Konzentration des Nektars anpassen.

(References and Figures not supplied - Editor).