

Beobachtungen und Experimente zum Pseudokopulationsverhalten an *Ophrys* – Das Lernverhalten von *Eucera barbiventris* ♂♂ an *Ophrys scolopax* in Südspanien

I. Einleitung

Das Anlockungsprinzip der Orchideengattung *Ophrys* besteht in der Imitation von paarungsauslösenden Signalreizen, auf die in artspezifischer Weise ♂♂ bestimmter aculeater Hymenopteren hereinfliegen und mit Kopulationsversuchen auf der Blüte antworten. Dabei übernehmen diese ♂♂ in aller Regel die Pollinien, um beim Besuch einer anderen Blüte die Narbenhöhle zu bestäuben (KULLENBERG 1961). Die Orchideen setzen hierbei sowohl optische und taktile als auch vor allem olfaktorische Signale ein, welche bei den betroffenen Bestäubern eine angeborene Kette von Verhaltensweisen auslösen, die schließlich zur Übernahme der Pollinien führen. Die Täuschung der ♂♂ gelingt um so sicherer, je perfekter die Blüte die wichtigsten paarungsauslösenden Reize imitiert. Dies bedeutet umgekehrt, daß vor allem solche Blüten Anflüge erhalten, welche die besten ♀♀-Attrappen liefern. Daher ist vor allem ihnen ein Fortpflanzungserfolg gesichert (Selektion). Dies drückt sich darin aus, daß diese Blüten mehr Samen produzieren können (PAULUS 1978). Denn auch für *Ophrys* gilt, daß ihre Samenproduktion direkt proportional der Anflughäufigkeit ist. Die breite Weitergabe von Erbgut einer „guten“ Blüte liegt auch daran, daß von den Pollinienköpfen nur Bruchstücke in einer Narbengrube kleben bleiben. Mit einem Pollinium oder Pollinienpaar können deshalb mehrere Blüten bestäubt werden (PAULUS & GACK 1980).

Bei unseren Untersuchungen zur Pseudokopulation an verschiedenen *Ophrys*-Arten war uns immer wieder aufgefallen, daß das Interesse der Bestäuber nach kürzerer oder längerer Beobachtungszeit auffällig erlahmte. Nach einer gewissen Zeit war kaum noch ein ♂ dazu zu bewe-



Abb. 1: *Eucera barbiventris* ♂ (Anthophoridae) (det. B. TKALKÜ) auf *Ophrys scolopax* (Pseudokopulation). (Foto: PAULUS)

gen, auf einer *Ophrys*-Blüte zu landen. Da dies ganz offensichtlich nicht an einer gesunkenen Bereitschaft für Kopulationen lag – dieselben ♂♂ waren nach wie vor heftig auf ♀-Suchflug – rätselten wir über diese auffällige Verhaltensänderung. Ähnliche Beobachtungen hat schon KULLENBERG (1956) bei seinen Tests mit Duftstoffkomponenten von *Ophrys*-Blüten festgestellt. Ein ähnliches Phänomen tritt übrigens auch bei Tests mit künstlichen Pheromonen auf. Auch hier läßt die Reaktion auf diese Sexuallockstoffe nach kurzer Zeit rapide nach (z. B. ROELOFFS & CARDÉ 1977, KUENEN & BAKER 1981). Um eine Erklärung für dieses auffällige Phänomen zu finden, führten wir einige einfache Experimente durch. Wir wählten in Südsanien das Artenpaar *Eucera barbiventris* und *Ophrys scolopax* (Abb. 1 und Farbtafel 2, Abb. 13). Diese Langhornbiene hatte sich als der effektive Bestäuber dieser *Ophrys* erwiesen (PAULUS & GACK 1981). Die Experimente selbst führten wir Mitte März 1979 bei Torremolinos westlich Malaga durch.

Zur Interpretation dieser Verhaltensweisen bieten sich eine Reihe von denkbaren Erklärungen an:

1. Die *Ophrys*-Blüte stellt nach erfolgtem Besuch und erfolgreicher Bestäubung ihre Duftproduktion ein. Das Reizniveau sinkt dadurch unter die Schwelle, auf die entsprechende ♂♂ noch reagieren.
2. Die ♂♂ haben die Blüte beduftet und dadurch so markiert, daß sie diese Blüte für bereits begattete ♀♀ halten. Begattete ♀♀ sind in aller Regel für ♂♂ uninteressant, da sie normalerweise nur einmal kopulieren (ALCOCK et al. 1978).
3. Nach mehreren Versuchen läßt die Kopulationsbereitschaft wegen reizspezifischer Ermüdung (Habituation) nach.
4. Die ♂♂ bemerken nach einiger Zeit die Signalfälschung der Blüte und diskriminieren genauer, d. h. sie lernen, daß diese Reizkombination nicht zum Begattungserfolg führt.

II. Experimente

Oberhalb von Torremolinos fand sich ein etwa 30 m x 70 m großes Areal dicht bewachsen mit *Teucrium fruticans*, in dem zahlreiche *Eucera barbiventris* ♂♂ sichtlich auf ♀-Suche patrouillierten (HAAS 1960). Da für Lernexperimente die Kenntnis des individuellen Verhaltens mehrerer ♂♂ nötig ist, mußten alle ♂♂ individuell markiert werden. Da sich dies als undurchführbar erwies, beschritten wir einen anderen Weg. Dabei kam uns der Umstand zu Hilfe, daß innerhalb des Gesamtareals immer Trupps von 5–8 ♂♂ ungewöhnlich kleine Schwarmareale abflogen, in denen sie auf ♀-Suche waren. Diese kleinen Areale hatten eine Größe von etwa 10 m x 10 m. Durch Markierung der Bienen ♂♂ eines Trupps mit derselben Farbe stellte sich heraus, daß diese ihr Schwarmareal kaum verlassen und neue ♂♂ nur in geringem Umfang hinzu kamen. Das bedeutet, daß wir innerhalb eines solchen Teilareals stets mit denselben ♂♂ (5–8 Individuen) arbeiten konnten. Die folgenden Ergebnisse beziehen sich daher generell auf die Summe des Verhaltens dieser 5–8 ♂♂, das als Serie behandelt wird.

Um nun zwischen den vier vorgeschlagenen Alternativen entscheiden zu können, führten wir folgende Experimente und Überlegungen durch:

1. Falls der Verlust der Pollinien und/oder eine erfolgte Bestäubung zur (kurzfristigen) Einstellung der Duftproduktion führt, kann dies leicht dadurch getestet werden, indem man in dem betreffenden Teilareal sofort nach Pseudokopulationen eine neue, frische Blüte anbietet. Es müßte dann eine sprunghafte Anflugsteigerung erfolgen. Die Kontrolle besteht darin, die alte Blüte an einer anderen Stelle mit unerfahrenen ♂♂ zu postieren. Reagieren diese nicht oder nur in geringem Maß, ist gezeigt, daß der Attraktivitätsverlust durch die Blüte selbst verursacht wird.

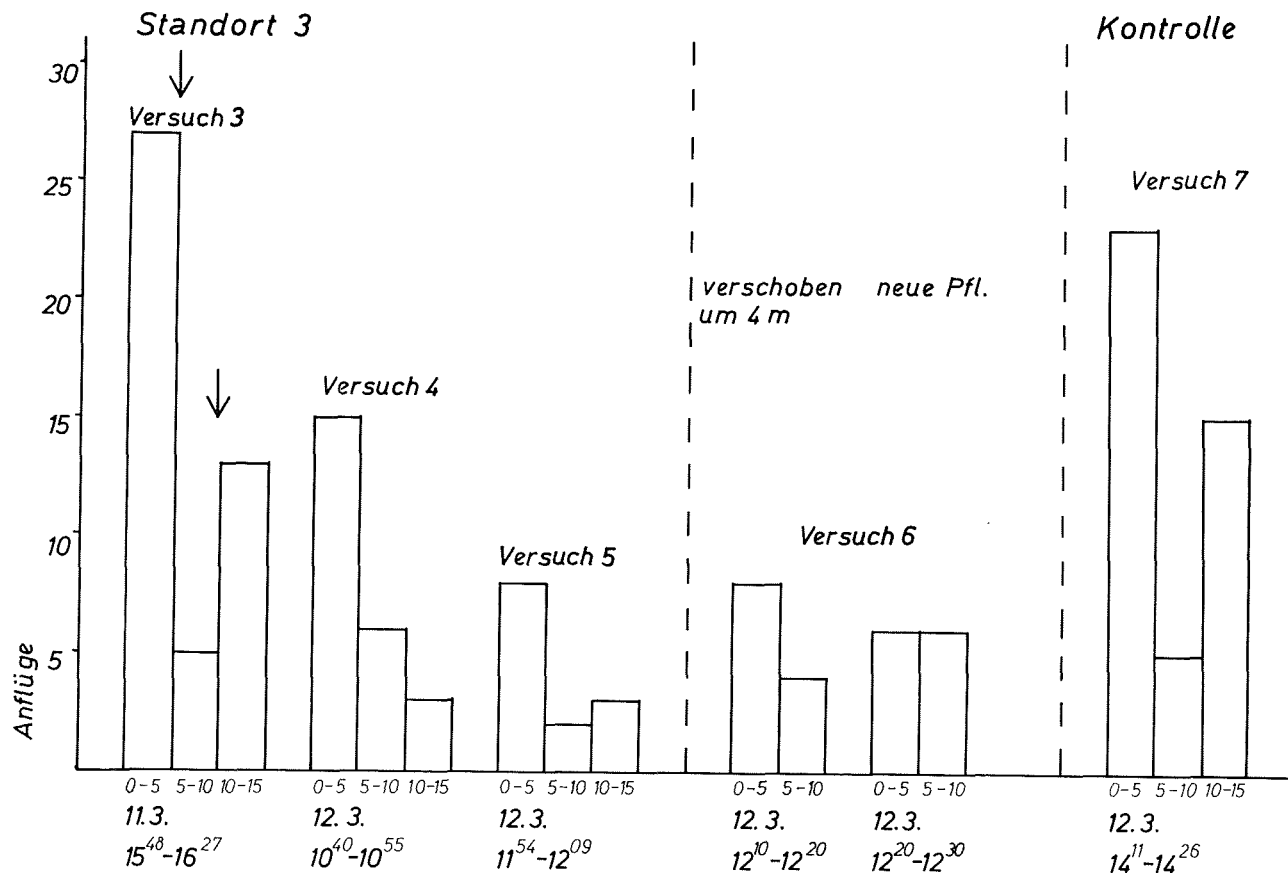


Abb. 2: Experimente zum Lern- bzw. Habitationsverhalten von *Eucera barbiventris* ♂ bei der Pseudokopulation auf *Ophrys scolopax* in Südspanien. Versuchsbeschreibungen siehe Text. Darstellung für Teilareal 3. In jeweils Fünf-Minuten-Intervallen wurden alle Anflüge registriert und als Säule dargestellt. Man sieht, daß in Versuch 3 in den ersten 5 Min. eine hohe Anflugrate bestand (27 Anflüge), die anschließend rapide absank. Die Pfeile markieren den Zeitpunkt, an denen jeweils eine neue Blüte zu der alten dazugestellt wurde. Versuch 4 und 5 sind Wiederholungen dieser Experimente am nächsten Tag jeweils mit ein und derselben Blüte. Auch hier nimmt die Anflugrate jeweils schnell ab. In Versuch 7 wurde dieselbe Blüte von Versuch 4–6 in einem neuen Flugareal mit noch unerfahrenen Bienen postiert.

2. Eine Beduftung der Blüte kann ausgeschlossen werden, wenn nach Präsentierung einer neuen Blüte die Anflughäufigkeit gleich gering bleibt. Sie ist nicht ausgeschlossen, wenn sie wieder steigt. Versetzt man die alte, vermeintlich beduftete Blüte in ein Nachbarareal, ist dies ein kritischer Test. Wenn die Anflughäufigkeit dort wieder hoch ist, kann Beduftung ausgeschlossen werden.
3. und 4. Die Entscheidung zwischen reizspezifischer Ermüdung (Habituatation) und komplexerem Lernverhalten ist schwierig und bedarf eines größeren experimentellen Aufwandes. Falls eines dieser Phänomene für die nachlassende Anflughäufigkeit verantwortlich ist, sollte auch die Präsentierung einer neuen Blüte keine Anflugsteigerung erbringen.

Im folgenden wurde also zunächst in einem Teilareal den noch unerfahrenen *Eucera barbiventris* ♂♂ eine frische, pollinien-tragende *Ophrys scolopax*-Pflanze in die Flugbahn gestellt. Da wir in anderen Arealen die Erfahrung gemacht hatten, daß bereits nach 10–15 Min. keine Anflüge mehr erfolgen, registrierten wir in jeweils 5-Min.-Intervallen die Zahl der Anflüge aller ♂♂. Da die Experimente selbst und das Verhalten der ♂♂ an anderer Stelle ausführlicher dargestellt werden, seien hier nur die wichtigsten Ergebnisse kurz geschildert.

Versuch 1: Frische Blüten (Pflanze 1) in Teilareal 1 (Stelle 1) den fliegenden ♂♂ angeboten. Nach wenigen Minuten wird eine weitere neue Pflanze (Pflanze 2), danach wiederum eine dritte (Pflanze 3) dazu gestellt. Pflanze 1 wurde entfernt.

Ergebnis: In den ersten Minuten ist die Anflughäufigkeit an Pflanze 1 sehr hoch (27) (die ♂♂ zeigen ca. 10–20 Sek. lange Kopulationsversuche pro Landung). Trotz Postierung jeweils neuer Pflanzen läßt die Anflugrate bereits nach 5–10 Min. rapide nach (5).

Versuch 2: Dieselbe, jetzt pollinien-lose Pflanze 2 wird in Teilareal 2 (Stelle 2) den dort fliegenden anderen noch unerfahrenen ♂♂ präsentiert.

Ergebnis: Wie in Versuch 1 ist die Anflugrate zunächst sehr hoch, um nach etwa 5–10 Min. rapide abzusinken. Dasselbe wiederholt sich mit derselben Pflanze 2 in Teilareal 3 (Versuch 3). Die Anflugraten und ihr zeitliches Verhalten ergeben sich aus der Abb. 2. Hier ist stellvertretend für alle Teilareale das Ergebnis von Areal 3 dargestellt.

Versuch 4: Am nächsten Tag (12. 3.) wurden in den Teilarealen 1–3 wiederum jeweils ein und dieselbe Pflanze postiert und die Anflüge registriert.

Ergebnis: Wie Abb. 2 als Beispiel für Stelle 3 zeigt, war zunächst die Anflugrate hoch (15), um dann wie am Vortag rapide abzusinken. Dabei ist anzumerken, daß die anfängliche Rate weit unter dem Niveau des Vortages blieb.

Versuch 5: Nach jeweils einer Stunde wurde mit derselben bereits getesteten Pflanze der Versuch in allen Teilarealen wiederholt. Es sollte sich zeigen, ob die ♂♂ die Attrappensituation der beflogenen Blüten sozusagen „behalten“ (d. h. gelernt) haben bzw. nach wie vor habituatiert (d. h. reizgewöhnt) sind.

Ergebnis: In allen Fällen bleibt die Anflugrate auf einem sehr niedrigen Niveau, das niemals mehr die Höhe des Vortages, selbst nicht dasjenige des Versuchsbeginns an diesem Tage erreicht.

Besprechung: Da alle Experimente in den drei Teilarealen mit derselben Pflanze durchgeführt worden sind, sind entsprechend unseren vorherigen Überlegungen folgende Aussagen möglich:

1. Beduftung der Blüten scheidet aus. Die Anflugrate war in Teilareal 2 und 3 sowie im Kontrolltest sofort wieder rapide angestiegen.
2. Aus demselben Grund scheidet Attraktivitätsverlust der Blüte nach erfolgter Pollinienentnahme oder Bestäubung aus.

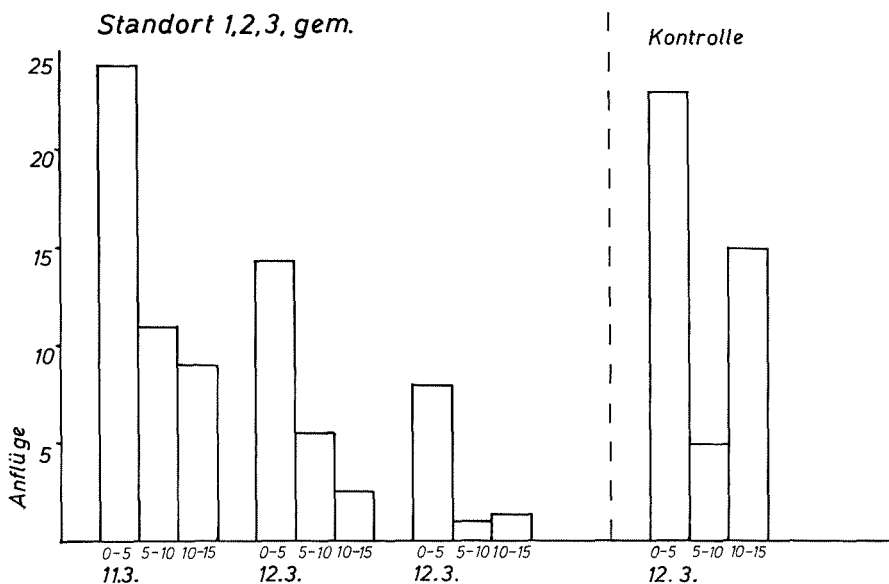


Abb. 3: Darstellung wie in Abb. 2. Hier wurden die Anflugraten als Summe aller getesteten 3 Standorte dargestellt. Es zeigt sich hier, daß die *Eucera* ♂♂ sich in allen Flugarealen gleich verhielten. Die Kontrolle ist identisch mit Versuch 7.

Dies wird noch bestätigt durch die entsprechenden Beobachtungen an Pflanze 2. Bleibt als Interpretation für das Nachlassen der Anflugrate nur die Erklärung der Habituation (Gewöhnung) oder sogar des Lernens. Im Fall von Habituation müßte bei Wiederholung der Experimente am nächsten Tag die Anflughäufigkeit wieder hoch sein, da bis dahin die Reizgewöhnung wieder abgeklungen sein sollte. Der nächste Tag zeigte, daß in allen 3 Teilarealen die Anflugraten erheblich unter der des Vortages blieben (Versuch 4, Abb. 2)! Derselbe Test wurde jeweils eine Stunde später mit noch geringerem Anflug wiederholt (Versuch 5). Um auszuschließen, daß dies nur ein Effekt der Witterung oder anderem ist, testeten wir als Kontrollexperiment dieselbe Blüte sofort anschließend in einem Teilareal 4, in dem noch unerfahrene ♂♂ auf ♀-Suche waren (Versuch 7). Hier war die Anflugrate sofort sehr hoch, wodurch gezeigt war, daß das unterschiedliche Verhalten der Bienen ♂♂ der Stellen 1–3 gegenüber den ♂♂ der Stelle 4 tatsächlich an deren individueller Erfahrung lag. Um noch einen weiteren denkbaren Einwand zu entkräften, nämlich daß die Bienen auf den Ort der aufgestellten *Ophrys*-Pflanze dressiert worden sind, versetzen wir diese Pflanze innerhalb eines Teilareals um 3–4 m und zählten wiederum die Anflüge (Versuch 6). Auch hier blieb die Anflughäufigkeit gleich gering (Abb. 2), selbst als die alte Pflanze durch eine neue ersetzt wurde.

III. Besprechung der Ergebnisse

Die Beobachtungen und Experimente haben gezeigt, daß die *Eucera barbiventris* ♂♂ bereits nach 5 Min. die *Ophrys scolopax*-Blüten weniger beachten, um nach 10–15 Min. praktisch überhaupt nicht mehr auf ihnen zu landen. Dies ist zunächst aus mehreren Gründen ganz verständlich. Die *Ophrys*-Blüten schalten sich mit ihren Signalreizen in eine Instinktkette der Bestäuber ein, sie parasitieren sozusagen auf dem Paarungsverhalten (WICKLER 1968, VOGEL

1975). Dabei sollen die ♂♂ sozusagen in eine „Instinktfalle“ geraten. Auch aus evolutionsbiologischer Sicht ist das Verhalten der ♂♂ nicht einsichtig. Im Paarungsverhalten haben ♂♂ häufig die Strategie, so viele ♀♀ wie möglich zu begatten. Sie sorgen damit dafür, daß möglichst viele ♀♀ solche Nachkommen erzeugen, die Träger ihrer Gene (Merkmale) sind. Das heißt, die ♂♂ machen sich erhebliche Konkurrenz um die ♀♀ (PARKER 1970, 1978). Das bedeutet, daß ein ♂ niemals nachlassen sollte in der Bemühung um ♀♀, auch wenn es trotz vieler Versuche nur selten zum Erfolg kommt. Falls es in seinen Bemühungen zu schnell nachläßt, läuft es Gefahr, von anderen ♂♂ auskonkurriert zu werden. Bei einem Besuch einer *Ophrys*-Blüte kommt ein ♂ (sozusagen) nicht zum Erfolg, dennoch sollte es in seinen Bemühungen um ♀♀ nicht nachlassen, auch wenn es sich nur um Pseudoweibchen handelt. Aber vielleicht liegt doch gerade hierin der Grund für das Nachlassen des Interesses? Da Attraktivitätsverlust von Seiten der Blüte und Beduftung durch die ♂♂ auszuschließen, Reizgewöhnung nicht wahrscheinlich, aber doch keineswegs ausgeschlossen ist, bleibt als denkbare Erklärung, daß die *Eucera* ♂♂ lernen, daß die Blüte eben doch kein echtes ♀ ist. Sie durchschauen sozusagen das Täuschmanöver der Blüte und fallen auf diese Attrappe nicht mehr herein! In diesem Fall sollte eine Veränderung der Reizsituation durch die Blüte eine erneute Anflugsteigerung bewirken. Wir haben solche Experimente noch nicht durchgeführt. Vielleicht liegt hierin ein biologischer Sinn der hohen Variabilität des Zeichnungsmusters der Lippe bei fast allen *Ophrys*-Arten? Auch sollte wieder eine Attraktivitätssteigerung der Blüte eintreten, wenn sie ihre Reizqualitäten verbessert, d. h. die Attrappe noch besser wird. Genau hierin liegt der Grund, in dem sich die verschiedenen *Ophrys*-Individuen derselben Art Konkurrenz um Bestäuber machen (intraspezifische Konkurrenz)! Wegen des hohen Unterscheidungsvermögens der Bienen – im Experiment ist gezeigt worden, daß die Honigbiene erstaunliche differenzierte Muster erkennen und unterscheiden kann (z. B. SCHNETTER 1968) – erhält wegen dieses Lernverhaltens nach kurzer Zeit nur noch diejenigen Blüte Anflüge, die in ihrer ♀-Imitation etwas besser ist als ihre Nachbarin! Nach unseren Beobachtungen des Pseudokopulationsverhaltens gilt das Gesagte auch für die anderen *Ophrys*-Arten. Alle Bestäuber kümmern sich nach einer gewissen Zeit nicht mehr um die Blüten!

Dies mag auch ein Grund sein, warum Pseudokopulationen so selten beobachtet werden. Die Chance, sie zu sehen, besteht praktisch nur, wenn man am Beginn der Flugzeit der potentiellen Bestäuber gerade dabei ist. Das bedeutet für die *Ophrys*-Pflanzen, daß diejenigen Blüten die größte Chance auf Bestäubung haben, die exakt mit dem Beginn der Flugzeit der Bestäuber ♂♂ ihre Anthese haben. Es besteht also ein Selektionsdruck auf exakte Synchronisation. Da aber auch danach immer noch neue ♂♂ schlüpfen, bedeutet dies allerdings nicht, daß später blühende Pflanzen überhaupt keine Chance auf Bestäubung haben. Sie ist nur geringer. Die Bestäubung funktioniert sogar auch dann noch, wenn die Bestäuber-♀♀ schon geschlüpft sind, da immer noch, wenn auch seltener, neue ♂♂ schlüpfen. Wir konnten trotz vorhandener ♀♀ Bestäubungen beobachten, und zwar häufig bei *Ophrys speculum* mit *Campsoscolia ciliata* und *Ophrys fusca* (großblütig) mit *Colletes cunicularis infuscatus*, aber ganz selten bei von *Eucera* oder von *Anthophora* bestäubten *Ophrys*-Arten.

Literatur:

- ALCOCK, J., BARROWS, E. M., GORDH, G., HUBBARD, L. J., KIRKENDALL, L., PYLE, D. W., PONDER, T. L. & ZALOM, F. G.: The ecology and evolution of male reproductive behaviour in the bees and wasps. – Zool. J. Linn. Soc. (London) **64**: 293–326, 1978.
- HAAS, A.: Vergleichende Verhaltensstudien zum Paarungsschwarm solitärer Apiden – Z. Tierpsychol. **17**: 402–416, 1960.
- KUENEN, L. P. S. & BAKER, T. C.: Habituation versus sensory adaptation as the cause of reduced attraction following pulsed and constant sex pheromone pre-exposure in *Trichoplusia* – J. Insect Physiol. **27**: 721–726, 1981.
- KULLENBERG, B.: Field experiments with chemical sexual attractants on aculeate Hymenoptera males I. – Zool. Bidr. Uppsala **31**: 253–352, 1956.

- KULLENBERG, B.: Studies in Ophrys pollination — Zool. Bidr. Uppsala **34**: 1–340, 1961.
- PARKER, G. A.: Sperm competition and its evolutionary consequences in insects — Biol. Rev. **15**: 525–568, 1970.
- PARKER, G. A.: Evolution of competitive mate searching. — Ann. Rev. Entomol. **23**: 173–196, 1978.
- PAULUS, H. F.: Co-Evolution zwischen Blüten und ihren tierischen Bestäubern — Sonderh. Naturwiss. Ver. Hamburg **2**: 51–81, 1978.
- PAULUS, H. F. & GACK, C.: Beobachtungen und Untersuchungen zur Bestäubungsbiologie südspanischer Ophrys-Arten. Die Orchidee, Sonderheft, 55–68, Nov. 1980.
- PAULUS, H. F. & GACK, C.: Neue Beobachtungen zur Bestäubung von Ophrys (Orchidaceae) in Spanien, mit besonderer Berücksichtigung des Formenkreises Ophrys fusca agg. — Plant Syst. Evol. **137**: 241–258, 1981.
- ROELOFS, W. L. & CARDÉ, R. T.: Responses of Lepidoptera to synthetic sex pheromone chemicals and their analogues — Ann. Rev. Entomol. **22**: 377–405, 1977.
- SCHNETTER, B.: Visuelle Formunterscheidung der Honigbiene im Bereich von Vier- und Sechsstärkchen — Z. vgl. Physiol. **59**: 90–109, 1968.
- VOGEL, S.: Mutualismus und Parasitismus in der Nutzung von Pollenträgern — Verh. Dt. Zool. Ges. 1975. 102–110, 1975.
- WEHNER, R.: Pattern recognition — In: G. A. Horridge (ed.): The compound eye and vision of insects (p. 73–113) — Clarendon Press Oxford, Oxford Univ. Press, 1975.
- WICKLER, W.: Mimikry — Nachahmung und Täuschung in der Natur — Kindler Verlag München, 256 S., 1968.

Prof. Dr. H. F. Paulus, Dr. Claudia Gack, Dipl.-Biol. R. Maddocks, Biologisches Institut I (Zoologie), Universität Freiburg, Albertstraße 21a, D-7800 Freiburg i. Br.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Jahresberichte des Naturwissenschaftlichen Vereins Wuppertal](#)

Jahr/Year: 1983

Band/Volume: [36](#)

Autor(en)/Author(s): Paulus Hannes F., Gack Claudia, Maddocks Renate

Artikel/Article: [Beobachtungen und Experimente zum Pseudokopulationsverhalten an Ophrys - Das Lernverhalten von Eucera barbiventris an Ophrys scolopax in Südspanien 73-79](#)