

Zum Verhalten der Augenmutante chartreuse von Apis mellifica L.

V. Neese (Zoologisches Institut der Universität Frankfurt / M. - Deutschland)

Die Mutante chartreuse der Honigbiene zeigt Abweichungen in der Ommochromsynthese, die sich auf die Zusammensetzung und die Konzentration der Augenschirmpigmente auswirken. Während bei Normalbienen zum Zeitpunkt des Schlüpfens bereits große Mengen Xanthommatin und Omme vorhanden sind, fehlen der Mutante noch Ommochrome. Die unmittelbare Vorstufe des Xanthommatins: 3-Hydroxy-Kynurenin ist in diesem Stadium in der Pigmentzellengranula angereichert, wodurch die Augen grünlich-gelb erscheinen (1). Die Ommochromsynthese setzt bei der Mutante erst während des Adultlebens ein, wobei es lediglich zur Ausbildung des Xanthommatins kommt (2). Quantitative Pigmentbestimmungen in Abhängigkeit vom Alter sind im Gange.

Uns interessierte die Frage, welche Auswirkungen eine Schirmpigmentveränderung auf Orientierungsleistungen der Bienen hat.

Verwendet wurden Königinnen, die zu 50% phänotypisch normaläugige Bienen (+/ch= Kontrolle) und zu 50% Bienen mit veränderter Augenfarbe (ch/ch=Mutante) produzierten. Die im Thermostaten geschlüpften Tiere wurden für die später erforderliche Altersangabe vor-markiert und dem Versuchsvolk in einem Beobachtungstock zugesetzt.

Bei ein bis vierzehn Tage alten Mutanten treten sehr hohe Materialverluste auf. Die Schutzpigmente sind zu diesem Zeitpunkt erst so schwach vorhanden, daß nach erfolgtem Ausflug die Bienen häufig nicht mehr zu ihrem Volk zurück finden. Ein Zahlenbeispiel mag das belegen:

1968 kamen von 5306 zugesetzten Normalbienen 1381 (d.h. 26%) zum Futterplatz, von 5312 Mutanten waren es dagegen nur 2,7% (=142).

(1) J.H. Dustmann, Nature 219, 950-952 (1968)

(2) J.H. Dustmann, Naturwissenschaften 53, 208 (1966)

Zunächst haben wir das Unterscheidungsvermögen für Helligkeitskontraste geprüft. Die Bienen wurden auf schwarze Muster (+) gegen Weiß oder umgekehrt dressiert. Alle Muster waren flächengleich. Im Test fehlte Schwarz und Weiß; den Bienen wurden verschiedene Graustufen geboten (3). Prinzipiell wurden die Graustufen maximal angefliegen, die dem positiven Dressurmuster in der Helligkeit am ähnlichsten waren. Die Mutanten entscheiden sich jedoch im Gegensatz zu den Kontrollen weniger deutlich. Zum Beispiel waren die Anflüge in zwei Versuchen wie folgt verteilt:

1.	Muster	1	2	3	4
Kontrollen		83%	13%	4%	-
Mutante		43%	32%	21%	4%

2.					
Kontrollen		76%	12%	9%	3%
Mutante		55%	26%	11%	8%

Muster 1 ist dem positiven Dressurmuster jeweils am ähnlichsten. In Versuch 1 ist das positive Dressurmuster Schwarz; der mittlere Remissionswert der Testmuster (Graustufen) nimmt hier von Muster 1 bis Muster 4 kontinuierlich zu. In Versuch 2 ist das positive Dressurmuster Weiß, folglich hat hier Testmuster 4 die niedrigste Remission.

Diese Ergebnisse stehen in Übereinstimmung mit den durch andere Methoden bei *Drosophila*-Mutanten (Augenschirmpigment) gefundenen Resultaten, daß die Kontrastwahrnehmung mit dem Sinken des Schirmpigmentgehaltes abnimmt (4).

Wir haben ferner die Frage verfolgt, inwieweit bei der Mutante das Formensehen im Vergleich zu den Kontrollbienen leistungsfähig bleibt:

Die Bienen wurden auf vertikal orientierte Parallelstreifenmuster (20x20 cm) dressiert. Das positive Muster zeigte einen senkrechten Streifenverlauf. Im Gegenmuster waren die Streifen dazu um 30 bzw. 45° geneigt. Die Muster bestanden aus äquidistanten schwarzen und weißen Streifen (2cm breit), wobei Schwarz durch

(3) V.Neese, Z.vergl.Physiol. 60, 41-62 (1968)

(4) R.Hengstenberg u.K.G.Götz, Kybernetik 3, 276-285 (1967)

verschiedene Graustufen ersetzt werden konnte. In der Winkelunterscheidung treten keine Differenzen zwischen Mutante und Kontrollbienen auf. Mit abnehmendem Musterkontrast nimmt in beiden Gruppen der Anteil an positiven Wahlen synchron ab. Auch bei der Calliphora-Mutante white-apricot (Augen ohne Schutzpigmente) wurde bei hinreichend hoher Helligkeit keine Beeinträchtigung des räumlichen Auflösungsvermögens gegenüber der Wildform gefunden (5).

Es interessiert uns weiterhin: Hat die Veränderung des Augenschutzpigments einen Einfluß auf die Flugeschwindigkeit der Mutante? Dazu haben wir die Flugzeiten zwischen Stock und Futterplatz gemessen, umgerechnet in Geschwindigkeit gegenüber dem Untergrund (Wegstrecke : Flugzeit) und diese unter Berücksichtigung von Windrichtung und Windgeschwindigkeit in Flugeigengeschwindigkeit (V_1 : m/s). Die Versuche wurden jeweils in zwei unterschiedlich gegliederten Geländen durchgeführt (bei gleicher Dressurrichtung und gleicher Entfernung). Die Flugeigengeschwindigkeit der Mutanten ist gegenüber den Kontrollbienen signifikant kleiner. Im schwach gegliederten Wiesengelände (Götzenhain) noch verstärkt gegenüber der stark gegliederten Flugstrecke (Frankfurt / Park):

A. Götzenhain (Wiese), Futterplatz 354 m / 115°

Kontrolle:	$V_1 = 7,3$ m/s	n=126
Mutante :	$V_1 = 6,1$ m/s (-19%)	n= 69 P<0,0002

Frankfurt (Park) , Futterplatz 354 m / 115°

Kontrolle:	$V_1 = 7,5$ m/s	n=181
Mutante :	$V_1 = 6,5$ m/s (-11%)	n=137 P<0,0002

B. Götzenhain (Wiese), Futterplatz 185 m/ 288°

Kontrolle:	$V_1 = 6,8$ m/s	n=236
Mutante :	$V_1 = 6,1$ m/s (-11%)	n=235 P<0,0002

Frankfurt (Park) , Futterplatz 185 m/ 287°

Kontrolle:	$V_1 = 6,4$ m/s	n=255
Mutante :	$V_1 = 5,8$ m/s (- 9%)	n=288 P<0,0002

Wie kommt die Verminderung der Flugeigengeschwindigkeit bei der Mutante zustande?

1. könnte dafür die Veränderung der Flughöhe verantwortlich sein: Durch das verschlechterte Kontrastsehen würden die Mutanten mittels Bodenannäherung Kontakt mit dem Untergrundsmuster suchen. Sollen dabei die zeitlichen Verhältnisse am Auge gegenüber der Normal-situation beibehalten bleiben, so muß der Flug verlang-samt werden. Um für diese Annahme Hinweise zu gewinnen, wurden vom Futterplatz aus in 10 m Entfernung die Ab-flughöhen registriert. Es zeigt sich, daß an diesem Kontrollpunkt die Mutanten nicht niedriger, sondern sig-nifikant höher als die Kontrollbienen flogen. Dazu zwei Beispiele:

A. Futterplatz: Frankfurt 185 m / 287°:

Kontrollen	(n=249)	Flughöhe 2,1 m	
Mutante	(n=190)	Flughöhe 2,6 m	$P < 0,0002$

B. Futterplatz: Götzenhain 185 m / 288°:

Kontrollen	(n=119)	Flughöhe 1,3 m	
Mutante	(n=129)	Flughöhe 2,1 m	$P < 0,0002$

Damit scheint eine Flughöhenverstellung nicht die wesent-liche Ursache für das Zustandekommen einer reduzierten Flugeigengeschwindigkeit zu sein. Wesentlich stärkerer Bedeutung kommt wahrscheinlich das Fliegen von Umwegen, das Überfliegen von Hindernissen und Schwierigkeiten beim Auffinden des Futterplatzes trotz gesammelter Flug-erfahrungen zu. Beispielsweise konnte vom Futterplatz aus eine Abweichung der Mutante in der Abflugrichtung (Futterplatz Frankfurt 185m / 287°) beobachtet werden:

Die Normalbienen flogen durchschnittlich 1,3 m rechts von der Kontrollmarke (10 m entfernt vom Futterplatz), die Mutante dagegen 0,5 m links davon ($P < 0,0002$). In diesem Beispiel führt der direkte Flugkurs über ein vierstöckiges Gebäude. Die Mutanten wichen nach links aus und überflogen das Hindernis nicht.

Hat die Änderung des Flugverhaltens der Mutante auch Auswirkungen auf die Entfernungsangabe? Die Tanzfrequenz, d.h. die Anzahl der Tanzumläufe in der Zeiteinheit, verwerten die Bienen als Maß für die Ent-fernung der Futterquelle. Je weiter entfernt die Tracht vom Stock ist, um so langsamer ist das Tanztempo. Als entscheidendes Maß für die Wahrnehmung der Entfernung wird der Kraftaufwand angenommen, der von den Bienen während des Fluges (Hinflug) aufzubringen ist. Der nichtlineare Verlauf der Tanzfrequenzkurve in Abhängig-keit von der Entfernung wird dadurch zu erklären ver-sucht, daß die Bienen pro Wegeinheit einen bestimmten

Bruchteil vergessen (6).

Die Tanzfrequenz der Mutante ist in unseren Versuchen gegenüber den Kontrollwerten herabgesetzt, so als hätten die Mutanten bis zum Futterplatz eine größere Strecke zurückzulegen. Die Abweichungen sind bei stark differenziertem Fluggelände wesentlich deutlicher als bei relativ homogenem Flugkurs. Dazu zwei Beispiele:

A. Futterplatz 354 m / 115°

Frankfurt (Park)

Kontrolle: 6,9 U / 15s (n=386) $\hat{=}$ 340 m

Mutante : 6,2 U / 15s (-10%) (n=291) $\hat{=}$ 470 m

Götzenhain(Wiese)

Kontrolle: 6,9 U / 15s (n=142) $\hat{=}$ 340 m

Mutante : 6,9 U / 15s - (n= 95) $\hat{=}$ 340 m

B. Futterplatz 185 m / 287° (bzw. 288°)

Frankfurt (Park)

Kontrolle: 8,1 U / 15s (n=1022) $\hat{=}$ 190 m

Mutante : 7,4 U / 15s (- 9%) (n= 633) $\hat{=}$ 275 m

Götzenhain(Wiese)

Kontrolle: 8,1 U / 15s (n= 520) $\hat{=}$ 190 m

Mutante : 7,7 U / 15s (- 5%) (n= 559) $\hat{=}$ 248 m

Die Abweichungen der Tanzfrequenz bei der Mutante steht in deutlicher Beziehung zur Beschaffenheit des Fluggeländes. Der Geländeeffekt macht sich hier wesentlich deutlicher als bei der Flugeigengeschwindigkeit bemerkbar. Während jedoch bei der Fluggeschwindigkeit die größten Abweichungen der Mutante bei schwach gegliederter Flugstrecke auftraten, ist die Tanzfrequenz nach Flug in markenreichem Gelände am stärksten reduziert. Die Ergebnisse machen deutlich, wie wenig konform Flugeigengeschwindigkeit und Entfernungsangabe laufen. Die Resultate an der Mutante zeigen, daß Veränderungen im visuellen System der Biene Einfluß auf die Entfernungsweisung haben können. Daß dabei dem optischen Sinn maßgebliche Bedeutung zukommt, ergibt sich aus der Geländeabhängigkeit der Werte. Eine solche Beziehung kann bei Normalbienen nicht beobachtet werden. Möglicherweise wird bei ihnen die Störgröße Gelände kompensiert, was biologisch sinnvoll wäre, da sonst bei gegebener Entfernung in jedem Gelände ein anderer Tanzfrequenzwert eingehalten werden müßte und die angeworbenen Neu-

linge diesen mitgeteilten Wert entsprechend übersetzen müßten. Bei der Mutante sind die Orientierungsstörungen offenbar so hoch, daß eine zentralnervöse Kompensation des Geländeeinflusses nicht mehr möglich ist.

Die Erklärung des Tanzkurvenverlaufes durch Annahme einer "Vergeßlichkeitskonstanten" erscheint zumindest für die Mutante fragwürdig, da sie keine Erklärung für den Einfluß der Flugstreckenbeschaffenheit liefert.

Abschließend sei noch kurz auf die Orientierung der Mutante in der Abenddämmerung eingegangen. Die Bienen flogen einen 185 m vom Stock entfernten Futterplatz an. Registriert wurden: die Flugfrequenz, die letzten Anflüge und die dabei herrschende Beleuchtungsstärke (Lux). Dabei zeigt sich, daß die Mutanten ihre Sammeltätigkeit deutlich früher einstellen. Ferner verkehren in der letzten Stunde vor Sammelabbruch die Kontrollbienen durchschnittlich 9,6 mal, während die Mutante nur 6,6 mal anfliegt.

Veränderungen des Ommochromspektrums im Auge der Biene haben also weitgreifende Auswirkungen auf ihre Orientierungsleistungen zur Folge.