

Aus dem Zoologischen Institut der Universität München

BLUMENFARBEN, WIE SIE DIE BIENEN SEHEN*, **

Von

KARL DAUMER

Mit 34 Textabbildungen

(Eingegangen am 17. Mai 1958)

Inhaltsverzeichnis

	Seite
Einleitung	50
A. Blüten, geordnet nach den verschiedenen „Bienenfarbtönen“	50
Bisherige Methoden	50
Eigene Methode	52
I. „Bienengelbe“ und „Bienenpurpurne“ Blüten (Tabelle 1—3)	60
II. „Bienenblaugrüne“ Blüten (Tabelle 4)	64
III. „Bienenblaue“ und „Bienenviolette“ Blüten (Tabelle 5—8)	66
IV. „Bienenultraviolette“ und „Bienenschwarze“ Blüten (Tabelle 9—10)	69
V. „Unbuntanteile“ und „Bienenfarbtöne“ der Blätter (Tabelle 11)	72
B. Dressurversuche auf Blüten verschiedener „Bienenfarbtöne“	75
Methode	75
I. „Bienengelbe“ und „Bienenpurpurne“ Blüten	76
II. „Bienenblaue“ und „Bienenviolette“ Blüten	79
C. Nachweis ultravioletter Muster auf Blüten	81
Bisherige Ergebnisse	81
I. UV-Muster auf Scheibenblumen	82
II. UV-Muster auf Stieltellerblumen	87
III. UV-Muster auf Lippenblumen	88
IV. UV-Muster auf Schmetterlingsblumen	89
V. UV-Muster auf Körbchenblumen	91
Diskussion der Ergebnisse	93
D. Dressurversuche mit Blüten zur Prüfung der biologischen Bedeutung der UV-Muster	94
Methode	94
I. Sichtbarkeit der Blüten-UV-Muster für die Bienen	95
II. Auffälligkeit der Blüten-UV-Muster für die Bienen	98
III. Kopf-Rüssel-Reaktionen der Bienen auf Blüten-UV-Muster	99
IV. Bevorzugung der natürlichen Blüten-UV-Muster vor künstlich veränderten	102
V. Nachweis, daß die Kopf-Rüssel-Reaktion der Bienen auf Blüten-UV-Mustern angeboren ist	104
Diskussion der Ergebnisse	106
Zusammenfassung	108
Literatur	109

* Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor v. FRISCH, der vor 45 Jahren den Grundstein zu dieser Arbeit gelegt hat, in Dankbarkeit gewidmet.

** Die Arbeit wurde aus Mitteln der Rockefeller Foundation, die Herrn Professor v. FRISCH zur Verfügung standen, wesentlich gefördert.

Einleitung

Beim Blumenbesuch der Honigbiene spielen die Blütenfarben eine wichtige Rolle. Durch ihren Kontrast zur Umgebung ermöglichen sie einen optisch gesteuerten Anflug auf die Blüte (optische Fernwirkung), durch ihre Mannigfaltigkeit erleichtern sie eine Unterscheidung der Blüten verschiedener Pflanzen, durch die Ausbildung von Farbmustern innerhalb der Blüte (Saftmale) erleichtern sie das Auffinden des Nektars (optische Nahwirkung). Zwei Tatsachen sind für die Beurteilung der Blütenfarben in diesem Zusammenhang von grundlegender Bedeutung: einerseits, daß die Bienen rotblind aber UV-sichtig sind (v. FRISCH 1914, KÜHN 1924), andererseits, daß viele Blüten UV reflektieren (RICHTMYER 1923). Daraus folgt, daß den Bienen die bunte Welt der Blüten in ganz anderen Farben erscheinen muß als den Menschen. So sehen sie den roten Mohn infolge seiner UV-Reflexion „ultraviolett“ (LOTMAR 1933) oder die weißen Blüten infolge des Fehlens von UV-Reflexion, in der Komplementärfarbe des UV, in „blaugrün“ (HERTZ 1937).

Um Aussagen machen zu können, wie die Bienen die Blütenfarben sehen, ist demnach eine genaue Kenntnis sowohl des Farbsystems der Bienen, als auch der spektralen Blütenreflexion nötig.

Die Ergebnisse einer reizmetrischen Untersuchung des Farbsehens der Bienen mittels eines Spektralfarbmischapparates sind bereits veröffentlicht (DAUMER 1956). In der vorliegenden Arbeit werden sie in Beziehung gesetzt zu den Ergebnissen einer Bestimmung der Blütenreflexion in den für die Bienen bedeutungsvollen Spektralbereichen. Die gewonnenen Erkenntnisse werden in Dressurversuchen mit Blüten auf ihre Richtigkeit hin geprüft. Außerdem wird die Verbreitung und biologische Bedeutung ultravioletter Muster auf Blüten untersucht.

A. Blüten, geordnet nach den verschiedenen „Bienenfarbtönen“

Bisherige Methoden

Zahlreiche Arbeiten beschäftigten sich bereits damit, die Blütenfarben objektiv durch die Bestimmung der spektralen Blütenreflexion zu erfassen.

Drei verschiedene Methoden kamen dabei zur Anwendung:

1. Bei der *spektrographischen Methode* wird auf eine photographische Platte das Spektrum einer Magnesiumoxyd-Weißfläche und mit verschiedenen Belichtungszeiten, daneben das Spektrum der Blüte aufgenommen. Aus dem Vergleich der Schwärzungen und Belichtungszeiten kann für jede Wellenlänge die Reflexion ermittelt werden. Dieser Methode bedienten sich F. u. S. EXNER (1910), die für einige Blüten Reflexionskurven im sichtbaren Bereich aufstellten. Entsprechende Kurven erarbeitete RICHTMYER (1923) für das UV-Gebiet mittels eines Quarzspektrographen für etwa 30 Blüten. LOTMAR (1933) dehnte die Untersuchung auf

etwa 90 Arten aus, wobei sie allerdings nur die Reflexion für die Wellenlängen 546, 435, 404, 365 und 313 μ (Emissionslinien des Hg-Bogens) bestimmte. Das spektrographische Verfahren ist ziemlich umständlich und zeitraubend.

2. Bei der *spektralphotometrischen Methode* wird die Blüte mit verschiedenen monochromatischen Lichtern beleuchtet und das reflektierte Licht mittels einer Photozelle gemessen. Als Vergleichsstandard dient wieder eine Magnesiumoxydfläche. Mit dieser Methode stellten SEYBOLD und WEISSWEILER (1944) die Reflexions-, Absorptions- und Transmissionskurven von zahlreichen Blüten auf, allerdings leider nur im sichtbaren Bereich. Im UV-Bereich konnten sie in Ermangelung einer Quarzoptik lediglich die Gesamtreflexion mittels UV-Filter und Photozelle für 45 Blüten messen. Für den sichtbaren Bereich entwickelte KULLENBERG (1956) ein mit 8 Interferenzfiltern ausgestattetes Spektralphotometer, wobei als Vergleichsmaßstab der Reflexion eine Reihe von Graustufen bekannter spektraler Reflexion dient.

Die spektralphotometrische Methode ist zweifellos die exakteste und eleganteste Methode zur Aufstellung von Blütenreflexionskurven, sofern auch der UV-Bereich gemessen werden kann. Sie hat jedoch, ebenso wie auch die spektrographische, in blütenbiologischer Hinsicht den Nachteil, daß Glanz- und Streulichter, vor allem aber kleinere Farbmuster auf den Blüten nicht als solche erfaßt werden.

3. Die *photographische Methode* mit Farbfiltern, die erstmals von LUTZ (1924) mit einer Lochkamera auf die Bestimmung der Blütenreflexion angewendet wurde, ist von diesen Mängeln nicht befreit; sie liefert anschauliche Blütenbilder auch im UV, gestattete jedoch keine quantitative Auswertung. Immerhin zeigen aber einige Blütenaufnahmen von LUTZ bereits bemerkenswerte ultraviolette Muster. Ebenfalls nicht quantitativ auswertbare Aufnahmen von 2 Blüten im sichtbaren und UV-Bereich veröffentlichte ZIEGENSPECK (1955), wobei eine Blüte mit sichtbarem Farbmuster eine einheitliche UV-Reflexion aufweist. Die photographische Methode wird einer quantitativen Auswertung zugänglich, wenn man mit der Blüte eine Grauleiter aufnimmt, deren spektrale Reflexion bekannt ist. Dieses Verfahren wendete erstmals CRANE (1954) mit 10 Farbfiltern zur Bestimmung der Reflexion tropischer Falter an. Unabhängig davon waren auch MASOCHIN-PORSCHNJAKOW (1956) und KULLENBERG (1956) zur Bestimmung der Blütenreflexion im sichtbaren und UV-Bereich auf die gleiche Methode gekommen, veröffentlichten aber bisher nur wenig Blütenaufnahmen und Zahlenmaterial.

Wenn bei der photographischen Methode eine genügend große Zahl von monochromatischen Filtern verwendet wird, so gestattet auch sie die vorurteilsfreie Aufstellung von Reflexionskurven. Aufnahmen durch einige wenige, willkürlich gewählte Filter, welche nicht mit den Bienenhauptfarbbereichen übereinstimmen, sind jedoch wertlos im Hinblick auf die Frage, wie die Bienen die Blütenfarben sehen. Am zweckmäßigsten erscheint es demnach für eine erste systematische Bearbeitung der gestellten Frage, die Reflexion der Blüten in den für die Bienen unterscheidbaren Hauptspektralbereichen zu untersuchen. Aus diesem Gedanken heraus ließ Herr Professor v. FRISCH bereits 1953 vier Interferenzfilter von Schott & Gen., Mainz anfertigen, deren Durchlässigkeitsbereiche sich mit der spektralen Ausdehnung der Kühnschen Hauptfarbbereiche der Bienen decken.

Herrn Prof. v. FRISCH danke ich für die Anregung zu dieser Arbeit und für das große Interesse an ihrem Fortgang. Herrn Prof. ROLLWAGEN danke ich für die Überprüfung der Methode und das freundliche Entgegenkommen, mir die Benützung des Zeiss'schen Schnellphotometers in seinem Institut¹ gestattet zu haben.

¹ II. Physikalisches Institut der Universität München.

Eigene Methode

Die Untersuchung des Farbsehens der Bienen mittels eines Spektralfarbmischapparates hatte ergeben, daß sich das Farbsystem der Bienen auf 3 Grundfarbbereiche aufbaut, den Gelb-, Blau- und UV-Bereich, deren Grenzen mit den von KÜHN dafür angegebenen im wesentlichen übereinstimmen. Der „Bienenfarbton“ des Blaugrünbereiches hatte sich dagegen durch die additive Mischung von Gelb- + Blaubereich nachbilden lassen. Desgleichen hatten sich die beiden neu gefundenen Bienenfarbbereiche, der „Bienenviolettbereich“ (Spektralgebiet um $400\text{m}\mu$) und der „Bienenpurpurbereich“ (Verbindung der Spektrallenden zum

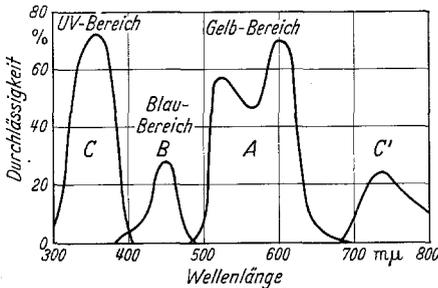


Abb. 1

Abb. 1. Durchlässigkeitskurven der 3 verwendeten Filter, gemessen mit dem Zeiss'schen Spektralphotometer. Filter A und B Interferenzfilter, Filter C optisches Farbglass UG 2 von Schott & Gen. Mainz. C' 2. Durchlässigkeitsgebiet des UG 2-Filters

Abb. 2. Schema der Anordnung zur photographischen, quantitativ auswertbaren Bestimmung der Blütenreflexion in den 3 Grundspektralbereichen des Bienenfarbsystems

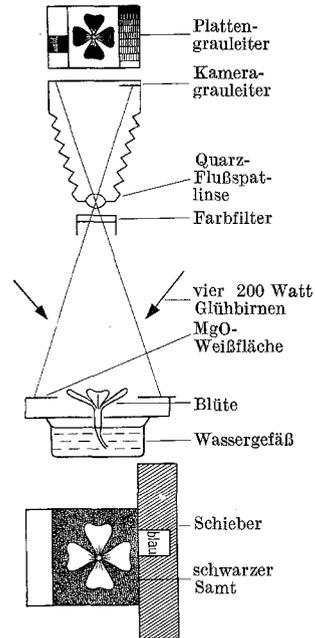


Abb. 2

Bienenfarbenkreis) durch die Mischung je zweier Grundbereiche, Blau- + UV- bzw. Gelb- + UV- darstellen lassen. Ein bestimmtes Mischlicht aus allen 3 Grundbereichen hatte die Wirkung von unbuntem „Weiß“-licht.

Als Unterlage für eine grobe Beurteilung der „Bienenfarbtöne“ der Blüten genügt es deshalb, die Blütenreflexion in den 3 Grundspektralbereichen des Bienenfarbsystems zu bestimmen. Näheres s. S. 56.

Bestimmung der Blütenreflexion in den drei Grundspektralbereichen des Bienenfarbsystems. Mittels einer Plattenkamera (Marke Voigtländer) mit Quarzlinse (Quarz-Flußspat-Achromat $f = 10\text{ cm}$) werden die Blüten durch drei verschiedene Farbfilter aufgenommen, deren Durchlässig-

keitsbereiche auf die spektrale Ausdehnung der drei Grundfarbbereiche des Bienenfarbsystems abgestimmt sind (s. Abb. 1)¹.

Als *Lichtquelle* dienen 4 gewöhnliche 200 Watt Glühbirnen von Osram, die unter einem Winkel von 45° die Anordnung beleuchten und die genügend langwelliges UV ausstrahlen.

Als *Vergleichsstandard der Reflexion* wird mit der Blüte eine MgO-berauchte Fläche aufgenommen, die vor jeder Aufnahmeserie erneuert wird. In die Kamera ist eine 10stufige Grauleiter² so eingebaut, daß sie sich mit dem Bild der MgO-Fläche auf der Mattscheibe deckt. Es erscheint somit auf jeder Aufnahme neben der Blüte eine Grauleiter. Siehe Abb. 2 und 3. Da die Durchlässigkeit der einzelnen Stufen der Kameragrauleiter für die 3 Spektralbereiche bekannt ist³ — und damit die prozentuale Verminderung, welche das gleich 100% gesetzte Reflexionslicht der MgO-Fläche erfährt — kann jeder Schwärzungsstufe der Plattengrauleiter eindeutig ein bestimmter relativer prozentualer Reflexionswert zugeordnet werden. *Es ist somit die Möglichkeit gegeben, innerhalb jeder Platte durch photometrischen Vergleich der Blütenschwärzungen mit den Grauleiterschwärzungen, die Reflexion jeder Stelle der Blüte in den durch die Filter begrenzten Spektralbereichen in Prozent der MgO-Reflexion anzugeben*⁴.

Um die Auswertung des zahlreichen Plattenmaterials zeitsparend zu gestalten, wurden Meßblätter ausgearbeitet und vervielfältigt, wie Abb. 4 ein Beispiel zeigt: Auf der logarithmisch in 100 Einheiten geteilten Abszisse sind die Durchlässigkeiten der 10 Stufen der Kameragrauleiter für die 3 Spektralbereiche A, B und C aufgetragen (Lichtmenge). Auf der linear geteilten Ordinate werden die mit dem Zeiss'schen Schnellphotometer gemessenen Plattengrauleiterschwärzungen der 3 Aufnahmen pro Blüte entsprechend aufgetragen und die Punkte zu den Eichkurven verbunden. Über die Eichkurven kann nun sofort jede gemessene Schwärzung einer Blütenstelle in Prozent Reflexion abgelesen werden.

Durch die einfache Schwärzungsmessung mit dem *Zeiss'schen Schnellphotometer* ist eine Meßgenauigkeit von etwa 1% gegeben, d. h., die Blütenreflexion könnte bei niedrigen Werten bis etwa 10% Reflexion auf 0,1% genau bestimmt werden. Diese Genauigkeit ist mehr als hinreichend, zeigte sich doch, daß bereits zwischen einzelnen Blütenblättern derselben Blüte, zwischen verschiedenen Blüten derselben Pflanze, vor allem aber zwischen Blüten verschiedener Pflanzen derselben Art beträchtliche Unterschiede in Qualität und Quantität der Reflexion bestehen⁵.

¹ Der Wiederanstieg der Durchlässigkeit des UG 2-Filters (C') jenseits von 680 m μ stört nicht, da als Aufnahmematerial die *orthochromatische Perutz-Silber-eosin-Feinkornplatte 12/10° Din 6,5 × 9 cm* verwendet wird, die laut Katalog erst ab 650 m μ empfindlich ist, wie durch Kontrollaufnahmen bestätigt wurde.

² Durch schrittweise Belichtung eines Streifens *Perutz-B-Blaufilm* hergestellt.

³ Zur Kontrolle in größeren Zeitabständen mit dem Spektralphotometer von Zeiss gemessen.

⁴ Durch die auf jeder Platte erscheinende Bezugsgrauleiter sind die spektrale Energieverteilung der Lichtquelle, die Verlängerungsfaktoren der Filter, der Schwarzschildexponent, die Spektralempfindlichkeit der Platte und die Wirkung ungleicher Entwicklung eliminiert.

⁵ Der Einwand, die Unterschiede seien durch ungleichmäßige Ausleuchtung der Blüte verursacht, kann sich nur auf den ersteren Fall beziehen. Wie die Kontrollaufnahme einer MgO-berauchten Halbkugel ergab, lassen sich tatsächlich Schwankungen von etwa 5% um den Mittelwert der Reflexion auf ungleichmäßige Ausleuchtung zurückführen.

Andererseits ergaben aber wiederholte Aufnahmen von gleich aussehenden Blüten derselben Art gut übereinstimmende Reflexionswerte.

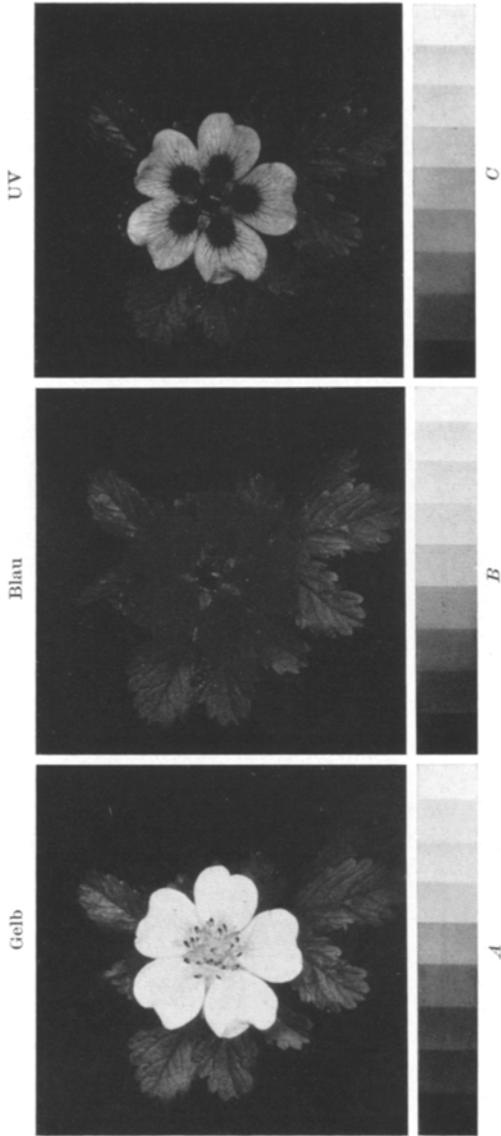


Abb. 3. *Potentilla reptans* L. durch das Gelb-(A)-, Blau-(B)- und UV-(C)-Filter in den 3 Grundspektralbereichen des Bienenfarbsystems aufgenommen (s. Abb. 1). Durch den photometrischen Vergleich der Schwärzungen der Granleiterstufen mit denen der Blüte (selbstverständlich auf dem Plattennegativ) kann die Reflexion in den 3 Bereichen quantitativ nach Abb. 4 bestimmt werden. Die Aufnahme C offenbart anschaulich ein ultraviolettes Blütenmuster, welches unserem unbewaffneten Auge verschlossen ist. Weitere Blüten UV-Muster s. S. 81 ff. Außerdem fällt auf, daß die Blätter in allen 3 Grundspektralbereichen schwach reflektieren, so daß sie den Bienen mehr oder weniger „grau“ erscheinen werden. Näheres s. S. 72 ff.

Die erhaltenen Zahlen charakterisieren die *mittlere Reflexion in den durch die Filterbreiten begrenzten Spektralbereichen*. Sie können demzufolge nicht direkt mit den von LOTMAR für bestimmte Wellenlängen angegebenen Werten verglichen

werden. Aus den Reflexionskurven von SEYBOLD und WEISSWEILER lassen sich jedoch vergleichbare Werte gewinnen. Sie liegen im Durchschnitt in allen 3 Be-

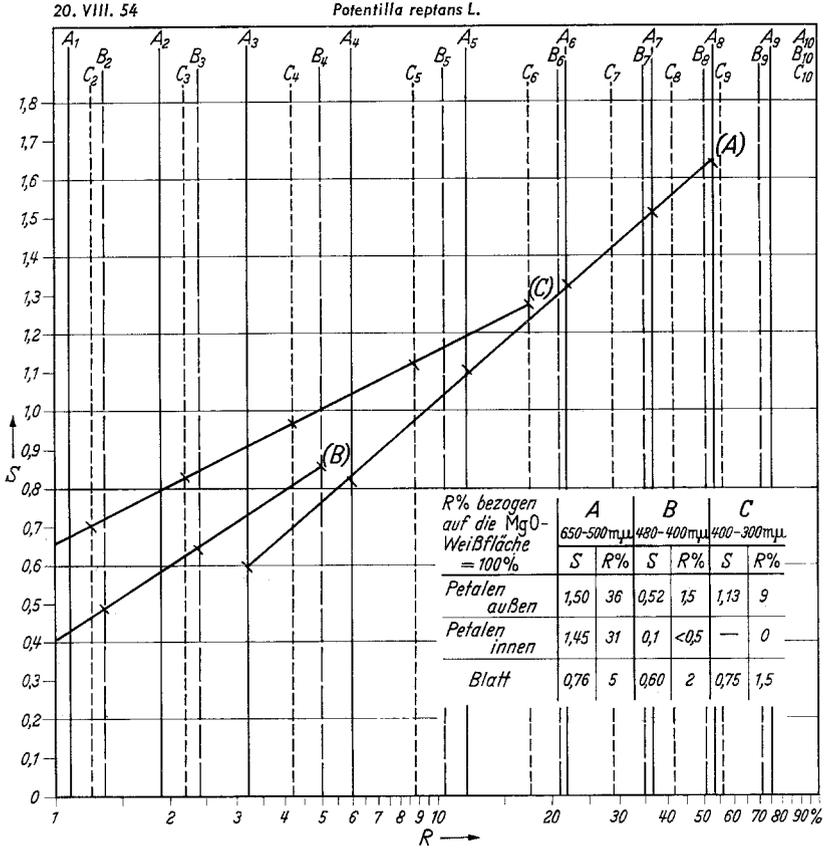


Abb. 4. Beispiel eines Meßprotokollblattes zur photometrischen Bestimmung der Blütenreflexion in den 3 Grundspektralbereichen des Bienenfarbsystems A, B, C (vgl. dazu Abb. 1—3, *Potentilla reptans* L.). Auf der Abszisse sind die Durchlässigkeiten der 10 Stufen der Kamera-Gräuleiter in den 3 Spektralbereichen aufgetragen A₁—A₁₀, B₂—B₁₀, C₂—C₁₀. (In der Verschiebung A, B, C kommt die in den einzelnen Bereichen verschiedene Durchlässigkeit der Gräuleiterstufen zum Ausdruck.) Die Eichkurven (A), (B), (C) ergeben sich dadurch, daß die durch die einzelnen Stufen der Kamera-Gräuleiter auf der Platte hervorgerufenen Schwärzungen (Plattengräuleiter) mit dem Zeiss'schen Schnellphotometer gemessen und auf der Ordinate bei den entsprechenden Stufen abgetragen werden. Zum Beispiel: Die 7. Stufe der Kamera-Gräuleiter besitzt im Gelbbereich eine Durchlässigkeit von 37 % (A₇). Das durch diese Stufe auf 37 % geschwächte Licht hat bei der Aufnahme durch den Gelbfilter auf der Platte eine Schwärzung von S = 1,51 hervorgerufen; das durch die 6. Stufe (A₆) auf 22 % geschwächte Licht eine Schwärzung von S = 1,33 usw. Die Verbindung der Punkte liefert die Eichkurve. Die von den Petalen (außen) von *Potentilla reptans* bei der Gelbaufnahme auf der Platte hervorgerufene Schwärzung beträgt S = 1,50. Über die Eichkurve (A) kann abgelesen werden, daß dieser Schwärzung eine Reflexion von 36 % des auffallenden Lichtes im Gelbbereich entspricht usw.

reichen höher als die eigenen Werte. Dieser systematische Unterschied der absoluten Zahlen, der wohl auf die Verschiedenheit der Methoden zurückzuführen ist, ist weiter nicht von Bedeutung, da das Verhältnis der 3 Reflexionswerte zueinander,

auf das es ja bei der Beurteilung des resultierenden Farbtones allein ankommt, im allgemeinen gut übereinstimmt.

Auswertung der Meßergebnisse der Blütenreflexion. Seitdem bekannt ist, daß zahlreiche Blüten UV reflektieren und die Bienen für UV empfindlich sind, wurde immer wieder betont, daß den Bienen die bunte Welt der Blüten anders erscheinen müsse als dem Menschen. Obwohl bereits seit Jahrzehnten Angaben über die spektrale Blütenreflexion vorliegen, war es jedoch nicht möglich gewesen, daraus abzuleiten, wie die von den Blüten reflektierten Strahlengemische auf die Bienen wirkten; dies ganz einfach deshalb, weil eine genaue Kenntnis des Farbsystems der Bienen fehlte.

Man wußte ja nicht einmal, ob ein *Strahlengemisch*, etwa von blauen und ultravioletten Strahlen, überhaupt einen „*einheitlichen Farbeindruck*“ bei den Bienen hervorrufe, oder ob diese nicht vielleicht die beiden Komponenten getrennt zu analysieren vermögen, wie es uns im Sinnesgebiet des Hörens bei einem Gemisch von Tönen möglich ist. Vermutet wurde auch, daß der ultraviolette Anteil eines Strahlengemisches sich nur in einer erhöhten „*Helligkeit*“ äußere, wie ZIEGENSPECK es ausdrückt. UV-reflektierende blaue Blüten würden den Bienen „*helllicht*“ blau erscheinen.

Durch die Farbmischversuche mit Spektrallichtern konnte ich zunächst nachweisen, daß auch die Bienen von einem Strahlengemisch einen „*einheitlichen Farbeindruck*“ haben, der durch die Begriffe *Farbton*, *Sättigung* und *Helligkeit* beschrieben werden kann. Jedem von einer Blüte reflektierten Strahlengemisch wird demnach eine bestimmte „*einheitliche Farbempfindung*“ der Bienen zugeordnet sein. Um die wesentlichen Attribute dieser „*Farbempfindung*“ (Bienenfarbton und -Sättigung = Bienenweißverhüllung) zahlenmäßig zu ermitteln, wäre eine quantitativ exakte und vollständige Kenntnis des Bienenfarbsystems nötig, die durch die *Grunderregungskurven* (KÖNIG) und den *Spektrallinienzug im Grundreizdreieck* auszudrücken ist; eine Kenntnis, die in dieser quantitativen Formulierung noch nicht gegeben ist.

Damit besser beurteilt werden kann, welche Voraussetzungen bei der in dieser Arbeit angewendeten Methode der Auswertung der Blütenreflexion vernachlässigt bzw. vereinfacht werden müssen, seien zunächst die Bedingungen und der Weg einer exakten Auswertung aufgezeigt: (vgl. dazu Abb. 5).

Angangspunkt der Überlegung ist die Annahme, daß den Bienen *Licht von der Energieverteilung der Globalstrahlung* (Himmels- + Sonnenlicht), also z. B. das unveränderte Tageslicht, „*unbunt weiß*“ erscheint. Die spektrale Zusammensetzung der Globalstrahlung sei gegeben durch die Funktion $I(\lambda)$. Eine Fläche, welche diese Strahlung in allen Spektralbereichen zu gleichen Anteilen, z. B. 100%, reflektiert, wird demnach den Bienen ebenfalls „*unbunt weiß*“ erscheinen; eine Fläche, welche sie dagegen selektiv reflektiert, muß ihnen farbig erscheinen. Ist die auf Energiegleichheit bezogene *Remissionskurve* einer Blüte mit $R(\lambda)$ gegeben, so folgt daraus für die tatsächlich von ihr reflektierte Strahlung die Funktion $R'(\lambda) = J(\lambda) \cdot R(\lambda)$.

Die Farbmischversuche hatten das Farbsystem der Bienen als *trichromatisch* erwiesen, d. h., aus 3 bestimmten Farbreizen können sämtliche Bienenfarbtöne und Weiß ermischt werden. Aus der Einstellung zahlreicher Farbgleichungen hätten sich die sog. Grunderregungskurven quantitativ exakt bestimmen lassen. Aus den tatsächlich ermittelten Gleichungen können sie jedoch wenigstens qualitativ richtig zur Verdeutlichung des Prinzips der Auswertung dargestellt werden.

Am wichtigsten ist dabei das Ergebnis, daß die Bienen eine Mischung von 55,75% Gelb + 29,25% Blau + 15% UV (Energieprozent) mit dem Weißlicht einer Xenon-Hochdrucklampe verwechseln, deren spektrale Strahlstärkeverteilung mit der der Globalstrahlung nahezu übereinstimmt. Vergleicht man diese Zahlen mit den prozentualen Anteilen des Lampen-Weißlichtes in den Bereichen der Filterdurchlässigkeit (39% Gelb, 35% Blau, 26% UV)¹, so liefern die entsprechenden Quotienten (0,70 Gelb, 1,21 Blau, 1,72 UV) ein Maß für das Verhältnis der Erregungsgrößen der 3 Farbreize. (Höhe des Maximums der Erregungskurven.) Da ja bei Reizung mit der kontinuierlichen Gesamtstrahlung der Eindruck „weiß“ entstehen soll, folgt aus der verschiedenen Höhe der Erregungsgrößen, daß die Ausdehnung der Erregungskurven über das Spektrum in umgekehrtem Verhältnis zu ihrer Höhe stehen muß. Die 3 Erregungskurven wurden demnach so konstruiert, daß jede die gleiche Fläche einschließt². Die 3 Kurven bringen alle Ergebnisse der reizmetrischen Untersuchung des Farbsehens der Bienen qualitativ richtig zum Ausdruck. Zum Beispiel zeigen sie, daß der Bienenblaugrünbereich (Gelb + Blau) ebenso wie der Bienenviolettbereich (Blau + UV) Mischbereiche aus je 2 angrenzenden Grundbereichen darstellen und der Bienenpurpurbereich die Endbereiche des Bienenspektrums außerhalb des Spektrums verbindet. Auch die auf ganz andere Weise experimentell bestimmte bienensubjektive Sättigung (Farbigkeit) der einzelnen Bereiche kann aus ihnen qualitativ richtig abgelesen werden: von den Hauptbereichen hat UV die größte, Gelb die geringste Sättigung, die Sättigung der Zwischenbereiche liegt unter der der Hauptbereiche.

Nehmen wir an, die gezeichneten Kurven wären auch quantitativ richtig und seien beschrieben durch die Funktionen $E_{UV}(\lambda)$, $E_{blau}(\lambda)$

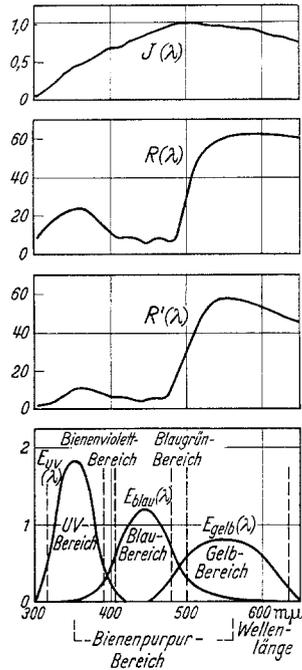


Abb. 5. Die zur exakten Bestimmung von „Bienenfarbtönen“ und „Unbuntanteil“ einer bestimmten Blüte nötigen Unterlagen. Nähere Erklärungen s. Text. $I(\lambda)$ Spektralverteilung der Globalstrahlung in relativen Einheiten $I_{\lambda=500 \text{ m}\mu}$ gleich 1 gesetzt nach HERRMANN 1947, Optik 2,341. $R(\lambda)$ Remissionskurve der Blumenblätter von *Oenothera biennis* L. nach SEYBOLD und WEISSWELER, Bot. Arch. 45, 385 (1944). $E(\lambda)$ Schematische Grunderregungskurven (KÖNIG) des Farbsystems der Bienen, welche sämtliche Ergebnisse der reizmetrischen Untersuchung qualitativ richtig wiedergeben

¹ Aus der Kurve der Strahlstärkeverteilung der Xenon-Hochdrucklampe graphisch bestimmt.

² Dieser Konstruktion liegt die Königsche Annahme zu Grunde, daß die Weißempfindung bei gleicher Erregung der 3 Komponenten des Farbsystems entstehe.

und $E_{\text{gelb}}(\lambda)$, so könnten die 3 Grundreizwerte für jedes beliebige Reflexionslicht mit dem Remissionsverlauf $R'(\lambda)$ wie folgt bestimmt werden:

$$x_{\text{uv}} = \int E_{\text{uv}}(\lambda) R'(\lambda) d\lambda, \quad x_{\text{blau}} = \int E_{\text{blau}}(\lambda) R'(\lambda) d\lambda,$$

$$x_{\text{gelb}} = \int E_{\text{gelb}}(\lambda) R'(\lambda) d\lambda.$$

Ebenfalls aus dem Ergebnis zahlreicher Farbgleichungen ließe sich der Spektrallinienzug im Grundreizdreieck ermitteln. In Ermangelung eines Grundreizdreiecks mit Spektrallinienzug ist in Abb. 6 ein Farbdreieck¹ mit 3 reellen Farb-
reizen gezeichnet, aus dem die Kompensativbeziehungen des Bienenfarbsystems

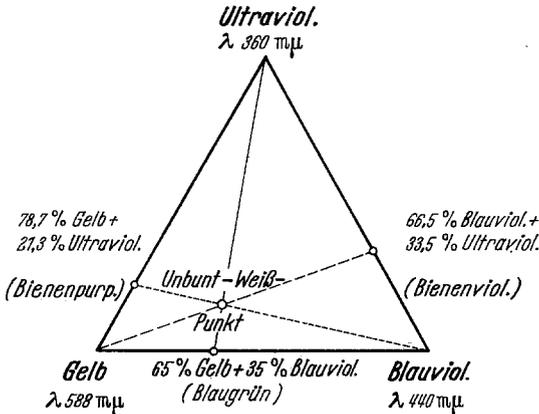


Abb. 6. Farbdreieck mit 3 reellen Farb- reizen, aus dem die Kompensativbeziehungen des Farbsystems der Bienen zu entnehmen sind. AUS DAUMER Z. vergl. Physiol. 38, 459 (1956)

augenfällig zu entnehmen sind. Durch Einsetzen der Grundreizwerte in das Grundreizdreieck nach der Schwerpunktsregel könnte dann von jeder Blüte der durch den Farbort bestimmte Bienenfarbton und die Bienenweißverhüllung exakt angegeben werden.

Es erübrigt sich, zu betonen, daß der Bienenfarbton selbstverständlich außerhalb unserer Vorstellung liegt und wir von ihm lediglich aussagen können, ob ihn die Bienen von einem bestimmten anderen unterscheiden können.

Ein auf dem beschriebenen Weg gewonnenes Ergebnis wäre zwar quantitativ exakt, es lassen sich jedoch auch auf wesentlich vereinfachtem Weg noch qualitativ richtige, interessante Aussagen gewinnen.

Im einzelnen werden folgende Vereinfachungen bei der Bearbeitung des Zahlenmaterials der Blütenreflexion gemacht:

Die Energieverteilung der auf die Blüten fallenden Globalstrahlung wird grob berücksichtigt, indem die durchschnittliche Strahlstärke im UV-Bereich mit derjenigen im sichtbaren Bereich (gleich 1) verglichen wird. Sie ergibt sich aus Abb. 5 [$J(\lambda)$] nach HERRMANN zu rund 0,5.

Der Verlauf der spektralen Blütenreflexion wird nur durch 3 Werte gekennzeichnet, denen allerdings besonderes Gewicht zukommt: Sie erfassen die Blütenreflexion in jenen 3 Spektralbereichen, die den 3 Grundfarbbereichen des Bienenfarbsystems entsprechen. Da sich die Blütenreflexion stetig ohne Sprünge von Spektralbereich zu Spektralbereich ändert, können die 3 gemessenen Reflexions-

Der Verlauf der spektralen Blütenreflexion wird nur durch 3 Werte gekennzeichnet, denen allerdings besonderes Gewicht zukommt: Sie erfassen die Blütenreflexion in jenen 3 Spektralbereichen, die den 3 Grundfarbbereichen des Bienenfarbsystems entsprechen. Da sich die Blütenreflexion stetig ohne Sprünge von Spektralbereich zu Spektralbereich ändert, können die 3 gemessenen Reflexions-

¹ Der Unterschied eines Farbdreiecks und¹ eines Grundreizdreiecks ist der, daß die realen Eichreize des ersteren so in die idealen Grundreize umgerechnet werden, daß der Weißpunkt in den Schwerpunkt des gleichseitigen Dreiecks fällt, d. h., daß sich Unbunt bei gleicher Größe der 3 Grundreizwerte ergibt. Vgl. Anm. ², S. 57.

werte als Mittelwerte der Reflexion in den durch die Filterbreite begrenzten Spektralbereichen aufgefaßt werden. Da aber eigentlich die Summe der reflektierten Gesamtenergie in jedem der 3 Grundbereiche interessiert, ist noch die größere Breite des Gelbbereiches gegenüber den beiden ungefähr gleich breiten anderen Grundbereichen zu berücksichtigen. Sie ergibt sich aus Abb. 5 unten, zu rund 1,85. Der Reflexionswert im Gelbbereich muß demnach mit dem Faktor 1,85 multipliziert werden, damit den Reflexionszahlen die Bedeutung von Integralen zukommt. Als Fehler geht an dieser Stelle die Tatsache ein, daß der spektrale Gang der Reflexion innerhalb der 3 Bereiche unberücksichtigt bleiben muß.

Die von einer Fläche mit 100%iger Reflexion über das gesamte Spektrum (MgO-Weißfläche) bei Beleuchtung mit unverändertem Tageslicht tatsächlich in den 3 Bereichen reflektierte Gesamtenergie steht demnach im Verhältnis: Gelbbereich: Blaubereich: UV-Bereich = 1,85:1:0,5. Sämtliche gemessenen Reflexionswerte in den 3 Bereichen müssen also zunächst mit diesen Verhältniszahlen multipliziert werden, damit sie charakteristisch für die in jedem Bereich reflektierte Gesamtenergie werden.

Andererseits wurde das Energieverhältnis, in welchem die 3 Spektralbereiche gemischt werden müssen, damit die Bienen das Mischlicht mit dem Lampenweißlicht verwechseln, experimentell bestimmt. Es ergab sich: „Bienenweiß“ = 55,25% Gelb + 29,75% Blau + 15% UV. Die gute Übereinstimmung dieses mit obigem Verhältnis bestätigt die Brauchbarkeit der bisherigen Überlegungen.

Die Kompensativbeziehungen der 3 Grundbereiche werden wie folgt berücksichtigt: Farbmischversuche haben ergeben, daß sich 65% Gelb + 35% Blau zu „Bienenblaugrün“ kompensieren und dieses wiederum im Energieverhältnis 85:15 mit UV gemischt „Bienenweiß“ ergibt. Aus dem Vergleich der Gesamtenergiewerte der Reflexion im Gelb- und Blaubereich einer Blüte mit ersterem Verhältnis geht hervor, wieviel sich davon zu „Blaugrün“ kompensieren und andererseits, welche Energiemenge Gelb oder Blau übrigbleibt. Der für Blaugrün resultierende Wert wird dann zum UV-Wert ins Verhältnis gesetzt und mit dem letzteren Kompensativverhältnis verglichen. Daraus läßt sich einerseits eine Zahl gewinnen, die charakteristisch für den Unbuntanteil der betreffenden Blüte ist, gibt sie doch nach Umrechnung auf die reflektierte Gesamtenergie an, wieviel Prozent sich davon zu „Bienenweiß“ kompensieren. Andererseits liefert der Vergleich die über das Kompensationsverhältnis hinaus vorhandene Energiemenge Blaugrün oder UV.

Durch dieses Verfahren wird von den Energiewerten der Reflexion in den 3 Grundbereichen derjenige Anteil ausgegliedert, der sich zu „Bienenweiß“ kompensiert. Dabei bleiben nur noch von 2 Farbbereichen Energiewerte der Reflexion übrig, die nach Umrechnung auf 100 den Energieprozenten der Farblichter bei den Farbmischversuchen gleichwertig sind und als Quotient durch eine einzige Zahl dargestellt werden können.

Um den beschriebenen Weg zu verdeutlichen, sei die Berechnung eines konkreten Beispiels aufgeführt:

Die Bestimmung der Reflexion der gelben Blütenblätter von *Potentilla reptans* L. in den 3 Bereichen ergab folgende Werte: Vgl. Abb. 3 und 4. Gelbbereich (A) 36%, Blaubereich (B) 1,5%, UV-Bereich (C) 9% (= durchschnittliche Reflexion in jedem Bereich).

Im Tageslicht werfen die Petalen von *Potentilla reptans* in den einzelnen Bereichen folgende Energiemengen in willkürlichen Einheiten zurück. A: $36 \times 1,85 = 66,6$, B: $1,5 \times 1 = 1,5$, C: $9 \times 0,5 = 4,5$, zusammen 72,6 (= tatsächlich reflektierte Gesamtenergie in jedem Bereich).

Gemäß dem Blaugrünmischverhältnis Gelb/Blau = 65/35 werden $65/35 \times 1,5 = 2,8$ Einheiten Gelb zu insgesamt $1,5 + 2,8 = 4,3$ Einheiten Blaugrün kompensiert, so daß noch $66,6 - 2,8 = 63,8$ Einheiten Gelb übrigbleiben.

Gemäß dem Kompensativverhältnis UV/Blaugrün = 15/85 mischen sich diese 4,3 Einheiten Blaugrün mit $15/85 \times 4,3 = 0,8$ Einheiten UV zu $4,3 + 0,8 = 5,1$ Einheiten „Bienenweiß“, das sind bezogen auf 72,6 Einheiten Gesamtreflexion 7,0 % *Unbuntanteil*. Es verbleiben 63,8 Einheiten Gelb und $4,5 - 0,8 = 3,7$ Einheiten UV, das sind bezogen auf 67,5 Einheiten Gesamt„farb“reflexion 94,5% Gelb und 5,5% UV, bzw. als *Verhältnis Gelb/UV = 17,2*.

Die gelbe Blüte von Potentilla reptans erscheint den Bienen demzufolge in einem sehr wenig „weißverhüllten Bienenpurpurton“ (Unbuntanteil 7,0%), der gekennzeichnet ist durch das Energieverhältnis Gelb/UV = 17,2.

In entsprechender Weise wurden für die Blüten von 204 Arten und die Blätter von 60 Arten aus den gemessenen Reflexionswerten die Kennzahlen für „Bienenfarbton“ und „Unbuntanteil“ berechnet.

Diese Zahlen gewinnen an Bedeutung durch den Vergleich miteinander. Da aus den Farbmischversuchen mit je 2 Lichtern der Grundbereiche die Energieverhältnisse der von den Bienen dem Farbton nach unterscheidbaren Mischlichter bekannt sind (z. B. wurden die Energieverhältnisse Gelb/UV = ∞ , 19, 3 zu mehr als 90% richtige Anflüge dem Farbton nach unterschieden), kann geschlossen werden, daß sie auch gelbe Blüten dem Farbton nach unterscheiden können, deren Energieverhältnisse der Reflexion in Gelb- und UV-Bereich nach Ausgliederung des Unbuntanteils mit den obigen Mischverhältnissen ungefähr übereinstimmen.

Auf Schlüsse dieser Art gründet sich die in den folgenden Tabellen zum Ausdruck kommende Einteilung der Blüten nach den für die Bienen unterscheidbaren „Bienenfarbtönen“.

I. „Bienengelbe“ und „Bienenpurpurne“ Blüten (Tabelle 1—3)

In den folgenden 3 Tabellen sind in den ersten 3 Spalten die gemessenen Reflexionswerte oranger, gelber und gelbgrüner Blüten für die 3 Grundspektralbereiche des Bienenfarbsystems aufgeführt¹. Diese Blüten, die sich allgemein durch starke Reflexion im Gelbbereich und minimale im Blaubereich auszeichnen, zeigen charakteristische Unterschiede in der Ultraviolettreflexion, die den Bienenfarbton der betreffenden Blüte entscheidend mitbestimmt.

Die Blüten sind geordnet nach dem in der vierten Spalte stehenden, den „Bienenfarbton“ kennzeichnenden Verhältnis Gelb/UV, nach Ausgliederung des in der letzten Spalte stehenden „Unbuntanteils“ (Rechenmethode s. S. 59).

Die Gelb/UV-Verhältnisse wandeln sich in kleinen Schritten von $\infty - 6,5$, d. h. der „Bienenfarbton“ ändert sich praktisch kontinuierlich von reinem „Bienengelb“ bis zu einem bestimmten „Bienenpurpur-

¹ Die Zahlen beziehen sich bei Blüten mit Farbmustern stets auf die Reflexion der größeren einheitlich gefärbten Fläche.

Tabelle 1. „Bienen gelbe“ Blüten

a) (100—99%) Gelb + (0—1%) UV bzw. Gelb/UV = ∞ — 99

	Mittlere Reflexion in % im			Verhältnis Gelb/UV	Unbunt- anteil in %
	Gelb- bereich	Blau- bereich	UV- Bereich		
<i>Erysimum helveticum</i> (Jacq.) DC.	52	0	0	∞	0
<i>Chrysanthemum segetum</i> L.	50	0	0	∞	0
<i>Medicago falcata</i> L.	40	0	0	∞	0
<i>Potentilla fruticosa</i> L.	37	0	0	∞	0
<i>Coronilla vaginalis</i> Lamarck	37	0	0	∞	0
<i>Primula veris</i> L. em Huds.	36	0	0	∞	0
<i>Hippocrepis comosa</i> L.	33	0	0	∞	0
<i>Lotus corniculatus</i> L.	31	0	0	∞	0
<i>Coreopsis bicolor</i> Bosse	29	0	0	∞	0
<i>Potentilla aurea</i> L.	29	0	0	∞	0
<i>Erysimum pulchellum</i> (Willd.) Boiss.	22	0	0	∞	0
<i>Bupleurum rotundifolium</i> L.	13	1	1	∞	13,2
<i>Trollius europaeus</i> L.	34	0,5	0,8	414	2,6
<i>Tropaeolum majus</i> L.	10	0	0,2	185	0
<i>Narcissus pseudonarcissus</i> L.	30	0,2	1	138	1,2
<i>Primula auricula</i> L.	28	0,2	1	129	1,3
<i>Berberis vulgaris</i> L.	36	2	3	126	9,5

Übergang des Farbtones nach „Bienenpurpur I“

↘ Tabelle 2.

b) (100—40%) Gelb + (0—60%) Blaugrün bzw. Gelb/Blaugrün = ∞ —0,66

	Mittlere Reflexion in % im			Verhältnis Gelb/ Blaugrün	Unbunt- anteil in %
	Gelb- bereich	Blau- bereich	UV- Bereich		
<i>Fritillaria imperialis</i> L.	8	2,5	3,5	145	45
<i>Euphorbia virgata</i> W. u. K.	10	0,5	0,4	61	7
<i>Corydalis lutea</i> Dc.	38	3	2	34	13
<i>Primula elatior</i> Jaquin	25	5	0,5	28,5	3,1
<i>Tagetes patula</i> L.	25	1	0	15,8	0
<i>Antirrhinum majus</i> L.	36	2	0	10,9	0
<i>Reseda lutea</i> L.	50	5	2	9,7	6,8
<i>Viola lutea</i> Smith	29	2	0	8,7	0
<i>Viola tricolor</i> L.	30	2,4	0	7,6	0
<i>Lotus siliquosus</i> L.	30	2,5	0	7,2	0
<i>Vaccinium myrtillus</i> L.	12	2	1	6,2	13,5
<i>Parthenocissus vitacea</i> Hitchcock	10	1,5	0,5	5,4	8,1
<i>Tilia platyphyllus</i> Scopoli	18	3	0,4	3,7	2,8
<i>Hedera helix</i> L.	24	4	0	3,4	0
<i>Aconitum vulparia</i> Rehb.	28	7	0,4	2,1	2,2
<i>Digitalis lutea</i> L.	33	8	0,5	2,1	1,9
<i>Ribes rubrum</i> L.	14	4	0,5	1,9	5,1
<i>Epipactis palustris</i> Crantz	55	15	1	1,8	1,9
<i>Helleborus foetidus</i> L.	14	6	2,5	1,5	33,2
<i>Physalis alkekengi</i> L.	38	15	0,5	1,0	1,9
<i>Astrantia major</i> L.	21	10	0	0,7	0

Übergang des „Farbtones“ nach „Bienenblaugrün“

↘ Tabelle 4.

ton“. Die Einteilung dieser Reihe in 3 Gruppen erfolgt auf Grund der Ergebnisse der Farbmischversuche:

Diese hatten erwiesen, daß dem Ultraviolett ein besonderes Gewicht im Farbsystem zukommt; es ist sowohl die hellste als auch die gesättigteste „Bienenfarbe“. Die große relative bienensubjektive Sättigung, d. h. der

Tabelle 2. „Bienenpurpurne“ Blüten I
(99—95%) Gelb + (1—5%) UV bzw. Gelb/UV = 99 — 19

	Mittlere Reflexion in % im			Verhältnis Gelb/UV	Unbunt- anteil in %
	Gelb- bereich	Blau- bereich	UV- Bereich		
<i>Thermopsis montana</i> Nutt.	31	0,5	2	75	2,8
<i>Brassica napus</i> L.	49	1,6	4	73	5,7
<i>Crocus vernus</i> Wulf. x	36	1,2	3	72	5,8
<i>Helianthus annuus</i> L. x	47	0,5	3,5	57	1,9
<i>Barbarea vulgaris</i> R. Br.	37	1,5	4	54	7,1
<i>Forsythia suspensa</i> Thunberg	28	1	3	50	6,3
<i>Taraxacum officinale</i> Weber	43	1,5	5	44	6,0
<i>Ranunculus montanus</i> Willd. x	30	0,2	3	39	1,2
<i>Inula oculus christi</i> L. x	22	0,8	3	34	6,5
<i>Alyssum saxatile</i> L.	45	1	6	33	3,9
<i>Heliopsis laevis</i> Pers. x	20	0,8	3	32	7,0
<i>Ranunculus repens</i> L. x	29	0,5	4	30	2,9
<i>Ranunculus lanuginosus</i> L. x	28	0,3	4	28	1,0
<i>Ranunculus acer</i> L. x	30	0	4	28	0
<i>Senecio vulgaris</i> L.	25	0,5	4	26	3,4
<i>Calendula officinalis</i> L. x	29	2	6	25	11,4
<i>Helianthus rigidus</i> (Cass.) Desf. x	31	0,5	5	24	2,7
<i>Caltha palustris</i> L.	24	0,5	4	24	3,4
<i>Potentilla verna</i> L. x	22	0,5	4	23	3,7
<i>Geum montanum</i> L. x	30	0,2	5	23	1,2
<i>Potentilla erecta</i> (L.) Hampe x	55	1	10	22	3,1
<i>Eranthis hiemalis</i> Salisbury	24	1	5	21	7,1
<i>Stylophorum diphyllum</i> Nutt.	20	0,5	6	21	4,1
<i>Mimulus guttatus</i> De. x	25	0,3	5	20	1,9
<i>Genista tinctoria</i> L. x	34	1,9	8	19	9,2
<i>Iris pseudacorus</i> L. x	48	2	11	19	6,9
<i>Helenium autumnale</i> L.	24	0,3	5	19	2,3
<i>Senecio Fuchsii</i> Gmelin	49	0,5	10	19	1,7

Übergang des „Farbtones“ nach „Bienenpurpur II“:

↘ Tabelle 3.

Auf den mit x versehenen Blüten finden sich gut ausgeprägte ultraviolette Muster. Berechnung von Verhältniszahl und Unbuntanteil s. S. 59.

intensive „Farbcharakter“ des Ultraviolett kommt besonders eindrucksvoll bei Farbmischversuchen mit UV zum Ausdruck: Bereits 1% UV zu 99% Gelb (Energieprozent) gemischt genügt, um den Farbton des Mischlichtes von dem des energiegleichen Gelb-Vergleichslichtes für die Bienen verschieden zu machen. Demzufolge wurde als Grenze für die bienengelben Blüten das Verhältnis Gelb/UV = 99 gewählt (Tabelle 1a). Ein Mischlicht aus 95% Gelb + 5% UV („Bienenpurpur I“, Gelb/UV

= 19) unterscheiden sie bereits zu mehr als 90% richtige Anflüge dem Farbton nach sowohl von reinem Gelb als auch von einem weiteren Mischlicht aus 80% Gelb + 20% UV („Bienenpurpur II“, Gelb/UV = 4). Mischlichter, die mehr als 50% UV enthalten, verwechseln sie praktisch mit reinem Ultraviolett. Infolgedessen wird die Verhältniszahl 19 als Grenze für die Einteilung in „bienenpurpurne Blüten I“ (Tabelle 2) und „bienenpurpurne Blüten II“ (Tabelle 3) benützt.

Tabelle 3. „Bienenpurpurne“ Blüten II
(95—60%) Gelb + (5—40%) UV bzw. Gelb/UV = < 19

	Mittlere Reflexion in % im			Verhältnis Gelb/UV	Unbunt- anteil in %
	Gelb- bereich	Blau- bereich	UV- Bereich		
<i>Tussilago farfara</i> L.	28	0,5	6	18,4	3
<i>Ranunculus ficaria</i> L. x	37	0,2	8	17,7	1,5
<i>Buphthalmum salicifolium</i> L. . . x	37	0,5	8	17,5	2,3
<i>Potentilla reptans</i> L. x	36	1,5	9	17,2	7,0
<i>Doronicum plantagineum</i> L. . . .	40	0,2	9	16,7	0,8
<i>Lamium Galeobdolon</i> (L.) Crtz. . .	32	2	9	16,2	10,2
<i>Verbascum thapsiforme</i> Schrader x	34	1,2	9	15,6	5,9
<i>Sarothamnus scoparius</i> Wimmer x	30	1	8	15,4	5,5
<i>Senecio Jacobaea</i> L.	51	3	15	14,8	9,6
<i>Rudbeckia hirta</i> L. x	27	1,2	8	14,0	7,3
<i>Melilotus officinalis</i> Desr. . . .	52	2	16	13,1	6,3
<i>Brassica nigra</i> Koch x	52	2	17	12,4	6,3
<i>Helianthemum nummularium</i> L. x	25	0,5	8	12,0	3,3
<i>Sinapis arvensis</i> L. x	40	1,5	15	10,6	6,1
<i>Potentilla recta</i> L. x	35	1,5	14	10,2	9,1
<i>Ononis natrix</i> L. x	21	1,2	8	10,6	9,2
<i>Cytisus laburnum</i> L. x	36	2	14	10,5	8,8
<i>Impatiens nolitangere</i> L. x	27	2	11	10,2	11,6
<i>Linum flavum</i> L. x	40	1,5	16	9,9	6,1
<i>Hypericum perforatum</i> L.	37	1,4	17	8,4	6,0
<i>Chelidonium majus</i> L.	23	0,8	11	8,1	5,5
<i>Oenothera biennis</i> L. x	54	2	26	8,0	5,8
<i>Agrimonia pilosa</i> Ledebour	37	2	18	8,1	8,4
<i>Caragana arborescens</i> Lamareck . .	32	3	17	7,6	14,5
<i>Impatiens parviflora</i> De. x	21	9,5	14	6,5	30,0

Übergang des „Farbtones“ nach „Bienenultraviolett“: \ Tabelle 9, unten.

Auf den mit x versehenen Blüten finden sich gut ausgeprägte ultraviolette Muster. Berechnung von Verhältniszahl und Unbuntanteil s. S. 59.

Diese erste vom Gelbbereich ausgehende Reihe von Blüten führt somit über die „Bienenpurpurtöne“ zum „Bienenultraviolett“ (Tabelle 9).

Eine Vorstellung einer „bienenengelben“, „bienenpurpurnen I“ und „bienenpurpurnen II“ Blüte vermittelt Abb. 12 (S. 77) als Beispiel für viele.

Vom Gelbbereich aus läßt sich aber auch eine zweite Reihe von Blüten aufstellen, deren „Bienenfarbtöne“ sich infolge zunehmender Reflexion im Blaubereich bei minimaler oder fehlender UV-Reflexion allmählich nach „Bienenblaugrün“ wandeln (Tabelle 1 b). Die Blüten sind hier geordnet nach dem Verhältnis Gelb/Blaugrün. Für den Menschen führt die Reihe von gelben über gelbgrüne, grüne zu den weißen Blüten.

II. „Bienenblaugrüne“ Blüten (Tabelle 4)

Die Reihe der „bienenblaugrünen“ Blüten umfaßt im wesentlichen dem Menschen weiß erscheinende Blüten. Diese zeichnen sich durch

Tabelle 4. „Bienenblaugrüne“ Blüten
(60—100%) Blaugrün + (40—0%) Gelb bzw. Blaugrün/Gelb = 1,5 — ∞

	Mittlere Reflexion in % im			Verhältnis Blaugrün/ Gelb	Unbunt- anteil in %
	Gelb- bereich	Blaug- bereich	UV- Bereich		
<i>Ribes grossularia</i> L.	4	3	2	1,6	59
<i>Vincetoxicum officinale</i> Moench	39	22	1	1,6	3,5
<i>Ranunculus alpestris</i> L.	55	40	2	3,9	4,7
<i>Antirrhinum majus</i> L.	40	29	0	4,2	0
<i>Omphalodes linifolia</i> (L.) Moench	39	30	0,4	5,2	1,3
<i>Sveertia perennis</i> L.	20	16	2	5,4	12,4
<i>Robinia pseudacacia</i> L.	51	42	3	6,9	7,3
<i>Prunus padus</i> L.	54	47	1	7,1	2,2
<i>Dryas octopetala</i> L.	48	40	0,8	7,6	2,1
<i>Galeopsis dubia</i> Leers	18	15	0	8	0
<i>Aesculus hippocastanum</i> L.	29	25	1	9,3	4,1
<i>Arabis albida</i> Steven.	59	51	0	10,4	0
<i>Matricaria chamomilla</i> L.	30	26	0	10,9	0
<i>Prunus avium</i> L.	50	45	7	12	16,3
<i>Prunus domestica</i> L.	48	44	2	17,2	5
<i>Prunus spinosa</i> L.	49	45	1	17,6	4,9
<i>Pirus malus</i> L.	52	48	3	18,4	6,9
<i>Anemone nemorosa</i> L.	38	35	0,5	19,7	1,6
<i>Anemone silvestris</i> L.	40	37	1	20,2	2,9
<i>Berteroa incana</i> De.	39	36	0	20,5	0
<i>Leucopium vernum</i> L.	46	43	4,5	22	11,6
<i>Origanum vulgare</i> L.	30	28	0	22,9	0
<i>Helleborus niger</i> L.	42	40	4	25,6	11,2
<i>Potentilla rupestris</i> L.	61	57	0	27,2	0
<i>Philadelphus coronarius</i> L.	36	34	2	27,5	6,6
<i>Viburnum opulus</i> L.	58	55	1	30,8	2,1
<i>Syringa vulgaris</i> L.	59	56	2	30,9	4,1
<i>Convallaria majalis</i> L.	38	36	1,2	33,2	3,8
<i>Viburnum lantana</i> L.	40	38	0,5	35,9	1,5
<i>Ornithogalum umbellatum</i> L.	55	53	8	37	16,7
<i>Narcissus poeticus</i> L. x	47	45	2	37,4	5
<i>Pirus communis</i> L.	47	45	2	37,4	5
<i>Iberis amara</i> L.	55	53	0	42	0
<i>Fragaria vesca</i> L.	51	49	0	46,6	0
<i>Anthemis arvensis</i> L.	50	48	0	57	0
<i>Chrysanthemum leucanthemum</i> L.	47	46	0,5	64,8	1,24
<i>Convolvulus sepium</i> L.	37	36	3,9	66	12,2

Tabelle 4 (Fortsetzung)
 (100—80%) Blaugrün + (0—20%) Blau bzw. Blaugrün/Blau = ∞ — 4

	Mittlere Reflexion in % im			Verhältnis Blaugrün/ Blau	Unbunt- anteil in %
	Gelb- bereich	Blau- bereich	UV- Bereich		
<i>Cochlearia officinalis</i> L.	54	55	0	154	0
<i>Magnolia Drummondii</i> Torr. et Gray	39	40	8	73,8	23
<i>Dianthus superbus</i> L.	26	27	2	76,1	11,2
<i>Achillea millefolium</i> L.	40	44	0	28,5	0
<i>Tunica saxifraga</i> Scopoli	25	30	2	12,2	8,7
<i>Diervillea florida</i> Sieb u. Zucc.	18	22	2	11,5	11,8
<i>Erica carnea</i> L.	12	15	0,4	11	3,5
<i>Digitalis purpurea</i> L.	15	20	2	7,4	13,8
<i>Chrysanthemum roseum</i> Web. et Mohr	2,5	4	0	4,6	0
<i>Dicentra spectabilis</i> Borkhausen	6	8	3	4,6	48,4
<i>Verbena officinalis</i> L.	18	30	0,2	4,25	1,1

Änderung des Farbtones nach „Bienenblau I“:

→ Tabelle 5.

einen sehr einheitlichen Reflexionsverlauf in allen Bereichen aus: sie reflektieren stark sowohl im gelben als auch im blauen Spektralgebiet; bei etwa 410μ fällt die Reflexion sehr steil ab und bleibt im ultraviolettten Spektralgebiet bei der überwiegenden Mehrzahl der weißen Blüten minimal.

Verschieden starke UV-Reflexion würde ja auch keine Vermehrung der unterscheidbaren Bienenfarbtöne bedingen, wie etwa bei den gelben oder blauen Blüten, sondern infolge der Kompensativbeziehung Blaugrün-UV lediglich eine Erhöhung des Unbuntanteils.

Die Grenze zwischen bienengelben und bienenblaugrünen Blüten wird bei einem Verhältnis Gelb/Blaugrün = 0,66 bzw. Blaugrün/Gelb = 1,5 gesetzt. Dieses Verhältnis wird der Tatsache gerecht, daß das spektrale „Bienenblaugrün“ den am wenigsten gesättigten Bienenfarbton darstellt, was sich bei den Farbmischversuchen darin äußert, daß z. B. zu einem konstanten Unbunt-Weißlicht doppelt so viel Blaugrün als Gelb gemischt werden muß, bis das Unbuntlicht für die Bienen einen Farbstich bekommt.

Die größere Zahl weißer Blüten reflektiert etwas mehr im gelben als im blauen Spektralgebiet. Kehrt sich dieses Verhältnis um, was in der Tabelle durch den Übergang des Verhältnisses Blaugrün/Gelb in Blaugrün/Blau zum Ausdruck kommt, so wandelt sich der Farbton allmählich von „Bienenblaugrün“ nach „Bienenblau“. Dem Menschen erscheinen diese Blüten zunehmend blaustichig, oder infolge einer ebenfalls stärkeren Reflexion im roten Spektralgebiet auch rosa und lila (= purpur weißverhüllt).

Als Grenze für den Übergang der „bienenblaugrünen“ Blüten in die „bienenblauen“ eignet sich am besten das Verhältnis 80% Blaugrün + 20% Blau bzw. $\text{Blaugrün/Blau} = 4$, entsprechend der mindestens 4mal größeren bienensubjektiven Sättigung des Blau gegenüber dem Blaugrün.

Als anschauliches Beispiel für eine „bienenblaugrüne“ Blüte sei die Weiße Narzisse, *Narcissus poeticus* L., abgebildet (Abb. 7). Starke Reflexion im Gelb- und Blau-, minimale im UV-Bereich zeichnet die Perigonblätter aus. Als Besonderheit springt die kurze, rot berandete Nebenkrone in die Augen, die sich in der UV-Aufnahme als heller Ring

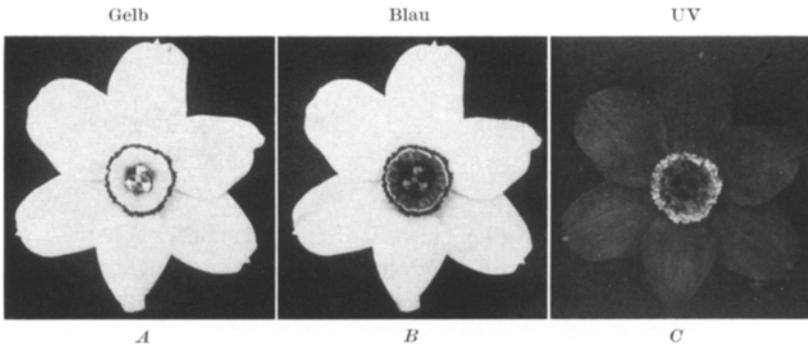


Abb. 7. *Narcissus poeticus* L. durch das Gelb-(A)-, Blau-(B)- und UV-(C)-Filter aufgenommen. Nat. Größe. Durchlässigkeitskurven der Filter A, B, C s. Abb. 1. Infolge der minimalen UV-Reflexion erscheint diese weiße Blüte den Bienen „blaugrün“. Bemerkenswert ist der rote, „bienenultraviolette“ Rand der kurzen Nebenkrone

deutlich abhebt. In „Bienenfarben“ ausgedrückt heißt das, daß der Eingang zur Perigonröhre der „blaugrünen“ Blüte von *Narcissus poeticus* durch einen „ultravioletten“ Ring markiert ist.

III. „Bienenblaue“ und „bienenviolette“ Blüten (Tabelle 5—8)

Die Versuche am Farbmischapparat hatten ergeben, daß die Bienen im Blaubereich die beiden Wellenlängen $474 \text{ m}\mu$ und $440 \text{ m}\mu$ sehr gut dem Farbton nach unterscheiden können. Dabei konnte der Farbton von Blau $474 \text{ m}\mu$ auch nachgebildet werden durch die Mischung von Blaugrün $490 \text{ m}\mu$ und Blau $440 \text{ m}\mu$, ebenso wie der Farbton einer Wellenlänge kleiner als $440 \text{ m}\mu$ durch die Mischung von Blau $440 \text{ m}\mu$ und UV hervorgerufen werden konnte. Demzufolge erscheint es gerechtfertigt Blüten, mit einem Mischverhältnis von 80—0% Blaugrün + 20—100% Blau bzw. $\text{Blau/Blaugrün} = 0,25 - \infty$ als „bienenblaue“ Blüten I abzutrennen von „bienenblauen“ Blüten II, bei denen eine Zunahme der UV-Reflexion den Farbton von $440 \text{ m}\mu$ nach kürzerwelligem Blau hin verschiebt. Die Grenzen zwischen den Blüten mit

„bienenblauen Farbtönen II“ und denen mit „bienenvioletten Farbtönen“ liefern wiederum die Ergebnisse der entsprechenden Farbmischversuche: Ein Mischlicht aus 85% Blau und 15% UV unterscheiden die Bienen sowohl von reinem Blau als auch von einem weiteren Misch-

Tabelle 5. „Bienenblaue“ Blüten I
(80—0%) Blaugrün + (20—100%) Blau bzw. Blau/Blaugrün = 0,25 — ∞

	Mittlere Reflexion in % im			Verhältnis Blau/ Blaugrün	Unbunt- anteil in %
	Gelb- bereich	Blau- bereich	UV- Bereich		
<i>Ribes sanguineum</i> Pursh	3	5	0,5	0,28	15,4
<i>Eupatorium cannabinum</i> L.	10	20	0	0,35	0
<i>Ononis spinosa</i> L. x	8	14	2	0,35	22,5
<i>Cosmos bipinnatus</i> Cav.	4	10	0	0,53	0
<i>Papaver somniferum</i> L.	12	23	5	0,55	35
<i>Jasione perennis</i> Lamarek	7	15	2	0,56	23
<i>Sedum purpureum</i> Link	4	10	0,4	0,58	7,4
<i>Calluna vulgaris</i> Hull	4	9	1,2	0,63	23,5
<i>Teucrium chamaedrys</i> L.	8	23	0	0,66	0
<i>Knautia arvensis</i> Coulter	8	25	0,3	0,77	2,4
<i>Althaea officinalis</i> L. x	18	26	15	0,91	75
<i>Lobelia erinus</i> L.	7	25	1	1,04	9,2
<i>Trifolium medium</i> L.	2	5	1	1,04	36
<i>Dracocephalum moldavica</i> L.	4	14	1	1,16	15
<i>Vinca minor</i> L.	4	11	2	1,23	34,5
<i>Scilla sibirica</i> Andrews	8	29	3	1,46	22,2
<i>Medicago sativa</i> L.	4	16	1,5	1,67	20,5
<i>Thymus chamaedrys</i> Fries	4	22	0,3	1,7	3,3
<i>Linaria cymbalaria</i> Miller	8	47	0	1,71	0
<i>Dianthus carthusianorum</i> L.	6	38	0	1,88	0
<i>Aubrietia deltoides</i> (L.) Dc.	10	57	1,5	1,95	6,5
<i>Scabiosa columbaria</i> L.	1,5	10	0	1,98	0
<i>Lychnis coronaria</i> L.	1	8	0	2,45	0
<i>Polemonium coeruleum</i> L. x	4	25	1,5	2,9	14,9
<i>Myosotis silvatica</i> (Ehrh.) Hoffm. cult.	3	32	0	3,4	0
<i>Symphytum officinale</i> L.	1,5	18	0	3,86	0
<i>Saponaria officinalis</i> L.	6	47	2,8	4,45	15,6
<i>Aster amellus</i> L.	1,5	18	0,5	5,7	7,9

Änderung des Farbtones nach „Bienenblau II“:

↘ Tabelle 6.

licht aus 75% Blau und 35% UV und dieses wiederum von einem weiteren aus 40% Blau und 60% UV zu mehr als 90% richtige Anflüge dem Farbton nach. Demzufolge kommen als Grenzen die Verhältnisse in Betracht: „bienenblaue Blüten II“ Blau/UV = ∞ — 6,6, „bienenviolette Blüten I“ Blau/UV = 6,6 — 1,88 und „bienenviolette Blüten II“ Blau/UV = 1,88 — 0,6. (In den größeren Mengen UV, die zu Blau im Vergleich zu Gelb gemischt werden müssen, damit sich der Farbton

für die Bienen ändert, äußert sich die größere bienensubjektive Sättigung des Blau gegenüber dem Gelb.)

Die in den folgenden Tabellen aufgeführten Blüten verschiedener Bienenfarbtöne erscheinen dem Menschen je nach dem Anteil der Reflexion im langwelligen Spektralgebiet (Rot, Gelb) rein blau, violett oder purpurn. Da die Reflexion im UV unabhängig von der im z. B. Rot variiert, kann eine dem Menschen violett erscheinende Blüte ebenso

Tabelle 6. „Bienenblau“ Blüten II
(100—85%) Blau + (0—15%) UV bzw. Blau/UV = ∞ — 6,6

	Mittlere Reflexion in % im			Verhältnis Blau/UV	Unbunt- anteil in %
	Gelb- bereich	Blau- bereich	UV- Bereich		
<i>Muscari racemosum</i> Lam. et De.	2,5	15	2,5	∞	0
<i>Gentiana Clusii</i> Perr. et Song.	1,6	18	1,7	328	24,5
<i>Tradescantia virginica</i> L.	1	10	1,2	90	27
<i>Iris sibirica</i> L. x	3	21	4	36	35
<i>Anemone hepatica</i> L.	3	41	6	25,4	20
<i>Campanula cochlearifolia</i> Hke. .	1,5	13	2,5	21,7	28,6
<i>Brunella grandiflora</i> Jacq. . . .	2	25	4,5	18,4	21,6
<i>Centaurea montana</i> L.	2	11	3	18	41,5
<i>Lavatera trimestris</i> L. x	12	26	14	14	73
<i>Anemone pulsatilla</i> L. x	2	18	4,5	12,8	28
<i>Iris germanica</i> L. x	1,5	9	3	10	37,5
<i>Delphinium consolida</i> L.	1	8	2,5	9,4	30
<i>Aconitum napellus</i> L.	2,5	19	6	9,2	31
<i>Centaurea cyanus</i> L.	1,8	13	5	7	32

Änderung des Farbtones nach „Bienenviolett I“:

↖ Tabelle 7.

bienenblau I, II, oder bienenviolett I, II sein, wie eine dem Menschen rein blau erscheinende Blüte.

Bezüglich Beispielen für „bienenblaue“ und „bienenviolette“ Blüten sei auf Abb. 14, S. 79 und Abb. 15, S. 80 verwiesen.

Bei der Betrachtung der Reflexionszahlen in den 3 Bereichen fallen die relativ größeren Zahlen im Gelbbereich auf im Vergleich zu den entsprechenden Zahlen im Blaubereich bei den gelben Blüten, woraus auch die relativ größeren Zahlen des Unbuntanteils resultieren¹.

¹ Es handelt sich hierbei wahrscheinlich um einen systematischen Fehler, bedingt durch die größere Durchlässigkeitsbreite des Gelbfilters. Die Reflexionskurven blauer Blüten steigen nämlich zu beiden Seiten ihres Minimums im Gelb sowohl im Orange als auch im Grün wieder an, so daß die Aufnahme einer blauen Blüte durch den breiten Gelbfilter einen etwas zu hohen Reflexionswert ergeben wird (vgl. den Einwand S. 59). Da dieser Fehler bei dem vorliegenden Material nicht ohne Willkür ausgeschaltet werden kann, bleibt er bei der Berechnung unberücksichtigt. Könnte er eliminiert werden, so würde dies neben einer Verkleinerung der Unbuntanteile eine Verschiebung der Blütenreihen innerhalb der feststehenden Tabellengrenzen nach „Bienenviolett II“ zur Folge haben.

Tabelle 7. „*Bienenviolette*“ Blüten I
(85—65%) Blau + (15—35%) UV bzw. Blau/UV = 6,6—1,88

	Mittlere Reflexion in % im			Verhältnis Blau/UV	Unbunt- anteil in %
	Gelb- bereich	Blau- bereich	UV- Bereich		
<i>Echium vulgare</i> L.	2	18	7	6,4	26,6
<i>Campanula patula</i> L.	1,5	43	16	5,7	9
<i>Veronica chamaedrys</i> L.	3	42	20	4,6	17,5
<i>Veronica teucrium</i> L.	2,5	38	18	4,6	16,2
<i>Linum perenne</i> L. x	2,4	38	18	4,6	15,8
<i>Cichorium intybus</i> L.	8	30	18	4,4	49,8
<i>Geranium pratense</i> L. x	3,5	16	10	3,8	43
<i>Campanula trachelium</i> L.	1	18	10	3,8	13,6
<i>Cicerbita alpina</i> (Less.) Cass.	10	39	27	3,4	46,5
<i>Lunaria annua</i> L.	2	10	7	3,2	39
<i>Rosa villosa</i> L.	8	37	26	2,9	41
<i>Campanula rapunculbus</i> L.	4	27	21	2,7	29,9
<i>Borrago officinalis</i> L.	1,6	15	12	2,6	22,5
<i>Brunnera macrophylla</i> (M. B.) Johnst.	3	34	29	2,4	18,6
<i>Scilla bifolia</i> L.	3	31	27	2,3	25
<i>Echium plantagineum</i> L.	4	15	14	2,2	45,5

Änderung des Farbtones nach „*Bienenviolett II*“:

↘ Tabelle 8.

Tabelle 8. „*Bienenviolette*“ Blüten II
(65—40%) Blau + (35—60%) UV bzw. Blau/UV = 1,88—0,6

	Mittlere Reflexion in % im			Verhältnis Blau/UV	Unbunt- anteil in %
	Gelb- bereich	Blau- bereich	UV- Bereich		
<i>Malva silvestris</i> L. x	4	11	12	1,75	55
<i>Clematis viticella</i> L.	0	6	3,5	1,72	0
<i>Lathyrus vernus</i> Bernhardsi	10	18	21	1,46	70
<i>Lythrum salicaria</i> L.	2	10	20	0,89	28,2

Änderung des Farbtones nach „*Bienenultraviolett*“:

↘ Tabelle 9.

IV. „*Bienenultraviolette*“ und „*Bienenschwarze*“ Blüten (Tabelle 9 und 10)

Wegen der hohen bienensubjektiven Sättigung des UV genügt gemäß den Ergebnissen der Farbmischversuche bei blauem Licht bereits ein Gehalt von 60% UV, bei gelbem gar einer von 40% UV, damit die Bienen diese Mischlichter mit reinem Ultraviolett zu verwechseln beginnen. Dementsprechend sind als Grenzen für die „*bienenultravioletten*“ Blüten die Verhältnisse $UV/Blau = 1,5 - \infty$ und $UV/Gelb = \infty - 0,66$ geeignet. Es gibt jedoch nur sehr wenig Blüten, deren Reflexionswerte sie zu dieser Gruppe stellen.

Die „*bienenultravioletten*“ Blüten, die sich durch starke UV- bei minimaler Reflexion im Gelb- und Blaubereich auszeichnen, reflektieren auch im roten Spektralgebiet, weshalb sie dem Menschen rot erscheinen.

Andere rote Blüten ohne UV-Reflexion können für die Bienen je nach dem Reflexionsverhältnis Gelb/Blau entweder „Bienen gelb“ oder „Bienenblau“ aussehen.

Es gibt jedoch auch rote Blüten, deren Reflexion in allen 3 Bereichen weniger als 0,5% ausmacht. Sie müssen den Bienen „Schwarz“ erscheinen. Sieht man von den, durch den Menschen herausgezüchteten roten Varietäten der angegebenen Gartenblumen ab, so verbleibt allerdings unter den untersuchten Arten lediglich *Nonnea pulla* L. als „schwarz“ blühende, von Bienen besuchte Wildpflanze (Tabelle 10).

Tabelle 9. „Bienenultraviolette“ Blüten
(60—100%) UV + (40—0%) Blau bzw. UV/Blau = 1,5—∞

	Mittlere Reflexion in % im			Verhältnis UV-Blau	Unbunt- anteil in %
	Gelb- bereich	Blau- bereich	UV- Bereich		
<i>Gaillardia maxima</i> cult. (rote Varietät)	0,5	3	28	5,5	9,1

(100—40%) UV + (0—60%) Gelb bzw. UV/Gelb = ∞—0,66

	Mittlere Reflexion in % im			Verhältnis UV/Gelb	Unbunt- anteil in %
	Gelb- bereich	Blau- bereich	UV- Bereich		
<i>Phaseolus multiflorus</i> Willd.	1	0,5	9	4,6	24,5
<i>Papaver rhoeas</i> L.	2	1,5	10	4,7	49,5

Änderung des Farbtones nach „Bienenpurpur II“:

↳ Tab: 3, unten.

Tabelle 10. „Bienenschwarze“ Blüten

Reflexion in allen Bienenbereichen kleiner als 0,5%

Nonnea pulla L.

Helianthus annuus, dunkelrote Gartenform

Dahlia, dunkelrote Gartenform

Rosa, dunkelrote Gartenform

Verbena, dunkelrote Gartenform

Als Beispiel für eine „bienenultraviolette“ Blume sei der durch LOTMAR (1933) bekanntgewordene rote, „bienenultraviolette“ Mohn *Papaver rhoeas* L. abgebildet (Abb. 8). Eine minimale Reflexion im Gelb- und Blaubereich wird überlagert von einer relativ starken UV-Reflexion. Die schwarzen Pollenmale reflektieren kein UV, wohl aber ihre weiße Begrenzung. Sie sind demzufolge als „bienenschwarz“ mit „bienenweiß“ gezacktem Rand zu beschreiben.

Ein interessantes Beispiel einer „bienenultravioletten“ gemusterten Blume stellt *Gaillardia maxima* cult., die Malerblume dar (Abb. 9). Die halb rot, halb gelb gefärbten Zungenblüten reflektieren in ihrer

ganzen Ausdehnung minimal im Blau, jedoch sehr stark im UV. Der ebenfalls rot-gelb gemusterte Bereich der Scheibenblüten reflektiert dagegen

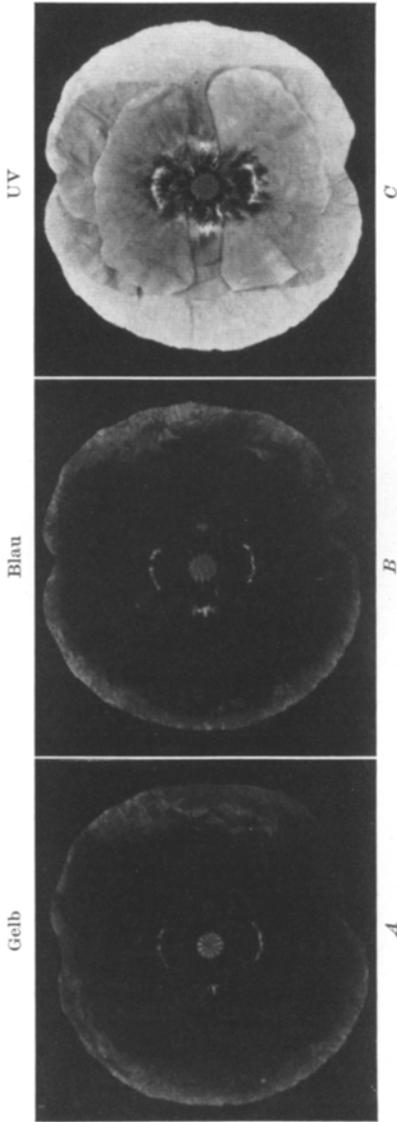


Abb. 8. *Papaver rhoeas* L. durch das Gelb-(A)-, Blau-(B)- und UV-(C)-Filter aufgenommen. $\frac{2}{3}$ nat. Größe. Durchlässigkeitskurven der Filter A, B, C s. Abb. 1. Beispiel für eine „bienentraviolette“ Blume mit „bienenweiß“ berandetem „bienenschwarzen“ Pollenmaai

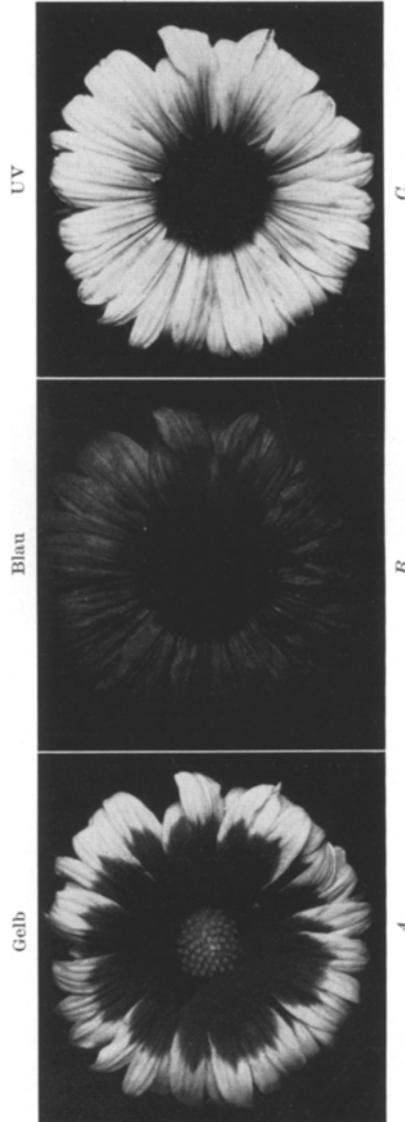


Abb. 9. *Gaillardia macima* cult. durch das Gelb-(A)-, Blau-(B)- und UV-(C)-Filter aufgenommen. $\frac{2}{3}$ nat. Größe. Durchlässigkeitskurven der Filter A, B, C s. Abb. 1. Beispiel für eine „bienentraviolette“, „bienenpurpur II“ gemusterte Blüte

weder im Blau noch im UV. In „Bienenfarben“ ist diese Blume demnach wie folgt zu beschreiben: Ein mittlerer „bienengelber“ Bereich von Röhrenblüten wird von einer Zone „bienenschwarzer“ Röhrenblüten

umgeben. Von dieser strahlt der Kranz der „bienenultraviolett“-„bienenpurpur II“ gemusterten Zungenblüten aus.

V. „Unbuntanteile“ und „Bienenfarbtöne“ der Blätter

Seitdem durch die Versuche von v. FRISCH (1914) bekannt ist, daß die Bienen zwar Gelb und Blau ausgezeichnet unterscheiden, nicht aber Gelb und Grün, erschien das Vorkommen der vielen gelben Blüten in der grünen Umgebung der Blätter problematisch. Die Ausbildung von farbigen Schauapparaten, die für die Bienen keinen Farbkontrast zur Umgebung bilden, erscheint wenig sinnvoll angesichts der ausgezeichneten sonstigen Anpassungen zwischen Blüten und bestäubenden Insekten. Die gelben Blüten könnten durch einen Helligkeitsunterschied den Bienen auffallen; gerade für Helligkeitsunterschiede erwiesen sich die Bienen aber wenig empfindlich. So sprach v. FRISCH bereits 1914 die Vermutung aus, daß das Grün den Bienen wohl weniger gesättigt erscheine als das Gelb, und sich gelbe Blüten wahrscheinlich durch ihre größere Sättigung (und Helligkeit) von der farbtongleichen Umgebung abheben würden.

Nun erbrachten aber die Versuche am Spektralapparat, daß die bienensubjektive Sättigung grünen Lichtes derjenigen gelben Lichtes kaum nachsteht. Dennoch konnte die obige Vermutung durch die Untersuchung der Reflexion der Blätter in den 3 Grundspektralbereichen des Bienenfarbsystems zum Teil, wenngleich auf anderer Grundlage bestätigt werden:

In Hinblick auf die Bearbeitung dieses Problems wurden mit den Blüten meist auch Blätter der betreffenden Pflanze durch die 3 Filter aufgenommen. Die 3 Aufnahmen einer beliebigen Pflanze z. B. *Potentilla reptans* (Abb. 3) offenbaren bereits das wesentliche: Während die Reflexion der Blüte in einem der 3 Bienenspektralbereiche minimal ist, was einen geringen Unbuntanteil des Reflexionslichtes bedingt, *reflektieren die Blätter schwach in allen 3 Bereichen. Das bedeutet, daß das von den Blättern reflektierte Licht für die Bienen einen relativ hohen Unbuntanteil haben muß.*

Um diese bedeutsame Aussage quantitativ zu fassen, berechnete ich auch für die Blätter von 60 vornehmlich gelb blühenden Arten „Bienenfarbton“ und „Unbuntanteil“ aus den gemessenen Reflexionswerten in gleicher Weise wie bei den Blüten.

In Tabelle 11 sind einige Beispiele aufgeführt, darunter die in den Abb. 3, 12a—c wiedergegebenen. Statt der Kennzahlen für die „Bienenfarbtöne“ der Blätter und (zum Vergleich nochmal aufgeführten) Blüten sind der Übersichtlichkeit halber nur die entsprechenden Tabellennummern angegeben. Aus ihnen ist ersichtlich, daß die „Bienenfarbtöne“ der grünen Blätter in den Bereich des „Bienen gelb“ fallen und

zwar in das zum Blaugrünbereich überleitende Gebiet¹ (Tabelle 1b). Die Bienenfarbtöne der gelben und gelbgrünen Blüten der aufgeführten Arten sind „Bienenpurpur II“ (Tabelle 3), „Bienenpurpur I“ (Tabelle 2) und „Bienengelb“ (Tabelle 1a und 1b).

In der Mehrzahl der Fälle ist bei den gelben Blüten schon der *Farbton* von Blüten und Blättern verschieden. *In sämtlichen untersuchten Fällen sind jedoch die Unbuntanteile der Reflexion der Blätter wesentlich höher (im Durchschnitt 6mal höher) als die der Blüten*².

Tabelle 11. „Unbuntanteile“ und „Bienenfarbtöne“ der Blätter

	Mittlere Reflexion in % im			Bienenfarbton		Unbunt- anteil in %	Ab- bildung
	Gelb- bereich	Blau- bereich	UV- Bereich	Verhältnis	Tabelle		
<i>Potentilla reptans</i> L.	5	2	1,5	Gelb/Blaugrün	1 b	41,3	3
Blüte	36	1,5	9	Gelb/UV	3	7,0	
<i>Sinapis arvensis</i> L.	6,5	1,8	1,5	Gelb/Blaugrün	1 b	34,5	12 c
Blüte	40	1,5	15	Gelb/UV	3	6,1	
<i>Brassica napus</i> L. .	5	2,5	1,8	Gelb/Blaugrün	1 b	47,6	12 b
Blüte	49	1,6	4	Gelb/UV	2	5,7	
<i>Erysimum helveticum</i>	5,5	3	2,5	Gelb/Blaugrün	1b	57,6	12a
Blüte	25	0	0	Gelb	1a	0	
<i>Parthenocissus vita-</i> <i>cea</i> Hitchcock. .	8	4,5	3	Gelb/Blaugrün	1 b	48	12a
Blüte	10	1,5	0,5	Gelb/Blaugrün	1 b	8,1	

Von schwerwiegender blütenbiologischer Bedeutung wird dieser Unterschied bei Blüten, die *denselben* Bienenfarbton wie die Blätter aufweisen. Von zwei farbtongleichen Flächen fliegen die Bienen ja bekanntlich stets spontan die gesättigtere an. Dazu kommt in den meisten Fällen ein beachtlicher Unterschied in der Stärke der Reflexion von Blüte und Blatt, worüber ein Blick auf die gemessenen Reflexionszahlen in den 3 Bereichen belehrt.

Die dem Menschen gelb erscheinenden „bienengelben“ und „bienenpurpurnen“ Blüten heben sich also meist schon im Farbton, auf jeden Fall aber durch größere Farbigkeit (geringerer Unbuntanteil, geringere Weißverhüllung) und größere Helligkeit von dem nur schwach getönten mehr oder minder „bienengrauen“ Hintergrund der uns sattgrün erscheinenden Blätter ab.

¹ Einige weisen auch Farbtöne des zum Bienenpurpur überleitenden Gebietes des Gelbbereiches auf, vereinzelte Ausnahmen fallen in den Anfang des Bienenpurpbereiches selbst.

² Bei den hellblauen und hellvioletten Blüten errechneten sich auch bei den Blüten höhere Unbuntanteile. Abgesehen davon, daß dies die obige Fragestellung nicht berührt, ist dieser Befund mindestens z. T. auf einen systematischen Fehler zurückzuführen (s. Fußnote I S. 68).

Bei unscheinbar gelbgrün blühenden Arten (als Beispiel ist der Wilde Wein angeführt) entfällt neben dem Farbton- auch weitgehend der Helligkeitsunterschied, so daß den Bienen nur der Sättigungsunterschied und der in solchen Fällen wohl stärker beachtete Formunterschied, als charakteristische Blütenmerkmale bleiben. Solche Arten erscheinen insofern besonders problematisch, als gerade sie nur einen sehr schwachen, oder wie bei den Heidelbeeren, überhaupt keinen Duft ausströmen, von Bienen aber sehr stark befliegen werden (v. FRISCH 1944, unveröffentlicht). Bei keiner der diesbezüglich untersuchten Arten (s. Tabelle 1b) erbrachte der Vergleich der UV-Reflexion von Blüten und Blättern außer Sättigungsunterschieden in die Augen springende Unterschiede.

Neue Versuche von MANNING (1956) mit Hummeln an der Hundszunge *Cynoglossum officinale* L. führen uns dem Verständnis dieser Frage näher. In seinen Versuchen benützten die Hummeln nach zufälliger Entdeckung einer der unscheinbaren, reichlich nektarhaltigen Blüten den *Gesamthabitus* der Pflanze zur Fernorientierung und die *Stellung* der kleinen Blüten an der Pflanze zur Nahorientierung. So flogen sie auch blütenlose Pflanzen an und suchten an den Stellen, an denen sich normalerweise die Blüten befinden, nach Nektar.

Die Berechnung von „Bienenfarbtönen“ und „Unbuntanteilen“ von Blüten und Blättern (S. 59) stellt die Verknüpfung der Ergebnisse zweier getrennter Untersuchungen dar: Einerseits war die Blütenreflexion durch quantitativ auswertbare Aufnahmen in den 3 Grundspektralbereichen des Bienenfarbsystems bestimmt worden (S. 52), andererseits waren die Mischbeziehungen dieser 3 Grundspektralbereiche durch Versuche mit einem Spektralfarbmischapparat bekannt (DAUMER 1956).

Die Berechnung der Kennzahlen für die „Blüten-Bienenfarbtöne“ gestattete die Aufstellung einer fortlaufenden Reihe von Blüten, die den „Bienenfarbenkreis“ repräsentieren.

Die Gliederung dieser Reihe in 10 Gruppen von Blüten (Tabelle 1 bis 10), von denen angenommen wird, daß die Bienen sie dem Farbton nach unterscheiden können, gründet sich auf Versuche über die Farbtonunterscheidung von Spektrallichtern.

Um die Tragfähigkeit des Analogieschlusses von dem Verhalten der Bienen gegenüber Spektrallichtern auf ihr Verhalten gegenüber Pigmentfarben zu prüfen, wurden nun als Stichproben geeignete Blüten aus den Tabellen ausgesucht und in Dressurversuchen ihre Unterscheidbarkeit für die Bienen ermittelt¹.

¹ Da sich die Bienenfarbtöne der Blüten in den einzelnen Tabellen gleichmäßig über das Spektrum und die Purpurreihe hin ändern, erscheint die Prüfung von Blüten, die in den einzelnen Tabellen in etwa gleicher Höhe, z. B. jeweils in der Mitte stehen, aus leicht einzusehenden Gründen am zweckmäßigsten.

B. Dressurversuche auf Blüten verschiedener „Bienenfarbtöne“

Methoden

Bei Bienendressuren auf Blütenfarben muß dafür gesorgt sein, daß weder der Blütenduft noch die Blütenform das Ergebnis verfälschen. Der Duft läßt sich einfach ausschalten durch Auflegen UV-durchlässiger Gläser auf die flach ausgebreiteten Blütenblätter; die störende Wirkung verschiedener Blütenformen läßt sich bei hinreichender Größe dadurch verhindern, daß man die einzelnen Blütenblätter z. B. unter kreisförmigen Schablonen bietet, bei kleineren Blüten dadurch, daß man sie auf dieselbe Form zuschneidet. Am einfachsten ist es jedoch, Blüten zu wählen, deren natürliche Form den Bienen keinen Anhalt zur Unterscheidung bietet, wie z. B. die Blüten einiger gelber Cruciferen.

Anordnung. Für die Dressur auf kleinere Blüten, z. B. gelbe Cruciferenblüten, wird eine Anordnung gewählt, bei der Einzelbienen wie in der Natur aus dem Zentrum der Blüte Zuckerwasser saugen können, unter Ausschaltung einer Duft- und Ortsdressur.

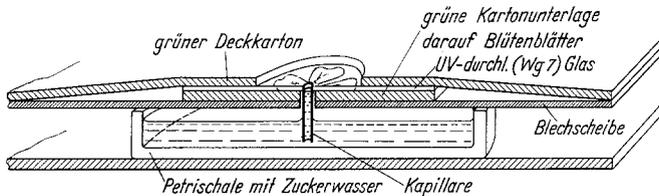


Abb. 10. Anordnung der Dressurblüte. Schnittdiagramm

Die 4 Petalen der Dressurblüte werden vorsichtig am Übergang vom Nagel in die Petalenfläche abgeschnitten und auf einer grünen Kartonunterlage (50×50 mm) um ein in deren Mitte befindliches Loch in natürlicher Lage angeordnet (siehe Abb. 10). Blütenblätter und Kartonunterlage werden bedeckt von einem uv-durchlässigen Glas ($50 \times 50 \times 1$ mm, Wg 7-Glas von Schott), welches in der Mitte durchbohrt ist. In die Bohrung ist mittels Schellack eine Glaskapillare von $1,5$ mm \varnothing luftdicht eingeführt und zwar so, daß ihr oberer Rand mit dem Glas abschließt. Die Kapillare taucht in eine mit Zuckerwasser gefüllte Petrischale, aus der die Flüssigkeit infolge der Kapillarkräfte bis an den oberen Rand des Röhrchens steigt. Dies stellt die *Dressuranordnung* dar.

Bei der *Versuchsanordnung* sind die Blütenblätter der z. B. 3 auf ihre Unterscheidbarkeit zu prüfenden Arten von Wg 7-Gläsern *ohne* Bohrung und Kapillare bedeckt, so daß eine Duftwirkung der Blüten völlig ausgeschlossen ist. (Statt der Wg 7-Gläser wurde mitunter auch Cellophan benützt, welches naß über die Blütenblätter gespannt, sich beim Trocknen glatt straffte.) Kontrollaufnahmen der so präparierten Blüten zeigen, daß ihre UV-Reflexion dabei unverändert erhalten bleibt.

Dressur- und Versuchsanordnung sind zu einer einzigen Anordnung vereinigt, die eine störungsfreie Dressur-Versuchsfolge gestattet (s. Abb. 11).

Auf einer elektrisch betriebenen Drehscheibe sind 4 Petrischalen von einer Blechscheibe von 25 cm \varnothing bedeckt, welche in symmetrischer Anordnung 4 Bohrungen im Abstand von 5 cm von der Mitte tragen. Durch eine davon ragt die

Kapillare der Dressurblüte in die mit Zuckerwasser gefüllte Schale; an den anderen dreien sind die beiden Vergleichsblüten und die Dressurblüte unter geschlossenen Wg 7-Gläsern verankert. Die ganze Anordnung wird von einem grünen, mit Büroklammern auf der Blechscheibe befestigten Karton bedeckt, der über den 4 Blüten kreisförmige Öffnungen von 2 cm \varnothing freiläßt. Zwischen Karton und Blechscheibe werden bei den beiden Dressurblüten 2 Schieber aus ebenfalls grünem Karton gesteckt, mit denen wechselweise die beiden Dressurblüten verdeckt werden können.

Die ganze im Freien stehende Anlage wird von einer Plane beschattet. Dies hat den Vorteil, daß die Blütenblätter sich länger frisch erhalten und die störende Spiegelung der Sonne auf den Gläsern entfällt.

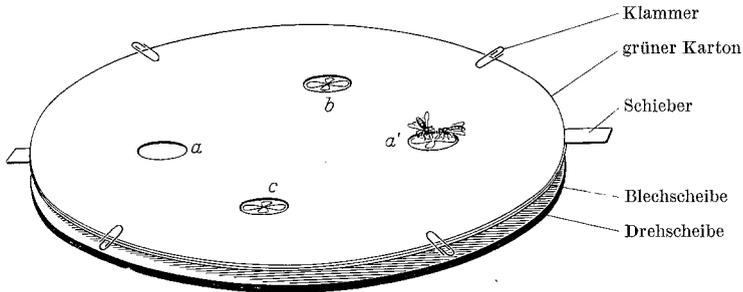


Abb. 11. Versuchsanlage während der Dressur (= Dressuranordnung). Zwei Bienen saugen aus der Kapillare im Zentrum der Dressurblüte *a'* Zuckerwasser. Die Gegendressurblüten *b* und *c* sind sichtbar, die Dressurblüte *a* für den Versuch ist durch einen Schieber verdeckt. Durch Betätigung der beiden Schieber geht die Dressuranordnung in die Versuchsanordnung über

Verlauf. Drei bis vier gezeichnete Bienen werden daran gewöhnt, an der Dressurblüte aus der Kapillare Zuckerwasser zu saugen. Die 2. Dressurblüte ohne Kapillare ist dabei stets von dem Schieber bedeckt, während bei einer Differenzdressur die beiden Vergleichsblüten sichtbar sind. Zur Ausschaltung einer Ortsdressur dreht sich die ganze Anordnung mit 2 Umdrehungen pro min. Während der Dressur wird der Dressurerfolg wiederholt kurz geprüft, indem beim Anflug der Bienen die Schieber betätigt und einige Wahlen beobachtet werden. Bei positivem Ausfall — der sich je nach Objekt bereits nach 1—2 Std. Dressur einstellt — wird mit den kritischen Versuchen begonnen, und zwar mit einer frischen, der ersten gleichen Anordnung. Im Versuch, bei dem die Dressurblüte mit der Kapillare durch den Schieber verdeckt ist, werden die während etwa 1 min auf die 3 Blüten erfolgenden Besuche (völliges Niedersetzen) protokolliert. Da nur mit ganz wenigen Bienen gearbeitet wird, erfolgen die Wahlen meist einzeln nacheinander ohne „Ansteckung“ und können sicher festgehalten werden. Da es nur des Wechsels der beiden Schieber bedarf, um die Versuchsanordnung wieder in die Dressuranordnung überzuführen, ist die Störung gering und der Dressurerfolg durch den Versuch kaum beeinträchtigt. Nachdem die Bienen an der Dressurblüte wieder gesaugt haben, kann bereits beim nächsten Anflug erneut ein Versuch abgenommen werden, ohne Verschlechterung des Ergebnisses.

I. „Bienengelbe“ und „Bienenpurpurne“ Blüten

Die gelben Blüten folgender 3 Cruziferenarten wurden auf ihre Unterscheidbarkeit durch die Bienen geprüft (s. Abb. 12): *Erysimum helveticum* (Jacq.) DC., *Brassica napus oleifera* L. und *Sinapis arven-*

sis L. Die Blüten dieser 3 Arten, die sich weder in Größe noch in Gestalt wesentlich unterscheiden, sind durch folgende Gelb- + UV-Verhältnisse (und Unbuntanteile) charakterisiert:



Abb. 12. *Erysimum helveticum* (Jacq.) Dc. (a), *Brassica napus* L. (b) und *Sinapis arvensis* L. (c) durch das Gelb-(A)- und UV-(C)-Filter aufgenommen. Nat. Größe. Durchlässigkeitskurven der Filter A und C s. Abb. 1. Den Blüten der drei, uns gelb erscheinenden Arten kommen 3 verschiedene „Bienenfarben“ zu: (a) „Bienenengelb“, (b) „Bienenpurpur I“ und (c) „Bienenpurpur II“

Erysimum: 100% Gelb + 0% UV (0%) = „Bienenengelb“ (Abb. 12a, Tabelle 1a).

Brassica: 98,6% Gelb + 1,4% UV (5,7%) = „Bienenpurpur I“ (Abb. 12b, Tabelle 2).

Sinapis: 90,5% Gelb + 9,5% UV (6,1%) = „Bienenpurpur II“ (Abb. 12c, Tabelle 3).

Es wurde nacheinander auf jede der 3 Blüten gegen die jeweils beiden übrigen jedesmal mit neuen Bienen dressiert. In je 10 Versuchen wurde dann die Unterscheidung bestimmt. Das Ergebnis der 30 Versuche vom 8., 9. und 10. August 1957 zeigt Abb. 13.

Die Unterscheidungsverhältnisse, die bereits nach 1—2 Std. Andressur erhalten wurden, zeigen, daß die Bienen in der Lage sind, diese drei gelben Blüten sehr gut zu unterscheiden. Daß die Unterscheidung tatsächlich auf Grund des verschiedenen Farbtones erfolgte und nicht auf Grund der geringen Sättigungs- und Formunterschiede, beweisen 5 Kontrollversuche vom 9. August 1957, bei denen in Dressur und

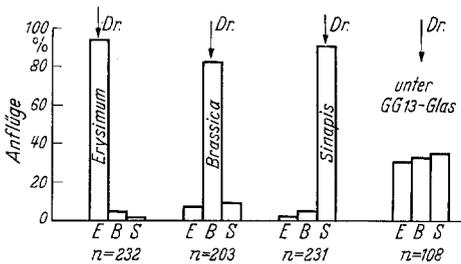


Abb. 13. Anflüge der Bienen auf die 3 gelben Blüten von *Erysimum helveticum* Jacq. Dc., *Brassica napus* L. und *Sinapsis arvensis* L. nach Dressur auf jede der 3 Blüten. Rechts: Kontrollversuch unter UV-absorbierenden GG 13-Gläsern.
n = Anzahl der Anflüge

Versuchen die Blüten unter UV absorbierenden GG 13-Gläsern von Schott geboten wurden. Trotz 3stündiger sorgfältiger Andressur verwechselten die Bienen die 3 Blüten nunmehr vollständig, wie aus Abb. 13. zu sehen ist.

Um die Unterscheidungsverhältnisse der ersteren Versuche — die besser ausgefallen sind, als die entsprechenden Farbmischversuche am Spektralapparat — richtig beurteilen zu können, wurden zum Vergleich den auf *Erysimum* (Gelb ohne UV) dressierten Bienen in entsprechender Weise zugeschnittene blaue *Viola* Blütenblätter (Blau ohne UV) vorgelegt. In 5 Versuchen am 11. August 1957 unterschieden sie die beiden Blüten 100%ig (n = 110). Da am Spektralapparat nie 100%ige Unterscheidung zweier Farblichter erreicht wurde, kann geschlossen werden, daß die Farbe in Verbindung mit der Blütenform für die Bienen an Wirksamkeit gewinnt.

Der positive Ausfall der Versuche beweist, daß die Bienen tatsächlich uns einheitlich gelb erscheinende Blüten, auf Grund einer um bestimmte Beträge verschiedenen UV-Reflexion dem Farbton nach sehr gut unterscheiden können, wengleich nicht ganz so gut wie gelbe und blaue Blüten. Die nach einem Analogieschluß vorgenommene Einteilung der gelben Blüten in „bienengelbe“, „bienenpurpurne I“ und „bienenpurpurne II“ ist damit experimentell bestätigt. Einen weiteren experimentellen Beweis liefern die Ergebnisse der Versuche über die Sichtbarkeit ultravioletter Muster auf gelben Blüten (s. S. 94 ff.).

Das gewählte Beispiel der drei gelben Kreuziferen, die sich sowohl in Gestalt und Größe der Blüten, als auch im Habitus der ganzen

Pflanzen sehr ähnlich sind, ist insofern von besonderer blütenbiologischer Bedeutung, als häufig *Brassica napus* und *Sinapis arvensis*, die sich im Duft nur schwach unterscheiden, nebeneinander auf demselben Feld vorkommen. Dadurch, daß den Bienen die Blüten beider Arten in zwei verschiedenen Farben erscheinen, ist auch in diesem Fall eine Voraussetzung für die Blütenstetigkeit gegeben.

II. „Bienenblaue“ und „Bienenviolette“ Blüten

Im ersten Frühjahr blühen überall in Gärten und Parkanlagen die nickenden blauen Sternchen von *Scilla sibirica* ANDREWS. Im gleichen

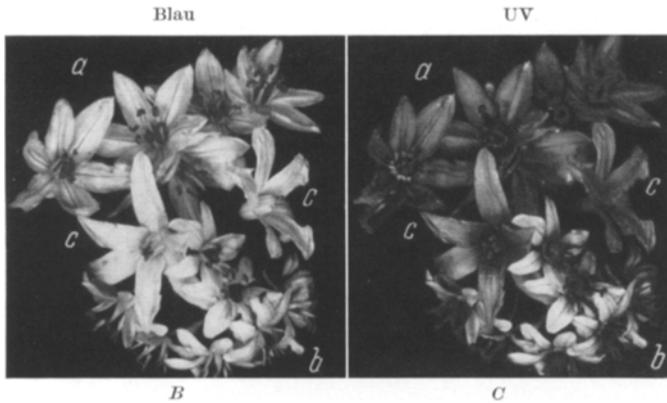


Abb. 14. *Scilla sibirica* Andrews (a), *Scilla bifolia* L. (b) und *Chionodoxa* (c) durch das Blau-(B)- und UV-(C)-Filter aufgenommen. Nat. Größe. Durchlässigkeitskurven der Filter B und C s. Abb. 1. Die beiden blau blühenden *Scilla*-Arten erscheinen den Bienen in 2 völlig verschiedenen Farben: (a) „Bienenblau I“ und (b) „Bienenviolett I“. Der „Bienenfarbton“ der blauen *Chionodoxa*-Blüten fällt in den Übergangsbereich von „Bienenblau I“ nach „Bienenblau II“

Bestand findet man mitunter eine zweite Art, *Scilla bifolia* L., mit gleichfalls blauen Blütensternchen. Sie sind etwas kleiner, der Blütenstand ist reichblütiger, vor allem aber reflektieren sie viel stärker UV, als die Blüten von *Scilla sibirica* (s. Abb. 14). Aus den Reflexionsdaten der Blüten beider Arten hatten sich folgende Mischverhältnisse und (Unbuntanteile) ergeben:

Scilla sibirica: 100% Blau-Blaugrün + 0% UV (22%) = „Bienenblau I“ (Abb. 14a, Tabelle 5).

Scilla bifolia: 70% Blau + 30% UV (25%) = „Bienenviolett I“ (Abb. 14b, Tabelle 7).

Um zu prüfen, ob die Bienen die beiden Arten tatsächlich dem Farbton nach unterscheiden können, wurden sie auf gleich große Blüten beider Arten in der beschriebenen Anordnung dressiert.

Nach 2 Std Andressur auf *Scilla sibirica* gegen *Scilla bifolia* konnten am 25. April 1958 von 4 Bienen in 10 Versuchen 206 Wahlen fest-

gehalten werden. Mit einem *Wahlverhältnis von 10,1:1 (91%:9%)* unterschieden sie die beiden, dem menschlichen Auge nahezu gleich erscheinenden Anordnungen sehr gut.

In 5 *Kontrollversuchen* vom 26. April 1958, bei denen die Blüten unter den UV absorbierenden GG 13-Gläsern geboten wurden, verwechselten die Bienen die beiden Anordnungen vollständig (*Verhältnis 1,2:1, n = 101*). Damit zeigten sie, daß die Unterscheidung in den ersteren Versuchen allein auf der verschieden starken UV-Reflexion der Blüten beider Arten beruhte.

Auch nach umgekehrter Dressur auf *Scilla bifolia* gegen *Scilla sibirica* unterschieden die Bienen in 5 Versuchen am 26. April 1958 ebenfalls gut und zwar im *Verhältnis 7,5:1, n = 67*.

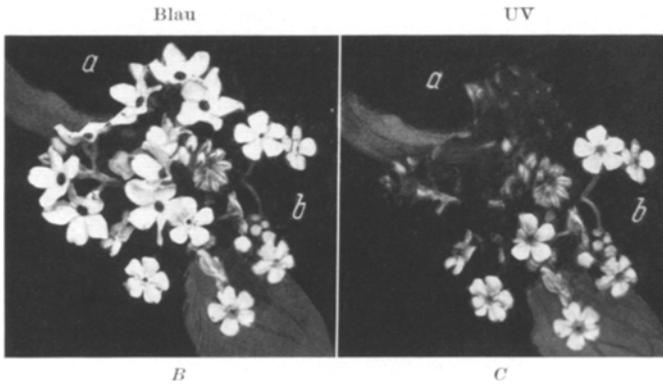


Abb. 15. *Myosotis silvatica* (Erh.) Hoffm. (a) und *Brunnera macrophylla* [M. B.] JOHNST. (b) durch das Blau-(B)- und UV-(C)-Filter aufgenommen. Nat. Größe. Durchlässigkeitskurven der Filter B und C s. Abb. 1. Die Blüten der beiden Arten sind von gleicher blauer Farbe, unterscheiden sich jedoch stark in der UV-Reflexion, so daß sie den Bienen in 2 völlig verschiedenen Farben erscheinen: (a) „Bienenblau I“ und (b) „Bienenviolett I“

Zwei weitere blau blühende Arten mit verschiedener UV-Reflexion wurden in Dressurversuchen auf ihre Unterscheidbarkeit durch die Bienen geprüft (s. Abb. 14): Die blauen Blüten des Gartenvergißmeinnichts (*Myosotis silvatica* [Ehrh.] Hoffm.), Gartenform, reflektieren ebenso wie die anderer Myosotisarten kaum UV. Dagegen wirft das Kaukasische Vergißmeinnicht (*Brunnera macrophylla* [M. B.] Johnst.), dessen Blüten sich dem menschlichen Auge in demselben blauen Farbton bieten, wie die des Gartenvergißmeinnichts, sehr stark UV zurück. Aus den Reflexionsdaten der Blüten beider Arten hatten sich folgende Mischverhältnisse und Unbuntanteile ergeben:

Myosotis: 100% Blau-Blaugrün + 0% UV (0) = „Bienenblau I“ (Abb. 15 a, Tabelle 5).

Brunnera: 70,5% Blau + 29,5% UV (18,6) = „Bienenviolett II“ (Abb. 15 b Tabelle 7).

In 10 Versuchen am 11. und 12. Mai 1958 unterschieden die Bienen nach Dressur auf *Myosotis* gegen *Brunnera* die beiden Arten ausgezeichnet mit einem Verhältnis von 89:1, 98,9%:1,1% ($n = 90$). Dieses Ergebnis ist wesentlich besser, als das bei den *Scilla*-Versuchen erhaltene. Der Unterschied des „Bienenfarbtones“ ist bei beiden Blütenpaaren gleich groß gewesen. Als Ursache für die bessere Unterscheidung der Vergißmeinnichtblüten kommen somit nur die Unterschiede in der Färbung des Schlundringes (*Myosotis* gelb, *Brunnera* weiß) und in der Größe des Unbuntanteiles in Frage.

In 5 Kontrollversuchen mit GG 13-Gläsern auf den Blüten, die durch Absorption des UV den Unterschied von Bienenfarbton und Unbuntanteil aufheben, verwechselten die Bienen die beiden Anordnungen vollständig (1,03:1, $n = 69$). Daraus folgt, daß die unterschiedliche Färbung der Schlundringe keinen Einfluß auf die Unterscheidung der beiden Arten hatte, diese vielmehr allein auf dem „Bienenfarbton- und -Sättigungsunterschied“ beruhte.

Zusammenfassend kann somit gesagt werden, daß das gute Gelingen der Dressurversuche auf Blütenfarben die in den Tabellen zum Ausdruck gebrachte Einteilung der Blüten nach unterscheidbaren „Bienenfarbtönen“ vollauf bestätigte.

Die zur Dressurprüfung ausgewählten Beispiele sind insofern blütenbiologisch besonders interessant, als sich die Blüten der betreffenden Arten weder in Geruch noch in Gestalt merklich unterscheiden und somit auch in der Natur im wesentlichen nur der verborgene „Farbtonunterschied“ den Bienen einen Anhalt zur Unterscheidung und damit eine Möglichkeit zur Blütenstetigkeit bieten kann.

C. Nachweis ultravioletter Muster auf Blüten

Bisherige Ergebnisse

Obwohl bereits einige Untersuchungen zur Erfassung der spektralen Blütenreflexion durchgeführt wurden, sind nur sehr wenige Befunde mitgeteilt, welche die Existenz von unsichtbaren ultravioletten Reflexionsmustern auf Blüten andeuten.

So gibt RICHTMYER (1923) für die UV-Reflexion der Zungenblüten von *Helianthus annuus* 2 Kurven an, aus denen hervorgeht, daß die Spitzen der Zungenblüten wesentlich mehr UV reflektieren, als ihre Basis (zit. bei LUTZ 1924).

LUTZ (1924) selbst, der eine Reihe von Blüten mit einer Lochkamera im UV fotografierte, hat Aufnahmen veröffentlicht, von denen einige ultraviolette Muster zeigen. LUTZ schenkte diesem Befund jedoch keine Beachtung, da er die Möglichkeit einer biologischen Bedeutung dieser Muster für ausgeschlossen hielt.

UV-Lichtaufnahmen von Blüten sind noch veröffentlicht bei ZIEGENSPECK (1955), KULLENBERG (1956) und MASOCHIN-PORSCHNJAKOW (1956). Trotz Unterschieden gegenüber den Aufnahmen im sichtbaren Bereich, offenbaren sie keine ausgeprägten ultravioletten Muster. Die Autoren betonen auch nur allgemein die Notwendigkeit, die UV-Reflexion bei blütenbiologischen Überlegungen zu berücksichtigen, betreffen das Thema der UV-Muster jedoch nur am Rande.

VOGEL (1950) wies auf Blüten unsichtbare Gerbsäuremuster von Saftmalumriß nach und erkannte einen Zusammenhang mit der UV-Reflexion.

Ein weiterer Hinweis ergab sich aus der von Prof. v. FRISCH angeregten, von LEX (1953) durchgeführten Arbeit über Duftmale an Blüten, in der die Vermutung ausgesprochen wird, es könne so etwas wie „ultraviolette Saftmale“ geben. Die Vermutung stützte sich auf den Befund, daß Duftmale auf Blüten normalerweise mit optischen Saftmalen kombiniert waren, bei einigen Blüten jedoch Duftmale *ohne* unsichtbare Saftmale gefunden wurden. Dies gab den Anstoß zur vorliegenden Arbeit.

Die Prüfung der von LEX angegebenen Arten, bei denen „ultraviolette Saftmale“ vermutet wurden (*Convolvulus arvensis* L., *Philadelphus coronarius* L., *Saponaria officinalis* L. und *Forsythia suspensa* Thunberg), lieferte allerdings ein enttäuschendes, negatives Ergebnis. Die Ausdehnung der Untersuchung auf weitere Arten förderte jedoch in den Jahren 1954—1957 eine Fülle von herrlichen Mustern in der UV-Blütenreflexion zutage, von denen einige nachstehend abgebildet werden.

Um die Bedeutung der gefundenen ultravioletten Blütenmuster nicht durch einen Begriff festzulegen, wird die Bezeichnung „Saftmale“ zunächst vermieden. Die biologische Bedeutung wird in Teil D untersucht werden. Der Ausdruck „ultraviolette Saftmale“ wäre auf jeden Fall irreführend, da es sich bei den UV-Mustern nicht um Flecke handelt, die besonders viel UV reflektieren, sondern gerade umgekehrt um UV-freie Stellen auf UVreflektierenden Blütenblättern.

Die ultravioletten Muster treten nicht in regelloser Weise auf. Vorkommen und Art der Ausbildung stehen vielmehr in offensichtlicher Beziehung zu dem bestäubungsökologischen Blumentyp. Ihre Beschreibung erfolgt demnach am besten im Rahmen eines blütenökologischen Systems auf morphologischer Grundlage, wie es KUGLER (1955) aufgestellt hat.

I. UV-Muster auf Scheibenblumen

Der Typ der Scheibenblumen ist gekennzeichnet durch mehr oder minder flach ausgebreitete, radiärsymmetrische Blütenkronen, in deren Mitte Staubblätter und Stempel offen daliegen (KUGLER 1955). Erzeugt die Blüte Nektar, so wird er in diesem zentralen Bereich abgeschieden.

Bei allen untersuchten Arten ergab sich unabhängig von Größe und Gestalt der Blüten übereinstimmend, daß Stempel und Staubblätter *kein* Ultraviolett reflektieren, selbst bei starker UV-Reflexion der Kronblätter.

Als Beispiel für viele sei die gelbe Blüte von *Chelidonium majus* L. abgebildet (Abb. 16): In der UV-Aufnahme springen Stempel und Staubblätter infolge fehlender UV-Reflexion als schwarze Gebilde in die Augen, sie erscheinen also „bienengelb“ in „bienepurpurner“ Umgebung. Die Stellung der Staubblätter im Zentrum der Blüte, die schon

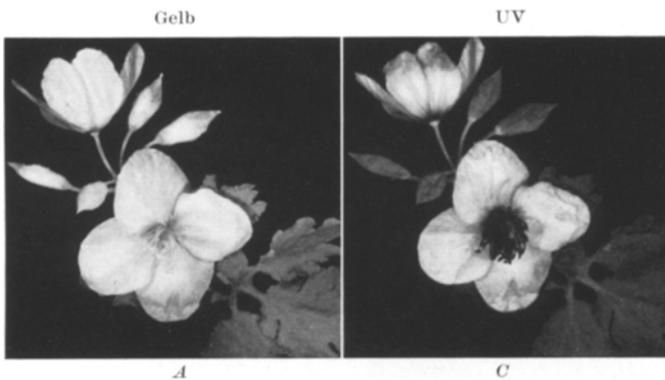


Abb. 16. *Chelidonium majus* L. durch das Gelb-(A)-, und UV-(C)-Filter aufgenommen. Nat. Größe. Staubblätter und Stempel, kein winziges Grundfeld auf den Kronblättern sowie die Kelchblätter (Blütenknospen) reflektieren kein UV. Sie erscheinen „bienengelb“ gegenüber den „bienepurpurnen“ Kronblättern

durch die radiärsymmetrische Anordnung der Kronblätter hervorgehoben ist, wird somit zusätzlich durch einen Farbkontrast für die Bienen markiert. An den Aufnahmen von *Chelidonium* fällt eine weitere Besonderheit auf: Die gelblichen Kelchblätter, welche die Blütenknospen bis zum Aufblühen bedecken und dann abfallen, reflektieren im Gegensatz zu den Kronblättern kein UV. Geschlossene und offene Blüten, die dem Menschen gleichermaßen gelb erscheinen, bieten sich den Bienen in zwei verschiedenen Farben.

Blüten, bei denen sich im wesentlichen nur Staubblätter und Stempel durch fehlende UV-Reflexion von den UV reflektierenden Kronblättern wie im abgebildeten Beispiel abheben, sind in den Tabellen nicht besonders gekennzeichnet, da es sich hierbei um den Normalfall handelt.

In einigen Ausnahmefällen bei allen Blumentypen reflektieren die Filamente der Staubblätter UV (z. B. *Lilium martagon* L., *Convolvulus sepium* L., *Thymus chamaedrys* Fries, *Aesculus hippocastaneum* L.). Geschlossene Antheren sind stets frei von UV, geöffnete reflektieren mitunter infolge Bestäubung mit Pollen schwach UV (z. B. *Clematis, violette Gartenform, Abb. 17, Helleborus niger* L., *Brunella grandiflora* Jacq.). Auch Griffel und Narben reflektieren bei einigen Arten UV (z. B. *Centaurea montana* L., *Serratula tinctoria* L.).

Häufig, besonders bei größerblütigen Formen, greift der UV-freie Bereich deutlich auf die Basis der Kronblätter über. Ein interessantes Beispiel hierfür liefern die gelb blühenden *Ranunculus*-Arten, um so mehr, als

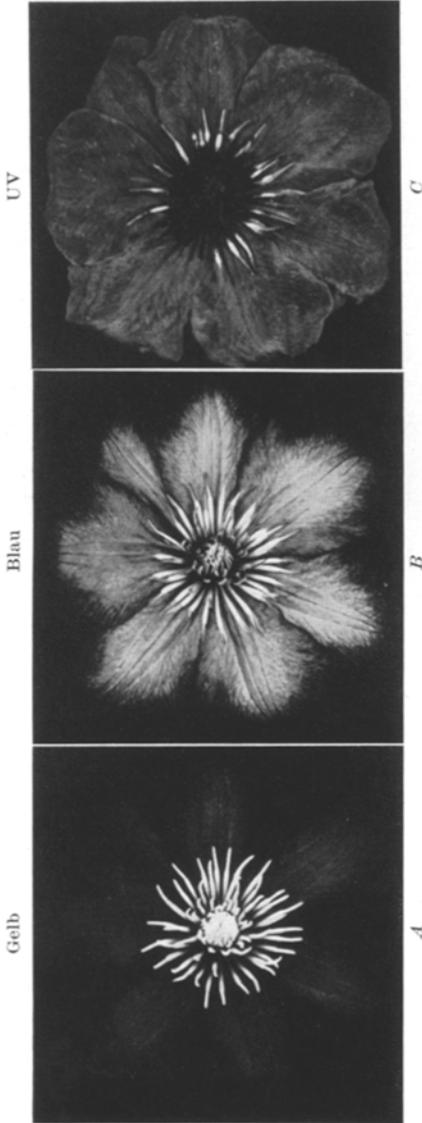


Abb. 17. *Clematis*, purpurne Gartenform, durch das Gelb-(A), Blau-(B)- und UV-(C)-Filter aufgenommen. $\frac{2}{3}$ nat. Größe. Die geöffneten Antheren (Pollen!) reflektieren stark UV. (Gegenüber den geschlossenen „bienenblaugrünen“, „Antheren heben sie sich „bienenweiß“ vor dem Hintergrund der „bienenviolettten“ Kronblätter ab

bei ihnen ein Zusammenhang zwischen bekannten anatomisch-physiologischen Gegebenheiten und der UV-Reflexion der Kronblätter erkenntlich ist. Sie besitzen in ihren Blütenblättern eine subepidermale Stärkespiegelschicht, die jedoch nicht bis in den Nagel reicht, sondern an der Basis jedes Kronblattes einen Fleck freiläßt, der sich durch das Fehlen des charakteristischen Butterschimmers schwach abhebt (VOGEL 1950). Wie das abgebildete Beispiel von *Ranunculus ficaria* L. zeigt (Abb. 18), wird an diesen stärkespiegelfreien Flecken kein UV reflektiert, während der übrige stärkespiegelhaltige Teil der Kronblätter das UV stark reflektiert. Der zentrale, Pollen (und Nektar) spendende Bereich der Blüte erscheint somit durch ein UV-Muster auf den Kronblättern noch stärker betont. Er offenbart sich als kreisförmiger, „bienen-gelber“ Fleck, der, durch eine Zickzacklinie begrenzt, in Farbkontrast zu dem „bienen-purpurnen“ Strahlenkranz der UV reflektierenden Teile der Kronblätter steht.

Meistens finden sich jedoch im sichtbaren Bereich

keine oder nur sehr schwache Anzeichen für Unterschiede in der UV-Reflexion. Als Beispiel für eine violette Blüte mit UV-Muster seien die Blau-

und UV-Aufnahme von *Althaea officinalis* L. wiedergegeben (Abb. 19): Das UV absorbierende Gebiet dehnt sich fast über die Hälfte der Kronblattfläche aus. Die Mitte der Blüte hebt sich demnach als „bienenblauer“, strahlenförmig auslaufender Kreis von dem umgebenden „bienenvioletten“ Ring der äußeren Kronblatthälften ab. Bei *Potentilla reptans* L. (Abb. 3, S. 54) befindet sich an der Basis jeden Blütenblattes ein kleiner UV-freier, kreisrunder, „bienenengelber“ Fleck, der in feinen Linien den Adern folgend, in die „bienenpurpurnen“ Kronblattflächen ausläuft.

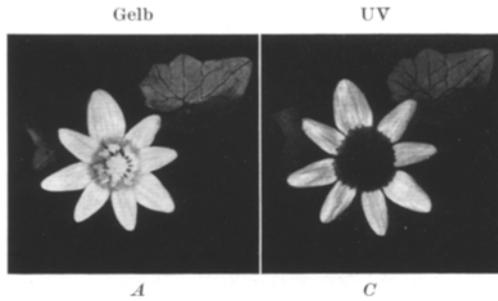


Abb. 18. *Ranunculus ficaria* L. durch das Gelb-(A)- und UV-(C)-Filter aufgenommen. Nat. Größe. Das stärkespiegelfreie Grundfeld reflektiert kein UV. Es erscheint „bienenengelb“ in „bienenpurpurner“ Umgebung

Muster dieser Art fanden sich bei allen, in den Tabellen mit x bezeichneten, radiärsymmetrischen Blüten. Allen diesen Mustern ist gemeinsam, daß die Stelle der Pollen- und Nektarproduktion in der Blüte,

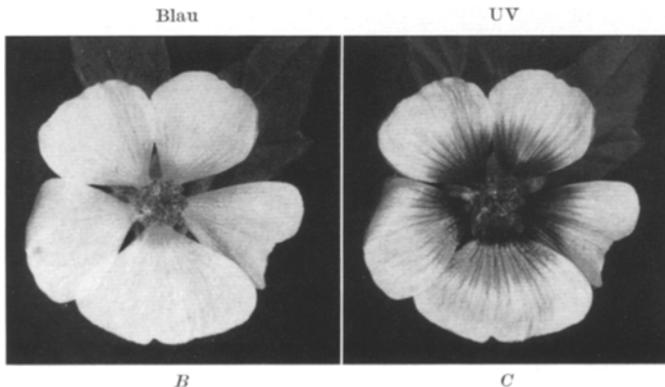


Abb. 19. *Althaea officinalis* L. durch das Blau-(B)- und UV-(C)-Filter aufgenommen. Nat. Größe. Gegen die Basis der Kronblätter hin nimmt die UV-Reflexion stark ab. Die „bienenblaue“ Blütenmitte steht in Farbkontrast zur „bienenvioletten“ Umrahmung

infolge fehlender UV-Reflexion in einem mehr oder minder ausgedehnten zentralen Bereich, sich für die Bienen durch einen Farbkontrast von der übrigen Blüte abhebt.

Die Ähnlichkeit der gefundenen UV-Muster mit bekannten sichtbaren Saftmalen, sowie ihre weite und allgemeine Verbreitung, machen ihre Bedeutung als „Wegweiser“ zu den Pollen- und Nektarquellen sehr wahrscheinlich.

Dazu mag noch eine zweite Bedeutung kommen, die durch das Beispiel von fünf, einheitlich gelb blühenden *Potentilla*-Arten nahegelegt wird (Abb. 20): Während bei *Potentilla erecta* (L.) HAMPE (a) nur ein kleine, Fleck an der Basis der Kronblätter das UV absorbiert, ist der UV-freier „bienengelbe“ Bereich bei *P. reptans* L. (b) schon etwas ausgedehnter; bei *P. verna* L. (c) erstreckt er sich bereits über zwei Drittel des Kronblattes, bei *P. aurea* L. (d) säumt nur noch ein UV reflektierender, „bienenpurpur-



Abb. 20. UV-Aufnahmen der gelben Blüten von *Potentilla erecta* (L.) Hampe (a), *P. reptans* L. (b), *P. verna* L. (c), *P. aurea* L. (d) und *P. fruticosa* L. (e). Natürliche Größe. Verschiedene Ausdehnung der „bienengelben“ Grundfelder auf den „bienenpurpurnen“ Kronblättern der, dem Menschen einheitlich gelb erscheinenden Blüten erhöht ihre Mannigfaltigkeit für die Bienen

ner“ Rand die „bienengelben“ Blütenblätter. Die Blüte von *P. fruticosa* L. (e) ist schließlich infolge völliger UV-Absorption auf der ganzen Petalenfläche rein „bienengelb“. Ein Blick auf die UV-Aufnahmen belehrt über die leichte Unterscheidbarkeit der einheitlich gelben Blüten der 5 *Potentilla*-Arten auf Grund der verschiedenen UV-Muster. Die Annahme liegt nahe, daß auch die Bienen verschiedene UV-Muster auf gleichgefärbten und gleichgestalteten Blüten zur Unterscheidung dieser Blüten benutzen könnten.

Bei *Trichterblumen* und *Glockenblumen* im morphologisch-blütenökologischen Sinn, fanden sich keine ausgeprägten, scharf abgesetzten, ultravioletten Muster. Die UV-Reflexion nimmt lediglich gegen den Blütengrund hin allmählich ab. Möglicherweise steht das Fehlen von auffälligen UV-Mustern mit der charakteristischen, räumlich betonten Ge-

stalt dieser Blumentypen in Zusammenhang. Ein Muster am Grunde des Blütenkelches könnte nur wenig zur Geltung kommen.

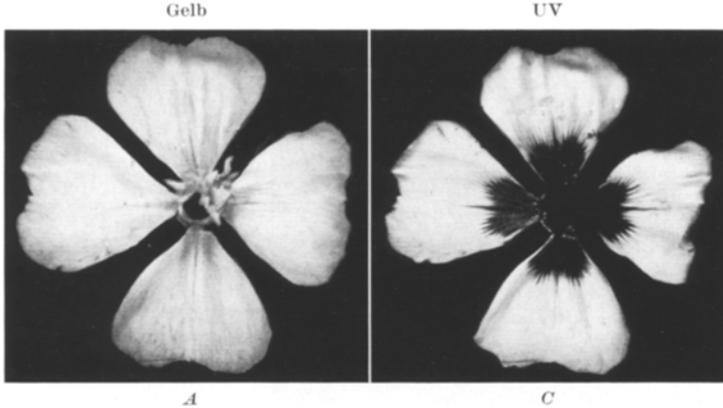


Abb. 21. *Oenothera biennis* L. durch das Gelb-(A)- und UV-(C)-Filter aufgenommen. Nat. Größe. Die UV-freien „bienengelben“ Grundfelder strahlen in feinen Linien auf die stark UV-reflektierenden „bienepurpurnen“ Kronblätter aus

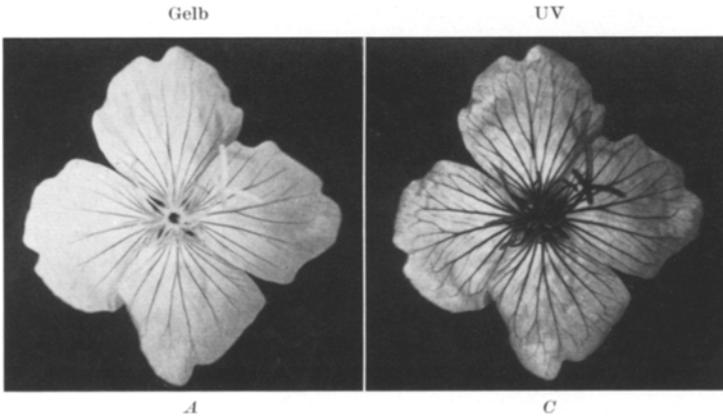


Abb. 22. *Oenothera fruticosa* L. durch das Gelb-(A)- und UV-(C)-Filter aufgenommen. Nat. Größe. Die gelbgrünen Adern treten in der UV-Aufnahme infolge starker UV-Absorption auffällig hervor. Sie erscheinen als „bienengelbe“ Striche auf „bienepurpurnem“ Grund

II. UV-Muster auf Stieltellerblumen

Die Stieltellerblumen sind durch einen flach ausgebreiteten Kron- teil gekennzeichnet, der mehr oder minder senkrecht auf einem röhren- förmigen sitzt. Von oben betrachtet, gleichen sie somit den Scheiben- blumen. Wie bei diesen finden sich bei ihnen deutlich ausgebildete UV-Muster.

Oenothera biennis L. als charakteristisches Beispiel (Abb. 21) offen- bart prächtige, herzförmige, „bienengelbe“ Flecke, die in feinen Linien

auf die stark UV reflektierenden „bienenpurpurnen“ Kronblätter ausstrahlen.

Bei *Oenothera fruticosa* L. (Abb. 22) ist dagegen ein anderer, nicht selten vorkommender Typ von UV-Mustern verwirklicht: Die schwach gelblichen Adern auf den intensiv gelben Kronblättern, die sich bereits

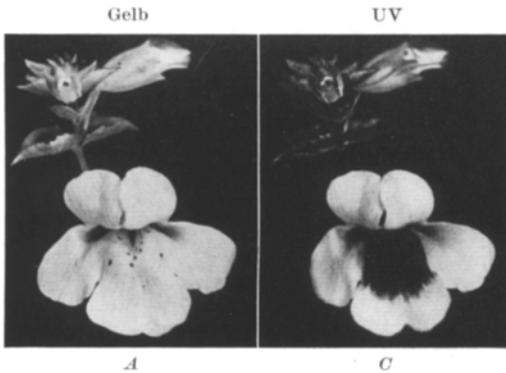


Abb. 23. *Mimulus guttatus* Do. durch das Gelb-(A)- und UV-(C)-Filter aufgenommen. Kombination eines UV-freien, „bienengelben“ Grundfeldes mit einem sichtbaren Tüpfelsaftmal in „bienenpurpurner“ Umgebung. Nat. Größe

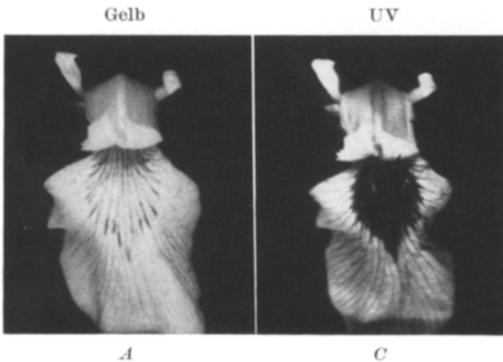


Abb. 24. Ein Perigonast der Blüte von *Iris pseudacorus* L. durch das Gelb-(A)- und UV-(C)-Filter aufgenommen. Kombination eines UV-freien „bienengelben“ Grundfeldes mit einem sichtbaren Strichsaftmal in „bienenpurpurner“ Umgebung. $\frac{2}{3}$ nat. Größe

im sichtbaren Bereich etwas abheben, treten in der UV-Aufnahme als schwarze, zum Zentrum hin konvergierende Striche stark hervor. Der physiologisch - anatomische Zusammenhang ist offensichtlich. Die charakteristische Anordnung der „bienengelben“ Linien auf „bienenpurpurnem“ Grund hat große Ähnlichkeit mit bekannten sichtbaren Strichsaftmalen. Neben dieser Bedeutung könnte die verschiedene Ausbildung des UV-Musters bei den beiden *Oenothera*-Arten den Bienen wohl zur Unterscheidung der beiden sehr ähnlich gestalteten und gleich gefärbten Arten dienen.

III. UV-Muster auf Lippenblumen

Unter den eigentlichen Lippenblumen fanden sich keine Vertreter mit auffälligen,

scharf begrenzten UV-Mustern, doch reflektieren auch bei ihnen der Eingang zur Kronröhre und diese selbst weniger UV, als die übrigen Kronblatteile.

Bei Lippenblumen mit weiter, auch größeren Bestäubern zugänglicher Kronröhre, den Rachenblumen nach KUGLER, zeigten sich wieder schön ausgeprägte Muster. Vielfach stehen sie in Beziehung zu sichtbaren Tüpfel- und Strichsaftmalen auf den betreffenden Blüten.

Als Beispiel für den ersteren Fall sei die Gauklerblume *Mimulus guttatus* Dc. abgebildet (Abb. 23): Bei dieser Blüte zeichnet sich ein etwas vorgewölbter Bereich vor dem Eingang zur Kronröhre durch einen satten, orangen Farbton vor den gelben Kronblättern ab. Über ihn sind rotbraune Farbtüpfel verstreut. Die UV-Aufnahme offenbart, daß der gesamte, im gelben Spektralgebiet nur schwach sichtbare Saftmalbereich, im UV-Gebiet markant von den übrigen Kronblatteilen absteicht. Der Eingang zur Kronröhre wird somit durch eine „bienengelbe“, mit „bienenschwarzen“ Tüpfeln übersäte Vorwölbung auffällig gekennzeichnet, da sie in Farbkontrast zur „bienenpurpurnen“ Umrahmung steht. Ebenso liegen die Verhältnisse bei *Impatiens noli-tangere* L.

Iris pseudacorus L. zeigt die Verbindung eines sichtbaren Strichsaftmales mit einem gut ausgeprägten UV-Muster (Abb. 24): Die breiten, nach abwärts geschlagenen Perigonblätter weisen auf gelbem Grund ein schwach oranges, durch schwarzbraune Striche betontes Saftmal auf. Die UV-freie Zone deckt sich genau mit dem sichtbaren Saftmal. Durch den Farbkontrast „Bienengelb“ mit konvergierenden, „bienenschwarzen“ Strichen zu „Bienenpurpur“ muß es an Auffälligkeit stark gewinnen.

IV. UV-Muster auf Schmetterlingsblumen

Den Typ der Schmetterlingsblumen stellen die Papilionaceen, deren Blüten dem Insektenbesuch erstaunlich gut angepaßt erscheinen. Besonders bei wenigblütigen Formen wirkt das zur Fahne umgebildete obere Kronblatt als auffälliges Aushängeschild, während die zu Flügel und Schiffchen umgestalteten mittleren und unteren Kronblätter den Insekten als Landeplatz dienen. Das Schiffchen birgt die zu einer Röhre verwachsenen Filamente der 10 Staubblätter und den Griffel. Landet ein Insekt auf Schiffchen und Flügel, so weichen diese Teile unter der Belastung nach unten auseinander, so daß die in ihrer Lage verbleibende Filamentröhre das Insekt auf der Bauchseite mit Pollen bestäubt. Sezerniert die Blüte Nektar, so kann dieser an der Basis der Filamentröhre durch die beiden Schlitze seitlich des freien zehnten Staubblattes gewonnen werden.

In der UV-Reflexion herrscht bei den Papilionaceenblüten eine große Mannigfaltigkeit: Neben Blüten, die überhaupt kein UV reflektieren (z. B. *Hippocrepis comosa* L., *Coronilla vaginalis* Lamark), gibt es solche, die auf allen Kronblatteilen gleichmäßig stark UV reflektieren (z. B. *Melilotus officinalis* Desr., *Caragana arborescens* Lamark).

Häufig finden sich jedoch UV-Muster, welche die beiden morphologisch und funktionell verschiedenen Blütenteile Fahne und Schiffchen (+ Flügel) noch stärker betonen. Stets ist dabei die Landefläche auf Schiffchen und Flügel frei von UV. Als Beispiel sei *Cytisus laburnum* L.

genannt, bei dessen Blüten der größte Teil der Seitenflächen von Schiffchen und Flügel noch ebenso UV reflektieren wie die Fahne. Bei *Sarothamnus scoparius* Wimmer greift der UV-freie Bereich schon weiter auf die Seitenflächen über (Abb. 25). Es kann aber auch das ganze

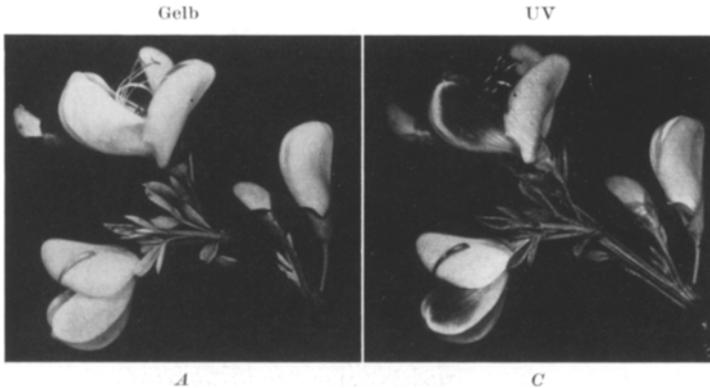


Abb. 25. *Sarothamnus scoparius* Wimmer durch das Gelb-(A)- und UV-(C)-Filter aufgenommen. Nat. Größe. Ein oberer Bereich auf den Flügeln ist frei von UV. „Die bienenpurpurne“ Blüte besitzt somit auf den Flügeln einen „bienengelben“ Fleck

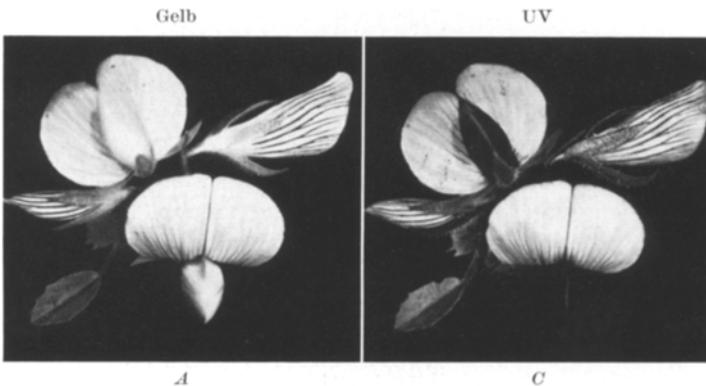


Abb. 26. *Ononis natrix* L. durch das Gelb-(A) und UV-(C)-Filter aufgenommen. Nat. Größe. Die stark UV-reflektierende „bienenpurpurne“ Fahne steht in starkem Farbkontrast zum UV absorbierenden, „bienengelben“ Schiffchen

Schiffchen das UV absorbieren, wie es das Beispiel von *Ononis natrix* L. zeigt (Abb. 26). Die „bienenpurpurne“ Fahne steht hier in starkem Farbkontrast zu dem „bienengelben“ Schiffchen. Die bei *Ononis* schon angedeutete, UV-freie Stelle an der Basis der Fahne ist bei *Genista tinctoria* L. zu einem kreisrunden Fleck ausgedehnt, der in feinen Linien auf die Fahnenfläche ausstrahlt.

Auch bei den UV reflektierenden Papilionaceen wird somit jener Teil der Blüte durch fehlende UV-Reflexion markiert, der den Pollen und Nektar birgt.

V. UV-Muster auf Körbchenblumen

Den Typ der Körbchenblumen stellen die Kompositen mit ihren im Aussehen an radiärsymmetrische Einzelblüten erinnernden Pseudanthien.

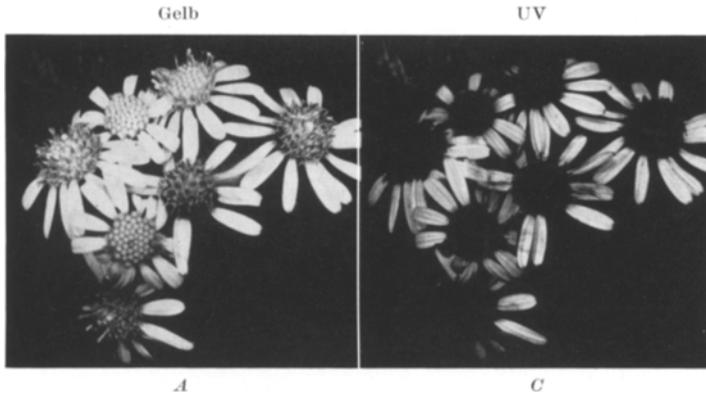


Abb. 27. *Senecio Fuchsii* Gmelin durch das Gelb-(A)- und UV-(C)-Filter aufgenommen. Die zentralen Röhrenblüten sind frei von UV, die Zungenblüten reflektieren auf ihrer ganzen Fläche. Als „bienenpurpurner“ Strahlenkranz umgeben sie die „bienengelben“ Scheibenblüten. Nat. Größe

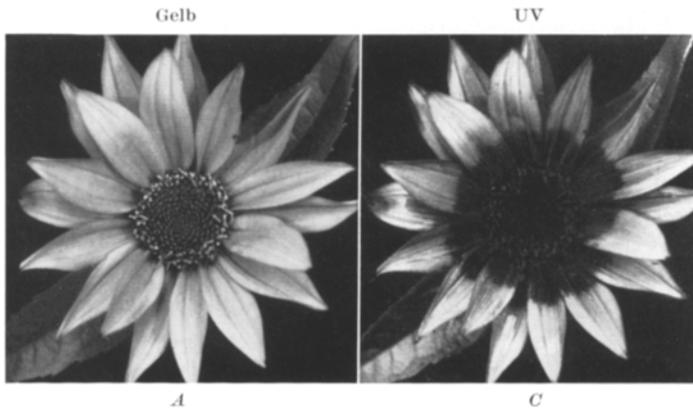


Abb. 28. *Heliopsis laevis* Pers. durch das Gelb-(A)- und UV-(C)-Filter aufgenommen. Nat. Größe. Das basale Drittel der „bienenpurpurnen“ Zungenblüten reflektiert kein UV und erscheint „bienengelb“

Bei den ausschließlich aus Röhrenblüten und den ausschließlich aus Zungenblüten aufgebauten Infloreszenzen kamen, soweit überhaupt UV reflektiert wurde, keine ausgeprägten UV-Muster zum Vorschein. Lediglich eine Abnahme der Reflexion gegen die Blumenmitte, besonders deutlich bei Ligulifloren, erwies sich auch hier als typisch.

Dagegen traten bei jenen Kompositen, bei denen ein zentraler, scheibenförmiger Bereich aus Röhrenblüten von einem Strahlenkranz

aus Zungenblüten umgeben ist, ausgeprägte UV-Muster auf, die jenen bei Scheibenblumen gefundenen, völlig analog sind. Bei sämtlichen untersuchten Arten hebt sich der zentrale Bereich der Röhrenblüten

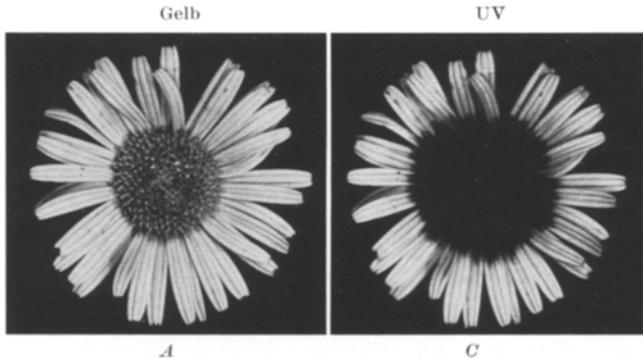


Abb. 29. *Buphthalmum salicifolium* L. durch das Gelb-(A)- und UV-(C)-Filter aufgenommen. Nat. Größe. Das basale Viertel der „bienenpurpurnen“ Zungenblüten reflektiert kein UV und erscheint „bienengelb“

infolge völliger Abwesenheit von UV-Reflexion durch einen Farbkontrast von den UV reflektierenden Zungenblüten ab, wie am Beispiel von *Senecio Fuchsii* Gmelin gezeigt sei (Abb. 27). Vielfach greift der UV-freie Bereich auch auf das Grundfeld der Zungenblüten über. Zwei Beispiele seien abgebildet: *Heliopsis laevis* Pers. (Abb. 28) und *Buphthalmum salicifolium* L. (Abb. 29). Das UV-freie Grundfeld nimmt etwa $\frac{1}{3}$ der Zungenblütenfläche ein. Bei *Rudbeckia* ist es nur etwa $\frac{1}{5}$, bei *Helianthus rigidus* (Cass.) Desf. $\frac{1}{4}$ (Abb. 33, S. 96), bei *Helianthus annuus* L. dagegen über die Hälfte.

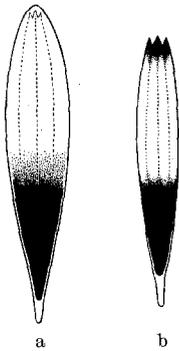


Abb. 30. Zungenblüten von *Heliopsis laevis* Pers. (a) und *Buphthalmum salicifolium* L. (b) nach Behandlung mit FeCl_3 . Schwarz: gerbstoffhaltig. Aus ST. VOGEL, Farbwechsel und Zeichnungsmuster bei Blüten (1950)

Es ist bemerkenswert, daß noch vor der Entdeckung der weiten Verbreitung dieser UV-Muster auf Kompositen (s. Tabellen) VOGEL (1950) bereits eine physiologische Ursache für diese Muster gefunden hat. Durch Behandlung der Blüten mit Ferrichloridlösung wies er das Vorkommen von, dem menschlichen Auge unsichtbaren Gerbsäuremestern auf Blüten nach und erkannte den Zusammenhang: Gerbstoffhaltig = keine UV-Reflexion, gerbstofffrei = starke UV-Reflexion. In Abb. 30 sind die Gerbsäuremuster der Zungenblüten von *Heliopsis laevis* und *Buphthalmum salicifolium* nach VOGEL gezeichnet. Der Zusammenhang ist offensichtlich. Lediglich bei *Buph-*

thalmum fällt ein Unterschied auf: In den Spitzen der fotografierten Zungenblüten ist der Gerbstoff offenbar nicht in dem angedeuteten Ausmaß angereichert. In den alleräußersten Spitzen ist jedoch tatsächlich eine erneute UV-Reflexion sichtbar.

Diskussion der Ergebnisse

Die Bestimmung der Blütenreflexion in den 3 Grundspektralbereichen des Bienenfarbsystems mittels der photographischen Methode hat im UV-Bereich eine Reihe von herrlichen, dem unbewaffneten menschlichen Auge verborgenen Reflexionsmustern zutage gefördert, die große Ähnlichkeit mit bekannten sichtbaren Saftmalzeichnungen auf Blüten aufweisen. *Wie diese, folgen sie in ihrer Lage und Gestalt allgemeinen Mustergesetzen, die in strenger Beziehung zum Blumentyp und damit zu der Stätte der Nektar- und Pollenproduktion stehen. Weiter ist die allgemeine Gesetzmäßigkeit festzustellen, daß dieser zentrale Bereich einer Blume das Ultraviolett stets absorbiert und nie reflektiert.*

Die erst andeutungsweise bekannten anatomisch-physiologischen Ursachen dieser Gesetzmäßigkeiten stehen hier nicht zur Diskussion. Vielmehr interessiert die blütenökologische Fragestellung, die den Sinn dieser Muster im Hinblick auf die Bestäuber im Experiment zu erfassen trachtet.

Seit den Versuchen KUGLERS (1930—1942) und MANNINGS (1956) mit Hummeln, HERTZs (1931) und BOLWIGs (1938) mit Bienen über die optische Nahwirkung von Saftmalmustern, die in Farbkontrast zur Blütengrundfarbe stehen, besteht kein Zweifel mehr an ihrer Bedeutung als Wegweiser zur Stätte der Nektar- und Pollenproduktion. Aus den Versuchen MANNINGS (1956) geht weiter hervor, daß die richtungsweisende Wirkung einer Saftmalzeichnung erst dann auftritt, wenn die Hummel auf der Blüte gelandet ist.

Die dem Menschen unsichtbaren, saftmalähnlichen UV-Muster auf Blüten sind nun sogar weiter verbreitet als sichtbare Saftmale. Läßt sich glaubhaft machen, daß sie sich für die Bienen durch einen auffälligen Farbkontrast vom Blütenuntergrund abheben, so ist ihre blütenökologische Bedeutung als Wegweiser zum Nektar ziemlich sicher. Freilich könnten sie zudem die Bedeutung von Unterscheidungsmerkmalen bei verschiedenen, gleichgefärbten und gleichgestalteten Blüten besitzen.

Die vorgetragene Beschreibung der UV-Muster in „Bienenfarben“ behauptete die Kontrastwirkung auf Grund der Ergebnisse über das Farbsehen der Bienen am Spektralfarbmischapparat und der Versuche mit Blüten (Teil B).

Die folgenden Bienenversuche mit UV-gemusterten Blüten sollen nun direkten Aufschluß über Sichtbarkeit, Auffälligkeit und Bedeutung dieser Muster für die Bienen erbringen.

D. Dressurversuche mit Blüten zur Prüfung der biologischen Bedeutung der UV-Muster

Methoden

Zur Entscheidung der Frage, ob die Bienen die UV-Muster auf Blüten sehen und beachten, erschienen Blumen mit flach ausgebreiteter, radiärsymmetrischer Krone am geeignetsten. Bei ihnen gelingt es nämlich leicht, das zentrale UV-Muster zu verändern. Man hat lediglich die Kronblätter vorsichtig vom Blütenboden abzutrennen und sie in zweierlei Weise wieder zusammenzufügen (Abb. 31): Einmal so, daß die

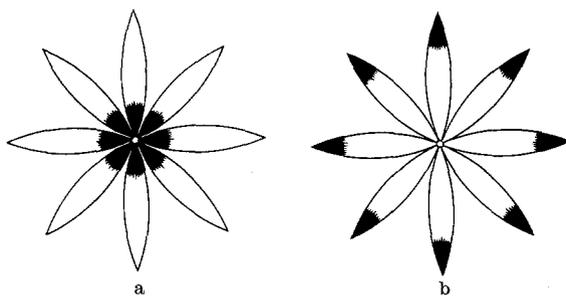


Abb. 31. Die einzelnen Kronblätter oder Zungenblüten einer Blume mit UV-freien Grundfeldern sind einmal richtig (a, UV-freie Grundfelder zentral) und einmal umgekehrt (b, UV-freie Grundfelder peripher) zusammengefügt

UV-freien Stellen wie ursprünglich dem Mittelpunkt der Blume zugewandt sind (a), das andere Mal so, daß sie vom Mittelpunkt abgewandt, an den peripheren Spitzen der Kronblätter liegen (b). Besitzen die Blütenblätter nicht von vorneherein eine lanzettliche Form, so müssen sie zugeschnitten werden, damit die beiden Blütenanordnungen die gleiche Gestalt haben. Eine Differenzdressur gibt Aufschluß darüber, ob die Bienen sie unterscheiden können. Bei positivem Ausfall der Dressur, ist der Nachweis der Sichtbarkeit der UV-Muster für die Bienen erbracht.

Bei der Ausführung der Dressurversuche wendete ich 2 etwas verschiedene Methoden an:

Bei der „Kästchenmethode“ (Abb. 32) ruhen auf einer elektrisch betriebenen Drehscheibe 3 Pappkartonkästchen ($10 \times 10 \times 10$ cm), wie sie aus den Versuchen von v. FRISCH bekannt sind. Um das kreisförmige Eingangsloch auf der Oberseite ($\varnothing = 1$ cm) sind die einzelnen Kronblätter (bzw. Zungenblüten) symmetrisch angeordnet. Sie liegen auf feuchtem Filtrierpapier, das seinerseits auf ein Aluminiumblech aufgezogen ist, und werden von durchbohrten UV-durchlässigen Wg 7-Gläsern oder Cellophan bedeckt. Um zu verhindern, daß von den Kronblättern Duft in das Eingangsloch diffundiert, wird der Spalt mit Schellack abgedichtet. Das Kästchen mit der Dressuranordnung (z. B. UV-freie Stellen der Kronblätter zentral) enthält während der Dressur das Futtergefäß mit Zuckerswasser, die beiden übrigen Kästchen sind leer und tragen die Gegendressuranord-

nung (z. B. UV-freie Stellen der Kronblätter peripher)¹. Alle 3 Kästchen sind von einem grünen Karton bedeckt, mit entsprechenden kreisförmigen Öffnungen. Es wird mit einer individuell gezeichneten Schar von 20—30 Bienen gearbeitet. Die Versuche folgen im Abstand von 1—2 Std. Beim Versuch wird eine völlig frische Anlage ohne Futtergefäß verwendet. Die während 5 min in die einzelnen Kästchen ganz hineinschlüpfenden Bienen werden von 3 Personen protokolliert.

Die mit dieser Anordnung gewonnenen Erfahrungen führten zur Entwicklung der „Kapillarmethode“, bei der mit nur 3—4 Bienen gearbeitet wird. Aus einer Kapillare im Mittelpunkt der zusammengesetzten Kronblätter können die Bienen wie bei einer natürlichen Blüte Zuckerwasser saugen. Eine kombinierte Dressurversuchsfolge gestattet die Abnahme von Versuchen im Abstand von etwa 5 min. Auch ganz kleine Blüten können mit dieser Methode geprüft werden (ausführliche Beschreibung S. 75, vgl. dazu Abb. 10 und 11).

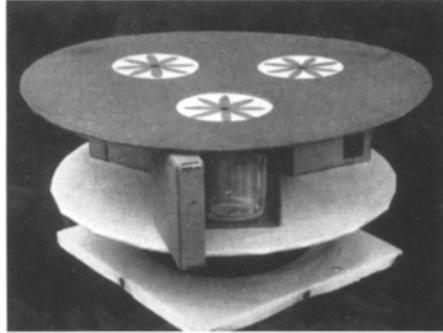


Abb. 32. Versuchsanlage der „Kästchenmethode“ zur Prüfung der Unterscheidbarkeit von Blütenanordnungen mit künstlich veränderten UV-Mustern. Das vordere Kästchen ist geöffnet, es enthält das Futtergefäß

I. Sichtbarkeit der Blüten-UV-Muster für die Bienen

Als Beispiel für eine gelbe, „bienenpurpurne I“ Komposite wurde *Helianthus rigidus* (Cass.) Defs. mit der Kästchenmethode geprüft. Diese Blumen haben den Vorteil, daß sie ziemlich widerstandsfähig sind, in genügender Menge längere Zeit zur Verfügung stehen und zudem das UV-Muster in typischer Ausprägung tragen (Abb. 33). Die Reflexionsdaten der Zungenblüten waren:

	Zungenblütenfläche	Grundfeld
Gelbbereich .	31 %	28 %
Blaubereich .	0,5 %	0,3 %
UV-Bereich .	5 %	0 %

Die Bienen wurden zunächst auf die Zungenblüten in natürlicher Anordnung dressiert (UV-freie Grundfelder zentral, Dressuranordnung) gegen die Zungenblüten in umgekehrter Anordnung (UV-freie Grundfelder peripher, Gegendressuranordnung, zweimal vorhanden)¹.

¹ Die Verwendung von 2 Gegendressuranordnungen wirkt sich bei der Dressur beschleunigend auf den Dressurerfolg aus, bei den Versuchen liefern die Einflüge in die beiden gleichen Anordnungen eine Kontrolle der Anlage.

In 10 Versuchen am 9. und 10. September 1954 erfolgten von insgesamt 1286 Einflügen von 30 Bienen in die

Dressuranordnung . . . 1062 (~ 84%)

Gegendressuranordnung I 132 (~ 9%)

Gegendressuranordnung II 92 (~ 7%)

entsprechend einem *Unterscheidungsverhältnis* von rund 10:1.

Daß die Wahlen der Bienen tatsächlich auf Grund der verschiedenen UV-Muster erfolgten, wird durch 5 Kontrollversuche vom 16. September

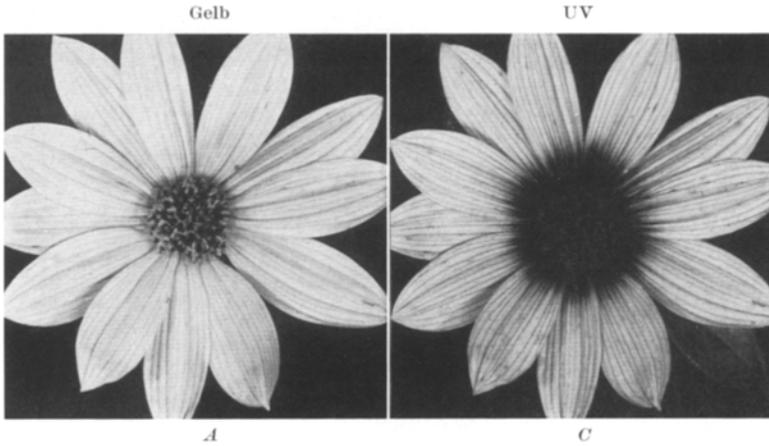


Abb. 33. *Helianthus rigidus* (Cass.) Defs. durch das Gelb-(A)- und UV-(C)-Filter aufgenommen. $\frac{2}{3}$ nat. Größe. Auf den „bienenvioletten“ Zungenblüten befindet sich ein „bienengelbes“ Grundfeld

1954 bestätigt, bei denen die Zungenblüten von den UV-undurchlässigen GG 13-Filtergläsern überdeckt waren. Von 583 Besuchen von 25 Bienen entfielen auf die

Dressuranordnung . . . 179 (~ 31%)

Gegendressuranordnung I 144 (~ 25%)

Gegendressuranordnung II 260 (~ 44%)

entsprechend einem *Unterscheidungsverhältnis* von rund 0,9:1.

Als Beispiel für eine blaue, „bienenviolette I“ Komposite wurde *Cichorium intybus* L. mit der Kapillarmethode geprüft. Die Reflexionsdaten der Zungenblüten waren:

	Zungen- blütenfläche	Grundfeld
Gelbbereich .	8%	12%
Blaubereich .	30%	33%
UV-Bereich .	18%	0%

Nach Dressur von 4 Bienen auf die Zungenblüten in natürlicher Anordnung¹ (UV-freie Grundfelder zentral) gegen die Zungenblüten in umgekehrter Anordnung (UV-freie Grundfelder peripher) erfolgten am 11. August 1957 von 246 Besuchen (Niedersetzen) auf die

Dressuranordnung . . . 204 (~ 83%)
Gegendressuranordnung . 42 (~ 17%)

entsprechend einem *Unterscheidungsverhältnis* von rund 5:1.

Fünf Kontrollversuche mit den Blüten unter den UV-absorbierenden GG 13-Gläsern schließen mit einem *Unterscheidungsverhältnis* von 1,2:1 ($n = 125$) den Einwand aus, die Unterscheidung in den Hauptversuchen beruhe vielleicht auf anderen Merkmalen, als den durch das UV-Muster gegebenen.

Die gelben, „bienenpurpurnen II“ Blüten von *Sinapis arvensis* L. besitzen am Übergang vom Nagel in die Kronblattfläche ein sehr kleines, UV-freies, „bienengelbes“ Grundfeld von etwa 1—2 mm² Ausdehnung (Abb. 12c). Die Reflexionsdaten waren:

	Petalenfläche	Grundfeld
Gelbbereich .	40%	40%
Blaubereich .	1,5%	2%
UV-Bereich .	15%	0%

Mit der Kapillarmethode wurde in Einzeldressur mit 3 Bienen geprüft, ob sie auch so kleine Muster noch beachten. Dazu wurden für die Dressuranordnung die Kronblätter genau am Übergang vom Nagel in die Petalenfläche abgeschnitten, so, daß das kleine UV-freie Grundfeld erhalten blieb, für die Gegendressuranordnung wurde der Schnitt dagegen so geführt, daß das UV-freie Grundfeld wegfiel.

In 10 Versuchen vom 10. August 1957 entfielen von 220 Wahlen auf die

Dressuranordnung . . . 167 (~ 76%)
Gegendressuranordnung . 53 (~ 24%)

entsprechend einem *Unterscheidungsverhältnis* von rund 3:1. In fünf Kontrollversuchen mit UV-absorbierenden GG 13-Gläsern verwechselten die Bienen die beiden Anordnungen (*Unterscheidungsverhältnis* 0,9:1, $n = 76$).

Aus den bisher dargelegten Versuchen geht hervor, daß die Bienen die dem Menschen unsichtbaren ultravioletten Blütenmuster tatsächlich sehen und beachten. Selbst bei UV-freien Bereichen von nur 1—2 mm² Fläche läßt sich eine Wirkung auf die Bienen nachweisen. Allerdings fällt auf, daß die Unterscheidungsverhältnisse im Vergleich zu den in

¹ Aus Symmetriegründen wurden sie etwas zugeschnitten.

Teil B der Arbeit erhaltenen viel schlechter ausgefallen sind. Dies könnte seine Ursache darin haben, daß die UV-Muster nicht besonders auffällig sind. Es könnte aber auch sein, daß die Methode die Schuld daran trägt. Ließe sich eine vergleichsweise gute Auffälligkeit der UV-Muster nachweisen, so müßte aus den obigen Ergebnissen geschlossen werden, daß verschiedene UV-Muster auf gleichgefärbten Blüten für die Bienen keine allzu große Hilfe sind, um die Blüten im Anflug sicher voneinander zu unterscheiden.

II. Auffälligkeit der Blüten-UV-Muster für die Bienen

Um aus den oben gewonnenen Unterscheidungsverhältnissen auf die Auffälligkeit der UV-Muster schließen zu können, wurden Vergleichs-

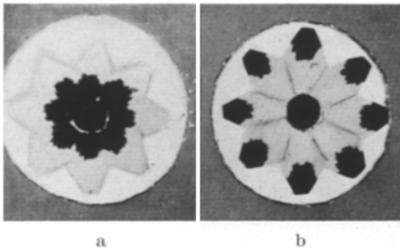


Abb. 34. Anordnung der zugeschnittenen „bienengelben“ Zungenblüten von *Coreopsis bicolor* Bosse (a dunkelrote, „bienenschwarze“ Saftmale zentral, b dunkelrote, „bienenschwarze“ Saftmale peripher) zur Prüfung der Unterscheidbarkeit mit der „Kästchenmethode“. Aufnahme durch das Gelb-(A)-Filter

versuche mit Blüten durchgeführt, die ein möglichst kontrastreiches Muster im sichtbaren Bereich ohne UV-Reflexion aufweisen. Für die Versuche wurden die Zungenblüten von *Coreopsis bicolor* Bosse verwendet, bei denen ein satt dunkelrotes Grundfeld von der gelben übrigen Zungenfläche scharf absteht. Da die Blüte kein UV reflektiert, hebt sich für die Bienen das Grundfeld „bienenschwarz“ von der „bienengelben“ Umgebung zweifellos sehr stark ab.

Die Blüten wurden mit der Kästchenmethode geprüft, wobei die etwa herzförmigen Zungenblüten rautenförmig zugeschnitten und, wie Abb. 34 zeigt, einmal richtig und einmal umgekehrt um das Eingangsloch des Kästchens angeordnet wurden.

Nach jeweils 3—4 Std Andressur verteilten sich in 10 Versuchen am 5., 6. und 7. September 1954 die insgesamt 565 Besuche von 20 Bienen auf die 3 Anordnungen wie folgt:

Dressuranordnung . . .	450 (~ 80%)
Gegendressuranordnung I	59 (~ 10%)
Gegendressuranordnung II	56 (~ 10%)

entsprechend einem Unterscheidungsverhältnis von rund 8:1.

Es wirkt überraschend, daß die Bienen die beiden so unähnlichen Anordnungen, die wir aus 20 m Entfernung noch spielend unterscheiden können, nicht besser unterschieden haben. Eine Beobachtung des Verhaltens der Bienen bei den Versuchen läßt das Ergebnis verständlicher erscheinen:

Die Anflüge der Bienen erfolgten auf beide Anordnungen fast gleich stark. Nach kurzem Verweilen in etwa 1—2 cm Abstand über der Blütenanordnung, ließen sie sich bevorzugt auf der richtigen Anordnung nieder. Dort wendeten sie sich stets zur Mitte und schlüpfen ohne zu zögern in das Kästchen hinein. Hatten sie sich jedoch auf der umgekehrten Anordnung niedergelassen, so wendeten sie sich häufig nach außen und senkten ruckartig den Kopf, sobald sie auf das rote Grundfeld kamen. Darauf kehrten sie um und flogen entweder wieder auf, oder schlüpfen in das Kästchen hinein, so daß sie als falsch wählend gewertet werden mußten, obwohl sie zweifellos den Unterschied bemerkt hatten. Dasselbe Verhalten war auch bereits bei den Versuchen mit *Helianthus rigidus* beobachtet worden.

Daß die Unterscheidungsverhältnisse nicht besser ausfielen, liegt also an der Methode.

Unabhängig davon kann aus der etwa gleich starken Unterscheidung bei den Kästchenversuchen mit *Helianthus* und *Coreopsis* gefolgert werden, daß das unsichtbare UV-Muster von *Helianthus rigidus* für die Bienen ebenso auffällig ist, wie das, auch dem Menschen sichtbare Rot-Gelb-Muster auf *Coreopsis bicolor*.

Zieht man in Betracht, daß die UV-Reflexion von *Helianthus rigidus* mit 5% relativ gering und somit der Unterschied der Reflexion zwischen Zungenblütenfläche und Grundfeld nicht sehr groß ist, so gewinnt das Ergebnis an Bedeutung, angesichts der vielen Blüten, bei denen die UV-Reflexion gegenüber einem UV-freien Grundfeld wesentlich größer ist.

Die Tatsache, daß die Unterscheidungsverhältnisse bei Anwendung der Kapillarmethode noch schlechter ausgefallen sind, mag dadurch mitverursacht sein, daß hier als Wahl das Niedersetzen einer Biene gewertet wurde. Offenbar lassen sich die Bienen aber auf die Blütenanordnung nieder, ohne das Muster vorher genauer zu beachten.

Diese Registriermethode scheint demnach der Problemstellung nicht ganz angemessen. Viel geeigneter erweist sich die Protokollierung von Reaktionen der Bienen auf beiden Blütenanordnungen, die von ihnen in sehr bezeichnender Weise ausgeführt werden.

III. Kopf-Rüssel-Reaktionen der Bienen auf Blüten-UV-Muster

Bei der Prüfung der Unterscheidbarkeit der beiden Anordnungen der Zungenblüten von *Helianthus rigidus* mit der Kapillarmethode, offenbarten die Bienen ein sehr charakteristisches Verhalten: Hatten sie sich im Versuch auf die richtige Anordnung (UV-freies Grundfeld zentral) niedergelassen, so liefen sie auf einer Zungenblüte, meist an ihrem Rand entlang zur Mitte. Sobald sie die Grenzlinie zu dem UV-freien Grundfeld überschritten hatten, hielten sie unvermittelt in ihrem Lauf inne und neigten mit einer ruckartigen Bewegung den Kopf.

Häufig klappten sie dabei gleichzeitig den Rüssel heraus und führten ihn in die leere Kapillare ein. Hatten sie sich dagegen auf die umgekehrte Anordnung (UV-freie Grundfelder peripher) niedergesetzt, so wendeten sie sich entweder gleich einem UV-freien Fleck an der Spitze einer Zungenblüte zu und führten dort die charakteristische Kopf-Rüsselreaktion aus, oder sie liefen zur Mitte, wobei sie diese häufig überschritten ohne den Rüssel in die Kapillare zu stecken. Erst auf dem UV-freien Grundfeld der gegenüberliegenden Zungenblüte erfolgte dann die Reaktion. Selbstverständlich kamen auch Abweichungen von diesem Verhalten vor.

Die Reaktionen an den bevorzugten Stellen der Blütenanordnung (Mittelpunkt und Spitzen) wurden in der bekannten Dressur-Versuchsfolge abgenommen (s. S. 75) und einer protokollierenden Hilfskraft diktiert.

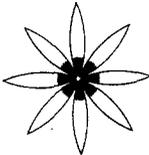
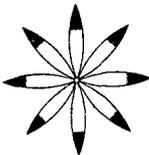
Um das Verhalten der Bienen auf *Blütenanordnungen ohne UV-Muster zum Vergleich* kennenzulernen, führte ich zunächst Versuche mit Zungenblüten von *Helianthus rigidus* durch, bei denen das *UV-freie Grundfeld weggeschnitten* wurde.

In 15 Versuchen am 3. Oktober 1954 führten 3 Bienen an den beiden gleichen Anordnungen insgesamt 549 Kopf-Rüssel-Reaktionen aus. Davon entfielen auf:

	Anordnung I		Anordnung II	
	Mitte	Spitzen	Mitte	Spitzen
Reaktionen.	216	56	225	52

Die Reaktionszahlen an den bevorzugten Stellen der beiden gleichen Anordnungen zeigen mit einem *Verhältnis von 0,99:1 (Mitte) und 1:1,01 (Spitzen)*, daß die Methode frei von störenden Einflüssen ist. Allerdings drückt sich im *Verhältnis von 4:1 (Mitte:Spitzen)* das Ergebnis einer Formdressur auf die Mitte der Blütenanordnung aus, da sich dieses Verhältnis bei längerer Andressur noch vergrößern läßt. Aus diesen Gründen können in den Hauptversuchen nur die Reaktionszahlen von lageentsprechenden Stellen bei Dressur und Gegendressuranordnung verglichen werden.

Nun wurden die Bienen auf die Anordnung der Zungenblüten von *Helianthus rigidus* mit zentralen UV-freien Grundfeldern dressiert gegen die Anordnung mit peripheren UV-freien Grundfeldern. Das Ergebnis der 45 Versuche, vom 24. September und 3. Oktober 1954, in denen von 3 Bienen 1410 Reaktionen abgenommen wurden, ergibt folgendes Bild:

	Dressuranordnung		Gegendressuranordnung	
	Mitte	Spitzen	Mitte	Spitzen
Zungenblüten von <i>Helianthus rigidus</i> unter Cellophan				
Reaktionen	811	40	75	484

Vergleicht man die Zahlen der Reaktionen auf die Mitte von Dressur- und Gegendressuranordnung, ergibt sich ein *Verhältnis von 10,8:1* (92,8%). In 20 Versuchen dieser Serie wurden zusätzlich die Erstreaktionen besonders vermerkt. *Von den 60 Erstreaktionen erfolgten 57 auf die Mitte der Dressuranordnung, eine auf die Mitte und zwei auf Spitzen der Gegendressuranordnung*¹.

Dieses ausgezeichnete Verhältnis beweist eindringlich die gute Sichtbarkeit und Auffälligkeit des UV-Musters für die Bienen. Der Einwand, es könne vielleicht an der Kapillare zusätzlich eine Duftdressur das Ergebnis so günstig beeinflusst haben²; fällt beim Vergleich der Reaktionszahlen an den äußeren Spitzen der Zungenblüten. Das *Reaktionsverhältnis von 1:12,1* (7,6:92,4%) bestätigt das erstere Verhältnis als allein optisch bedingt.

Daß die gefundene Kopf-Rüssel-Reaktion der Bienen nicht spezifisch für UV-Blütenmuster ist, ergab sich aus Vergleichsversuchen mit gelben Zungenblüten von *Coreopsis bicolor*, die ein dunkelrotes Grundfeld aufweisen (vgl. Abb. 34). Nach Dressur mit der *Kapillarmethode* auf die natürliche Anordnung der Zungenblüten gegen die umgekehrte, konnten von 3 Bienen in 20 Versuchen am 4. Oktober 1954 insgesamt 799 Reaktionen beobachtet werden. Sie verteilten sich wie folgt:

Zugeschnittene Zungenblüten von <i>Coreopsis bicolor</i>	Dressuranordnung		Gegendressuranordnung	
	Mitte	Spitzen	Mitte	Spitzen
Reaktionen	384	26	38	351

¹ Daß bei Berücksichtigung aller Reaktionen, ein etwas schlechteres Verhältnis zustande kommt, erklärt sich wohl durch die zeitliche Ausdehnung der Versuche. Die Bienen werden offenbar nach einigen vergeblichen Reaktionen an der richtigen Stelle unsicher und führen dann auch häufiger Reaktionen an den anderen bevorzugten Stellen aus. Selbstverständlich wurde der Versuch durch Betätigung des Schiebers abgebrochen und die Dressur weitergeführt, sobald dieses Verhalten offensichtlich wurde.

² Unter der Voraussetzung, daß Zungenblütenbasis und -spitze verschieden riechen.

Der Vergleich der *Reaktionsverhältnisse von 10:1 (91.9%) (Mitte) und 1:13,5 (7.93%) (Spitzen)* mit den entsprechenden bei *Helianthus rigidus* erhaltenen, offenbart eine etwa gleich gute Auffälligkeit der beiden Muster. Dieses Ergebnis ist insofern besonders bemerkenswert, als das Verhältnis der von Zungenblütenfläche und Grundfeld reflektierten Intensitäten bei *Helianthus rigidus* mit 5:1 im UV-Bereich, überdeckt von einem Verhältnis von 1:1 im Gelbbereich, wesentlich kleiner ist, als bei *Coreopsis* mit 30:0 im Gelbbereich (UV fehlt hier). Die hohe Empfindlichkeit des Bienenauges für Ultraviolett kommt hierin erneut zum Ausdruck.

Auch die Versuche, die mit *Ranunculus acer* L. durchgeführt wurden, erwiesen bei Berücksichtigung der Rüssel-Reaktionen eine sehr gute Sichtbarkeit des UV-Musters für die Bienen, obwohl der Unterschied in der UV-Reflexion zwischen Petalenfläche und Grundfeld mit 4:0% sehr gering ist:

Während die Bienen in 10 Versuchen am 20. und 21. Juni 1957 die beiden Anordnungen in ihren Besuchen mit einem *Verhältnis von 1,8:1 64:36% (n = 359)* kaum unterschieden, führten sie den Rüssel in die Kapillare der Dressuranordnung (UV-freie Grundfelder zentral) *36mal* ein, in die Kapillare der Gegendressuranordnung (UV-freie Grundfelder peripher) dagegen *nicht einmal*.

Aus diesen Ergebnissen geht besonders deutlich hervor, *daß dem UV-Muster weniger die Bedeutung eines Unterscheidungsmerkmals der Blüte gegenüber anderen Blüten zukommt, als vielmehr die Bedeutung einer Markierung der Nektarquelle.*

Es interessiert nun, ob diese Bedeutung erst als Ergebnis der Dressur erscheint, oder ob die Bienen auch ohne Dressur auf das Zeichen reagieren. Eine erste Antwort kann durch Versuche erhalten werden, bei denen die Bienen auf die umgekehrte Anordnung der Blütenblätter dressiert werden, wobei sich eventuell eine Bevorzugung der natürlichen Anordnung nachweisen läßt.

IV. Bevorzugung der natürlichen Blüten-UV-Muster vor künstlich veränderten

Als nach den positiv ausgefallenen Experimenten mit den Zungenblüten von *Helianthus rigidus* mittels der *Kästchenmethode* versucht wurde, die Bienen auf die umgekehrte Anordnung (UV-freie Grundfelder peripher) gegen die natürliche (UV-freie Grundfelder zentral) zu dressieren, stellte sich heraus, daß selbst nach 8stündiger sorgfältiger Andressur nur ein sehr mäßiger Erfolg zu erzielen war. In 10 Versuchen am 5., 6. und 7. September 1954 wählten nach jeweils 2 Std Weiter-

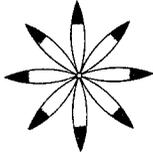
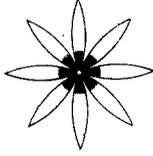
dressur 25 Bienen insgesamt 883mal. Von diesen Wahlen entfielen auf die

Dressuranordnung . . . 553 (~ 62%)
Gegendressuranordnung I 183 (~ 20%)
Gegendressuranordnung II 157 (~ 18%)

entsprechend einem *Unterscheidungsverhältnis* von rund 3:1.

Dieses Ergebnis kann nur so gedeutet werden, daß dem Dressurerfolg auf die umgekehrte Anordnung der Zungenblüten eine *Bevorzugung* ihrer natürlichen Anordnung entgegen gewirkt hat.

Nun wurden die Bienen mittels der *Kapillarmethode* auf die umgekehrte Anordnung der Zungenblüten von *Helianthus rigidus* dressiert und die Kopf-Rüssel-Reaktionen in den Versuchen beobachtet. Nach 6 Std. Dressur reagierten in 25 Versuchen am 25. September und 2. Oktober 1954 je 3 Bienen mit insgesamt 766mal und zwar:

Zungenblüten von <i>Helianthus rigidus</i> unter Cellophan	Dressuranordnung		Gegendressuranordnung	
				
	Mitte	Spitzen	Mitte	Spitzen
Reaktionen	308	146	136	176

Ein Erfolg der Dressur auf die umgekehrte Anordnung der Zungenblüten ist gerade sichtbar, doch erscheint er mit einem *Reaktionsverhältnis* von 2,3:1 (*Mitte*) und 1:1,2 (*Spitzen*) nur sehr schwach im Vergleich zu den entsprechenden Verhältnissen nach Dressur auf die natürliche Anordnung von 10,8:1 (*Mitte*) und 1:12,1 (*Spitzen*). Da die Versuchsbedingungen gleich geblieben waren, hätte auch die Dressur auf die umgekehrte Anordnung ebenso eindeutig gelingen müssen, wenn dem Dressurerfolg ausschließlich ein Lernvorgang zugrunde liegen würde. In dem wesentlich schlechteren Ergebnis offenbart sich somit die Gegenwirkung eines zweiten Vorganges, die *Bevorzugung der natürlichen Anordnung mit zentralen UV-freien Grundfeldern vor der umgekehrten Anordnung mit peripheren UV-freien Grundfeldern*.

Vergleicht man weiter das Verhältnis der Reaktionen auf die bevorzugten Stellen der Dressuranordnung *Mitte:Spitzen*, 2,1:1 mit dem entsprechenden Verhältnis bei den Vorversuchen mit Grundfeld-freien

Zungenblüten *Mitte:Spitzen 4:1*, so fällt auf, daß die Bienen auf der Anordnung mit den peripheren UV-freien Grundfeldern relativ mehr Reaktionen auf die Zungenblütenspitzen ausgeführt haben als auf der ohne periphere UV-freie Grundfelder. Daraus kann man schließen, daß die UV-freien Stellen die Bienen zu Such- und Rüssel-Reaktionen veranlassen, ohne, ja selbst bei entgegengesetzter, vorausgegangener Dressur.

Um freilich behaupten zu können, die Reaktion der Bienen auf UV-freie Blütengrundfelder und die damit in Zusammenhang stehende Bevorzugung der natürlichen Anordnung der Zungenblüten vor der umgekehrten, sei angeboren, muß noch ein Einwand ausgeschaltet werden: die Möglichkeit, daß die zur Dressur verwendeten Bienen vorher schon Erfahrungen an natürlichen Blumen gemacht haben und dabei den Zusammenhang: UV-freies Grundfeld = Zeichen für Nektarquelle erlernt haben.

*V. Nachweis, daß die Kopf-Rüssel-Reaktion der Bienen
auf Blüten-UV-Mustern angeboren ist*

Bereits im Herbst 1954 wurde versucht, die Reaktionen von blütenunerfahrenen Suchbienen auf Blütenanordnungen mit UV-Mustern in einem Flugkäfig im Garten des Zoologischen Institutes zu beobachten. Innerhalb von 4 Tagen erfolgten jedoch nur 3 Besuche von Suchbienen, die zudem keine eindeutigen Reaktionen zeigten.

So erschien es erfolgversprechender, die Versuche mit einer Schar von blütenunerfahrenen Sammelbienen durchzuführen, die an einen neutralen Futterplatz dressiert waren.

In Kellerräumen des Zoologischen Institutes werden seit Jahren Bienenvölker in künstlichem Dauerlicht für verschiedene Versuche gehalten, die an Futtertischchen Zuckerwasser geboten bekommen und in ihrem Leben noch keine Blume gesehen haben. Eine derartige Schar auf eine bestimmte Futterzeit dressierter Bienen wurde mir von Herrn Dr. RENNER freundlicherweise zur Verfügung gestellt. Der Futterplatz, ein mit Filtrierpapier bespanntes Brettchen, war in der dem Stock gegenüberliegenden Ecke des Raumes aufgehängt. Die Bienen waren gewöhnt, täglich um 8 Uhr ein volles Futterglas mit Thymianduft vorzufinden und stellten sich um diese Zeit eifrig suchend, dort ein¹.

Zur Vorbereitung der Versuche machte ich die Bienen zunächst damit vertraut, daß ihr Futterplatz zusätzlich zu der UV-armen Decken-

¹ Näheres s. M. RENNER: Neue Versuche über den Zeitsinn der Honigbiene. Z. vergl. Physiol. 40, 85 (1957).

beleuchtung (Leuchtstoffröhren über Pergamentpapierhimmel), von dem Licht einer Ultravitalux-Lampe von Osram beschienen wurde. Die Lampe war in einem kleinen Drahtkäfig an der Decke aufgehängt, der mit schwarzem Tuch und Karten so weit verhüllt wurde, daß nur ein eng begrenztes Strahlenbündel das Futterbrettchen traf. Weiterhin wurde den Bienen bereits jetzt Gelegenheit geboten, sich an das Aussehen der Versuchsanordnung zu gewöhnen, indem ich das Futtergefäß auf eine kreisrunde, grüne Kartonunterlage stellte. Als die Mehrzahl der anfangs verkehrenden Bienen den veränderten Futterplatz wieder regelmäßig besuchte, konnte am 3. Vormittag mit den Versuchen begonnen werden.

Als Testmaterial dienten Kronblätter von *Oenothera biennis* L. (Abb. 21, S. 87), die, rautenförmig zugeschnitten, einmal richtig (UV-freie Grundfelder zentral) und einmal umgekehrt (UV-freie Grundfelder peripher) zusammengesetzt waren. Die Reflexionsdaten von *Oenothera biennis*:

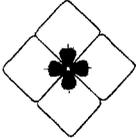
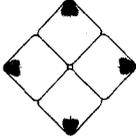
	Petalenfläche	Grundfeld
Gelbbereich .	54 %	43 %
Blaubereich .	2 %	3 %
UV-Bereich .	26 %	0 %

Die beiden Blütenanordnungen waren von UV-durchlässigen Wg 7-Gläsern bedeckt und auf beiden lag ein grüner Karton mit entsprechenden kreisförmigen Öffnungen, der mit Thymianduft versehen war. Diese Versuchsanordnung wurde nun als Ersatz für das Futtergefäß aufgestellt und das Verhalten der Bienen beobachtet:

Nach nur kurzem Zögern landeten die ersten Bienen auf der Versuchsanordnung, wobei sie sich bevorzugt auf den Gläsern über den Blüten niederließen. Dort verrieten sie, daß die charakteristische Reaktion: ruckartiges Neigen des Kopfes und eventuell Herausstrecken des Rüssels, beim Überschreiten der Grenzlinie vom UV-reflektierenden Teil des Kronblattes zum UV-freien Grundfeld tatsächlich angeboren ist.

Die Reaktionen wurden so lange protokolliert, bis die Besuche spärlicher wurden und die Bienen sich anschickten wegzufiegen. Dann trat wieder das Futtergefäß an die Stelle der Versuchsanordnung und es wurde gewartet, bis die Mehrzahl der Bienen (etwa 10) wieder erschienen war. Ein erneutes Vertauschen von Futtergefäß und Versuchsanordnung gestattete die Beobachtung weiterer Reaktionen usw.

In 10 Versuchen am 28. Juli 1957 konnten insgesamt 465 Reaktionen festgehalten werden. Sie verteilten sich wie folgt:

Zugeschnittene Kronblätter von <i>Oenothera biennis</i> unter Wg 7 Gl.	Natürliche Anordnung		Umgekehrte Anordnung	
	Mitte	Ecken	Mitte	Ecken
				
Reaktionen	164	45	72	184

Sind die *Verhältnisse der Reaktionen* auf *Mitte* und *Ecken* der beiden Kronblattanordnungen von *Oenothera* mit 2,3:1 und 1:4,1 auch geringer als nach Dressur auf die natürliche Anordnung, so zeigen sie dennoch ein offensichtliches *Überwiegen der Kopf-Rüssel-Reaktionen an den Stellen der UV-freien Grundfelder*.

Bei *Oenothera biennis* hebt sich das zentrale Grundfeld bereits im sichtbaren Bereich schwach ab. Acht Kontrollversuche, bei denen die Kronblätter unter UV-absorbierenden GG 13-Gläsern geboten wurden, bestätigen mit einem Reaktionsverhältnis von 0,9:1 (*Mitte*) und 1,1:1 (*Ecken*) $n = 273$, daß es der durch die verschiedene UV-Reflexion gegebene Farbkontrast ist, der die Reaktionen bedingt.

Die im vorigen Kapitel erwogene Möglichkeit, daß die Bienen aus den Erfahrungen an Blüten den Zusammenhang zwischen UV-freiem Grundfeld und Ort der Nektarquelle erlernt hätten, entrückt somit in den Bereich der Phylogenie des Bienenverhaltens. *Die einzelne Biene braucht in ihrem kurzen Leben diesen Zusammenhang nicht zu erlernen, sie „weiß“ ihn, noch ehe sie die erste Blüte gesehen hat.*

Diskussion der Ergebnisse

Die Entdeckung der UV-Reflexionsmuster auf Blüten hatte auf Grund der Kenntnis des Farbsystems der Bienen zu der Vorstellung geführt, daß diese dem Menschen unsichtbaren Blütenmuster für die Bienen durch einen auffälligen Farbkontrast hervortreten müßten.

Sämtliche mit UV-gemusterten Blüten durchgeführten Versuche haben diese Vorstellung als zutreffend erwiesen. Darüber hinaus warfen sie auch etwas Licht auf die ökologische Rolle, die diesen Mustern beim Blütenbesuch der Honigbiene zukommt.

Die Tatsache, daß die Bienen nur mit mäßigem Erfolg dazu gebracht werden konnten, zwei gleichgestaltete, gleichfarbige Blütenanordnungen mit verschiedenen UV-Mustern im Anflug und anschließen-

dem Besuch zu unterscheiden, *schwächt die Annahme einer Bedeutung als Unterscheidungsmerkmal* (in Übereinstimmung mit den an sichtbaren Mustern gewonnenen Ergebnissen MANNINGS). *Dagegen stützen sämtliche Befunde die Annahme einer Bedeutung der Muster bei der Nahorientierung auf der Blüte als Wegweiser zu Nektar und Pollen.*

So ließ sich bei Dressurversuchen, in denen Zungenblüten von *Helianthus rigidus* einmal richtig (UV-freie Grundfelder zentral) und einmal umgekehrt (UV-freie Grundfelder peripher) um das Einflugloch eines Kästchens angeordnet waren, eine *Bevorzugung der natürlichen Anordnung mit zentralen UV-freien Grundfeldern* nachweisen: das zentrale UV-Muster regte die Bienen offensichtlich an, in das Kästchen mit dieser Anordnung relativ häufiger hineinzuschlüpfen, als in das andere.

Weiter konnte bei Versuchen, in denen die Bienen während der Dressur aus einer Kapillare im Zentrum der natürlichen Blütenanordnung Zuckerwasser saugten, ein sehr charakteristisches *Verhalten* beobachtet werden: *Sobald eine Biene auf einem Kronblatt die Grenzlinie vom UV-reflektierenden Teil zum UV-freien Grundfeld überschritten hatte, neigte sie augenblicklich mit einem kleinen Ruck den Kopf und streckte dabei sogar in vielen Fällen den Rüssel heraus.* Diese Reaktion läßt deutlich erkennen, daß den Bienen die Lagebeziehung zwischen den UV-freien Grundfeldern und der Stätte der Futterquelle bekannt ist. Selbst nach Dressur auf die umgekehrte Anordnung (zentrale Futterquelle in UV-reflektierender Umgebung, UV-freie Grundfelder peripher) kam in den Versuchen zum Ausdruck, daß die *Kopf-Rüssel-Reaktionen bevorzugt an den UV-freien Grundfeldern* auftraten.

Die Frage, ob diese Bevorzugung auf Erfahrungen beruhe, welche die Biene in ihrem Leben an natürlichen Blumen vor der Dressur gewonnen hat, oder ob die Kenntnis des Zusammenhanges zwischen der Lage der UV-freien Grundfelder und der Futterquelle bereits *im Erbgut* verankert sei, konnte durch Beobachtung des Verhaltens von undressierten, blütenunerfahrenen Bienen im letzteren Sinn entschieden werden.

Vergleichsversuche erbrachten den Nachweis, daß die gefundene Reaktion auch auf saftmalfförmige Farbmuster im sichtbaren Bereich erfolgen.

Die Bedeutung der UV-Muster auf Blüten als Wegweiser zu Nektar und Pollen bei der Nahorientierung der Biene auf der Blume ist nunmehr experimentell erwiesen. Die UV-freien Grundfelder auf Blüten, die für die Bienen durch einen, dem Menschen unsichtbaren Farbkontrast hervortreten, können somit mit voller Berechtigung als Saftmale (bzw. Pollenmale) bezeichnet werden. Fehlen sie auf den Kronblättern einer UV-reflektierenden Blüte, so heben sich in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle

zumindest Staubblätter, Stempel (und Nektarien) infolge fehlender UV-Reflexion durch einen Farbkontrast für die Bienen hervor.

Der Nachweis, daß die Bienen auf diesen Farbkontrast angeborenermaßen mit einem charakteristischen „Futtersuchverhalten“ reagieren, berechtigt zu der Annahme eines angeborenen Auslösemechanismus (AAM) in der Biene, der auf diesen Farbkontrast als Auslöser abgestimmt ist.

Zusammenfassung

1. Die Bestimmung der Reflexion von Blüten mittels einer quantitativen auswertbaren, fotografischen Methode in den 3 Grundspektralbereichen des Bienenfarbsystems (Gelb-, Blau- und UV-Bereich) gestattete auf Grund der Kenntnis der Kompensativbeziehungen zwischen diesen Bereichen (DAUMER 1956) die ungefähre Berechnung von „Bienenfarbtönen“ und „Unbuntanteil“ von Blüten und Blättern in Gestalt charakteristischer Kennzahlen.

2. Für 204 Blüten und 60 Blätter verschiedener Arten wurden mit den gemessenen Reflexionsdaten diese Kennzahlen berechnet und die Blüten in der Reihenfolge ihrer „Bienenfarbtöne“ im „Bienenfarbkreis“ angeordnet. Die Einteilung dieser Blütenreihe in Gruppen unterscheidbarer „Bienenfarbtöne“ (Tabelle 1—10) erfolgte auf Grund der Versuche über die Wellenlängenunterscheidung von Spektrallichtern am Spektralfarbmischapparat. Als Ergebnisse können festgehalten werden:

3. Die Vielzahl der dem Menschen gelb (orange, gelbgrün) erscheinenden Blüten bietet sich den Bienen auf Grund sehr verschiedener UV-Reflexion in drei völlig verschiedenen Farbtönen: „Bienengelb“ (Tabelle 1a und b), „Bienenpurpur“ I (Tabelle 2) und „Bienenpurpur“ II (Tabelle 3). Vgl. dazu Abb. 12a—c, S. 77.

4. Die vielen dem Menschen weiß erscheinenden Blüten, daneben grünliche, rosa und lila Blüten, sind für die Bienen infolge Reflexion im Gelb- und Blaubereich und starker Absorption im UV-Bereich „Bienenblaugrün“ (Tabelle 4). Vgl. dazu Abb. 7, S. 66.

5. Unter den dem Menschen blau und violett erscheinenden Blüten herrscht eine so große Mannigfaltigkeit in der UV-Reflexion, daß die Bienen diese Blüten in nicht weniger als vier völlig verschiedenen Farbtönen sehen: „Bienenblau“ I (Tabelle 5), „Bienenblau“ II (Tabelle 6), „Bienenviolett“ I (Tabelle 7) und „Bienenviolett“ II (Tabelle 8). Vgl. dazu Abb. 14, 15, S. 79 und 80.

6. Die roten Blüten erscheinen den Bienen je nach dem Grad der UV-Reflexion entweder „Bienenultraviolett“ (Tabelle 9) oder (selten) „Bienenschwarz“ (Tabelle 10). Vgl. dazu Abb. 8, 9, S. 71.

7. Infolge schwacher, relativ gleichmäßiger Reflexion in allen Bienen-spektralbereichen erweisen sich die grünen Blätter als „Bienen grau“ mit schwachem Farbstich ins „Bienen gelb“, so daß sich die Blüten als bunte Farbflecken vom mehr oder minder unbunten Hintergrund gut abheben müssen. Vgl. dazu Abb. 3, S. 54.

8. Dressurversuche mit gelben („bienen gelben“ und „bienen pur-pur-nen“) sowie mit blauen („bienen blauen“ und „bienen violetten“) Blüten zeigten, daß die Bienen tatsächlich in der Lage sind, dem Menschen gleichfarbig erscheinende Blüten auf Grund verschieden starker UV-Reflexion sehr gut zu unterscheiden, in Bestätigung der Brauchbarkeit der vorgenommenen Einteilung der Blüten nach „Bienen farbtönen“.

9. Die Blütenaufnahmen im UV-Bereich förderten eine Reihe von herrlichen, dem unbewaffneten menschlichen Auge unsichtbaren Reflexionsmustern von Saftmalcharakter zutage. Ihre Ausbildung läßt einen engen Zusammenhang mit dem Blumentyp und der Stätte der Nektar- und Pollenproduktion erkennen. Diskussion der Ergebnisse s. S. 93.

10. Dressurversuche mit UV-gemusterten Blüten erbrachten den Nachweis für Sichtbarkeit und Auffälligkeit der UV-Muster. Aus einem typischen Verhalten der Bienen gegenüber Blüten-UV-Mustern (Kopf-Rüssel-Reaktion) geht ihre Bedeutung als Wegweiser zum Nektar hervor, so daß sie als Saftmale bzw. Pollenmale bezeichnet werden können.

11. Versuche mit blütenunerfahrenen, undressierten Bienen erwiesen die Kopf-Rüssel-Reaktion auf diese Saftmale als angeboren. Diskussion der Ergebnisse s. S. 106.

Literatur

- BOLWIG, N.: Nolge eksperimentelle Undersogelser over Tiltraekning, Blomsternes Saftmaeker udover paa Honningbien. Entom. Medd. **20**, 80 (1938). — CRANE, J.: Spectral reflectance characteristics of butterflies (Lepidoptera) from Trinidad, B. W. I. Zoologica, Scientific Contributions of the New York Zoological Society **39**, 3, 85 (1954). — DAUMER, K.: Reizmetrische Untersuchung des Farbensehens der Bienen. Z. vergl. Physiol. **38**, 413 (1956). — EXNER, F. u. S.: Die physikalischen Grundlagen der Blütenfärbungen. S.-B. Akad. Wiss. Wien, Abt. I **119**, 191 (1910). — FRISCH, K. v.: Der Farbensinn und Formensinn der Bienen. Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol. **35**, 1 (1914). — CHRISTIAN CONR. SPRENGELS Blumentheorie vor 150 Jahren und heute. Naturwissenschaften **31**, 223 (1943). — Heidelbeerversuche, 1944, unveröffentlicht. — HERRMANN, R.: Optik **2**, 384 (1947). HERTZ, M.: Die Organisation des optischen Feldes bei der Biene. III. Z. vergl. Physiol. **14**, 629 (1931). — Beitrag zum Farbsinn und Formsinn der Bienen. Z. vergl. Physiol. **24**, 413 (1937). — KNUTH, P.: Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig 1898—1905. — KUGLER, H.: Hummeln als Blütenbesucher. Ergebn. Biol. **19**, 143 (1943). — Einführung in die Blütenökologie. Stuttgart: Gustav Fischer 1955. — KÜHN, A.: Versuche über das Unterscheidungsvermögen der Bienen und Fische für Spektrallichter. Nachr. Ges. Wiss. Göttingen, math.-phys. Kl. **66** (1924). —

KULLENBERG, B.: Blommer och Insekter. Svensk Naturvetenskap **81** (1956). — LEX, T.: Duftmale an Blüten. Z. vergl. Physiol. **36**, 212 (1954). — LOTMAR, R.: Neue Untersuchungen über den Farbensinn der Bienen, mit besonderer Berücksichtigung des Ultravioletts. Z. vergl. Physiol. **19**, 673 (1933). — LUTZ, F. E.: Apparently non-selective characters and combinations of characters, including a study of ultraviolet in relation to the flower-visiting habits of insects. Ann. N. Y. Acad. Sci. **29**, 181 (1924). — MANNING, A.: Some aspects of the foraging behaviour of bumble-bees. Behaviour **9**, No 2/3, 164 (1956). — The effect of honey-guides. Behaviour **9**, No 2/3, 114 (1956). — MASOCHIN-PORSCHENJAKOW, G. A.: Über das Farbsehen der Insekten. Akad. Wiss. USSR. Biophys. **1**, Nr. 1 (1956) [Russisch]. RICHTER, M.: Grundriß der Farbenlehre der Gegenwart. Dresden: Theodor Steinkopff 1940. — RICHTMYER, F. K.: The reflection of ultraviolet by flowers. J. opt. Soc. Amer. **7**, 151 (1923). — SEYBOLD, A., u. A. WEISSWEILER: Spectrophotometrische Messungen an Blumenblättern. Bot. Archiv **45**, 358 (1944). — VOGEL, S.: Farbwechsel und Zeichnungsmuster bei Blüten. Öst. Bot. Z. **97**, 44 (1950). — ZIEGENSPECK, H.: Die Farben- und UV-Photographie und ihre Bedeutung für die Blütenbiologie. Mikroskopie **10**, 323 (1955).

Dr. KARL DAUMER,

München 2, Zoologisches Institut der Universität, Luisenstr. 14