

DER BLÜTENBESUCH DER SCHLAMMFLIEGE
(ERISTALOMYIA TENAX).

Von

H. KUGLER, Schweinfurt.

Mit 2 Textabbildungen.

(Eingegangen am 18. Dezember 1949.)

Einführung.

Unter den blütenbesuchenden Insekten spielen Schwebfliegen eine nicht zu unterschätzende Rolle (MÜLLER, WILLIS and BURKILL, DRABBE u. a.). Die blütenbiologische Literatur spricht sogar von „Schwebfliegenblumen“ (MÜLLER, KNUTH, KIRCHNER, CAMMERLOHER, KNOLL 1931, dagegen KUGLER 1938). Über die genaueren Wechselbeziehungen zwischen diesen Tieren und ihren Futterblumen wissen wir aber noch recht wenig. Es liegen zwar verschiedene sinnesphysiologische Untersuchungen mit *Eristalomyia* vor, so über die Lichtorientierung (MAST), über verschieden empfindliche Bezirke im Auge (DOLKY and WIERDA), über optomotorische Reaktionen (v. BUDDENBROCK) und neuerdings über Farbunterscheidungen (ILSE 1949), nicht jedoch Arbeiten auf experimenteller Grundlage über den Blumenbesuch. Diese Lücke ausfüllen zu helfen, soll die Aufgabe der vorliegenden Studie sein, die sich mit dem Blumenbesuch einer unserer verbreitetsten Syrphiden, *Eristalomyia tenax* (*Eristalis t.*), beschäftigt.

A. Die Blumenstetigkeit von *Eristalomyia tenax*.

Über die Blumenstetigkeit der Schlamffliegen wie überhaupt der Syrphiden liegen in der Literatur keine eingehenderen Angaben vor. Die meisten diesbezüglichen Untersuchungen befassen sich mit Apiden. Die Schwebfliegen besuchen Blumen nur zur Befriedigung des eigenen Nahrungstriebes. Dazu bedürfen sie nicht der ausdauernden Sammeltätigkeit, wie wir sie von Insekten her kennen, die ihre Brut mit Blumenahrung versorgen. Ein gewisser Grad von Blumenstetigkeit ist aber die Voraussetzung der erfolgreichen Bestäubungstätigkeit. Wieweit nun *Eristalomyia* blumenstet ist, lassen Besuchsstatistiken einzelner Individuen erkennen. Es seien zwei mitgeteilt!

Eristalomyia und *Chrysanthemum inodorum*: In einem Bestand von *Berteroa incana* (B), *Sinapis arvensis* (S), *Trifolium repens* (T), *Pimpinella magna* (P), *Lactuca Scariola* (La), *Achillea millefolium* (A), *Leontodon autumnalis* (Le), *Chrysanthemum inodorum* (Ch), *Centaurea jacea* (Ce), *Cichorium Intybus* (Ci) u. a.

B. Analyse des Blütenbesuches.

Bei den Futterflügen der Schlammfliegen lassen sich genau so wie bei denen der anderen blütenbesuchenden Insekten zwei mehr oder minder deutlich voneinander getrennte Phasen unterscheiden, der Anflug und der Besuch. Unter *Anflug* verstehen wir mit KNOLL die auf das Objekt gerichtete Annäherung, unter *Besuch* ihre Berührung, die bei Schwebfliegen meistens mit dem Niederlassen des Tieres auf der Blüte verbunden ist. In seltenen Fällen können Syrphiden, wie z. B. *Sphaerophoria scripta*, vor einer Blüte schwebend, ohne diese mit den Beinen zu berühren, Pollen fressen. Auch diese Reaktion ist als Besuch zu bezeichnen. Dem Anflug folgt in vielen Fällen der Besuch, doch nicht immer. Das Tier kann unmittelbar vor der Blüte seine Richtung plötzlich ändern und einem anderen Objekt zustreben. Der Anflug muß offenbar durch andere Reize ausgelöst werden wie der Besuch. Die den Anflug bewirkenden Faktoren werden als Fernwirkung der Blüten, die zum Besuch führenden als Nahwirkung bezeichnet. Als solche Reizfaktoren der Blumen auf Insekten kommen nach unserer heutigen Kenntnis optische und chemische in Betracht.

I. Der Anflug.

Ob der Anflug der Schlammfliegen optisch oder chemisch orientiert ist, läßt sich durch Ausschaltung oder Änderung der chemischen Fernwirkung erkennen. Als solche kommt nur der Blütenduft in Betracht. Seine Elimination gelingt verhältnismäßig leicht. So wurde z. B. in einem Bestand von *Achillea millefolium* eine zusammengesetzte Infloreszenz mit einem Becherglas überdeckt. Da der Blütenduft nur durch die untere Öffnung des Glases entweichen konnte, war so festzustellen, ob sich die Tiere nach der Dufttrichtung oder der Richtung des optischen Bildes orientierten. Die besuchenden Schlammfliegen flogen direkt das Glas mit den darunter liegenden Infloreszenzen an, ihr Anflug war also optisch orientiert.

Die Bedeutungslosigkeit des Duftes für die Fernanlockung von Schwebfliegen zeigen auch die folgenden Versuche. In einem natürlichen Bestand von *Berteroa incana* erhielten verschiedene Blüten etwas Purpurnelkenduft¹. Wenn dadurch auch der natürliche Blütenduft nicht beseitigt wurde, so wurde er doch zumindest verändert. Da die Zahl der *Berteroa* besuchenden Tiere beschränkt, der Bestand aber sehr ausgedehnt war, wurden teilweise die „Duftblüten“ mit Hilfe eines längeren Stöckchens jeweils in den Bereich eines sammelnden Tieres gesetzt. *Eristalomyia* beflog auch diese Infloreszenz, ohne daß ein Unterschied im Verhalten des Tieres den natürlichen und geänderten Blüten gegenüber auffiel.

¹ Siehe S. 337.

Das gleiche Ergebnis zeigten Versuche an *Achillea millefolium* mit Nelkenöl- und Benzaldehydduft. Auch hier wurden die Blütenstände mit fremdem Duftstoff von Schlammfliegen normal angefliegen (Vers. 35/13, 14). Der Anflug von *Eristalomyia* erfolgt also überwiegend optisch, ähnlich wie der anderer blütenbesuchender Insekten. Die Schlammfliegen sind wie die Apiden, Tagfalter (ILSE), Schwärmer (wenigstens zum Teil siehe KNOLL 1927) und *Bombylius* (KNOLL) „Augentiere“, deren Futterflüge optisch orientiert sind. Die Vermutung KNOLLS (1926, S. 579), *Eristalomyia* dürfte eine Mittelstellung zwischen chemisch und optisch orientierten Insekten einnehmen, ist nicht zutreffend.

Der Farbensinn von Eristalomyia.

Auf Grund des Blumenbesuches liegt es nahe, einen Farbensinn der Tiere anzunehmen (SCHULZE). SCHLEGTENDAL untersuchte den Farbensinn von *Eristalomyia* mit Hilfe der optomotorischen Reaktion, kam aber dabei infolge der hohen Empfindlichkeit der Schlammfliegen Graupapieren verschiedener Helligkeit gegenüber zu keinem Ergebnis. Dagegen konnte ILSE (1949) feststellen, daß *Eristalomyia* spontan Gelb von verschiedenen anderen Farben und Grautönen verschiedener Helligkeit unterscheidet, also ein echtes Farbunterscheidungsvermögen besitzt. Es gelang ihr auch durch Dressur auf Blau zu erreichen, daß dieses ebenso stark frequentiert wurde wie Gelb. Nach einer freundlichen brieflichen Mitteilung fand ILSE auch die Bevorzugung des Gelb bei frisch aus Puppen geschlüpften Tieren. So konnte sie den Nachweis erbringen, daß es sich dabei um eine angeborene Vorliebe handelt. Das Verhalten der Tiere anderen Farben gegenüber hat sie nicht untersucht.

Der Aufsatz von ILSE wurde mir erst nach Fertigstellung der vorliegenden Arbeit bekannt. Soweit sich meine Versuche mit den ihrigen decken, kann ich mich sehr kurz fassen.

Methode.

Die Prüfung des Farbensinnes erfolgte mittels der Dressurmethode. Da *Eristalomyia* nur für ihren individuellen Bedarf Nahrung aufnimmt, ist die Zahl ihrer Besuche auf Blumen wie Modellen beschränkt. Infolgedessen wurde Fütterung und Prüfung in einem großen Teil der Versuche vereinigt. Die Modelle, deren Farbwirkung geprüft werden sollte, erhielten Zuckerwasser, die anderen blieben leer oder bekamen in manchen Versuchen und Kontrollen Leitungswasser oder eine Kochsalzlösung (als „Schreckstoff“), um optisch die gleichen Bedingungen herzustellen. Zuckerwasser ist für die Schlammfliege duftlos, es kann erst nach Berührung erkannt werden. Dies geht aus einer Reihe von Versuchen einwandfrei hervor, auf deren Wiedergabe verzichtet werden soll.

Als Futterobjekte haben sich Scheibchenmodelle (s. Abb. 1) von folgender einfacher Bauart bewährt. Auf die betreffenden Farbpapierscheibchen von 13 mm, in manchen Versuchen auch 18 mm Durchmesser, wurde ein weißes Filtrierpapierscheibchen von 6 mm Durchmesser mittels einer Stecknadel befestigt. Das Filtrierpapier diente als Futterscheibchen. Es wurde mittels einer Capillarpipette mit

Zuckerwasser, Leitungswasser oder auch Kochsalzlösung benetzt. So war die Anwesenheit der Flüssigkeit optisch nicht direkt erkennbar. Außerdem konnten so auch geringe Spuren von Zuckerwasser geboten werden, die ein allzu langes Saugen eines Tieres auf einem Modell verhinderten. Die Stecknadel diente zugleich dazu, das ganze Modell auf zwei mit weißem oder schwarzem Papier belegten Korkscheiben (7×12 cm) festzuhalten. Es wurden gleichzeitig jeweils 12–24 Modelle geboten. Ihr Abstand wurde so gehalten, daß die Tiere von Objekt zu Objekt fliegen mußten, so daß jeder Besuch das Ergebnis eines wohlgezielten Anfluges war. Ein eventueller Nachteil dieser Methode bestand darin, daß von den Farbpapieren unter Umständen irgendwelche Duftwirkungen ausgehen konnten, die die Reaktionen der Tiere beeinflußten. In einem Kontrollversuch (48/126) wurden deshalb alle Modelle mit Deckgläschen versehen. Es traten dabei die gleichen



Abb. 1. Eristalomyia auf einem Scheibchenmodell saugend. Der plumpe Rüssel mit den großen Labellen ist deutlich zu erkennen.

Ergebnisse auf. Einige Versuchsreihen wurden auch mit Scheibchen ausgeführt, die unter einer Glasplatte lagen. Auch sie zeitigten dieselben Resultate. Doch eignet sich diese Glasplattenmethode nicht für Versuche mit Eristalomyia. Die Tiere flogen zwar die Platte an, liefen dann aber auf ihr von Farbscheibchen zu Farbscheibchen. Auf den Objekten erhöhter Reizwirkung streckten sie den Rüssel und versuchten zu saugen. Beim Weiterlaufen zogen sie aber häufig den Rüssel nicht mehr ein, so daß die einwandfreie Feststellung eines Saugversuches oft schwierig war.

Ein Nachteil unserer Methode mit den freistehenden Modellen lag jedoch darin, daß die Tiere diese freistehenden Modelle spontan nicht besuchen wollten. Daran scheiterten viele derartige Versuche, bis ich auf folgenden Kunstgriff kam. Bei Beginn jedes Versuches wurde jedes Tier auf ein Modell mit Zuckerwasser gesetzt. Die Tiere nahmen die Lösung gierig auf, bis die Futterscheibchen trocken waren, untersuchten die Modelle nach allen Richtungen und beflogen nunmehr spontan in reichlichem Ausmaß auch die anderen Objekte.

Als „Besuch“ wurde protokolliert, wenn sich ein Tier nach einem Anflug auf einem freien Modell niederließ. Besuche auf Objekten, auf denen bereits ein Tier saß, wurden nicht gewertet.

Es wurden folgende Farbpapiere verwendet: Tiefrot (Hering-Papier Nr. 1); Orange (Hering-Papier Nr. 3); Sattgelb (Hering-Papier Nr. 4); Hellgelb (Farbton wie Sattgelb, nur ungesättigter); Gelbgrün (Hering-Papier Nr. 7); Grün (Hering-Papier Nr. 8); Blau (Ton wie Hering-Papier Nr. 13, doch heller); Dunkelblau (Hering-Papier Nr. 13); Hellviolett (dem Ton der Kronen von *Knautia* entsprechend, s. unten!); Purpur (etwas blaubaltiger als Hering-Papier Nr. 15, dem Ton der Kronen von *Centaurea jacea* entsprechend, s. unten!); ferner die 30stufige Hering-Grauserie.

Bei der Beurteilung der Wirkung von Pigmentpapieren müssen wir uns natürlich dessen bewußt sein, daß diese auf das Insektenauge eine andere sein kann, als auf unser menschliches. Verschiedene Insekten, wie *Apis* (KÜHN 1927), *Bombus* (KUGLER 1947) empfinden z. B. auch kurzwelliges Licht unter $400 \mu\mu$ noch als Farbqualität. Eine eventuelle UV.-Reflexion an Pigmentpapieren ändert damit natürlich deren Farbqualität für UV. empfindliche Tiere. Besonders ist dies auch

bei Weiß zu bedenken (s. auch HERTZ 1936/37). Wenn *wir* also zwei verschiedene Papiere oder ein Pigmentpapier und einen Blumenteil als gleichfarbig empfinden, so kann diese „Gleichfarbigkeit“ auch für das Insektenauge bestehen, sie muß es aber nicht.

Versuche mit Hellgelb. Frisch eingefangene Tiere erhielten eine Anzahl hellgelber Scheibchenmodelle zwischen Graumodellen verschiedener Helligkeit, ohne daß sie vorher mit gelben Modellen in Berührung kamen. Wie die Tabelle 1 zeigt, unterschieden sie mit hoher Sicherheit Gelb von Grau.

In einem weiteren Versuch (Tabelle 2) wurden die hellgelben Scheibchen neben tiefroten, sattgelben, grünen, blauen und dunkelvioletten geboten. Das Ergebnis zeigt, daß die Schlammsfliegen das ihnen bereits aus den obigen Versuchen bekannte Hellgelb einwandfrei unter den anderen gebotenen Farben erkennen können. Die stärkere Befliegung des den Tieren noch fremden Sattgelb, die auch aus vielen anderen Versuchen, auch aus der Tabelle bei ILSE, hervorgeht, kann nur so aufgefaßt werden, daß dem satten Ton dem ungesättigten gegenüber eine primäre Reizwirkung zukommt, die so groß ist, daß sie die Wirkung der Dressur auf Hellgelb, d. h. die Assoziation Hellgelb-Futter, übertönt. Satte Farben wirken ja auch auf die Honigbiene (LOTMAR) und die Hummeln (KUGLER) von jeder Erfahrung unabhängig stärker als ungesättigte Töne derselben Farbqualität.

Versuche mit Gelbgrün. Wurden gelbgrüne Modelle unter grauen verschiedener Helligkeit geboten (Vers. 49/49, 52), so beschränkten die Tiere ihre Besuche hauptsächlich auf die gelbgrünen Modelle. Während diese durchschnittlich $18 \pm 1\%$ der Besuche erhielten, entfielen auf die am stärksten beachteten Grautöne Nr. 3 und 4 nur $5 \pm 1\%$ und $8 \pm 3\%$. Das Ergebnis spricht für eine klare Unterscheidung des Gelbgrün von Grau. Bei einer Gegenüberstellung der gelbgrünen Modelle mit andersfarbigen (Tabelle 2) wurde zwar Gelbgrün reichlich besucht, jedoch von Sattgelb, mit dem die Tiere vorher noch nie in Berührung gekommen waren, darin noch übertroffen. Die übrigen Farben wurden kaum beachtet. Das gleiche Verhalten zeigt auch die Honigbiene (v. FRISCH 1914, S. 128). Hummeln „verwechseln“ ebenfalls Gelbgrün mit Gelbtönen, wenn auch nicht in diesem hohen Grade (KUGLER 1930, S. 244).

Versuche mit Orange. Ein gleiches Ergebnis zeigt eine Versuchsreihe, in der orangefarbige, sattgelbe, hellgrüne und blaue Scheibchenmodelle geboten wurden. Sowohl bei Fütterung auf Sattgelb als auch auf Orange erhielt Sattgelb die meisten Besuche (Fütterung auf Sattgelb: Orange $3,5 \pm 1\%$; Sattgelb $33,5 \pm 5,5\%$; Gelbgrün $11,5 \pm 5\%$; Dunkelblau $1,5 \pm 1\%$; Durchschnittsergebnis der Vers. 48/123—125 mit insgesamt 95 Besuchen). Auch dieses Ergebnis stimmt mit dem Verhalten der

Honigbiene (v. FRISCH 1914, S. 123) überein. Nach Fütterung auf Orange stieg hier zwar die Besuchsfrequenz, ein Zeichen, daß eine Assoziation Orange-Futter entstanden ist. Aber diese Bindung wird durch die Wirkung des futterlosen Sattgelb übertönt (Orange 15 ± 3 ; Sattgelb $22 \pm 3\%$; Gelbgrün $9 \pm 0,5\%$; Blau $4 \pm 1\%$; Durchschnittsergebnis

Tabelle 1. *Farbscheibchen neben Grauscheibchen.*

	Besuche in Prozent je Modell bei Fütterung auf		
	Hellgelb	Tiefrot	Blau
Dressurfarbe	12 ± 1	$2,5 \pm 1$	$7 \pm 0,5$
Grau 2	0	5 ± 2	4 ± 2
3	3 ± 3	0	3 ± 1
4	2 ± 2	7	4 ± 1
5	2 ± 2	3 ± 3	4 ± 1
6	0	35	5 ± 2
7	— ¹	—	4 ± 1
8	0	5 ± 5	3 ± 2
10	—	—	3 ± 1
11	0	5 ± 3	2 ± 1
12	0	—	—
13	1	15	4 ± 2
14	$0,5 \pm 0,5$	15	3 ± 2
15	$0,3 \pm 0,3$	0	$1 \pm 0,5$
16	0	—	—
17	—	—	—
19	$0,5 \pm 0,5$	4	$1 \pm 0,5$
21	0	0	$1 \pm 0,6$
22	0	0	3 ± 1
23	0	4	$4 \pm 2,5$
25	0	0	$1 \pm 0,5$
26	0	4	1 ± 1
28	—	0	$2 \pm 0,5$
29	0	0	$2 \pm 1,5$
30	0	4	2 ± 1
Gesamtzahl der Besuche	212	111	553

¹ — bedeutet, daß der betreffende Ton nicht geboten wurde.

Ergebnisse sind uns bereits von Apis und Bombus bekannt. Bemerkenswert dagegen ist das Verhalten der Schlamffliege Gelb gegenüber, wenn dieses unter verschiedenen Farben geboten und wenn dabei auf einer anderen Farbe gefüttert wird (Tabelle 2). So wurde z. B. in Anwesenheit von Sattgelb, Grün, Blau und Dunkelviolet auf Tiefrot gefüttert. Trotzdem besuchten die Tiere vornehmlich Sattgelb. Auch bei Fütterung auf Blau, Hellviolet, Purpur und Weiß wurde stets Sattgelb am stärksten beachtet. Auch diese Bevorzugung des Gelb vor den anderen Farben ist eine Spontanreaktion. Sie kann, wie auch ILSE gezeigt hat, durch Dressur beeinflusst, aber nicht ausgeschaltet werden. So läßt

der Vers. 48/128—132 mit insgesamt 423 Besuchen!).

An eine Nachwirkung der vorher stattgefundenen Dressur auf Sattgelb kann nicht gedacht werden, da nur ein geringer Teil der Tiere an diesen Versuchen beteiligt war und außerdem eine Zeitspanne von bis 4 Tagen dazwischen lag.

Damit ist der Nachweis erbracht, daß die Schlamffliege die Gelbgruppe als Farbe empfindet, also einen echten Farbensinn besitzt. Die Bevorzugung des Hellgelb vor Grau ist in Übereinstimmung mit ILSE kein Dressurerfolg, sondern eine spontane Reaktion. Ebenso spontan ist die Bevorzugung des Sattgelb vor dem ungesättigteren Hellgelb und Gelbgrün, sowie Orange. Entsprechende

Tabelle 2. Farbdressuren.

	Besuche in Prozent je Modell nach Fütterung auf						
	Hellgelb	Gelbgrün	Tiefrot	Blau	Hellviolett	Purpur	Weiß
Tiefrot . . .	0,25	0	1,7 ± 0,5	—	3,5	4,5	—
Orange . . .	— ¹	—	—	1,6 ± 0,1	3	6,5	5,2 ± 2,2
Sattgelb . . .	13,7	12	17,7 ± 1	12,5 ± 2	12	14	20,5 ± 0,5
Hellgelb . . .	10,25	—	—	6,2 ± 0,7	6	7,5	—
Gelbgrün . . .	—	6	—	—	4	—	—
Grün	0,5	—	1,5 ± 0,2	1,5 ± 1	1,5	3,5	5,5
Blau	0	0	1,5 ± 0,5	2,7 ± 0,5	4,5	4,5	5 ± 0,5
Hellviolett . . .	—	—	—	—	4	—	—
Dunkelviolett	0,2	0,7	1,2	0,5	1	—	—
Purpur	—	—	—	—	—	3	—
Weiß	—	—	—	—	—	—	7 ± 1,5
Gesamtzahl der Besuche	157	28	130	204	95	56	219

¹ — bedeutet, daß der betreffende Ton nicht geboten wurde.

sich z. B. durch längere Dressur auf Blau neben Orange und Gelb erreichen, daß die Tiere Blau so stark wie Gelb besuchen. Bei einer sich über 8 Versuche erstreckenden Dressur auf Blau neben Orange und Sattgelb erzielte Blau im Durchschnitt $36 \pm 5\%$, Orange $28 \pm 3\%$ und Sattgelb $36 \pm 2,5\%$ der Besuche. Auch der Besuch auf Orange neben Sattgelb (s. oben!) kann durch Dressur gesteigert werden.

So kommt also dem Gelb eine besondere primäre, d. h. von der individuellen Erfahrung der Tiere unabhängige Reizwirkung zu.

Versuche mit anderen Farben. Daß Blau unter anderen Farbpapieren erkannt wird, geht aus der Möglichkeit einer wenigstens teilweisen Dressur hervor. Es wird aber auch, wie die Tabelle 1 zeigt, von Graupapieren der verschiedensten Helligkeit unterschieden. Zwar werden auch die helleren Graupapiere stark beachtet, doch liegt der höhere Wert für Blau außerhalb der Fehlergrenze. Die Tabelle ist aus 8 Versuchen mit insgesamt 553 Besuchen errechnet. Blau wird also offenbar auch als Farbqualität erkannt, doch kommt ihm verglichen mit Gelb nur eine recht geringe Reizwirkung zu.

Anders liegen dagegen die Verhältnisse bei *Tiefrot*. Werden tiefrote Scheibchen unter grauen geboten, so beachten die Fliegen das Tiefrot keineswegs stärker als die grauen Modelle (Tabelle 1). Sie erkennen es offenbar nicht als Farbqualität und verhalten sich in diesem Punkte wie Apis (v. FRISCH 1914, Bombus (KUGLER 1936, 1943), Prosopis (KNOLL 1935) und wohl auch Vespa (SCHREMMER 1941). Allerdings ist dabei zu beachten, daß Bombus das tiefrote Hering-Papier Nr. 1 zwar am Tageslicht mit dunklen Grautönen verwechselt, nicht aber bei elektrischem Glühlampenlicht. Eristalomyia unterscheidet das Tiefrot aber auch bei Glühlampenlicht nicht von Grau.

Ähnlich verhält sich *Eristalomyia* auch *Hellviolett* und *Purpur* gegenüber, wenn beide unter Grau verschiedener Helligkeit geboten werden (Tabelle 1). Offenbar ist bei den Papieren die sowieso reizschwache Blaukomponente — die Tiere sind ja rotblind — zu gering, um in Dressurversuchen wirksam in Erscheinung zu treten.

Wir kommen so zu dem Ergebnis, daß die Futterflüge von *Eristalomyia* in erster Linie durch die spontane Gelbreaktion bestimmt werden. Es kann aber auch unter geeigneten Bedingungen zu Bindungen an andere Farben, wie Orange, Blau kommen. Allerdings werden diese durch die spontane Gelbreaktion immer wieder durchbrochen.

Derartige Spontanreaktionen auf bestimmte Farbgruppen hat ILSE (1928) auch bei verschiedenen Tagfaltern festgestellt. Sie fand, daß sich verschiedene Arten ganz verschiedenen Farben bevorzugt zuwenden.

II. Der Besuch.

Sind die Tiere unmittelbar vor der Blüte angelangt, so können sie plötzlich abbiegen und eine neue Richtung einschlagen oder die Blüte besuchen. Im letzteren Fall lassen sie sich auf der Blüte nieder und beginnen sogleich mit der Aufnahme von Nektar oder Pollen. Es kommt aber noch eine andere Reaktionsform vor, die bei Apiden verhältnismäßig selten ist. Die Tiere setzen sich dabei ebenfalls auf eine Blüte, verweilen dort aber nicht, sondern fliegen sofort wieder, ohne Nektar und Pollen berührt zu haben, ab. Derartige Besuche sollen als „Kurzbesuche“ bezeichnet werden.

Der Besuch der Blüten kann wie der Anflug durch optische und chemische Momente ausgelöst werden. Als chemischer Faktor kommt auch hier nur der Duft in Betracht. Da bei Apiden der Blütenduft als chemischer Nahfaktor eine wesentliche Rolle spielt, soll seine Bedeutung für den Schwebfliegenbesuch zunächst festgestellt werden.

1. Der Duft als Nahfaktor.

Die Ausschaltung des Blütenduftes als chemischen Nahfaktors ist nicht möglich, da mit jeder dazu nötigen Veränderung auch eine Änderung des optischen Bildes erzielt würde. Deshalb bedienen wir uns der oben bereits genannten Methode. Die Blüten erhielten ein kleines, unsichtbar angebrachtes Tröpfchen eines künstlichen Duftstoffes. Dadurch wird zwar der natürliche Blütenduft nicht ausgeschaltet, aber er wird durch den fremden Duft übertönt bzw. in seiner Wirkung beeinträchtigt.

Erhielten Schlammfliegen, die *Berteroa incana* besuchten, in einem natürlichen Bestand Blüten mit Purpurnelkenduft¹ vorgesetzt, so

¹ Siehe S. 337.

erfolgte, wie wir oben gesehen haben, der *Anflug* der Tiere ganz normal. Dagegen war, wie die Tabelle 3 zeigt, der *Besuch* gestört. Die Mehrzahl der Tiere besuchte die Blüten überhaupt nicht. Normale Besuche mit Futteraufnahme fanden nur verschwindend wenige statt. Dagegen erfolgten ziemlich viele Kurzbesuche, bei denen sich die Tiere zwar auf die Blumen niederließen, diese aber sofort wieder, ohne Nektar oder Pollen berührt zu haben, verließen. Dieser Unterschied im Verhalten der Tiere diesen Duftblüten gegenüber kann nur auf die Anwesenheit des fremden Duftstoffes zurückgehen.

Tabelle 3. *Anflüge auf Berteroa incana mit und ohne Purpurnelkenduft.*

	Anflüge in Prozent			Zahl der Anflüge
	ohne Besuch	mit Kurzbesuch	mit normalem Besuch	
Normale Blüten	5	2	93	56
Blüten mit Purpurnelkenduft	52	46	2	44

Beim Vergleich des Verhaltens von *Eristalomyia* mit dem der Hummeln fällt der verhältnismäßig hohe Prozentsatz von „Kurzbesuchen“ der Schwebfliegen auf den Duftblüten auf. Blumenstete Hummeln führen an ihren Futterpflanzen, die mit einem künstlichen Duft versehen sind, nur wenige solcher Kurzbesuche aus. So beflog z. B. ein *Bombus*, der auf *Anchusa officinalis* sammelte, 20mal eine Blüte mit Purpurnelkenduft. In nur 2 Fällen, das sind also 10%, setzte er sich kurz darauf, um sofort wieder aufzufliegen (Kurzbesuch). Hummeln reagieren dem Blütenduft gegenüber präziser als Schlammmfliegen. Anscheinend ist ihr Geruchsinn besser entwickelt.

2. Der Geruchsinn von *Eristalomyia*.

Es stand zu untersuchen, ob es bei *Eristalomyia* zu Assoziationen Futter-Duft kommt und ob die Tiere verschiedene Duftstoffe unterscheiden können.

Versuche mit Modellen. Als Modelle fanden die bei den Farbversuchen beschriebenen hellgelben Scheibchen Verwendung. Sie wurden mit einer Spur des betreffenden Duftstoffes versetzt. Als Duftstoffe wären natürliche Blütendüfte am geeignetsten gewesen. Da mir solche aber nicht zur Verfügung standen und auch nicht erreichbar waren, verwendete ich Erzeugnisse von Schimmel & Co., Miltitz, die nach Angabe der Firma Kompositionen aus natürlichen und synthetischen Geruchstoffen darstellen. Es wurden verwendet: Purpurnelke KS Nr. 3067, Auricula S Nr. 94, Veilchen KS Nr. 3059, Narzisse extra KS Nr. 3069, Ambra KS Nr. 3070, Prachtlilie und Gardenia S Nr. 171.

a) Purpurnelkenduft: Von 12 Modellen erhielten 6 Purpurnelkenduft und Zuckerwasser, die übrigen waren duftlos und mit einer Kochsalzlösung als Schreckstoff versetzt. $57 \pm 1\%$ der Besuche fanden auf den Modellen mit Purpurnelkenduft,

43 ± 1% auf den duftlosen statt (Durchschnittsergebnis der Versuche 49/85—88 mit insgesamt 471 Besuchen).

b) Auricula-Gardeniadt: Besser ist das Ergebnis in dieser Versuchsreihe (Tabelle 4), in der die eine Hälfte der Modelle Auriculadt und Zuckerwasser, die andere Gardeniadt und Kochsalzlösung aufwies. Vor allem ist dabei von

Tabelle 4. *Auricula-Gardeniadt*
(Besuche in Prozenten).

Versuch	Auricula D. Zucker- wasser	Gardenia NaCl	Anzahl der Besuche
49/99	53	47	178
49/100	56	44	59
49/101	52	48	56
49/102	59	41	46
49/104	86	14	21
49/105	64	36	46
49/106	69	31	25
49/107	63	37	19
Durchschnitt	63 ± 4	37 ± 4	Sa.450

mit duftlosen geboten. Dabei erhielten die Auriculamodelle 65%, die duftlosen 35% der Besuche.

Versuche mit natürlichen Blüten. d) *Berteroa incana* mit Narzissenduft: Tieren, die in der Natur *Berteroa* besuchten, wurden im Flugkasten Infloreszenzen mit und ohne Narzissenduft vorgesetzt. In der ersten Versuchshälfte erhielten die normalen Blüten 66% der Besuche (von 130), in der zweiten nur 53% (insgesamt 100).

Tabelle 5.

	Chrysanthemum mit Ameisensäure		Anzahl der Besuche
	ohne Duft	mit Duft	
48/85	98	2	44
48/86	96	4	26
48/87	87	13	30
Durchschnitt	94 ± 3	6 ± 3	Sa.100

f) *Chrysanthemum inodorum* und Ameisensäure: Die Blüten mit dem stechenden Geruch der Ameisensäure wurden auf das entschiedenste gemieden (Tabelle 5). Hier handelt es sich offenbar nicht nur um einen fremden, sondern vor allem um einen negativ chemotaktisch wirkenden Stoff, an den sich die Tiere scheinbar etwas gewöhnen können.

g) *Berteroa incana* mit Lilien- und Veilchenduft: Die Blüten mit Lilienduft wurden zusätzlich noch mit etwas Zuckerwasser, die mit Veilchenduft zum Vergällen mit Kochsalzlösung versetzt. 67 ± 4% der Besuche erfolgten auf die Blüten mit Lilien-, 33 ± 4% auf die mit Veilchenduft (Durchschnittsergebnis der Versuche 48/100—104 mit insgesamt 222 Besuchen).

Interesse, daß die Sicherheit in der Unterscheidung deutlich zunahm, daß also eine Lernreaktion vorliegt.

c) Auricula-Veilchenduft: Dasselbe Ergebnis zeigen auch Versuche, in denen ein Teil der Modelle Auriculadt und Zuckerwasser, der andere Veilchenduft und Kochsalzlösung aufwies. Während im ersten diesbezüglichen Versuch (49/108) beide Modelle noch gleich stark besucht wurden, erzielten im zweiten Versuch (49/109) die Auriculadtmodelle 58%, die Veilchenduftmodelle 42% der Besuche. Im folgenden Versuch (49/110) wurden denselben Tieren die Auriculaobjekte mit Zuckerwasser zusammen

Offenbar hatten die Tiere erfahren, daß auch die Blumen mit künstlichem Duft Nektar enthielten und sich diesen so etwa gleich häufig zugewandt.

e) *Echium vulgare* mit Veilchenduft: Ein Teil der Blüten erhielt Zuckerwasser, der andere Veilchenduft und Kochsalzlösung in die Kronröhre gespritzt. Die unveränderten Blüten wiesen 83,5 ± 5, die Blüten mit dem Veilchenduft 16,5 ± 5% der Besuche auf (Durchschnittsergebnis der Versuche 48/91—94 mit insgesamt 183 Besuchen).

In sämtlichen Versuchen wurden die Objekte mit dem Dressurduft von den anderen unterschieden. Es muß also zu Assoziationen Futter-Duft gekommen sein. Bei den natürlichen Blüten ist der Dressurduft der natürliche Blütenduft. Die Ergebnisse zeigen aber auch, daß die Tiere verschiedene Duftstoffe voneinander unterscheiden können, also ein gut ausgeprägtes Duftunterscheidungsvermögen besitzen. Allerdings ist die Treffsicherheit bei weitem nicht so groß wie z. B. bei Hummeln. Damit hängt auch zusammen, daß die Blütenstetigkeit der Syrphiden keineswegs den hohen Grad wie bei den Apiden erreicht.

3. Die optische Nahwirkung.

Neben dem Duft wirken auf die Ankömmlinge auch noch die optischen Faktoren der Nahwirkung der Blüten ein. Dieses sind die feineren Baueigentümlichkeiten, Form und Zeichnungen der Blumen, ihre Staubblätter mit dem als Nahrung dienenden Pollen. Die ersten diesbezüglichen Beobachtungen betreffen wohl das dioezische *Melandrium rubrum*, dessen Nektar *Eristalomyia* infolge der Länge der Blütenröhre nicht zugänglich ist. Dagegen ist der Pollen den Tieren leicht erreichbar, da die Antheren aus der Blüte herausragen. Nach KNUTH wurden pollensammelnde Schlammfliegen nur als Besucher männlicher Blüten beobachtet. Es liegt nahe anzunehmen, daß die Unterscheidung auf Grund des optischen Bildes, das die hervorstehenden Staubblätter bieten, erfolgt. Es besteht aber auch die Möglichkeit, daß sich die Tiere dabei nach dem Pollenduft, der ja bei pollensammelnden Honigbienen eine große Rolle spielt (v. FRISCH 1924), richten.

Ein besser analysiertes Beispiel für die optische Nahwirkung bietet sich uns in *Senecio Jacobae*. Diese gelbe Composite wird im Spätsommer und Herbst sehr zahlreich von unseren Insekten besucht. Ihre Strahlen- und Röhrenblüten sind zunächst gleichfarbig gelb. Beim Verblühen färben sich jedoch die Röhrenblüten bräunlich, während die Strahlenblüten ihre ursprüngliche Farbe beibehalten. So finden sich an einer älteren zusammengesetzten Infloreszenz stets Körbchen mit gelber und solche mit bräunlicher „Mitte“. Gleichzeitig geht auch eine Veränderung des Blütenduftes vor sich. Da die Blumen nur einen äußerst schwachen Geruch besitzen, wurde eine gleiche Anzahl von noch nicht entfalteteten, entfalteteten und verblühenden Köpfchen in je ein Becherglas gebracht und bedeckt. Nach einiger Zeit ließ sich an den noch nicht entfalteteten Infloreszenzen kaum ein Duft, an den anderen ein deutlicher an Lindenblüten erinnernder Geruch erkennen. Nur war der Duft der frischen Blumen wesentlich intensiver als der der älteren. Ich konnte nun des öfteren (1948, 1949) beobachten, wie *Eristalomyia* junge und ältere Infloreszenzen anflug, aber fast ausschließlich nur solche mit leuchtend gelben Röhrenblüten besuchte. So flog z. B. ein Tier 28 Blumen

mit gelben Röhrenblüten an. In 93% der Fälle folgte dem Anflug auch der Besuch. Das gleiche Tier beflog 21 ältere Köpfchen mit bräunlichen Röhrenblüten, aber in keinem einzigen Falle besuchte es diese. Ein ähnliches Ergebnis erzielte ich in einem Versuch im Flugkasten, in dem die Tiere junge und alte *Senecio*-Köpfchen vorgesetzt erhielten. Von den 241 Besuchen galten 67% den Blumen mit gelben, 33% denen mit bräunlichen Röhrenblüten (Vers. 49/71). Zur Analyse dieses Falles wollen wir zunächst untersuchen, ob es sich bei diesem Verhalten der Tiere um eine Lern- oder eine Spontanreaktion handelt. Es wurden deshalb den Tieren wieder junge und alte Körbchen vorgesetzt (Vers. 49/72). Nur erhielten die alten diesmal Zuckerwasser mittels einer Capillarpipette zwischen die einzelnen Röhrenblüten gespritzt. Es war unsichtbar. Nachdem nun auch die älteren — in den vorigen Versuchen wohl ziemlich nektarlosen — Blüten ertragreich waren, stieg auch ihre Beachtung. Von 169 Besuchen erfolgten 51% auf den jungen und 49% auf den alten Köpfchen. Der Grund für den verschieden starken Besuch der beiden Blumen in der Natur und in Vers. 49/71 lag also offenbar in der Nektararmut, bzw. Nektarlosigkeit der älteren Blüten. Sobald die Tiere jedoch die Erfahrung gemacht hatten, daß es auf beiderlei Infloreszenzen Futter gibt, erfolgten auch auf beiden gleich viele Besuche. Es handelt sich bei dieser Unterscheidung um eine Lernreaktion. Als äußeres Kennzeichen der Nektararmut der älteren Blüten kann die geänderte Farbe, der geschwächte Duft oder das Fehlen des Pollens und damit des Pollenduftes¹ dienen. Es wurden deshalb neben jungen Infloreszenzen ältere geboten, deren bräunliche pollenlose Röhrenblüten reichlich mit Pollen junger Blüten bestäubt waren. Das Ergebnis (Vers. 49/74) zeigt aber, daß sich die Tiere nicht nach dem Pollenduft gerichtet haben. Von 254 Besuchen erfolgten 72% auf die Blumen mit gelber Mitte. So konnte die Unterscheidung der beiderlei Formen nur mehr auf der Schwächung des Blütenduftes oder der Farbänderung beruhen. Ich bot den Tieren noch die beiderlei Blumen mit intensivem künstlichem Purpurnelkenduft. Dadurch sollte der natürliche Duftunterschied zwischen den beiden Infloreszenzen unwirksam gemacht werden. Es erfolgten in Vers. 49/75 von 163 Besuchen 81% und in Vers. 49/76 von 89 Besuchen 82% auf die Infloreszenzen mit gelben Röhrenblüten. Wenn mir auch die Annahme nahezuliegen scheint, daß die Unterscheidung der beiden Köpfchen in diesen Versuchen auf dem optischen Bild² beruht hat, so ist dieses Ergebnis doch nicht überzeugend. Es läßt sich nicht sicher sagen, ob die Fliegen die beiden Objekte nicht doch trotz des Purpurnelkenduftes geruchlich voneinander unterscheiden konnten.

¹ Blüten- und Pollenduft sind nicht identisch! Siehe v. FRISCH 1924!

² Vgl. die Saftmalumfärbung bei *Aesculus* und ihre Ausnutzung durch Bienen und Hummeln (KUGLER 1936).

Der Unterscheidung der Frage, wieweit auch die *Blütenform* einen Einfluß auf den Blumenbesuch der Schlammfliege hat, diente eine Versuchsreihe, in der den Tieren hellgelbe Scheibchen (etwa 20 mm Durchmesser) und etwa flächengleiche achtstrahlige Sterne geboten wurden (Abb. 2). Beide trugen Futterscheibchen, doch erhielten nur die Sterne Zuckerwasser. Bekanntlich bevorzugen Honigbienen (HERTZ 1929, 1931 und andere) und Hummeln (KUGLER 1936) in einer derartigen Versuchsanordnung spontan die stärker gegliederte Form, also den Stern. Das Ergebnis mit Schlammfliegen war insofern von Interesse, als sich verschiedene Tiere recht verschieden verhielten. Die Tabelle 6 zeigt, daß ein Teil der Tiere (E 27, E 28, E 29) durch alle Versuche, an denen sie teilnahmen, trotz der Futterlosigkeit, die Scheibe bevorzugten, während andere (E 35, E 36) ihr erhöhtes Interesse

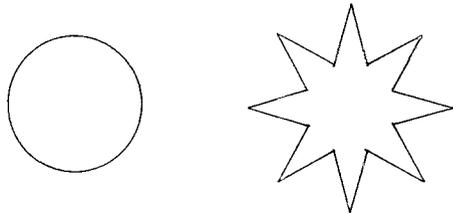


Abb. 2. Stern- und Scheibchenmodelle.

den zuckerwasserführenden Sternen zuwandten. E 34 und E 37 beachteten beide Modelle im Durchschnitt etwa gleich stark. Wenn die Gliederung der Blütenform für *Eristalomyia* also auch nicht die Bedeutung hat wie für *Apis* und *Bombus*, so kann sie unter geeigneten Verhältnissen doch als Kennzeichen im Bereiche der optischen Nahwirkung eine Rolle spielen¹.

In diesem Zusammenhang mag noch auf die spontane Bevorzugung des Sattgelb dem Hellgelb gegenüber (s. S. 333) hingewiesen werden. Bekanntlich spielen derartige Farbtönungen bei Saftmalen eine Rolle. So beobachtete ich in der Natur, wie eine Schlammfliege auf *Linaria vulgaris* den orangegelben Saftmalenfleck ringsherum mit dem Rüssel abtastete. Obwohl die Fliege dabei keinen Erfolg hatte, wiederholte

Tabelle 6. *Stern und Scheibe* (Besuche in Prozenten).

	E 27		E 28		E 29		E 32		E 34		E 35		E 36		E 37	
	St.	S.	St.	S.	St.	S.	St.	S.	St.	S.	St.	S.	St.	S.	St.	S.
Durchschnitt	43	57	44	56	39	61	55	45	48	52	65	35	57	43	53	47
	±4	±4	±1,5	±1,5	±3	±3	±0	±0	±5	±5	±4	±4	±0	±0	±3	±3
Zahl der Versuche	3		3		2		2		3		4		2		2	
Zahl der Besuche	66		43		35		75		44		171		65		48	

St. Stern; S. Scheibe.

¹ Vgl. auch die Wirkung von Streifenmustern auf sich bewegende Schlammfliegen (s. BUDDENBROCK!).

sie dieselben Anstrengungen bei noch weiteren 10 Blüten. Da *Eristalomyia* nicht imstande ist, „normalsaugend“ bei *Linaria* den Nektar zu erreichen, sondern höchstens durch bereits vorgebissene Löcher am Sporn, kann es sich dabei um keine Erfahrungs-, sondern nur um eine Spontanreaktion gehandelt haben.

So spielen beim Blütenbesuch durch *Eristalomyia* auch Faktoren der optischen Nahwirkung eine Rolle.

C. Farbe und Form der Futterpflanzen von *Eristalomyia tenax*.

Bei der Ähnlichkeit des Körperbaues von *Eristalomyia tenax* mit dem der Honigbiene — soweit er mit der Blummennahrung in Zusammenhang steht —, vor allem der übereinstimmenden Rüssellänge (7—8 und 6—7 mm), läßt sich vermuten, daß auch der Kreis der Futterpflanzen bei beiden Tieren der gleiche ist. Wenn wir unserer Betrachtung die umfangreichen statistischen Angaben über den Blumenbesuch der Schlammfliegen und der Honigbiene bei KNUTH (Bd. II/2, S. 592 und 610) zugrunde legen, so sehen wir zunächst, daß beide Tiere Blüten des verschiedensten Baues und der verschiedensten Farben besuchen und ausbeuten. Die genauere Betrachtung der Tabelle 7, die auf Grund der Angaben KNUTHS zusammengestellt ist, zeigt jedoch auch deutliche Unterschiede, die über Zufälligkeiten hinausgehen. Wir sehen, daß zwar die Monochlamydeen und Choripetalen bei beiden Tieren ungefähr den gleichen Prozentsatz an Futterpflanzen stellen, daß aber die Sympetalen bei der Honigbiene eine weit größere Rolle als bei der Schlammfliege spielen. Umgekehrt werden die Synanthien der Compositen wieder von *Eristalomyia* stärker besucht (s. auch WILLIS und BURKILL).

Die Tabelle 7 zeigt aber noch einen Unterschied hinsichtlich der Farbe der Futterpflanzen der beiden Tiere. Die Schlammfliegen besuchen mehr Blüten der Weißgelbgrüngruppe als die Honigbiene. Dieser Befund wurde von H. MÜLLER in seinen „Alpenblumen“ (s. dort die Tabelle S. 512!) eingehender dargestellt. MÜLLER berichtet, daß von 834 verschiedenartigen Blumenbesuchen durch „blumentüchtigere“ Dipteren (*Bombyliiden*, *Conopiden*, *Empis*, *Rhamphomyia* und *Syrphiden*), die er beobachtet hat, 69,7% auf grünlichgelbe, weiße und gelbe Blumen, 30,3% auf rote, violette und blaue Blumen erfolgten. Von 11 langrüsseligeren *Syrphiden* aus den Gattungen *Eristalis* (einschließlich *Eristalomyia*) und *Helophilus* wurden von 137 verschiedenartigen Blumenbesuchen in 67,1% der Fälle Blumen der Weißgelbgrüngruppe und in 32,8% solche der Blauviolett-purpurgruppe besucht. Dagegen entfallen von 56 beobachteten verschiedenartigen Blumenbesuchen der Honigbiene nur 39,3% auf Blumen der Weißgelbgrüngruppe (s. MÜLLER S. 519). Daraus und aus ähnlichen Befunden schließt MÜLLER, daß die Dipteren besonders Blüten der Weißgelbgrüngruppe

besuchen. Diese Auffassung stimmt mit unserem Befund der primären Reizwirkung von Gelb auf *Eristalomyia* recht gut überein.

MÜLLER berechnet diese Prozentsätze auf die Zahl der „beobachteten verschiedenartigen Blumenbesuche“, d. h. also auf die Anzahl der verschiedenen Pflanzenarten, auf denen er die betreffende Insektenart auf seinen Alpenexkursionen beobachtet hat. Wenn wir dagegen einer derartigen Berechnung die umfassenderen Angaben KNUTHS zugrunde legen, so kommt man, wie die Tabelle 7 zeigt, hinsichtlich der Honigbiene zu wesentlich anderen Ergebnissen. Demnach gehört auch die Mehrzahl der von *Apis* besuchten Pflanzenarten der Weißgelbgrüngruppe an, wenn auch die Honigbiene der Blauviolett- und Purpurgruppe mehr Interesse entgegenbringt als *Eristalomyia*. Dieses Ergebnis ist auch nicht verwunderlich, da die Honigbiene ja imstande ist, die Mehrzahl unserer heimischen Blumen auszunützen und in unserer Flora ja Blüten der Weißgelbgrüngruppe reichlicher vertreten sind als solche der Blauviolett- und Purpurgruppe.

Die Auffassung H. MÜLLERS, von der verschiedenen Farbe der Futterpflanzen verschiedener Tiere einen Schluß auf die verschiedene Wirkung dieser Farben auf die Tiere ziehen zu können, ist keineswegs zwingend, da sich ja die Pflanzen nicht nur in der Farbe, sondern in ihrem gesamten Bau und damit ihrer Ausnutzbarkeit voneinander unterscheiden. Die verschiedenen Blütenfarben sind keineswegs gleichmäßig über das System verteilt. Bei den Choripetalen mit ihren meist offenen Blüten ohne besonders tiefe Nektarbergung überwiegt die Weißgelbgrüngruppe, während unter den Sympetalen mit ihren meist röhren-, trichter- oder glockenförmigen Blüten mit mehr oder minder tiefer Nektarbergung die Blauviolett- und Purpurgruppe reichlich vertreten ist. Die Synanthien der Compositen schließen sich wie auch in anderen Gestaltmerkmalen (TROLL)

Tabelle 7. Vergleich der von *Eristalomyia* (oben) und *Apis* (unten) besuchten Pflanzen (in Prozent).

Monochlamyd.			Monocotyled.			Choripetalae			Compositae			Sympetalae			Insgesamt		
W	Ge	BVP	W	Ge	BVP	W	Ge	BVP	W	Ge	BVP	W	Ge	BVP	W	Ge	BVP
1,5	2,5	2,5	0,5	—	—	28	11	4	0,5	22	—	3	0,5	—	33,5	36	6,5
—	2	3	—	1	—	—	50	—	—	30	—	—	12,5	—	—	—	—
—	2	5	—	1	0,5	19	15	3	1	6	—	4	4	0,5	26	28	7
—	—	—	—	6	—	51	—	—	—	11,5	—	—	26,5	—	—	—	—
23																	

W weiß; Ge gelb; Gr grün; BVP Blauviolett- und Purpurgruppe (einschließlich rot und rosa).

dem Typ der Choripetalen an. Bei einer verschieden starken Beachtung dieser beiden Blütenfarbgruppen läßt sich also nicht feststellen, ob eine Wirkung der verschiedenen Form oder Farbe vorliegt.

Was nun die *Form* der Futterpflanzen von *Eristalomyia* betrifft, so sind es hauptsächlich die offenen Blüten der *Umbelliferen*, *Rosaceen*, *Ranunculaceen*, *Cruciferen* und *Caryophyllaceen* (*Alsinoideen*) mit ihren ziemlich offen dargebotenen Beköstigungsmitteln, Pollen und Nektar, die in Betracht kommen. Einen wesentlichen Anteil haben auch die *Compositen*, deren Pollen ja in größerer Menge vollkommen offen zur Abholung bereit liegt (s. auch DRABBE). Dagegen finden sich die Schlammfliegen nur in geringem Ausmaß auf Blüten ein, bei denen Pollen und Nektar verdeckt sind. So werden z. B. die *Papilionaceen* nur wenig aufgesucht, trotz ihrer überwiegend gelben Blütenfarben. Ihre Antheren liegen im Schiffchen verborgen, der Nektar ist nur durch den Spalt der Filamentröhre erreichbar. Unter den *Borraginaceen* finden sich offenbar überhaupt keine Futterpflanzen für Schwebfliegen, während die Honigbiene eine fleißige Borragineenbesucherin ist. Ich habe z. B. lange an einem Versuchsplatz gearbeitet, an dem *Anchusa officinalis* und *Echium vulgare* in größerer Menge neben *Berteroa incana* wachsen. Ich habe niemals auch nur eine einzige *Eristalomyia Anchusa* oder *Echium* anfliegen sehen, obwohl die Tiere *Berteroa* reichlich besuchten. Dagegen fanden sich *Apis* und verschiedene Hummeln dort stets zahlreich ein. Bei den meisten Borragineengattungen ist der Blüteneingang sehr eng, die Antheren vielfach noch durch die Schlundschuppen verdeckt. Bei den *Solanaceen* sind es nur die weiß und violett blühenden Vertreter der Gattung *Solanum* mit ihren völlig offen liegenden Antheren, die das Interesse der Schlammfliegen finden. Unter den *Scrofulariaceen* ist *Veronica* mit leicht erreichbarem Nektar und freiliegenden Staubblättern als „Schwebfliegenblume“ (s. KUGLER 1938!) bekannt, während die übrigen Gattungen mit ihren mehr oder minder verdeckten Antheren und Nektarien nur von *Apis* besucht werden. Auch die *Labiaten* stellen nur wenige Gattungen mit Schlammfliegenbesuchen. Unter ihnen sind besonders *Ajuga*, *Origanum* und *Mentha* mit ihren offen aus den Kronröhren ragenden Antheren zu erwähnen.

Während also die Honigbiene auf der Futtersuche auch in Röhren, Spalten, „Tiefen“ mit ihrem Rüssel eindringt, eine Eigenart, die in noch gesteigertem Maße bei den Hummeln auftritt, entnimmt *Eristalomyia* Pollen und Nektar in erster Linie solchen Objekten, die diese Stoffe mehr oder minder offen darbieten. Dieses Ergebnis ist zunächst verwunderlich, da die Schlammfliege die Honigbiene an Rüssellänge (7—8 gegen 6—7 mm) noch etwas übertrifft. Der Grund dafür mag jedoch in der besonderen Beschaffenheit ihres Rüssels liegen. Dieser eignet sich weniger gut zum Eindringen in enge Röhren im Gegen-

satz zu dem der Honigbiene. Der Apisrüssel ist schlanker und spitzer. Er endet mit der Zunge, deren Spitze, das „Löffelchen“, einen Durchmesser von ungefähr 0,08 mm hat. Auch die Saugröhre des Labiomaxillarkomplexes ist am distalen Ende dünn. Die aus Oberlippe und Hypopharynx bestehende Saugröhre des Syrphidenrüssels ist zwar ebenfalls dünn, doch steckt sie in der Scheide des Labiums, die mit den beiden massigen Labellen endet. Beim Saugen werden diese Gebilde auf die Unterlage gepreßt (Abb. 1). Sie weisen in Saugstellung einen größten Durchmesser von etwa 0,8—0,9 mm, also eine erhebliche Größe auf. So ist verständlich, daß die Tiere sehr enge Kronröhren zum Saugen verschmähen. Dafür spricht auch der Vergleich mit dem Rüssel von *Rhingia*. Diese Schwebfliege beutet neben anderen auch Blüten mit langen engen Röhren aus. Ihr Saugrüssel ist jedoch nicht nur länger, sondern vor allem auch viel schlanker gebaut. Besonders gilt dies für die beiden Labellen, die bei *Rhingia* sehr schmal sind. Wieweit daneben außer der morphologischen Beschaffenheit des Saugrüssels noch andere Faktoren, speziell psychischer Art (vgl. die starke primäre Reizwirkung von „Tiefen“ auf Hummeln!), eine Rolle spielen, mag dahingestellt bleiben.

Wenn wir zum Schluß noch die Frage aufwerfen wollen, ob unsere Studien die Beibehaltung des in der Blütenbiologie geläufigen Begriffs der „Schwebfliegenblumen“ in Hinsicht auf *Eristalomyia* rechtfertigen, so müssen wir diese Frage wie in unserer Untersuchung über *Veronica Chamaedrys* und *Circaea lutetiana* (KUGLER 1938) verneinen. Derartige ökologische Begriffe haben nur einen Sinn, wenn sich der Nachweis erbringen läßt, daß zwischen den morphologischen und physiologischen Eigenheiten bestimmter Blüten und den morphologischen und physiologischen Eigenarten bestimmter Tiere weitgehende Übereinstimmungen bestehen, die eine bevorzugte Bestäubung durch diese Insektengruppe gewährleisten. Wie wir aber gesehen haben, ist die Futterpflanzenliste von *Eristalomyia* groß und ebenso groß ihre Mannigfaltigkeit. Es gibt keine Pflanzen, die hinsichtlich ihrer Bestäubung auf *Eristalomyia* angewiesen wären. Sie können alle mit demselben Erfolg von Apiden oder anderen Insekten bestäubt werden.

Zusammenfassung der Ergebnisse.

Eristalomyia tenax kann auf ihren Futterflügen einen beachtlichen Grad von Blumenstetigkeit erreichen.

Ihr *Anflug* auf die Blüten erfolgt rein optisch. Dabei spielt das Farbunterscheidungsvermögen eine Rolle. Von besonderem Interesse ist die starke spontane Bevorzugung von Gelb, die auch nach Fütterung auf Orange, Gelbgrün, Blau, Hellviolett, Tiefrot und Weiß auftritt. Auch werden satte Töne spontan stärker beachtet als ungesättigte.

Die Tiere unterscheiden Gelb und Gelbgrün deutlich von Grautönen der verschiedensten Helligkeit, besitzen also einen echten Farbensinn. Dressuren auf Orange und Blau gelingen nur schwierig und werden durch Gelb gestört. Doch wird auch Blau, vielleicht auch Hellviolett und Purpur als Farbqualität empfunden, wenn bei diesen der Nachweis mittels der Dressurmethode auch auf Schwierigkeiten stößt. Das Tiefrot (Hering-Papier Nr. 1) wird offensichtlich nicht als Farbqualität empfunden.

Zum *Besuch* ist der Blütenduft ein wesentlicher Nahfaktor. Blüten, denen am natürlichen Standort ein künstlicher Duft verliehen wird, werden zwar angefliegen, aber nicht besucht. Die Tiere besitzen einen wohl ausgeprägten Geruchsinn. Im Flugkasten vermögen sie Modelle mit verschiedenen künstlichen Duftstoffen, ferner den Duft der Blüten von *Berteroa incana* von Narzissenduft und den der Blüten von *Echium vulgare* von künstlichem Veilchenduft deutlich zu unterscheiden. Auch andere Duftstoffe werden nebeneinander erkannt. Der Geruch der Ameisensäure wirkt abstoßend.

Neben dem Duft kann noch das optische Nahbild der Blüte (Färbungen, Saftmale, Form) für den Besuch eine Rolle spielen.

Die *Blumenstetigkeit* erklärt sich so aus der Spontanreaktion der Tiere auf Gelb und Assoziationen Futter-Farbe-Duft.

Als *Futterpflanzen* kommen für *Eristalomyia* trotz der Länge ihres Rüssels hauptsächlich Blüten mit mehr oder weniger offen gelagerten Nektarien und Antheren in Betracht. Blüten mit tiefer geborgenen und unsichtbar angeordneten Nektarien werden meist verschmäht. Dies scheint mit der plumpen Gestalt des Schlammfliegenrüssels in Zusammenhang zu stehen. Da bei Blüten mit wenig tief geborgenen Nektarien (Choripetalae) und reichlichen offen liegenden Pollenmengen (Compositae) die Weißgelbgrüngruppe als Blütenfarbe überwiegt, ist die hohe primäre Reizwirkung von Gelb für die Tiere ökologisch von Bedeutung.

Die vorliegenden Untersuchungen rechtfertigen hinsichtlich *Eristalomyia* keineswegs die Beibehaltung der blütenökologischen Gruppe der *Schwebfliegenblumen*.

Literatur.

- BUDDENBROCK, W. v.: Eine neue Methode zur Erforschung des Formenshens der Insekten. *Naturwiss.* 1935. — CAMMERLOHRER, H.: Blütenbiologie I. Berlin 1931. — DOLKY, W. L. jr., and J. L. WIERDA: Relativ sensitivity to light of different parts of the compound eye in *Eristalis tenax*. *J. of exper. Zool.* 53 (1929). — DRABBE, E., and H.: The Syrphid Visitors. *New Phytologist* 16 (1917). — Some Flowers and their Dipteren Visitors. *New Phytologist* 26 (1927). — FRISCH, K. v.: Der Farbensinn und Formensinn der Biene. *Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol. Tiere* 35 (1914). — Über die „Sprache“ der Bienen. *Zool. Jb., Abt. Physiol.* 40 (1924). — HERTZ, M.: Die Organisation des optischen Feldes bei der Biene. *Z.*

vergl. Physiol. **11** (1929); **14** (1931). — Beitrag zum Farbensinn und Formensinn der Biene. Z. vergl. Physiol. **24** (1936/37). — ILSE, D.: Über den Farbensinn der Tagfalter. Z. vergl. Physiol. **8** (1928). — Colour Discrimination in the Dronefly, *Eristalis tenax*. Nature (Lond.) **163** (1949). — KAESTNER, A.: Über den Farbsinn der Spinnen. Naturwiss. **1949**. — KIRCHNER, O.: Blumen und Insekten. Leipzig 1911. — KNOLL, F.: Lichtsinn und Blütenbesuch des Falters von *Deilephila livornica*. Z. vergl. Physiol. **1925**. — Insekten und Blumen. Abh. zool. bot. Ges. Wien **1926**. — Über Abend Schwärmer und Schwärmerblumen. Ber. dtsh. bot. Ges. **1927**. — Bestäubung. In Handwörterbuch der Naturwissenschaften. 1931. — Über den Schwärmflug der Maskenbienen (*Prosopis*). Biol. generalis (Wien) **11** (1935). — KNUTH, P.: Handbuch der Blütenbiologie. 1897. — KÜHN, A.: Über das Unterscheidungsvermögen der Bienen für Wellenlängen im Spektrum. Nachr. Ges. Wiss. Göttingen, Math.-physik. Kl. **1927**. — KÜHN u. ILSE: Die Anlockung von Tagfaltern durch Pigmentfarben. Biol. Zbl. **45** (1925). — KUGLER, H.: Die Ausnutzung der Saftmalsumfärbung bei den Roßkastanienblüten durch Bienen und Hummeln. Ber. dtsh. bot. Ges. **54** (1936). — Sind *Veronica Chamaedrys* L. und *Circaea lutetiana* L. Schwebefliegenblumen? Bot. Arch. **39** (1938). — Blütenökologische Untersuchungen mit Hummeln. VIII. *Planta* (Berl.) **25** (1936). — Hummeln als Blütenbesucher. Erg. Biol. **19** (1943). — Hummeln und die UV-Reflexion an Kronblättern. Naturwiss. **1947**. — LOTMAR, R.: Neue Untersuchungen über den Farbensinn der Bienen mit besonderer Berücksichtigung des Ultravioletts. Z. vergl. Physiol. **19** (1933). — MAST, S. O.: Phototaxis in insects with special reference to the drone-fly, *Eristalis tenax* and the robber-fly, *Erax rufibarbis*. J. of exper. Zool. **38** (1923). — MÜLLER, H.: Alpenblumen, ihre Befruchtung durch Insekten und ihre Anpassungen an dieselben. Leipzig 1881. — SACK: Syrphidae in F. DAHL, Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeres-teile, Teil 20, Diptera IV. Jena 1930. — SCHLEGTENDAL, A.: Beitrag zum Farbensinn der Arthropoden. Z. vergl. Physiol. **20** (1934). — SCHREMMER, FR.: Versuche zum Nachweis der Rotblindheit von *Vespa rufa*. Z. vergl. Physiol. **28** (1941). Sinnesphysiologie und Blütenbesuch des Falters von *Plusia gamma* L. Zool. Jb., Abt. system. Ökol. Geogr. **74** (1941). — SCHULZE, P.: Biologie der Tiere Deutschlands. Diptera. Liefg. **5**, Teil 38. Berlin 1923. — TROLL, W.: Organisation und Gestalt im Bereich der Blüte. Berlin 1928. — WILLIS and BURKILL: Flowers and Insects in Great Britain. Ann. of Bot. **9** (1895).

Dr. HANS KUGLER, Schweinfurt, Landwehrstr. 15.