

V.

# ÜBER DEN BLÜTENBESUCH DER HONIGBIENE.

(Mit 12 Textfiguren.)



## Inhaltsübersicht.

|   | Seite |
|---|-------|
| Einleitung . . . . .  | 487   |
| A. Die Stetigkeit der Honigbiene im Anflug und im Besuch der Blüten   | 488   |
| I. Die Bindung an die Gelbgruppe mit Hilfe von Blüten . . . . .   | 489   |
| 1. Die Beschaffenheit der Blüte von <i>Helianthemum obscurum</i> . . . . .  | 489   |
| 2. Das Verhalten der Bienen gegenüber den Blüten von <i>Helianthemum obscurum</i> . . . . .   | 492   |
| a. Der Besuch unversehrter Blüten . . . . .   | 492   |
| b. Der Besuch künstlich veränderter Blüten . . . . .  | 495   |
| 3. Die Bindung an Gelb als Folge des Besuches der Blüten von <i>Helianthemum obscurum</i> . . . . .   | 498   |
| II. Die Bindung an die Blau-Violett-Purpurgruppe mit Hilfe von Blüten   | 504   |
| 1. Die Beschaffenheit der Blüten von <i>Echium vulgare</i> . . . . .  | 504   |
| 2. Das Verhalten der Bienen gegenüber den Blüten von <i>Echium vulgare</i>  | 506   |
| 3. Die Bindung an die Blau-Violett-Purpurgruppe als Folge des Besuches der <i>Echium</i> -Blüten . . . . .  | 506   |
| B. Über optische Einrichtungen (Schaueinrichtungen) außerhalb der Blüte und ihre Wirkung auf die Honigbiene . . . . .                             | 512   |
| I. Die purpurnen Hochblätter von <i>Salvia horminum</i> . . . . .   | 514   |
| 1. Standort und Beschaffenheit der blühenden Pflanzen . . . . .   | 514   |
| 2. Der Blütenbesuch und die optische Wirkung der Schaueinrichtungen   | 516   |
| II. Die dunkelvioletten Hochblätter von <i>Salvia nemorosa</i> . . . . .  | 522   |
| III. Die Violettfärbung der gesamten Blütenregion von <i>Eryngium amethystinum</i>  | 525   |
| IV. Das violette Endbüschel der Blütenstände von <i>Muscari comosum</i> . . . . .   | 527   |
| 1. Der Besuch der unversehrten Blütenstände . . . . .   | 528   |
| 2. Versuche mit abgeänderten Blütenständen . . . . .  | 532   |
| a. Blütenstände ohne Honigblüten . . . . .  | 532   |
| b. Blütenstände ohne violette Endblüten . . . . .   | 534   |
| 3. Versuche mit künstlichen Blütenständen . . . . .   | 544   |
| a. Die Bindung an die teilweise dunkle Färbung der Honigblüten  | 544   |
| b. Der Besuch natürlicher Honigblüten, die an künstlichen Blütenständen befestigt waren . . . . .   | 546   |
| 4. Über das Verhalten von <i>Bombylius</i> bei den Blütenständen von <i>Muscari comosum</i> . Vergleich mit dem Verhalten der Honigbiene. . . . . | 547   |
| C. Das Verhalten der Honigbienen gegenüber verschiedenen Entwicklungszuständen derselben Blütenart . . . . .                                      | 549   |
| I. Blütenknospen, Blüten und junge Früchte von <i>Punica granatum</i> . . . . .   | 550   |
| II. Verschiedene Entwicklungszustände der Blütenköpfe von <i>Carduus micropterus</i>  | 554   |
| D. Zusammenfassung meiner Ausführungen über den Blütenbesuch der Honigbiene . . . . .   | 557   |



K. v. Frisch hat es verstanden, im wissenschaftlichen Kampfe gegen C. v. Heß das Farbenunterscheidungsvermögen der Honigbiene mit Hilfe seiner Versuche derartig genau zu analysieren, daß einige wenige Ergänzungen durch andere Forscher genügten, um uns ein vollständig befriedigendes, abgerundetes Bild über diesen Gegenstand zu verschaffen. Dadurch haben wir die optische Orientierung der Bienen in ihrer Umwelt verstehen gelernt, um so mehr, als Frisch in gleicher Genauigkeit und mit reichem Erfolg auch die Geruchswahrnehmung dieser Tiere aufgeklärt hat. Alle diese Untersuchungen wurden zunächst losgelöst von den natürlichen Futterobjekten der Biene, den Blumen, in möglichst durchsichtiger, sozusagen schematischer Form durchgeführt. Aus diesen Ergebnissen schienen ohne weiteres Schlüsse auf das Verhalten der Bienen gegenüber den Blumen möglich. Diese Schlüsse wurden von Frisch auch gezogen und daneben ab und zu das Verhalten der Bienen gegenüber bestimmten natürlichen Objekten kurz behandelt oder gestreift.<sup>1)</sup> Vom tierphysiologischen Standpunkt aus war diese Beschränkung nicht nur gestattet, sondern mit Rücksicht auf das Arbeitsgebiet sogar geboten.

Die große Bedeutung, welche die Untersuchungen von Frisch für die Blütenökologie haben, brachte mich gleich nach dem Erscheinen seiner ersten Veröffentlichungen dazu, in der freien Natur nachzusehen, wie weit die Folgerungen, welche Frisch aus seinen sinnesphysiologischen Versuchen gezogen hatte, sich beim Nektarsuchen und beim Pollensammeln der Honigbienen in der so überaus mannigfaltigen lebenden Umwelt dieses Tieres nachweisen lassen. Es lagen zwar schon aus früheren Zeiten unzählige Einzelbeobachtungen anderer Forscher über den Bienenbesuch bei den verschiedensten Blüten vor; mir handelte es sich aber zunächst nicht darum, diese nach anderen Gesichtspunkten oder bloß zufällig gemachten Beobachtungen zu überprüfen und zu sichten. Ich wollte vielmehr selbst ganz unvoreingenommen auf Grund eigener Beobachtungen und eigener Freilandversuche zu einem klaren Urteil über das Verhalten der Bienen gelangen.

---

<sup>1)</sup> Dagegen hat Frisch bei seinen Untersuchungen über das Mitteilungsvermögen („Sprache“) der Bienen in ausgedehntem Maße auch Versuche mit frischen Blüten durchgeführt. Die Ergebnisse dieser mustergültigen Versuche sind ohneweiters für die Blütenökologie verwertbar. Sie sind ein sehr wertvoller Beitrag für die Neugestaltung dieses Forschungsgebietes.

Die Untersuchungen, deren Ergebnisse ich im folgenden auseinandersetzen werde, habe ich schon vor Jahren in Süddalmatien begonnen und später in Mitteleuropa fortwährend weitergeführt und ausgebaut, so daß ich heute in der Lage bin, ein allseits zusammenhängendes Bild als Erfolg meiner Bemühungen hier vorzulegen. Dabei kann es nicht meine Aufgabe sein, in allen meinen Schilderungen bis in die äußersten Einzelheiten einzugehen, vielmehr zwingt mich die große Fülle des Stoffes, mich in vielen Fällen nur auf das Allerwesentlichste zu beschränken und Mindervesentliches, wenn auch Bemerkenswertes, wegzulassen. Bei der Sichtung des Materials habe ich für die vorliegende Darstellung die Ergebnisse meiner dalmatinischen Untersuchungen in den Vordergrund gestellt, so daß der bisherige, vorwiegend südländische Charakter der Schilderungen von Insekten und Blumen auch weiterhin gewahrt werden wird.

## A. Die Stetigkeit der Honigbiene im Anflug und im Besuch der Blüten.

Nach den Ergebnissen der Untersuchungen von Frisch, die durch Kühn und Pohl bestätigt und erweitert wurden, unterscheidet die Honigbiene folgende Farbgruppen:

1. eine Gelbgruppe,
2. eine Blau-Violett-Purpurgruppe,
3. eine Blaugrüngruppe,
4. eine Ultraviolettgruppe.

Dazu kommt noch die Unterscheidung von Weiß und von Schwarz, oder anders gesagt: die Unterscheidung von großer und geringer Helligkeit.

Hinsichtlich der ersten zwei Farbgruppen verhält sich die Honigbiene nach meinen eigenen Untersuchungen wie der Taubenschwanz (*Macroglossum*) und wie der Wollschweber (*Bombylius*). Ebenso ist von mir hinsichtlich Weiß und Schwarz eine Übereinstimmung zwischen der Honigbiene und dem Taubenschwanz nachgewiesen worden. Dagegen fehlen uns noch Untersuchungen über das Verhalten anderer Blütenbesucher gegenüber der dritten und vierten Farbgruppe, so daß wir noch nicht sagen können, ob sich auch andere Insekten darin ebenso verhalten wie die Honigbiene. Für den Taubenschwanz und den Wollschweber wird wohl auch in dieser Hinsicht eine Übereinstimmung mit der Honigbiene vorhanden sein. Wenigstens lassen bestimmte Tatsachen darauf schließen.

Frisch und die späteren Untersucher konnten einwandfrei feststellen, daß bei der Honigbiene durch lange andauerndes und wiederholtes Saugen an bestimmt gefärbten Objekten entsprechend den oben

angegebenen Farbgruppen mehr oder weniger andauernde Bindungen („Dressuren“) entstehen. Ich nenne solche Bindungen, welche im Experiment unter Mithilfe des Menschen entstehen, künstliche Bindungen an eine optische Eigenschaft des Futterobjekts. Im Gegensatz zu diesen künstlichen Bindungen entstehen aber, wie wir sehen werden, optische Bindungen in der freien Natur auch ohne Zutun des Menschen, wenn die Honigbiene Nektar oder Pollen entsprechend lange Zeit ausschließlich (oder größtenteils) aus Blüten von bestimmter optischer Beschaffenheit entnimmt. Eine so entstandene Bindung heiße ich natürliche Bindung. Da heute die künstliche Bindung der Honigbiene im Entstehen und in ihrer Wirkung im weitesten Maße aufgeklärt ist, so bleibt noch eine genaue Untersuchung der natürlichen Bindung notwendig. Diese zu erforschen und in ihren Folgen für die Pflanzenwelt zu erörtern ist eine der wichtigsten Aufgaben der Blütenökologie. Dementsprechend werden sich die folgenden Zeilen ausführlich mit der natürlichen Bindung der Honigbiene befassen.

## I. Die Bindung an die Gelbgruppe mit Hilfe von Blüten.

In den Versuchen von Frisch, Kühn und Pohl wurde die optische Bindung immer im Zusammenhang mit der Aufnahme von flüssigem Futter (Zuckerwasser oder Bienenhonig) erzielt. Da die allermeisten Blüten den Honigbienen vorwiegend zuckerhaltigen Nektar bieten, der von ihnen gesammelt und im Stock als Honig gespeichert wird, so war ohneweiters zu erwarten, daß in den sammelnden Bienen eine Bindung zwischen dem Auffinden von Nektar und der Farbe bestimmter nektarreicher Blüten zustande kommen kann. Unter den Blüten, welche die Bienen häufig zu besuchen pflegen, gibt es aber auch solche, welche wohl Blütenstaub, aber keinen Nektar enthalten: die Pollenblumen. Wir werden sehen, daß auch beim Pollensammeln eine feste Bindung an die optische Beschaffenheit der pollensammelnden Blüte entsteht. Zu diesem Zwecke will ich zunächst das Verhalten der Honigbiene gegenüber den leuchtend gelben Pollenblüten von *Helianthemum obscurum* Pers. (Sonnenröschen) schildern.<sup>1)</sup> Hernach wollen wir als Gegensatz das Benehmen der Biene an den blauen bis rotvioletten, Nektar (und daneben auch Pollen) spendenden Blüten von *Echium vulgare* L. (Natternkopf) betrachten.<sup>2)</sup>

### 1. Die Beschaffenheit der Blüte von *Helianthemum obscurum*.

In den Karstflächen der Krivošije, jenes Gebirgsstockes am Nordrande der Bucht von Cattaro (Kotor), bilden in den Monaten Mai

<sup>1)</sup> *Helianthemum obscurum* Pers. = *H. ovatum* (Viv.) Dun., mit welchem *H. vulgare* teilweise identisch ist. — Diese Art ist auch in Mitteleuropa häufig.

<sup>2)</sup> Das Verhalten gegenüber diesen beiden Blütenarten wurde in Kürze bereits in meiner Arbeit: Gibt es eine Farbdressur der Insekten? (Die Naturwissenschaften, 1919, Heft 24) wiedergegeben.

und Juni die Blüten des Sonnenröschens vielfach den schönsten Schmuck der schwach bewachsenen Gesteinshalden. Meistens haben diese Blüten in Farbe und Gestalt das Aussehen, welches ich auf Tafel 2, Fig. 14, im Zusammenhange mit meinen *Bombylius*-Untersuchungen wiedergegeben habe. Doch gibt es auch Abweichungen von diesem Aussehen, indem manche Blüten mehr zitronengelb, manche mehr rötlich erscheinen. Gewöhnlich kommt das Gelb der Blumenkrone dem Gelb Nr. 4 der Hering-

Farbpapiere (s. Farbenprobe S. 177) recht nahe. Die Helligkeit und die Sättigung der Kronblattfarbe ist so geringen Schwankungen unterworfen, daß sie nicht in Betracht kommen. In der Gestalt und Größe zeigen sich bei einzelnen Blüten deutlichere Verschiedenheiten. Diese sind aus der auf S. 493 beigegeführten Abbildung (Fig. 81 A bis D) zu entnehmen.

Wenn die eben geöffnete Blüte morgens im Sonnenschein ihre Kronblätter ausgebreitet hat und sich bei ihr noch keine Insekten einfanden, dann sieht man innerhalb der fünf tellerförmigen Kronblätter ein verkehrt kegelförmiges Büschel von etwa 90 Staubblättern, das mit seiner Spitze der Blütenmitte eingefügt ist (Fig. 80 A). Dieses Staubblattbüschel ist ebenfalls gelb, doch ist die Farbe etwas rötlicher und trüber als das Gelb der Blumenblätter, was aber von ferne nicht besonders auffällt. Der Fruchtknoten ist von den Staubfäden zunächst vollständig verhüllt, nur die an einem dünnen, S-förmig gekrümmten Griffel sitzende dicke Narbe ragt über die längsten inneren Staubblätter

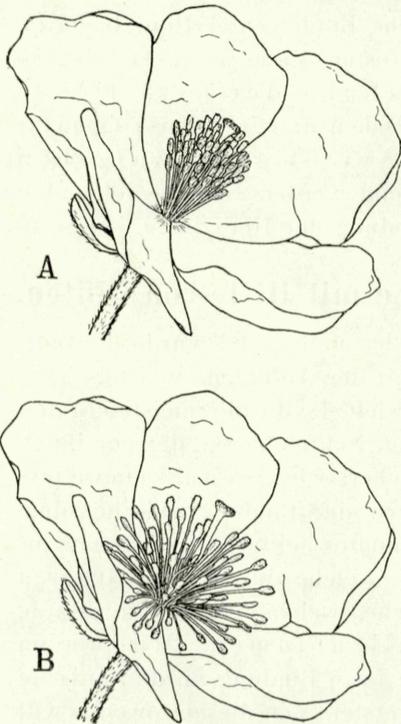


Fig. 80. Die Blüte von *Helianthemum obscurum*.

A Zustand der Blüte unmittelbar nach dem Öffnen, noch vor jedem Besuch, B Zustand unmittelbar nach dem ersten Insektenbesuch (gereizter Zustand der Staubblätter). — (3 fach vergrößert.)

hervor. An der Oberseite der glänzenden Kronblattbasis sieht man einen stärker glänzenden Wulst, doch läßt sich weder hier noch sonst in der Blüte die Abscheidung von Nektar nachweisen.

Unmittelbar nach dem ersten Bienenbesuch sieht das Innere der Blüte anders aus (Fig 80 B). Die Staubblätter spreizen weit auseinander, so daß die Gesamtheit der Staubbeutel nun annähernd in einer Halbkugel- fläche zu liegen kommt, welche, an den Kronblättern beginnend, sich bis

zum Narbenende des Griffels fortsetzt.<sup>1)</sup> Zwischen den jetzt locker stehenden Staubfäden ist der Fruchtknoten samt dem Griffel nun deutlich sichtbar geworden. Diese Änderung des Aussehens ist die Folge der Kontaktreizbarkeit der Filamentbasen, die sich nach einer Berührung oder Verbiegung rasch gegen den Rand der Blüte hinüberkrümmen. Nach weniger als einer Minute wird bei einer indessen ungestört gebliebenen Blüte die Bewegung der Staubblätter wieder zum größten Teile rückgängig gemacht. Die Staubfäden bilden dann abermals jenen verkehrt stehenden Kegel, der vor dem ersten Insektenbesuch zu sehen war. Dieser Vorgang wird sich, wenn die Insektenbesuche sich nicht allzu rasch hintereinander und nicht allzu oft einstellen, noch häufig an einer und derselben Blüte wiederholen können.

Die Blüten von *Helianthemum obscurum* öffnen sich im Sonnenschein schon früh am Morgen. Ihre Blumenblätter sind zunächst infolge ihrer Lage in der Knospe stark zerknittert (Fig. 81 A). Sie glätten sich allmählich und nehmen schließlich eine flach schüsselförmige oder tellerförmige Gestalt an (Fig. 81 B). Die konkave Oberseite der Blüte ist dann infolge der phototropischen Orientierung der Blütenstiele der Sonne zugekehrt. Durch die dabei entstehende hohlspiegelartige Reflektorwirkung der Blumenkrone erscheinen uns nun die Blüten, von der Sonnenseite her betrachtet, ganz besonders „leuchtend“ gelb. Die Aufrichtung der Blüte aus der gesenkten Knospenlage geschieht knapp vor dem Öffnen der Krone infolge eines geotropischen Stimmungswechsels, der den vorher positiv geotropischen Blütenstiel zu einer negativ geotropischen Reaktion veranlaßt.

Die Blüten von *Helianthemum obscurum* öffnen sich nur bei schönem Wetter. Wenn die eben geöffnete Blüte dann über die Mittagszeit hinaus sich in unbedecktem Sonnenschein befindet, fallen gewöhnlich in den ersten Nachmittagstunden die Kronblätter ab und die Kelchblätter schließen sich wieder, ohne sich später noch einmal zu öffnen. Bei Eintritt schlechter Witterung kann auch ein vorzeitiges Schließen der bereits geöffneten Blüte erfolgen, ohne daß dabei die Kronblätter abgeworfen werden. In diesem Falle öffnet sich die Blüte bei günstiger Witterung abermals am folgenden Tage, doch scheinen dann

<sup>1)</sup> Vgl. darüber Haberlandt, G., Sinnesorgane im Pflanzenreich zur Perception mechanischer Reize, 2. Aufl., S. 53 ff.— Den ökologischen Deutungen dieser Erscheinung, welche von verschiedenster Seite versucht wurden, vermag ich mich nicht anzuschließen. Ich kam in dieser Einrichtung der *Helianthemum*-Blüte keinerlei Vorteil für die Ökonomie der Bestäubung erblicken. In dieser Hinsicht muß ich Goebel beipflichten, der bei seinen Untersuchungen zu folgendem Schlusse kam: „Eine vergleichende Betrachtung der Cistaceen-Staubblattreizbarkeit führt vielmehr, wie mir scheint, zu dem Schlusse, daß ein erheblicher Nutzen davon nicht einzusehen ist.“ (K. Goebel, Die Entfaltungsbewegungen der Pflanzen und deren teleologische Deutung, 1. Aufl., S. 344.)

bereits Störungen vorhanden zu sein, welche den Vorgang des Ausbreitens und des Abwerfens der Kronblätter stark beeinträchtigen.<sup>1)</sup>

## 2. Das Verhalten der Bienen gegenüber den Blüten von *Helianthemum obscurum*.

### a) Der Besuch unversehrter Blüten.

Während des Höhepunktes der Blütezeit von *Helianthemum obscurum* (Ende Mai und Anfang Juni) konnte man an den Blüten dieser Art schon früh am Morgen im Sonnenschein eine lebhaftere Sammeltätigkeit der Honigbienen beobachten. Zwischen 6 und 7 Uhr früh trugen die Bienen bereits große Höschen von *Helianthemum*-Pollen an ihren Beinen. Der Sammeleifer dauerte so lange, als die Blüten offen blieben. In den späteren Nachmittagstunden sah man keine offenen *Helianthemum*-Blüten mehr und damit war auch die Tätigkeit der Bienen an solchen Blüten für diesen Tag zu Ende. So war den Bienen Gelegenheit gegeben, an schönen Tagen eine reichliche Menge von Blütenstaub dieser Art einzuheimsen.

Die von mir beobachteten *Helianthemum*-Pflanzen standen in großer Menge auf zwei ausgedehnten, künstlich geebneten Felsflächen, welche mit zahlreichen kleineren Felstrümmern dicht bedeckt waren. Der Boden war dort soweit eben, daß man den Flug einer Biene von einer Pflanze zur anderen ohne jede Schwierigkeit auch über weite Strecken verfolgen konnte. Da die blühenden Pflanzen nicht gleichmäßig über die Bodenfläche verteilt waren, sondern verschieden große Gruppen bildeten, so hatten die Bienen manchmal auch größere, von *Helianthemum* freie Abschnitte zu überfliegen, während sie in anderen Fällen oft lange Zeit von Blüte zu Blüte fliegen konnten, ohne auf ausgedehntere blütenfreie Stellen zu gelangen. Über blütenlose Bodenflächen flogen die Bienen rasch dahin und der Flug wurde erst in der Nähe der blühenden Stöcke verlangsamt. (Ähnlich verhielt sich auch *Bombylus fuliginosus* bei seinen Nahrungsflügen, worüber bereits auf S. 37 f. gesprochen wurde.) Wenn eine Biene von einer Blüte zu einer anderen derselben Pflanze flog, dann war ihr Flug langsam und wohlgezielt. Dabei hielt sie öfters bestimmte Richtungen ein, was aber nicht hinderte, daß sie in kurzen Zeiträumen, oft inner-

<sup>1)</sup> Es wäre noch zu untersuchen, ob sich dies immer und überall so verhält. Kerner von Marilaun sagt in seinem „Pflanzenleben“ (2. Aufl., 2. Bd., S. 195), daß *Helianthemum* „Eintagsblüten“ besitzt. Doch kann man an einer anderen Stelle desselben Werkes (S. 194) im Gegensatz dazu lesen, daß bei *Helianthemum alpestre* und den meisten Arten der Gattung *Helianthemum* zwischen dem Anfange und dem Ende des Blühens der einzelnen Blüte ein Zeitraum von drei Tagen liegt. — Auch in den Schriften von Hermann Müller erhält man keine klare Auskunft über die Blühdauer der verschiedenen *Helianthemum*-Arten. Was bei Knuth (Handbuch der Blütenbiologie, II, 1, S. 134 bis 137) zusammengestellt ist, befriedigt in dieser Hinsicht ebenfalls nicht. — Eine vergleichende Untersuchung über die Funktionsdauer der Einzelblüte verschiedener *Helianthemum*-Arten wäre demnach sehr willkommen.

halb einer Minute, eine und dieselbe Blüte auch wiederholt besuchte, trotzdem in nächster Nähe zahlreiche von ihr noch nicht besuchte *Helianthemum*-Blüten sich befanden.<sup>1)</sup>

Da an den Beobachtungspätzen fast immer ein mäßiger Wind wehte, ließ sich unschwer (Windmethode, S. 45 ff.) feststellen, daß die Bienen ohne Rücksicht auf die Windrichtung sich aus der Ferne den Sonnenröschen näherten. Die Fernorientierung der Honig-

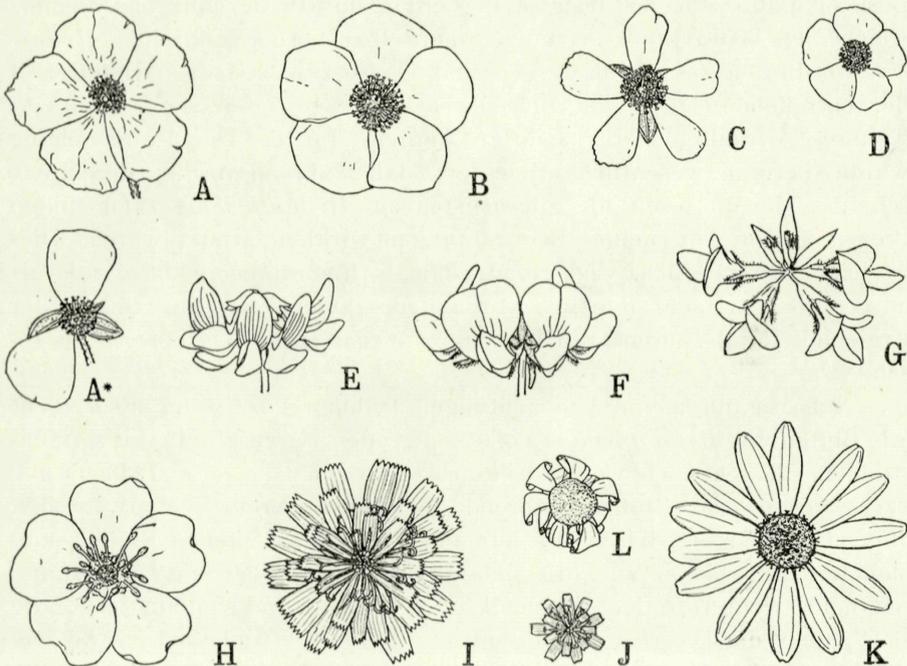


Fig. 81. Blüten von *Helianthemum obscurem* und andere Blüten, die von *Helianthemum*-Bienen befliegen wurden.

A große Blüte von *Helianthemum obscurem* mit breiten, noch zerknitterten Blumenblättern, B eine solche Blüte mit bereits geglätteter Blumenkrone, C eine Blüte dieser Art mit besonders schmalen Blumenblättern, D eine besonders kleine Blüte. A\* Aussehen einer großen *Helianthemum*-Blüte nach Wegnahme von drei Blumenblättern. — E Blütenstand von *Hippocrepis comosa*, F, G von *Lotus corniculatus* (Ansicht von der Seite und von oben), H Blüte von *Potentilla pedata*, I Blütenkörbchen von *Leontodon crispus*, J von *Crepis neglecta*, K von *Senecio rupestris*, frisch aufgeblüht, L eben verblühtes Körbchen von *Senecio rupestris*. — (Natürl. Größe.)

bienen war somit eine optische. Da es nach den Untersuchungen von Frisch feststeht, daß beim Zusammenwirken von Farbe und Form erstere die Hauptrolle spielt, so wollte ich zunächst feststellen, ob auch beim Besuch der *Helianthemum*-Blüten die Form dieser Blüte für den

<sup>1)</sup> In dieser Hinsicht haben die Honigbienen ebensowenig wie die anderen blütenbesuchenden Insekten ein ausgesprochenes „Ortsgedächtnis“.

Erfolg der optischen Fernwirkung von so geringer Bedeutung ist.<sup>1)</sup> Ich stellte somit hier folgende Frage: Hindern bestimmte Formabweichungen der *Helianthemum*-Blüte die Besucher „normaler“ Blüten am Anflug und am Besuche derartig abweichender Blüten? Dabei war natürlich vorausgesetzt, daß solche Blüten hinsichtlich der anderen optischen Eigenschaften im wesentlichen miteinander übereinstimmen.

Als Vorbedingung für die richtige Beurteilung der Anflüge und Besuche mußte zunächst festgestellt werden, ob jede der einzelnen Bienen, welche ich beobachtete, wirklich unmittelbar vorher zahlreiche *Helianthemum*-Blüten besucht hatte. Es mußte also zunächst die Artstetigkeit der betreffenden Biene im Blütenbesuch nachgewiesen sein, bevor ihr weiteres Verhalten berücksichtigt werden durfte. Die Untersuchung wurde dadurch wesentlich erleichtert, daß während des mittleren Abschnittes der Blütezeit die allermeisten auf *Helianthemum* sammelnden Bienen in der Zeit meiner Beobachtungen wirklich artstet waren. Dies ist leicht verständlich, weil gerade damals *Helianthemum obscurum* als ausgesprochene, sehr reichlich vorhandene Pollenblume hinsichtlich der Ergiebigkeit an Blütenstaub keinem nennenswerten Wettbewerb ausgesetzt war.

Ich begann meine Beobachtungen frühmorgens, wenn noch nicht alle Blüten von *Helianthemum* vollständig offen waren. In diesen Morgenstunden sah ich noch verschiedene Zustände des Öffnungsvorganges der Blüten, während die Bienen bereits lebhaft an den offenen sammelten. Ich stellte nun fest, daß die in offenen Blüten sammelnden Honigbienen auch die sich eben öffnenden oder erst halbgeöffneten, noch trichterförmigen Blumenkronen befliegen und sich aus jenen, die sich schon dazu eigneten, Blütenstaub holten. Obgleich hier beträchtliche Unterschiede in der Form vorlagen, zeigten sich doch keine Unterschiede in der Art des Anfluges im Vergleiche zum Anflug auf voll erblühte Blumenkronen. Da mit diesen Formverschiedenheiten auch Größenunterschiede verbunden waren, so zeigte diese Beobachtung auch, daß die Größenunterschiede innerhalb der natürlichen Vorkommnisse die Art der Anflüge nicht merklich beeinflussten. Dementsprechend sah ich auch dann, wenn eine Biene bei den Besuchen ganz offener Blüten von einer großen zu einer besonders kleinen (Fig. 81 D) flog, nichts Auffallendes. Auch der Umstand, daß die Kronblätter der Blüten, die sich eben erst geöffnet hatten, im Gegensatz zu länger erblühten noch stark zerknittert waren (Fig. 81 A), ließ keinen Einfluß auf Anflug oder Besuch erkennen. Ferner war die

<sup>1)</sup> „Wo Farbe und Form in Konkurrenz treten, scheint die Farbe für die Biene von größerer Bedeutung zu sein.“ (Frisch, K. v., Farbensinn und Formensinn der Biene, S. 63.)

natürliche Variation der Kronblattgestalt, wie sie in Fig. 81 dargestellt ist, für den Verlauf des Anfluges belanglos: es schien für die Biene gleichgültig, ob infolge der Form des einzelnen Kronblattes deren Gesamtheit eine einheitliche, annähernd runde Schüssel bildete (Fig. 81 B) oder einen fünfteiligen Stern (Fig. 81 C). Wenn dann einzelne Blüten beim Verblühen ihre Kelchblätter schlossen und noch Kronblätter unregelmäßig über den Kelchrand emporragten, so wurden auch diese Blüten von den Besuchern offener *Helianthemum*-Blüten beachtet und besflogen. Die Biene näherte sich einer solchen Blüte, setzte sich aber nicht mehr auf ihr nieder, was nicht weiter verwunderlich ist, da die Staubbeutel in diesem Zustande nicht mehr zugänglich waren.<sup>1)</sup>

Durch die beim Blütenbesuch ausgelösten Reizbewegungen der Staubfäden wird, wie schon erwähnt, das Aussehen der Blüte ebenfalls verändert (Fig. 80). Trotzdem wurden die Blüten mit kegelförmig beisammenstehenden (ungereizten) Staubblättern von den Bienen in gleicher Weise besucht wie Blüten mit aufgelockertem (gereiztem) Andröceum.

Schließlich sei hier noch besonders hervorgehoben, daß es den Honigbienen, welche eben auf voll besonnten Blüten gesammelt hatten, allem Anscheine nach vollständig gleichgültig war, wenn einzelne Blumenblätter ganz oder teilweise die Schlagschatten benachbarter Pflanzenteile trugen oder wenn sie sich gänzlich im Schatten befanden: die beschatteten Blüten wurden von den schattenlosen her gradeso besucht wie weitere schattenfreie.

Alle diese Unterschiede, welche man im weitesten Sinne als natürliche Formunterschiede auffassen kann, treten somit in ihrer Wirkung auf die Bienen hinter der Wirkung der Farbe so weit zurück, daß sie im Vergleich zu anderen störenden Einflüssen beim Blütenbesuch praktisch keine besondere Rolle spielen.

#### b) Der Besuch künstlich veränderter Blüten.

Beträchtliche Formveränderungen der Blüten habe ich dadurch erzielt, daß ich von normalen *Helianthemum*-Blüten einzelne Kronblätter wegnahm und die übrigen unversehrt an ihrer Stelle beließ

<sup>1)</sup> Ich habe es bei diesen und den meisten folgenden Beobachtungen absichtlich unterlassen, die beobachteten Fälle zu zählen und davon eine Statistik anzufertigen. Es war für mich viel wichtiger, möglichst genau und sorgfältig die Beschaffenheit jedes einzelnen Anfluges zu beobachten und dadurch ein allgemein gültiges Bild des Benehmens der Tiere zu erhalten. Bei der Vornahme von Zählungen werden in solchen Fällen nur allzuleicht die einzelnen Beobachtungen weniger genau, da man hauptsächlich darauf Bedacht nimmt, daß keine Beobachtung für die Zählung verloren geht. — Diese Überlegung hat mich aber nicht daran gehindert, in manchen Fällen, wo mir dies wünschenswert und leicht möglich erschien, auch Zählungen der Anflüge und Besuche vorzunehmen.

(Fig. 81 A\*). Diese gewaltsamen Abänderungen nahm ich am natürlichen Standorte vor und beobachtete unmittelbar hernach das Verhalten der Bienen gegenüber solchen Blüten. Bienen, die eben von unversehrten *Helianthemum*-Blüten herkamen, besuchten auch die so veränderten Blüten, selbst wenn sie nur mehr ein einziges Kronblatt besaßen. Auch in diesen Fällen sah ich beim Anflug und Besuch nichts Auffallendes.

Wesentlich anders verhielten sich aber die Bienen, als ich an einer reichblühenden *Helianthemum*-Pflanze bei den meisten Blüten sämtliche Kronblätter entfernte. Wenn dieser Eingriff nicht zu spät am Tage geschah, blieben in einem solchen Falle die Kelchblätter offen und aus ihrer Mitte ragten dann als trüb-rötlichgelber Schopf die den Fruchtknoten umgebenden Staubgefäße empor. Die Bienen, welche aus der Ferne von *Helianthemum*-Blüten herkamen, flogen immer zuerst auf eine der wenigen, noch an der Pflanze vorhandenen unversehrten Blüten zu und besuchten sie. Zunächst wurden die kronenlosen Blüten von diesen Bienen nicht beachtet. Später kam es manchmal vor, daß eine kronenlose Blüte, die sich unmittelbar neben einer gerade besuchten unversehrten Blüte befand, als nächste besucht wurde. Erst nachdem eine Biene auf diese Weise entdeckt hatte, daß es auch in solchen abgeänderten Blüten den gewohnten *Helianthemum*-Pollen gab, sammelte sie dann auf verschiedenen kronenlosen Blüten derselben Pflanze weiter, ohne deshalb die ihr in den Weg kommenden kronentragenden Blüten zu meiden. Von fern ankommende Bienen flogen aber auch weiterhin immer zuerst auf eine der unversehrten Blüten zu und besuchten sie.

Schließlich ersetzte ich bei zahlreichen am Beobachtungsorte befindlichen *Helianthemum*-Blüten die natürliche gelbe Blumenkrone durch eine künstliche Krone aus weißem „Seidenpapier“, die dem natürlichen Vorbild in ihrer Gestalt so getreu nachgebildet war, daß sie sogar die an den Blumenblättern häufig vorkommenden Büge (Zerknitterung) erkennen ließ. Dabei traf ich Vorsorge, daß die Gesamtheit der Staubblätter einer solchen künstlich veränderten Blüte gerade so sichtbar und zugänglich blieb wie in einer unversehrten, vollkommen geöffneten Blüte. Bei solchen Versuchen mußte darauf geachtet werden, daß die so abgeänderten Blüten an einigen Stellen des Bestandes im Vergleiche zu den benachbarten unversehrten sich derart in der Überzahl befanden, daß letztere dort inmitten von Blüten mit künstlichen Kronen waren. Auch dann erzielte ich in den allermeisten Fällen weder einen Anflug noch einen Besuch der abgeänderten Blüten, obgleich die daneben befindlichen unversehrten Blüten wie gewöhnlich besucht wurden. Nur in einem Falle bemerkte eine Biene,

die in einer natürlichen Blumenkrone sammelte, beim Abflug von dieser eine etwa 2 cm daneben stehende Blüte mit künstlicher Krone, flog auf sie zu, setzte sich kurz auf die Staubblätter und besuchte im unmittelbaren Anschluß daran noch zwei weitere Blüten mit weißer Papierkrone. In einem anderen Falle wurde eine solche Blüte aus einer Entfernung von 6 cm angefliegen, aber nicht besucht. Der erste Anflug aus der Ferne galt aber auch in diesen Fällen einer unversehrten Blüte der betreffenden Blütengruppe. Diese Versuche lassen klar erkennen, daß auch bei Verwendung von künstlichen Blumenkronen, die sorgfältigst den natürlichen in ihrer Form nachgebildet waren, wenn die wirksame Farbe fehlte, die anlockende Fernwirkung auf die Honigbienen ausblieb. Die noch vorhandene trübgelbe Farbe des verhältnismäßig kleinen Staubblattbüschels reichte gerade noch hin, um — vielleicht nur gemeinsam mit dem Duft — in wenigen Fällen aus allernächster Nähe eine Biene anzulocken. Dagegen gelang es mir leicht, die auf unversehrten *Helianthemum*-Blüten sammelnden Bienen mit Hilfe orangegelber Papierkronen anzulocken, wenn ich diese auf die Äste der *Helianthemum*-Pflanze hinlegte oder sie an einem Stiele befestigt daneben in den Boden steckte. Diesen nur grob nachgebildeten, völlig flachen Papierkronen fehlte der von den natürlichen Blüten ausgehende Duft, da sie nicht in Verbindung mit den gewohnten Staubblättern dargeboten wurden; sie waren aber dennoch imstande, gleich den unversehrten natürlichen *Helianthemum*-Blüten die den *Helianthemum*-Pollen sammelnden Bienen aus der Ferne heranzulocken, weil sie das Wesentliche für die optische Fernwirkung, die gelben Schauflächen, in ausreichendem Maße besaßen.

Die in den beiden letzten Absätzen wiedergegebenen Versuche und Beobachtungen zeigen demnach mit voller Sicherheit folgendes:

1. Die Blumenkrone von *Helianthemum* ist die notwendige Voraussetzung für die optische Fernanlockung der in solchen Blüten Pollen sammelnden Honigbienen.

2. Wenn bei der optischen Fernwirkung der Blumenkrone von *Helianthemum* tatsächlich Farbe und Form zusammenwirken, dann kann dabei die Form nur eine ganz untergeordnete Rolle spielen. Vielleicht ist die Form in diesem Falle überhaupt praktisch belanglos.

3. Nach Wegnahme der Blumenkrone kann eine Blüte von *Helianthemum* auf pollensammelnde Bienen, die von unversehrten *Helianthemum*-Blüten herkommen, nur mehr aus einer Entfernung von wenigen Zentimetern eine anlockende Wirkung ausüben. Diese schwache Wirkung wird nicht verbessert, wenn an Stelle der weggenommenen natürlichen Krone eine völlig gleichgestaltete helle, aber farblose künstliche Krone angebracht wird.

### 3. Die Bindung an Gelb als Folge des Besuches der Blüten von *Helianthemum obscurum*.

An meinen Beobachtungsplätzen gab es außer den in der Überzahl vorhandenen Blüten von *Helianthemum* auch noch andere Blüten. Viele von diesen waren an ihren Kronen gleichmäßig gelb, wobei die Farbe den *Helianthemum*-Blüten im Farbton entweder ähnlich war oder sich von diesen mehr oder weniger unterschied. Häufig waren gelbe Köpfchen der Korblütler *Leontodon crispus* Vill., *Crepis neglecta* L. und *Senecio rupestris* W. K., aber auch andere gelbe Blüten, wie die von *Lotus corniculatus* L., *Hippocrepis comosa* L. und *Potentilla pedata* Nestl. Daneben zeigten sich ab und zu auch andere gelbbühende Arten (*Ranunculus*, *Hypericum*), die aber wegen ihres spärlichen Auftretens für meine Untersuchungen nicht wesentlich in Betracht kamen. Auch *Anthemis arvensis* L. var. *incrassata* Lois., deren Köpfchen (ähnlich wie *Chrysanthemum leucanthemum* L.) am Rande der gelben Scheibe lange weiße Zungenblüten tragen, blühte dort häufig. Daneben zeigten sich oft die kleinen weißen bis blaßpurpurnen Blüten von *Aethionema saratile* (L.) A. Br. (Tafel 1, Fig. 8). *Veronica Jacquini* Baumg. (Tafel 1, Fig. 12) mit ihren blauen Blumenkronen, *Campanula capitata* Sims. (= *lingulata* W. K.) mit den köpfchenförmig am Sprossende zusammengedrängten violetten Blüten und die ersten blühenden Salbeibüschel (*Salvia officinalis* L.) mit ihren blauvioletten Blumen brachten weitere Abwechslung in das vorwiegend gelbe Blütengemisch dieser Karstflächen.

Von allen den genannten Pflanzen fanden bei den Bienen, welche in den *Helianthemum*-Blüten Pollen sammelten, nur die mit einheitlich gelben Blüten und Blütenständen Beachtung. Dies geschah in der Weise, daß die Bienen unmittelbar nach den Besuchen der *Helianthemum*-Blüten oft auch gegen benachbarte gelbe Blüten anderer Arten bis auf eine Entfernung von 1 cm oder noch näher hinflogen, worauf sie sogleich, ohne sich auf die betreffende Blume zu setzen, raschen Fluges wieder davoneilten und sich einer anderen gelben Blüte zuwandten. Traf die Biene dabei wieder auf eine *Helianthemum*-Blüte, dann ließ sie sich sofort auf ihr nieder und sammelte Pollen; war es aber eine gelbe Blume anderer Art, so unterblieb der Besuch und die Biene flog rasch weiter. Dieses Verhalten ist uns nach den Untersuchungen von Frisch vollkommen verständlich: durch den lange währenden Besuch so vieler *Helianthemum*-Blüten war in den Bienen nicht nur eine optische Bindung an die gelbe Farbe der Blumenblätter und Staubgefäße, sondern auch gleichzeitig eine chemische Bindung an den (für uns Menschen wenig auffallenden) Duft der Blüte zustande gekommen. Da in diesen Fällen, wie schon vorhin festgestellt wurde, bei der Fernanlockung durch derartig satt gefärbte

Blüten immer die optische Fernwirkung die Hauptrolle spielt und die chemische Wirkung (Duft) der Blüte sich erst geltend macht, wenn sich die Biene schon knapp vor ihr befindet, so mußten auf diese Weise infolge des Vorhandenseins verschiedener gelber Blütenarten im Sinne eines ökonomischen Blütenbesuches zahlreiche „Fehlflüge“ („Irrtümer“) zustande kommen. Es ließ sich also die Honigbiene bei den fortgesetzten Anflügen gegen gelbe Blumen immer nur dann auf eine Blüte nieder, wenn diese den gewohnten Duft des Sonnenröschens hatte — und demnach auch ein solches war. Es wurde somit durch die fortgesetzte Sammeltätigkeit eine Bindung an Gelb geschaffen, welche bei den Sammelflügen unter den verschiedenen am Standorte vorhandenen Blüten nur die gleichgefärbten zur engeren Auswahl durch den Geruchssinn der Biene zuließ.

Nach den soeben gemachten Feststellungen wollen wir nun nochmals auf die Frage nach der Bedeutung der Blütenform für das Zustandekommen der Anflüge und Besuche zurückgreifen. Wir wollen nachsehen, ob bei diesen „irrtümlichen“ Anflügen der *Helianthemum*-Bienen gegen andersartige gelbe (in diesem Falle pollenärmere) Blumen sich vielleicht eher eine qualitative Wirkung der Formverschiedenheit geltend machte als bei der natürlichen Variation und den von mir vorgenommenen künstlichen Abänderungen der *Helianthemum*-Blüten. Ein Blick auf die in Fig. 81 E bis L zusammengestellten Umrisse genügt, um zu zeigen, wie sehr die meisten dieser gelben Objekte in Form und Größe von den *Helianthemum*-Blüten (Fig. 81 A bis D) abweichen. Die kleinen Blütenköpfchen von *Crepis neglecta* (Fig. 81 J) zeigen ebenso wie die um vieles größeren von *Leontodon crispus* (Fig. 81 I) einen stark zackigen Umriß, bei welchem tiefere und seichtere Einschnitte unregelmäßig miteinander abwechseln. Die Blüten von *Potentilla pedata* (Fig. 81 H) sind im Umriß nicht viel anders als die von *Helianthemum obscurum*; im Gegensatze dazu weichen von diesen die typischen „Schmetterlingsblüten“ von *Lotus corniculatus* (Fig. 81 F, G, ferner Tafel 2, Fig. 7) und *Hippocrepis comosa* (Fig. 81 E) sehr beträchtlich ab. Besonders hervorzuheben ist schließlich noch, daß sowohl die frischen (Fig. 81 K) als auch die gerade verblühten (Fig. 81 L) Köpfchen von *Senecio rupestris* trotz ihrer großen Formverschiedenheit in gleicher Weise die Flügel der *Helianthemum*-Bienen fast bis zur Berührung an sich heranlenkten. Alle die genannten gelben Blumen wurden wohlgezielt angefliegen. Daraus erschen wir, daß selbst so große Abweichungen von der Gestalt der *Helianthemum*-Blüten, wie sie bei den erwähnten gelben Blumen vorkommen, nicht imstande sind, die durch die gelbe Farbe bewirkte Fernanlockung zu verhindern oder auffallend zu beeinträchtigen.

Mit der eben gemachten Feststellung soll aber nicht gesagt sein, daß den Honigbienen ein Unterscheidungsvermögen und ein Gedächtnis

für Blütenformen („Formensinn“) fehlt. Frisch hat ja bei seinen Versuchen<sup>1)</sup> eine deutliche künstliche Bindung („Dressur“) an bestimmte Blütenformen zustande gebracht. Ich zweifle nicht, daß man unter hiefür besonders günstigen Umständen auch eine natürliche Bindung an die Form bestimmter von Bienen besuchten Blüten wird nachweisen können.<sup>2)</sup> Nur sind die mannigfaltigen Verhältnisse, die bei den wildwachsenden Pflanzen in der freien Natur vorliegen, für das Zustandekommen einer so deutlich ausgeprägten Bindung an die Blumenform weit ungünstiger als bei den mit Absicht sozusagen schematisch durchgeführten Versuchen von Frisch. Beim Besuch natürlicher Blüten kann in einer Biene nur eine Bindung an die bei dieser Blütenart vorkommende Mannigfaltigkeit, also an den betreffenden Formenkreis erwartet werden. Diese Formenmannigfaltigkeit wird sich in den meisten Fällen so sehr mit der Mannigfaltigkeit der Blüten anderer Pflanzenarten decken, daß sich die Bindung an einen Formenkreis bei Beobachtungen in der freien Natur erst bei der Durchführung umfangreicher Zählungen bemerkbar machen dürfte. Da ich nicht die Absicht hatte, das Formproblem mit Hilfe der *Helianthemum*-Bienen weiter zu verfolgen, habe ich es unterlassen, solche zeitraubende statistische Untersuchungen auszuführen.

Alles, was ich über die Verlässlichkeit der Bindungen für den Blütenbesuch sagte, gilt, wie ich bereits betonte, nur für jene Zeit, in welcher die *Helianthemum*-Blüten in großer Menge vorhanden waren und dadurch für die Biene die wichtigste und ausgiebigste Pollenquelle ihres Flugbereiches darstellten. Sobald der Höhepunkt der Blütezeit überschritten war und die *Helianthemum*-Blüten an Zahl merklich abzunehmen begannen, mußte diese Pflanze ihre Wichtigkeit als Pollenquelle nach und nach immer mehr einbüßen. Dieser Umstand hat sich auch im Verhalten der pollensammelnden Bienen schließlich bemerkbar gemacht. Ich habe auch gegen Ende der Blütezeit von *Helianthemum* das Benutzen der Bienen genau verfolgt und dabei die immer weitergehende Abnahme der Artstetigkeit dieser vordem so artsteten Blütenbesucher nachgewiesen. Zunächst sah ich, wie in der Zeit, wo die Blütenköpfchen von *Leontodon crispus* schon weit häufiger waren als die *Helianthemum*-Blüten, die „irrtümlichen“ Anflüge der *Helianthemum*-Bienen bei den *Leontodon*-Köpfchen an Zahl wesentlich zunahmten. Immer häufiger konnte ich sehen, daß sich die Bienen bei solchen Anflügen gegen andersartige gelbe Blüten und Blütenstände auch kurze Zeit auf ihnen nieder-

<sup>1)</sup> z. B. bei den Versuchen mit der „Strahlenform“ und der „Enzianform“. (Vgl. Frisch, K. v., Farbensinn und Formensinn der Biene, a. a. O. S. 66 ff.)

<sup>2)</sup> Weit mehr als beim Besuch der einzelnen Blüte dürfte sich der Formensinn der Biene bei der räumlichen Orientierung des Tieres auf größeren Wegstrecken, z. B. beim Aufsuchen des Nestes (Bienenhauses) geltend machen.

ließen und sammelten, um aber zunächst immer wieder zu den gewohnten Sonnenröschen zurückzukehren und dort zu sammeln. Schließlich wurde die Unstetigkeit der Bienen so groß, daß ich öfters feststellen konnte, wie manche der *Helianthemum*-Bienen auch andere als gelbe Blumen anflögen und sogar besuchten. Es war also nicht nur die Artstetigkeit, sondern auch schon die Farbstetigkeit vollständig ins Wanken gekommen. Von hiehergehörigen Beobachtungen will ich nur ein Beispiel kurz besprechen. Ich sah am 20. Juni, wie eine Biene, welche eben *Helianthemum* besucht hatte, weite Strecken von einer gelben Blume zur anderen flog, ohne unter ihnen eine *Helianthemum*-Blüte zu finden. Sie ließ sich auf keiner dieser andersartigen gelben Blumen nieder. Da wendete sie sich nun ganz unerwartet einer dort blühenden Pflanze von *Echium vulgare* zu und begann die daran befindlichen blau-bis rotvioletten Blüten lebhaft zu besuchen. Damals sah ich auch, wie *Helianthemum*-Bienen durch die schmutzigenrosenfarbigen Blüten von *Trifolium dalmaticum* Vis. abgelenkt wurden. Nach einer solchen Ablenkung kehrte die Biene wieder zu den gewohnten *Helianthemum*-Blüten zurück und zeigte dann, wenn diese genügend zahlreich waren, wieder eine Zeitlang eine ausgesprochene Artstetigkeit im Besuche. Verschiedene gelbe Blumen anderer Arten wurden dazwischen wohl angeflogen, aber nicht besucht. Mittlerweile waren aber schon andere Bienen zu eifrigen Besuchern der unauffälligen Kleeblüten geworden.<sup>1)</sup> Mit dem Ende der Blütezeit von *Helianthemum* war die Unstetigkeit der früheren Besucher dieser Blüten schon so weit vorgeschritten, daß der Übergang zur Betätigung an anderen Blüten vorbereitet, wenn nicht schon durchgeführt war.

Das eben geschilderte allmähliche Lockerwerden der bisherigen Bindung infolge der sich immer weiter vermindern den Zahl der gewohnten Blüten dürfte bei der Honigbiene geradeso wie beim

<sup>1)</sup> Diese in kugeligen Köpfchen beisammenstehenden Blüten waren infolge ihrer wenig auffallenden, unreinen Färbung sehr schwer von dem mit kleinen Felsstücken bedeckten Boden zu unterscheiden, zumal die Sprosse ziemlich flach dem Gestein auflagen. Selbst ein geschulter Mensch konnte diese Blütenstände aus der Ferne nur mit Mühe rasch erkennen. Ich gewann den Eindruck, daß solche Blüten auch für die Honigbienen nur schwer mit Hilfe der Augen aufzufinden waren. Dies sah man klar aus dem Benehmen der Bienen beim Anflug, der sich außerordentlich von dem Anflug auf *Helianthemum*-Blüten und andere, weithin sichtbare Blumen unterschied. Die Bienen flogen sehr niedrig über den Kleepflanzen in einer Höhe von etwa 1 cm, und es sah so aus, als ob sie dabei die Pflanzenteile fast berührten, während sie im langsamsten Fluge in krummen Bahnen darüber hinwegstrichen. Man sah nichts von einem wohlgezielten Anflug auf die Blüten. Das ganze Benehmen deutete darauf hin, daß die Bienen diese Kleeblüten mit Hilfe des Duftes auffanden. Das Überfliegen in so geringer Höhe zeigte an, daß die Reichweite der Duftwirkung nur gering sein konnte. — Eine Umstellung des Blütenbesuches von *Helianthemum*-Blüten auf solche Kleeblüten setzte somit ganz beträchtliche „psychische“ Umstellungen auf Grund der Abnahme des Pollenvorrates von *Helianthemum* voraus.

Taubenschwanz und bei dem Abendschwärmer *Deilephila livornica* Esp. dadurch erleichtert werden, daß wohl auch bei der festesten Bindung von Zeit zu Zeit immer wieder ohne erkennbare äußere Ursachen Lockerungen der Bindung sich zeigen.<sup>1)</sup> In dem vorliegenden Falle könnte man sagen: Selbst bei der festesten Bindung an die optischen und chemischen Eigenschaften der Blüte von *Helianthemum* dürften von Zeit zu Zeit Besuche bei Blüten anderer Arten eingeschaltet werden, die aber den Zustand der bisherigen Bindung nicht wesentlich beeinflussen können, solange die *Helianthemum*-Blüten vorherrschend und ergiebig bleiben. Wenn im Augenblick einer solchen Lockerung der bisherigen Bindung in der Nähe des Tieres gerade andere ergiebige Blumen vorhanden sind, welche nun eine anlockende Wirkung auf die Biene ausüben, nachdem sie bisher nicht beachtet wurden, so kann auf diese Weise jetzt leicht die Umstellung der noch bestehenden Bindung an die Beschaffenheit einer bestimmten Blüte auf die Bindung an die Beschaffenheit einer anderen Blüte erfolgen. Eine solche Umstellung wird desto rascher zu einer neuen „festen“ Bindung führen, je spärlicher und je weniger ergiebig die bisher ausgenützten Blüten am Ende ihrer Blütezeit werden. Künftige Untersuchungen haben nun festzustellen, ob und wie weit solche „spontane“ Lockerungen bisher fester Bindungen auch bei der Honigbiene vorkommen. Die wichtigste Veranlassung zur Abänderung einer Bindung dürfte wohl auch bei der Biene die „negative Erfahrung“ beim Blütenbesuche sein.

Ich habe noch nicht davon gesprochen, wie man sich das Entstehen der festen Bindung an den Besuch der *Helianthemum*-Blüten vorzustellen hat. Da Frisch Versuche mit den gelben Pollenblüten von *Papaver nudicaule* ausgeführt hat, können wir die dabei gewonnenen Ergebnisse ohne Bedenken auch auf unseren Fall anwenden. Der ganze Vorgang spielte sich demnach vermutlich folgendermaßen ab: „Sucherbienen“ haben am Beginne der Blütezeit immer häufiger offene Blüten von *Helianthemum* gefunden und davon die „Sammlerbienen“ ihres Stockes verständigt, indem sie, mit dem ersten *Helianthemum*-Pollen beladen, vor ihnen „Schwänzeltänze“ aufführten.<sup>2)</sup> Diese Sammlerinnen flogen daraufhin ins Freie und fanden bei den Anflügen auf verschiedene Blumen auch die Blüten von *Helianthemum*. An diesen veranlaßte sie der Duft des *Helianthemum*-Pollens, den sie sich

<sup>1)</sup> Vgl. Knoll, Fr., Lichtsinn und Blütenbesuch des Falters von *Deilephila livornica* (Zeitschr. f. vergl. Physiologie, 2. Bd., 1925, S. 374). — Die feineren Einzelheiten dieser Schwankungen in der „Festigkeit“ der Bindung sind noch ganz unbekannt, ebenso wie ihre Abhängigkeit von äußeren und „inneren“ Einflüssen. (Vgl. auch die Angaben über *Macroglossum* in meinen Ins. u. Bl. III, S. 264.)

<sup>2)</sup> Frisch, K. v., Über die „Sprache“ der Bienen (Zool. Jahrbücher, Abt. f. allg. Zool. u. Physiol., 40. Bd., 1923), S. 76 ff.; daselbst über „Sucher“ und „Sammler“ S. 120 f.

durch Betasten der vor ihnen tanzenden „Sucherinnen“ noch innerhalb des Stockes eingepriegt hatten, hier ihre Sammeltätigkeit zu beginnen. Während dabei Duft und Farbe der Blüte andauernd auf die pollensammelnde Biene einwirkten, wurde der Grund zu jener festen Bindung gelegt, die schließlich zu der von mir geschilderten, ausgesprochenen Artstetigkeit im Blütenbesuche führte. Die ersten Bienen, die an jedem Morgen ins Freie flogen und den *Helianthemum*-Pollen heimbrachten, verständigten jedesmal die anderen von der andauernden Ergiebigkeit der *Helianthemum*-Blüten, worauf sich deren Sammeleifer an diesen Blüten auslebte. Die so entstandenen und von Tag zu Tag verstärkten Bindungen an Farbe und Duft der *Helianthemum*-Blüten mußten sich an jedem Morgen zunächst bei den am frühesten ausfliegenden „Sucherinnen“ geltend machen, hernach aber auch an allen später ausfliegenden „Sammelerinnen“ und sich jedesmal weiter festigen, solange die *Helianthemum*-Blüten häufig und ergiebig waren. Ebenso mußte später, als sich die Blütezeit ihrem Ende näherte, die zunehmende Unstetigkeit zunächst bei der Tätigkeit der „Sucherinnen“ zur Geltung kommen und dann auch auf die anderen Bienen des Schwarmes übergehen.<sup>1)</sup>

Es wurde bereits früher (S. 491) erwähnt, daß die Blüten von *Helianthemum obscurum* an sonnigen Tagen gewöhnlich vom frühen Morgen bis in die ersten Stunden des Nachmittags für die Bienen zugänglich waren. Damit mußte also das Pollensammeln bald nach Mittag sein Ende finden. Womit beschäftigten sich dann diese Bienen bis zum Eintritte der Dunkelheit? Es ist wohl anzunehmen, daß dieselben Tiere dann eine Tätigkeit bei anderen Blumen begannen und sie bis zum Abend fortsetzten.<sup>2)</sup> Da ich darüber keine eigenen Beobachtungen anstellte, kann ich hier nur Vermutungen äußern. Die Bienen, welche täglich bis zum frühen Nachmittag *Helianthemum*-Pollen sammelten, konnten allenfalls die übrigen Stunden des Tages bei anderen Blüten mit dem Sammeln von Nektar verbringen. Dabei müßten diese Tiere neben der *Helianthemum*-Stetigkeit in derselben Zeit auch andere Stetigkeiten entwickeln, wobei diese in regelmäßiger Reihenfolge tagsüber einander ablösen. Daß dies der Fall war, ist möglich, ja sogar wahrscheinlich. Das tägliche Wiederanknüpfen an die *Helianthemum*-Stetigkeit wäre dann für die „Sucherbienen“ ebensowenig schwer wie für die Sammler, da ja die Bindung des Vortages auch noch am folgenden Tage nachwirkt, zumal es sich hier um die Nachwirkung der Hauptbeschäftigung des Tages handelt. Bei dem tagsüber regelmäßig erfolgenden Übergang von einer Stetigkeit zu einer anderen müßte sich zunächst eine

<sup>1)</sup> Zur Ergänzung des Inhaltes dieses Absatzes vergleiche man den Schlußabschnitt (Rückblick, S. 173 ff.) der eben zitierten Arbeit von Frisch über die „Sprache“ der Bienen.

<sup>2)</sup> Es wäre aber auch nicht ausgeschlossen, daß diese Tiere den Rest des Tages dann entweder ruhig sitzend oder irgendwie beschäftigt innerhalb des Stockes verbrachten.

kurzdauernde Unstetigkeit bemerkbar machen, wobei aber während einer solchen die Bienen nur zwischen der gerade spärlich (oder unergiebig) werdenden Blütenart und der anderen, in dieser Tageszeit als nächstes Besuchsobjekt in Betracht kommenden zu wählen hätten. Diese wenigen Andeutungen werden genügen, um zu zeigen, daß es sich hier und auch sonst beim Blütenbesuch in der freien Natur um sehr verwickelte Vorgänge handelt. Wenn man die Artstetigkeit im Besuch einer bestimmten Pflanze so rein antreffen will, wie ich sie für *Helianthemum* vorhin geschildert habe, so muß man also für die Beobachtungen und Versuche nicht nur den Höhepunkt der Blütezeit einer reichlich und lange blühenden Pflanze auswählen, sondern auch jene Tageszeit, in welcher diese Blüten am zahlreichsten und ergiebigsten sind. Und überdies ist Voraussetzung, daß man eine Pflanzenart vor sich hat, welche imstande ist, mit Hilfe der reichen Menge ihrer Blütenprodukte den größten Teil der Bienen der Gegend für eine möglichst lange Zeit des Tages an sich zu binden.

## II. Die Bindung an die Blau-Violett-Purpurgruppe mit Hilfe von Blüten.

Wenn man sich an die am Ende des vorigen Abschnittes hervorgehobenen Grundsätze hält, kann man bei den im Freien tätigen Honigbienen unter bestimmten Umständen ebensogut die Bindung an die Blau-Violett-Purpurgruppe der Farben erkennen und studieren wie die Bindung an die Gelbgruppe. Als Beispiel für die natürliche Bindung an jene Farbgruppe soll hier das Verhalten der an den Blüten von *Echium vulgare* beschäftigten Honigbienen beschrieben werden. Da ich bei den Auseinandersetzungen über den *Helianthemum*-Besuch manches mitgeteilt habe, was sich ohneweiters auch auf das Verhalten der Besucher von *Echium* übertragen läßt, so kann ich mich hinsichtlich des Benehmens der Bienen, die an den Besuch von *Echium*-Blüten gebunden sind, etwas kürzer fassen.

### 1. Die Beschaffenheit der Blüten von *Echium vulgare*.

*Echium vulgare* L. (Natternkopf), eine sehr verbreitete Pflanze trockener, steiniger Standorte, habe ich in derselben Gegend studiert, in welcher ich meine *Helianthemum*-Untersuchungen ausführte. Die Blütezeit (Juni, Juli) schloß sich an die von *Helianthemum obscurum* an, wobei eine Zeitlang beide Arten auch noch nebeneinander blühten. Ende Juni und Anfang Juli waren die Blüten am zahlreichsten. An sonnigen Tagen zeigten diese vom Morgen bis zum Abend einen sehr leb-

haften Insektenbesuch, an welchem sich besonders die Honigbiene und andere Bienenarten beteiligten.

Die stark zygomorphen Blüten von *E. vulgare* entstehen in wickelartigen, sehr dichten Infloreszenzen. Sie tragen innerhalb eines frei blätterigen grünen Kelches eine trichterförmige, unregelmäßig fünfklappige,

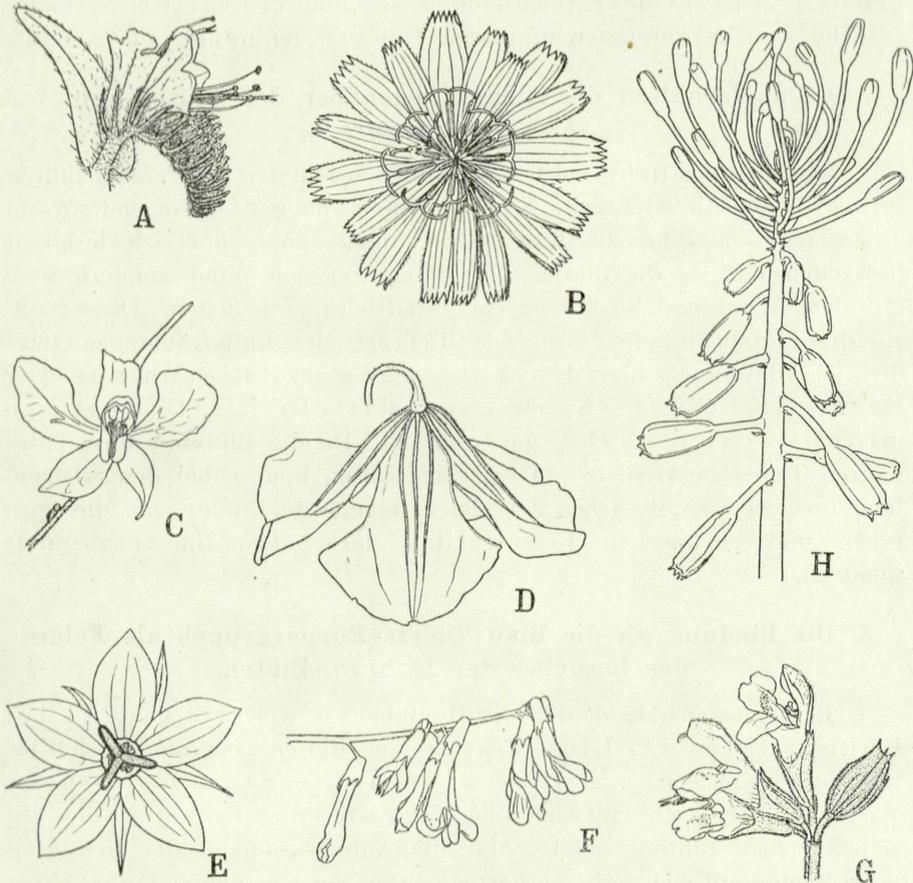


Fig. 82.

Blüten von *Echium vulgare* und andere Blüten, die von *Echium*-Bienen befliegen wurden.

A Blütenstand von *Echium vulgare* von der Seite, mit zwei offenen Blüten. B Blütenköpfchen von *Cichorium intybus*. C Blüte von *Delphinium consolida*. D Blüte von *Clematis viticella*. E Blüte von *Campanula ramosissima*. F Blütentraube von *Vicia dasycarpa*. G Stück eines Blütenstandes von *Salvia officinalis*. H oberes Ende des Blütenstandes von *Muscari comosum* (wiederholt aus Fig. 1, S. 28). — (Natürl. Größe.)

verwachsenblättrige Blumenkrone (Fig. 82 A). Im Augenblicke des Öffnens ist die Blumenkrone purpurrot. Die Staubbeutel der fünf Staubgefäße sind nun bereits offen, während zunächst die zwei narbentragenden Griffeläste noch parallel nebeneinander liegen. Die Blüten sind proterandrisch. Allmählich wird die Farbe der Krone immer mehr bläulich

und schließlich<sup>1)</sup> blauviolett bis indigoblau. Indessen streckt sich der Griffel, es spreizen auch die beiden Griffeläste auseinander und die Narben werden empfängnisfähig. Der basale Teil der Blumenkrone zeigt an seiner oberen Seite zwei der Länge nach tief gegen die Blütenmitte vorspringende Falten, durch die der Zugang zum Nektarraum in zwei voneinander getrennte Pforten geteilt wird. Eine deutlich abgegliederte Unterlage (Diskus) des Fruchtknotens scheidet reichlich Nektar aus, der sich im vereinigten untersten Teile der Kronröhre ansammelt.<sup>1)</sup>

## 2. Das Verhalten der Bienen gegenüber den Blüten von *Echium vulgare*.

Während des Höhepunktes der Blütezeit bildeten die *Echium*-Blüten für die Bienen die wichtigste Nektarquelle der ganzen Gegend. Wenn diese Tiere von Blüte zu Blüte flogen, konnte man ohne Schwierigkeit feststellen, daß sie die Blüten nicht nur gegen den Wind, sondern auch mit dem Wind und senkrecht zur Windrichtung befliegen. Diese vollständige Unabhängigkeit von der Richtung der Luftströmungen zeigt deutlich, daß auch hier die Anlockung der Bienen aus der Ferne nicht mit chemischen Mitteln (Duft), sondern mit optischen (Farbe) geschieht. Da die Blüten während des ganzen Tages zugänglich und ergiebig waren, konnte bei den wochenlang fortgesetzten Besuchen sehr leicht eine feste Bindung an die optischen und chemischen Eigenschaften der *Echium*-Blüten zustande kommen.

## 3. Die Bindung an die Blau-Violett-Purpurgruppe als Folge des Besuches der *Echium*-Blüten.

Es zeigte sich bald, daß die Honigbienen, welche während des Höhepunktes der Blütezeit bei den Blüten von *Echium* sich betätigten, keine der gelben Blüten des Standortes beim Vorüberfliegen irgendwie beachtetten. Es waren dies dieselben gelben Blüten, welche stets die Aufmerksamkeit der *Helianthemum*-Bienen auf sich gezogen hatten, Arten der Gattungen *Lotus*, *Hypericum*, *Crepis*, *Leontodon* und *Senecio*, ferner Spätblüten von *Helianthemum obscurum* und Blüten von *Verbascum thapsiforme* Schrad. Dagegen wurden von den *Echium*-Bienen die in der Nähe vorhandenen oder in Glasgefäßen mit Wasser hingestellten blauen, violetten und purpurnen Blüten verschiedenster Art fast immer wohlgezielt befliegen, aber nicht besucht. Auch bei diesen Anflügen zeigte es sich, daß sie ohne eine Beziehung zur Windrichtung erfolgten, daß sie also auch in jenen Fällen zustande kamen, wo der

<sup>1)</sup> Hinsichtlich weiterer Einzelheiten vergleiche man Knuth, P., Handbuch der Blütenbiologie, II, 2, S. 115 f. — Dort findet man auch ausführliche Listen der Besucher.

Wind den Duft nach einer Richtung von der Blüte hinwegwehte, aus der er nicht an das Geruchsorgan der Biene, an deren Fühler,<sup>1)</sup> gelangen konnte. Da sich mit der Windmethode prüfen ließ, wie weit andere ähnlich gefärbte Blüten ebenso wie die Blüten von *Echium* die Bienen mit Hilfe ihrer optischen Fernwirkung zu sich heranlockten, wurde bei der Beobachtung von Anflügen stets auch die gleichzeitig vorhandene Windrichtung festgestellt. Bei diesen Anflügen gegen andersartige, aber zu derselben Farbgruppe gehörige Blumen gelangten die Bienen wohlgezielt bis auf etwa 1 cm oder oft noch näher an diese heran und dann erfolgte plötzlich eine Änderung der bisherigen Flugrichtung und damit die Abkehr von dem erreichten Ziele. Bei solchen Annäherungen berührten die betreffenden Bienen nur sehr selten die Blume mit den Beinen. Wenn dies einmal ausnahmsweise geschah, ließen sie sich aber nicht auf einer derartigen Blume nieder. Es verhielten sich also die *Echium*-Bienen bei solchen „irrtümlichen“ Anflügen gradeso wie die *Helianthemum*-Bienen, nur daß es sich bei diesen um die Gelbgruppe und um eine Bindung infolge des Pollensammelns handelte. Auch die *Echium*-Bienen waren erst am Ende eines Anfluges imstande, mit Hilfe des Blütenduftes ihre bisherige Nektarquelle mit Sicherheit „wiederzuerkennen“.

Ich suchte nun auch bei diesen *Echium*-Bienen festzustellen, ob bei den Anflügen gegen ähnlich gefärbte andersartige Blüten deren Form und Größe eine irgendwie erkennbare Rolle spielt. Da waren zunächst am Standorte die Blüten von *Salvia officinalis* L. (Fig. 82 G) während der Blütezeit von *Echium* schon recht zahlreich vorhanden. Sie waren in der Größe den *Echium*-Blüten annähernd gleich, aber blasser in der Farbe (hellviolett) und hinsichtlich der Gestalt von ihnen stark verschieden. Trotz ihrem Nektarreichtum wurden sie von den *Echium*-Bienen nicht besucht, wenn auch nahe und wohlgezielt befliegen.<sup>2)</sup> An der Salbeiblüte angelangt, wendete sich eine solche Biene wieder sogleich von ihr weg. Die blauen Blüten von *Delphinium consolida* L. (Fig. 82 C), die in ihren Spornen Nektar enthalten, wurden ebenfalls ganz nahe angefliegen, aber ohne Ansätze zu einem Besuch.<sup>3)</sup> Die

<sup>1)</sup> Über die Fühler als Geruchsorgane der Biene vgl. Frisch, K. v., Über den Geruchssinn der Biene und seine blütenbiologische Bedeutung (Zool. Jahrbücher, Abt. f. allg. Zool. und Physiol., 1919, Bd. 37), S. 8; Über den Sitz des Geruchssinnes bei Insekten (ebenda 1921, Bd. 38); Methoden sinnesphysiologischer und psychologischer Untersuchungen an Bienen (Abderhalden, Handb. d. biol. Arbeitsmethoden, Abt. VI, Teil D), S. 138 ff.

<sup>2)</sup> Die Blüten von *Salvia officinalis* werden sonst in Süddalmatien sehr viel von Honigbienen besucht.

<sup>3)</sup> Der ganze Nektarvorrat ist bei *Delphinium consolida* nur bestimmten langrüsseligen Hummeln zugänglich, daneben auch Tagfalterlingen. Doch wurden auch schon öfters Honigbienen an diesen Blüten beobachtet, die dort infolge ihres zu kurzen Rüssels „vergeblich nach Nektar suchten“, während sie mit ihm in den Sporn eindrangen. (Knuth, P., Handbuch d. Blütenb., II, 1, S. 48.)

sattvioioletten großen Blüten von *Campanula ramosissima* Sibth. Sm. (Fig. 82 E) und die rotvioioletten, in Trauben angeordneten Blüten von *Vicia dasycarpa* Tén. (Fig. 82 F und Tafel 2, Fig. 5) fanden eine solche Beachtung ohne einen darauffolgenden Besuch. Sogar die im Verhältnis zu den *Echium*-Blüten sehr großen, dunkelvioletten Blumen von *Clematis viticella* L. (Fig. 82 D) wirkten sehr stark anlockend auf *Echium*-Bienen; sie wurden nahe befliegen, aber nicht besucht.<sup>1)</sup> Gegenüber den flachen Köpfchen von *Cichorium intybus* L. mit ihren blaßblauen Zungenblüten (Fig. 82 B) verhielten sich die *Echium*-Bienen ebenso.<sup>2)</sup> Sehr häufige Anflüge durch *Echium*-Bienen erzielte ich auch bei Blütenständen von *Muscari comosum* (L.) Mill. (Fig. 1 n [S. 28], Fig. 82 II und Tafel 1, Fig. 3), die ich in Wassergläsern in die Nähe der *Echium*-Pflanzen gestellt hatte. Die von diesen abfliegenden Bienen näherten sich den oberen Enden der *Muscari*-Blütenstände wohlgezielt und manchmal so sehr, daß sie sich mit den Beinen zwischen den dichtgestellten schmalen Stielen der Endblüten (bei Blütenständen vom Aussehen der Fig. 82 II) sogar flüchtig verhängten. Diese Anflüge galten aber nur den violetten Teilen des Blütenstandes, also den sterilen, honiglosen Endblüten und ihren schlanken, gleichgefärbten Stielen, nicht aber den darunter an derselben Achse stehenden schmutziggelben bis braunen Honigblüten.<sup>3)</sup> Aus allen diesen häufig erzielten Anflügen der *Echium*-Bienen gegen so verschieden gestaltete und so verschieden große Blüten sieht man, daß auch bei diesen Bienen keine so ausgesprochene Bindung an die Form der Blüte von *Echium vulgare* zustandekam, daß durch sie Anflüge auf andersgeformte Blüten ausgeschaltet oder deutlich beeinträchtigt wurden. Es gilt also auch hier der Satz: Wo Farbe und Form bei Blüten in Wettbewerb treten, gibt die Farbe den Ausschlag.

Diese eben betonte weitgehende Unabhängigkeit von der Form ließ sich noch auffallender zeigen, als ich einige Versuche mit violetten Papieren anstellte. Verschieden große Stücke des blauvioioletten Papieres, von welchem ich auf S. 50 (Farbpapierprobe 1) ein Muster beigegeben habe, erregten, wenn ich sie wenig entfernt von einer blühenden, von Bienen besuchten *Echium*-Pflanze flach auf den Boden legte oder auf grünen Pflanzenteilen anbrachte, so sehr die Aufmerksamkeit der *Echium*-Bienen, daß sie von diesen bis auf wenige Zentimeter Nähe wohl-

<sup>1)</sup> Ob diese honiglosen Blüten in Süddalmatien sonst Bienenbesuch erhielten, ist mir nicht bekannt. Knuth traf einmal in Kiel eine pollensammelnde Honigbiene an solchen Blüten (Handbuch, II, 1, S. 4).

<sup>2)</sup> Die Blüten von *Cichorium intybus* wurden in Süddalmatien auch während der Blütezeit von *Echium vulgare* häufig von Bienen besucht.

<sup>3)</sup> Unter anderen Umständen werden die (fertilen) Honigblüten von den Bienen eifrig besucht, was hier besonders hervorgehoben zu werden verdient. (Vgl. hierzu meine späteren ausführlichen Darlegungen über den Bienenbesuch bei *Muscari comosum* im Abschnitt B, IV der vorliegenden Arbeit.)

gezielt befliegen wurden. Große rechteckige Stücke im Format  $6 \times 10$  cm, wie ich sie auch *Bombylius fuliginosus* vorgelegt habe (vgl. S. 52), wurden von den *Echium*-Bienen noch regelmäßig befliegen. Verwendete ich kleinere Stücke dieses Papiers, so waren die Erfolge noch deutlicher. Wenn ich die Anflüge der *Echium*-Bienen gegen kleine Papierstücke mit jenen gegen die großen verglich, so konnte ich leicht feststellen, daß die Anflüge desto weniger nahe erfolgten, je mehr die Größe der Papierstücke jene der größten, von Bienen noch besuchten Blüten übertraf. Die Form der Papierstücke ließ aber auch bei diesen Versuchen keine deutliche Wirkung erkennen. In dieser Hinsicht verhalten sich die Honigbienen somit geradeso wie *Bombylius fuliginosus* nach den Besuchen von *Muscari racemosum*.<sup>1)</sup> Doch sei auch hier ausdrücklich hervorgehoben, daß sich diese Feststellungen nur auf das Zustandekommen und die Beschaffenheit der Anflüge, also auf die qualitative Seite des Problems beziehen. Der Einfluß der Formverschiedenheit und der Größe der Objekte auf die Anzahl der Anflüge, also die quantitative Seite, wurde von mir nicht untersucht. Was ich in dieser Hinsicht (S. 499f.) über eine allfällige Auswirkung des „Formensinnes“ der *Helianthemum*-Bienen beim Blütenbesuche sagte, gilt auch für Bienen, die an den Besuch der *Echium*-Blüten gebunden waren.

Bei den vorhin mitgeteilten Beobachtungen konnte ich auch sehen, daß selbst große Verschiedenheiten in der Helligkeit der Blumenfarbe die *Echium*-Bienen von dem Anfluge gegen eine andersartige Blume derselben Farbgruppe nicht zurückhielten. Die von ihnen befliegenen blaßblauen Zungenblüten der Köpfchen von *Cichorium intybus* waren um vieles heller als die Blüten von *Echium* und die schwarzvioletten Blütenhüllblätter von *Clematis viticella* um vieles dunkler. Da es eine optische Bindung der Bienen an sehr helle (weiße) Objekte gibt und auch eine an sehr dunkle (schwarze), so müssen wir hier noch etwas bei dieser Tatsache verweilen. Wir haben zu berücksichtigen, daß bei den Versuchen von Frisch die künstliche Bindung an Weiß geradeso wie die an Schwarz nur annähernd, aber innerhalb bestimmter Grenzen doch gelang. Tiere, die genügend lange auf Weiß gefüttert wurden, bevorzugten dann bei ihren Anflügen die helleren grauen Papiere einschließlich des „Weiß“. Dagegen bevorzugten die auf Schwarz gefütterten die dunkleren Graustufen einschließlich des „Schwarz“.<sup>2)</sup> Eine Bindung an ein bestimmtes mittleres Grau gelang dagegen nicht. Wenn wir nun weiter

<sup>1)</sup> Hinsichtlich der Wirkung verschieden großer und verschieden geformter farbiger Flächen auf *Bombylius fuliginosus* vgl. die Angaben auf S. 51 bis 54. — Das Verhalten von *Macroglossum stellatarum* gegenüber farbigen Objekten verschiedener Größe und Gestalt ist auf S. 211 f., 329 bis 336, ferner S. 364 beschrieben.

<sup>2)</sup> Frisch, K. v., Farbensinn und Formensinn der Biene, S. 21 f., 107 f. und 111 f.

daran denken, daß bei den Bienenversuchen von Frisch auch eine gleichzeitig wirksame (doppelte) Bindung an zwei verschiedene optische Eigenschaften, und zwar an zwei nebeneinander dargebotene verschiedene Farben (Blau und Gelb)<sup>1)</sup> gelang, so müssen wir es für wahrscheinlich halten, daß auch eine gleichzeitige Bindung an nebeneinander befindliches Weiß und Blau oder auch Schwarz und Blau gelingt.<sup>2)</sup> Dann müßte es wohl auch möglich sein, daß durch die Fütterung auf einem sehr hellen, ungesättigten (weißähnlichen) Blau zugleich eine Bindung (Doppelbindung) an den Farbton und an die große Ähnlichkeit mit Weiß entsteht, infolge deren dann die Bienen dieses helle Blau gegenüber einem gleichzeitig dargebotenen sehr dunklen, satten und dabei lichtschwachen (schwärzlichen) Blau bevorzugen. Darüber liegen noch keine Untersuchungen vor, doch zeigen bestimmte Beobachtungen bei meinen *Macroglossum*-Versuchen,<sup>3)</sup> daß es solche doppelte Bindungen gibt. Es müßte sich dies aber auch beim andauernden Besuche sehr heller blauer Blüten als natürliche Bindung nachweisen lassen, ebenso beim Besuche sehr dunkler schwarzblauer Blüten. Es würde demnach z. B. eine fest an den Besuch der Blüten von *Cichorium intybus* gebundene Biene die Blüten von *Clematis viticella* wenig oder gar nicht beachten und umgekehrt eine an die Farbe der letzteren gebundene Biene die *Cichorium*-Blüten mehr oder weniger meiden. Ganz anders verhält es sich aber bei der Bindung an die Farbe der *Echium*-Blüten. Die Farbe dieser Blüten schwankt zwischen Purpurrot und Cyanblau. Dabei entspricht die Helligkeit einem mittleren Grau, zumal Purpurrot den Bienen dunkler erscheint als unserem

<sup>1)</sup> Frisch, K. v., *Farbensinn und Formensinn der Biene*, S. 69 ff. (Hier wurde gleichzeitig mit der Bindung an Blau und Gelb auch eine Bindung an die Anordnung beider Farben, also an das Farbmuster erzielt.)

<sup>2)</sup> Ich bin davon überzeugt, daß in den früher erwähnten Versuchen von Frisch mit der blauen „Strahlenform“ gleichzeitig eine Bindung an die blauen „Strahlen“ und an das (zwischen die Strahlen hineinragende) Weiß des Untergrundes erzielt wurde. — Ich habe ja auch bei meinen *Macroglossum*-Versuchen gefunden, daß bei der Darbietung farbiger Futterobjekte auf hellem oder auf dunklem Grunde sich zugleich eine Bindung an die Farbe und an die (extreme) Helligkeit des Grundes bildete. So fand ich nach längerer Darbietung von Zuckerwasser in gelben (Auramin-) Futtergefäßen, die auf einem uns ziemlich hell erscheinenden Grunde (Helligkeit 63, wenn Weiß = 100 genommen wird) angebracht waren, daß die Schwärmer dann sattgelbe Scheibchen auf schwarzem Grunde nicht beachtetten, während sie sonst Papierscheibchen, die mit demselben Farbstoff gefärbt waren, befliegen und mit dem Rüssel berührten. Da die gelben Scheibchen auf schwarzem Grunde von weitem viel besser sichtbar waren als auf hellerem Grunde, so kann ich das erwähnte Verhalten der Versuchstiere nur so erklären, daß hier eine gleichzeitig entstandene Bindung an die Helligkeit des grauen Grundes mitwirkte.

<sup>3)</sup> Nach Fütterungen mit Hilfe schwarzvioletter Futtergefäße (Futterblumen) besuchten meine Versuchstiere auch schwarze Objekte neben sattvioletten. Dieses Verhalten läßt erkennen, daß neben der Bindung an Violett (richtiger gesagt: an die Blau-Violett-Purpurgruppe) auch eine Bindung an „Schwarz“ zustande gekommen war. (Vgl. *Insekten und Blumen*, III, S. 272.)

Auge.<sup>1)</sup> Da es aber (nach Frisch) eine Bindung an ein mittleres Grau nicht gibt, so ist es nun leicht begreiflich, daß die *Echium*-Bienen sowohl die hellen als auch die dunklen Farben der Blau-Violett-Purpurgruppe allem Anscheine nach gleichmäßig beachtetten.

Wenn wir das bisher Erwähnte kurz zusammenfassen, so können wir folgendes sagen: Durch den lange fortgesetzten Besuch der Honigbienen bei den Blüten von *Helianthemum obscurum* und auch bei jenen von *Echium vulgare* bildet sich eine Bindung an die optische Beschaffenheit der betreffenden Blüte, und zwar vor allem an ihre auch für uns auffallende Farbe. Die Farbe ist hier die Grundlage für die optische Fernwirkung der Blüten. Eine chemische Fernwirkung (Duftwirkung in die Ferne) kommt bei ihnen nicht in Betracht. Trotzdem entsteht aber auch eine Bindung an die chemische Beschaffenheit der Blüte, an deren für uns schwachen Duft. Dieser Duft kommt aber erst dann zur Geltung, wenn sich die Biene schon unmittelbar an der Blüte befindet. Beim Sammeln in der Blüte — gleichgültig, ob es sich dabei um das Sammeln von Pollen oder von Nektar handelt — entsteht mit der optischen Bindung zugleich auch die chemische Bindung. Diese optische Bindung äußert sich darin, daß derartige Bienen zwischen den von ihnen besuchten Blüten auch „ähnlich“ gefärbte Blüten anderer Arten besiegen. Diese „Ähnlichkeit“ besitzt aber für die Bienen einen anderen Umfang als für den Menschen. Bei den Blütenfarben, die zur Gelbgruppe gehören, deckt sich diese „Ähnlichkeit“ ziemlich mit jener, die für das Sehen des Menschen besteht, dagegen umfaßt die Blau-Violett-Purpurgruppe Farben, die wohl für die Bienen untereinander „ähnlich“ sind, aber nicht in dem gleichen Maße für den Menschen. Die Beobachtungen an den Honigbienen, welche die beiden genannten Blütenarten besuchten, zeigten deutlich, daß es solche Farbgruppen im Farbsehen der Honigbiene gibt und daß sie scharf gegeneinander abgegrenzt sind. Dementsprechend konnte in dem einen Falle eine Bindung an die Gelbgruppe, im anderen eine Bindung an die Blau-Violett-Purpurgruppe nachgewiesen werden. Diese auf Grund der optischen Bindung erfolgten Anflüge brachten die Bienen immer in die unmittelbare Nähe der betreffenden Blumen, sie führten aber nur dann zum Besuche, wenn die Blüte von jener Art war, aus der die Biene in der letzten Zeit Pollen oder Nektar zu holen pflegte. Unmittelbar an der Blume bewirkte erst der gewohnte Duft, daß sich die Biene auf ihr niederließ und zu sammeln begann. War dieser Duft nicht vorhanden, war es also eine andersartige Blüte, dann wendete sich die

<sup>1)</sup> Je mehr der Rotcharakter einer Farbe für uns Menschen hervortritt, um so dunkler muß sie für die Honigbiene (und den Taubenschwanz) erscheinen, da die rein roten Lichtstrahlen (Wellenlänge über 650  $\mu$ ) bereits optisch wirkungslos sind. Lichtgemische mit solchen Rotstrahlen, zu denen das (im Spektrum des Sonnenlichtes fehlende) Purpur gehört, müssen also eine um die (für den farbentüchtigen Menschen vorhandene) Rotwirkung verminderte Helligkeit besitzen.

gerade angekommene Biene noch im letzten Augenblicke von ihr weg und flog davon, ohne sich zuvor auf die Blüte niedergesetzt zu haben. All dies ist schon durch die Untersuchungen von Frisch mit Hilfe der von ihm ersonnenen Methoden im physiologischen Experiment nachgewiesen worden. Nun hat meine Untersuchung der natürlichen Bindung bei zwei verschiedenen Blütenarten gezeigt, daß die Befunde von Frisch auch für das Benehmen der Bienen in der freien Natur an wildwachsenden Pflanzen zutreffen. Überdies konnte von mir festgestellt werden, daß es dabei keinen Unterschied ausmacht, ob die Bindung an die Beschaffenheit der betreffenden Blüte beim Nektarsaugen oder beim Pollensammeln zustande gekommen war. Eine klare Bindung an die Blumenform, die in den Versuchen von Frisch sich deutlich zeigte, konnte ich nicht bemerken. Darin liegt aber kein Widerspruch gegenüber den Befunden von Frisch. Wenn auch eine solche Bindung in dem von allem störenden Beiwerk möglichst befreiten physiologischen Experiment klar hervortrat, so mußte dies nicht ebenso unter den viel verwickelteren Bedingungen der Beobachtungen und Versuche im freien Felde der Fall sein. Die Blumenform spielt eben, wie ja auch schon Frisch selbst erkannte, neben der Farbe eine untergeordnete Rolle. Meine nach dieser Richtung angestellten Beobachtungen und Versuche ergaben vor allem, daß selbst beträchtliche Abweichungen von der Form (und Größe) der ständig besuchten Blüte die Anflüge gegen andersartige Blüten derselben Farbgruppe weder ganz verhindern können, noch sie weniger gut gezielt zur Ausführung gelangen lassen.

## B. Über optische Einrichtungen (Schau-einrichtungen) außerhalb der Blüte und ihre Wirkung auf die Honigbiene.

Wir haben eben gesehen, daß jene Teile der Blütenhülle, welche eine von Grün abweichende lebhaftere Färbung besitzen, in stände sind, auf optischem Wege (optische Fernwirkung) die Bienen zu sich heranzulocken. Man heißt diese Einrichtungen „florale Schauapparate“. Nun gibt es aber auch andere in der Blütenregion befindliche Pflanzenteile, welche eine solche „blumenähnliche“, von Grün verschiedene Färbung besitzen. Diese hat man schon seit langem beachtet und man hat von ihnen gesagt, es handle sich dabei um „extraflorale Schauapparate“,<sup>1)</sup> welche der Pflanze dabei helfen, die bestäubenden Insek-

<sup>1)</sup> Die Bezeichnung „Schauapparat“ widerspricht unserem heutigen wissenschaftlichen Sprachgefühl. Die Pflanzenteile, die damit gemeint sind, kann man nicht als „Apparate“ bezeichnen, da man unter „Apparat“ etwas anderes zu verstehen pflegt. Auch ist die Zusammensetzung aus einem deutschen und einem lateinischen Worte nicht gerade schön, besonders wenn noch das Wort „floral“ oder „extrafloral“ hinzugefügt wird. Aus diesen Gründen ziehe ich es vor, den Ausdruck „Schau-einrichtungen“

ten zu den Blüten zu führen. Man betonte, daß durch eine solche optische Einrichtung die Wirkung der farbigen Blütenhülle verstärkt, ja in manchen Fällen sogar mehr oder weniger ersetzt wird.<sup>1)</sup>

Die außerhalb der Blüte befindlichen Schauceinrichtungen können sowohl von Blättern (Hochblättern) gebildet werden als auch von einzelnen Stengelabschnitten (Aehsenteilen). Dabei können diese Teile in beiden Fällen in der Farbe entweder mit den Schauceinrichtungen der Blüte mehr oder weniger übereinstimmen oder ihnen geradezu entgegengesetzt (komplementär) sein.

Als Beispiele für solche Pflanzen, bei welchen uns Hochblätter in ihrer vom Blattgrün abweichenden Färbung auffallen, sind verschiedene Arten der Gattung *Salvia* zu nennen. Diese Gattung zeigt in der farbigen Ausbildung der Hochblätter eine große Mannigfaltigkeit. Unter ihren Arten hat *S. horminum* wegen ihrer kräftig purpurn oder violett gefärbten Hochblattpaare bereits wiederholt die Aufmerksamkeit der Forscher auf sich gezogen. Diese Hochblätter bilden als Endbüschel den Abschluß der blühenden Sprosse. Die Blüten entstehen bei dieser Art nicht in den Aehseln der obersten, durch ihre Färbung ausgezeichneten großen Hochblätter, sondern als Scheinwirtel in der Aehsel der etwas tiefer stehenden kleineren grünen Hochblattpaare. Anders verhält sich *S. nemorosa*. Diese Art besitzt violette Hochblätter, welche als gleichmäßig angeordnete, gekreuzt stehende Paare den blühenden Zweigenden ein ährenähnliches Aussehen verleihen. In den Aehseln aller dieser Hochblattpaare entwickeln sich nach und nach vollwertige, ebenfalls in Scheinwirteln angeordnete Blüten. Auch bei *Eryngium amethystinum* finden wir lebhaft violett gefärbte Hochblätter, doch sind hier auch die daran anschließenden Aehsenteile in gleichem Maße violett gefärbt. Ganz besonders merkwürdig sind die traubenförmigen Blütenstände von *Muscari comosum*. Bei dieser Art sehen wir an einem und demselben Blütenstande zweierlei Blüten: zuunterst an kurzen Stielen fruchtbare, trübgelbe Blüten

zu verwenden, der geradeso sinngemäß und bequem ist wie etwa das geläufige Wort „Schaufenster“, das in der gleichen Weise gebildet ist.

<sup>1)</sup> So hat z. B. schon Chr. K. Sprengel (Das entdeckte Geheimnis, Berlin 1793, S. 201) darüber nachgedacht, welche Bedeutung der violette Schopf steriler Blüten von *Muscari comosum* für den Insektenbesuch haben könnte. Er schreibt darüber (unter *Hyacinthus comosus*): „Die Pflanze wächst, wie Pollich meldet, zwischen dem Getreide, blühet im May und Juny, und hat einen Eine Elle langen Schaft. Da also die obersten Blumen den Insekten eher in die Augen fallen, als die untersten, welche von den Halmen und Blättern des Getreides mehr verdeckt werden: so mußten auch jene schön gefärbt seyn, damit sie von den Insekten desto leichter bemerkt würden; diese aber komten ohne Nachteil von unansehnlicher Farbe seyn, weil ein Insekt, welches den Gipfel der Traube entdeckt, und sich auf denselben begeben hat, von selbst zu den fruchtbaren Blumen hinabkriecht.“ — In den Arbeiten K. v. Frisch's sind außerhalb der Blüte befindliche Schauceinrichtungen nicht behandelt.

mit braunem Endabschnitt und über ihnen als obersten Abschluß des Blütenstandes ein dichtes Büschel langgestielter, unfruchtbarer Blüten von violetter Farbe. Die Hochblätter (Tragblätter der Blüten) sind nur noch als so winzige farblose Schüppchen angedeutet, daß sie aus der Ferne überhaupt nicht sichtbar sind. Dagegen sind die wohlentwickelten Stiele der sterilen Blüten infolge der violetten Farbe und der verhältnismäßig großen Oberfläche unter allen Teilen des Blütenstandes — wenigstens in einer Umgebung von grünen Pflanzenteilen — am meisten auffallend.

Mit den angeführten Beispielen ist natürlich die Anzahl der hierhergehörigen Fälle noch lange nicht erschöpft. Doch bilden diese wenigen Beispiele eine Auslese von solchen Typen, um welche sich die anderen hier nicht erwähnten Arten ohne Schwierigkeit gruppieren lassen.

Es soll nun untersucht werden, ob und wie weit bei den als Beispiele angeführten Pflanzen sich diese außerhalb der Blüte entwickelten Schaulinrichtungen an der optischen Fernwirkung des Blütenstandes beteiligen.

## I. Die purpurnen Hochblätter von *Salvia horminum*.

### 1. Standort und Beschaffenheit der blühenden Pflanzen.

*Salvia horminum* wird häufig in den mitteleuropäischen botanischen Gärten angepflanzt, da die purpurnen oder violetten Hochblattbüschel, welche die Äste des Blütenstandes nach oben abschließen, ein beliebtes Demonstrationsobjekt für extralorale Schaulinrichtungen sind. Die Heimat dieser Salbeiart ist das Gebiet um das Mittelmeer (mit Einschluß der Adria), und zwar besonders dessen östlicher Teil, wo sie an trockenen, sonnigen Stellen häufig vorkommt.

Die Angaben über das Verhalten der Honigbienen beim Besuche der blühenden Zweige von *S. horminum* beziehen sich, soweit ich es feststellen konnte, nur auf Beobachtungen, welche in Gärten fern von der Heimat der Pflanze gemacht wurden. Die Aufschlüsse, welche man aus solchen Beobachtungen über den normalen Insektenbesuch bekommen kann, müssen natürlich mangelhaft sein, da bei den wenigen Pflanzen, die in einem botanischen oder sonstigen Garten gezogen werden, nie eine Bindung der Bienen an den Besuch dieser außerhalb des Gartens fehlenden Pflanzenart zustande kommen kann. Als ich die Gelegenheit fand, *S. horminum* in Süddalmatien an natürlichen Standorte zu beobachten, hoffte ich, die Frage nach der ökologischen Bedeutung der farbigen Hochblattbüschel, die noch immer nicht einwandfrei beantwortet war,<sup>1)</sup> nun selbst ausreichend beantworten zu können.

<sup>1)</sup> Angaben über die vorhandene Literatur findet man am raschesten in dem Buche von F. E. Clements und F. L. Long: Experimental pollination, an outline of the ecology of flowers and insects (Publication Nr. 336 der Carnegie

An einem sehr sonnigen, trockenen Platze neben einem Fahrweg in der Nähe von Klinči (Halbinsel Luštica, Bucht von Cattaro) befand sich auf einer annähernd kreisrunden Fläche von etwa 4 m Durchmesser ein dichter natürlicher Bestand von *S. horminum*. Fast alle dort vorhandenen Pflanzen dieser Art gehörten zu der Form mit purpurnen Hoch-

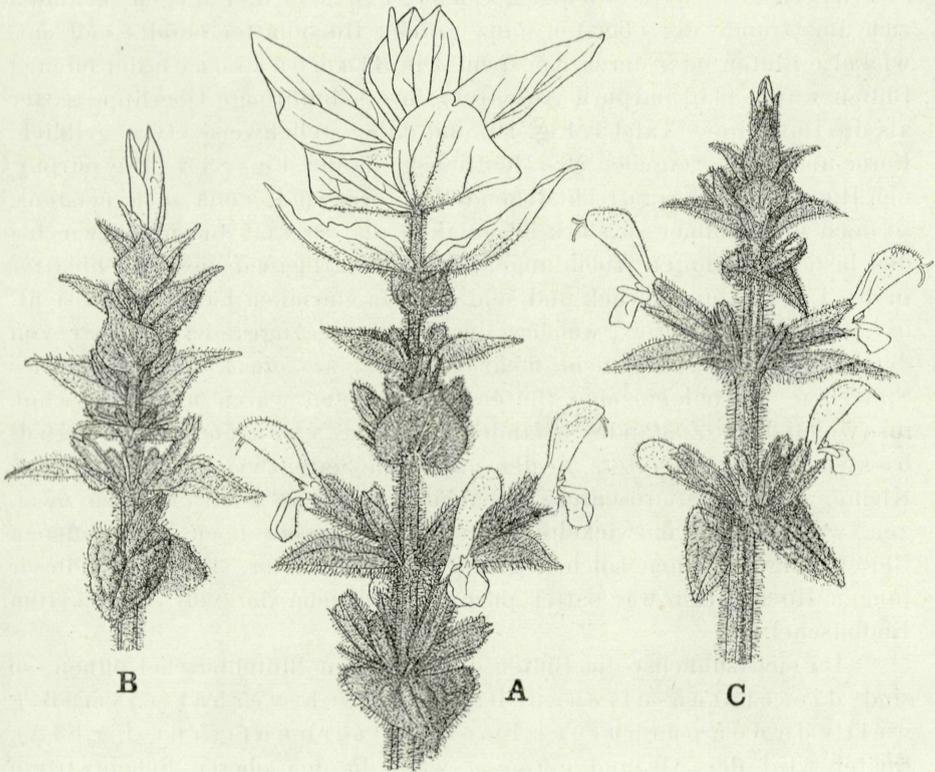


Fig. 83. Die purpurnen Hochblätter von *Salvia horminum*.

A Stück eines aufgeblühten normalen Astes mit vollentwickelten Hochblättern (Blattschopf) am oberen Ende. B ein blütentragender Ast mit vollwertigen, aber noch nicht entwickelten Blütenknospen und noch kleinen purpurnen Endblättern. C Ast mit offenen Blüten und verkümmerten purpurnen Hochblättern.  
( $\frac{1}{2}$  der natürl. Größe.)

blättern. Die Farbe der Hochblätter und Blüten habe ich in Fig. 9 und 10 der Tafel 1 wiedergegeben. (Eine Ausnahme bildeten nur einige wenige „albinotische“ Exemplare mit weißen Hochblättern.)

Institution of Washington, 1923), S. 271 (Index). — Dieses Buch enthält eine umfangreiche Literaturzusammenstellung und dazu genügend ausführliche Inhaltsangaben über die darin besprochenen Arbeiten, so daß es ein bequemes Nachschlagewerk über die für das Studium der Beziehungen zwischen Insekten und Blumen in Betracht kommende Literatur darstellt. — Hinsichtlich *Salvia horminum* sei noch besonders auf die Arbeit von E. Andreae (Inwiefern werden Insekten durch Farbe und Duft der Blumen angezogen? Beih. z. bot. Centrabl., Bd. 15, 1903, S. 437 ff. und S. 459) hingewiesen.

Die obersten Blätter eines jeden Hochblattbüschels waren gleichmäßig purpurn gefärbt, während die untersten an ihrer Basis mehr oder weniger grün waren und so den Übergang zu den rein grünen Tragblättern darstellten. Dieses Verhalten zeigt auch die eben erwähnte farbige Abbildung. In den Achseln der purpurnen Hochblätter sah ich niemals entwicklungsfähige Blüten. Dagegen befanden sich am Grunde der obersten ganz grünen Hochblätter bereits voll entwickelte Blüten oder deren Knospen. Die Blumenkronen der offenen Blüten waren blaß purpurn (rosenrot), ihre helmförmige Oberlippe satter als die Unterlippe (Tafel 1, Fig. 10) und dabei stellenweise etwas gelblich. Form und Größe ergeben sich deutlicher aus der Fig. 83 A. Die purpurnen Hochblätter der aufrechtstehenden Sprosse sind, wenn auch meistens, so doch nicht immer so stark ausgebildet und so weit ausladend wie bei den bisher erwähnten Abbildungen. Manchmal bleiben diese Hochblätter in der Entwicklung zurück und sind dann in einzelnen Fällen kaum sichtbar. Bei jenem Sproß, welcher der Fig. 83 C zugrunde lag, war von dem Hochblattbüschel nicht mehr zu sehen als ein kleines purpurnes Spitzchen, obwohl einzelne Blüten bereits offen waren und sich schon im weiblichen Zustande befanden. Solche verkümmerte Endbüschel fand ich öfters an den untersten Seitenzweigen der Pflanzen. Kleine, aber lebhaft rosenrote Hochblätter sah man auch an jenen Zweigen, welche wohl entwickelte Blütenknospen, aber noch keine offenen Blüten trugen. Einen solchen gibt Fig. 83 B wieder. Die Farbe dieser jungen Hochblätter war satter purpurrot als jene der voll entwickelten Endbüschel.

Da sich zunächst die Blüten der untersten Blütenbüschel öffnen, so sind die ersten offenen Blüten noch verhältnismäßig weit von den purpurnen Hochblättern entfernt (Fig. 83 A). Später wird der Abstand geringer, wenn in den oberen Scheinwirteln Blüten sich entfalten. Trotzdem bleibt aber noch eine deutliche grüne Grenzzone zwischen den purpurnen Hochblättern und den obersten offenen Blüten bestehen, indem die untersten dieser blütenlosen Hochblätter an ihrer Basis mehr oder weniger grün sind und erst die obersten das reine Purpurrot zeigen.

## 2. Der Blütenbesuch und die optische Wirkung der Schaeinrichtungen.

In dem großen natürlichen Bestande von *S. horminum* war zur Zeit meiner Beobachtungen (Mitte Mai) an heißen, sonnigen Tagen lebhafter Bienenbesuch zu sehen. Die Honigbienen besuchten die zahlreichen, für uns nicht sehr auffälligen Blüten in der gleichen Körperstellung, die man auch beim Besuche der Blüten anderer Salbeiarten beobachten kann. Die Anflüge waren innerhalb des Bestandes langsam und wohlgezielt. In den Blüten holten sich die Bienen Nektar, sammelten aber auch den

Blütenstaub, der ihnen bei der Betätigung der Hebelvorrichtung der Staubgefäße auf den Rücken geladen wurde.

Zunächst war zu prüfen, ob die Bienen mit Hilfe des Gesichtsinnes oder mit Hilfe des Geruchsinnes aus der Ferne den Weg zu den einzelnen Blüten von *S. horminum* finden. Diese Feststellung war leicht, da an dem Standorte meistens der Wind wehte, so daß ich mich zu dieser Prüfung ohneweiters der Windmethode bedienen konnte. Es zeigte sich, daß die Blüten von den Honigbienen ohne Rücksicht auf die Windrichtung wohlgezielt angeflogen wurden, somit auch in jener Richtung (mit dem Winde und senkrecht zur Windrichtung), aus welcher von der betreffenden Blüte kein Duft zu den Fühlern des anfliegenden Tieres gelangen konnte. Damit war nachgewiesen, daß von den Blüten eine optische Fernwirkung ausging, welche die Bienen zu den Blumenkronen führte.

Nachdem auf diese Weise die optische Wirkung der Blüten auf die Honigbienen festgestellt war, mußte noch geprüft werden, ob auch die purpurnen Hochblätter eine optische Wirkung auf die Bienen ausüben vermögen. Durch einfache Beobachtung am Standorte von *S. horminum* ließ sich dies, wie aus meinen späteren Angaben hervorgehen wird, nicht leicht ermitteln. Ich wählte deshalb einen anderen Weg, der mir gangbarer schien. In der Nähe des *Salvia*-Standortes befanden sich zahlreiche blühende Pflanzen von *Echium vulgare*, welche von vielen Honigbienen besucht wurden. Bei diesen Bienen war bereits eine optische Bindung an die von ihnen ausgebeuteten *Echium*-Blüten vorhanden. Wenn ich nun purpurne Hochblattbüschel von *S. horminum* in die Nähe der von Bienen besuchten *Echium*-Pflanzen brachte, so wurden jene Hochblätter von den *Echium*-Bienen bis auf eine Entfernung von 1 bis 2 cm wohlgezielt befliegen. Ich konnte somit zeigen, daß die Hochblattbüschel eine kräftige optische Wirkung auf Honigbienen ausüben vermögen, und überdies nachweisen, daß die Farbe dieser Hochblätter ebenso wie die der *Echium*-Blüten für das Farbsehen dieser Tiere zur Blau-Violett-Purpurgruppe gehört.<sup>1)</sup>

Da nunmehr feststeht, daß sowohl die Blüten als auch die Hochblattbüschel eine optische Wirkung auf die Bienen ausüben können, so ist zunächst zu untersuchen, ob unter den natürlichen Verhältnissen die Schauceinrichtungen der Blüte für sich allein ohne irgendwelche Mitwirkung der purpurnen Hochblätter die Bienen zu sich

<sup>1)</sup> Zur gleichen Farbgruppe gehören auch die violetten Hochblätter und Blüten, welche bei einer bestimmten Form (Varietät) von *Salvia horminum* vorkommen. Für das Farbsehen der Honigbienen bedeutet es demnach keinen wesentlichen Unterschied im farbigen Gesichtseindruck, ob sich vor der Biene eine Pflanze von *S. horminum* mit purpurnen oder eine solche mit violetten Schauceinrichtungen befindet. — An dem Standorte in Klinči fehlte die violettblühende Form. — Hinsichtlich der Wirkung auf *Macroglossum* vgl. Ins. u. Bl. III, S. 366 f.

heranlocken oder ob für das Zustandekommen des Blütenbesuches ein Zusammenwirken der Blüten mit den Hochblättern erforderlich oder wenigstens möglich ist. Wenn die Blütenbüschel in den Achseln der rosenroten Hochblätter stünden, dann wäre es möglich, daß durch sie die Farbwirkung der Blüten wesentlich verstärkt wird. Da aber die Tragblätter der Blütenbüschel das gewöhnliche Grün der Laubblätter besitzen und in der Region der purpurnen Hochblätter Blüten fehlen, so gibt es keine Möglichkeit für ein solches unmittelbares Zusammenwirken. Es könnten aber allenfalls wie schon von mancher Seite behauptet wurde, die purpurnen Blattschöpfe dazu beitragen, die Sichtbarkeit des ganzen blühenden Bestandes auf größere Entfernungen zu ermöglichen, als dies die Gesamtheit der Blüten allein vermag. Der Anblick, den die Pflanzen meines Beobachtungsortes darboten, sprach keinesfalls gegen eine solche Vermutung. Die meisten der verhältnismäßig kleinen und unscheinbaren Blüten befanden sich ja im Innern des dichten Bestandes und waren von außen her nicht gut zu sehen, da die blütentragenden Äste oft so nahe beieinanderstanden wie die Halme eines Weizenfeldes. Die purpurnen Endbüschel waren dagegen von außen meistens gut sichtbar, so daß der ganze sonst vorwiegend graugrüne Salbeibestand nach oben zu mit einem purpurnen Saum begrenzt zu sein schien. In einem solchen Falle wäre also ein mittelbares Zusammenwirken zwischen den Schauceinrichtungen der Blüten und der Hochblätter möglich.

Um diese Probleme mit Aussicht auf Erfolg zu behandeln, ist es zweckmäßig, vorerst das Benehmen der Honigbienen beim Blütenbesuch innerhalb des dichten Bestandes zu verfolgen. Dabei muß sich zeigen, wie sich ein solches Tier benimmt, wenn wenige Zentimeter neben einer von ihm gerade besuchten Blüte sich verschiedene andere besuchenswerte Blüten befinden. Hernach soll dann das Verhalten der Bienen gegenüber weiter entfernten Blüten und Blütenständen desselben Bestandes besprochen werden.

Wenn ich die Bienen betrachtete, welche innerhalb der dichteren Teile des Bestandes von Blüte zu Blüte flogen, so bemerkte ich nichts Auffallendes. Hatte eine Biene die Blüten eines Astes besucht, dann flog sie meistens unmittelbar auf eine der Blüten des benachbarten Zweiges hinüber, ohne sich jemals um die großen purpurnen Hochblätter über den von ihr besuchten Blüten zu kümmern. Die großen Endbüschel schienen für die Bienen gar nicht vorhanden zu sein. Doch bemerkte ich bald, daß dieselben Bienen die näher dem Boden befindlichen kleinen purpurnen Endblätter, welche öfters an den untersten Seitentrieben in gleicher Höhe wie die Blüten zu sehen waren (Fig. 83 B), häufig so nahe befliegen, daß sie diese fast berührten.

Um die optische Wirkung der Blütenbestände auf eine größere Entfernung zu untersuchen, wählte ich am Rande des Bestandes eine Stelle aus, wo die blühenden Pflanzen lockerer verteilt waren. Und nun beobachtete ich das Verhalten der Bienen, welche von einem Blütenstande zu einem möglichst weit entfernten hinüberflogen. Wenn die Entfernung mehr als etwa einen halben Meter betrug, dann zeigte es sich, daß die zum anderen Blütenstand hinüberfliegenden Bienen ihren Flug zunächst gegen das purpurne Hochblattbüschel richteten und nicht sogleich zu einer der Blüten. In der Nähe des Zweiges senkten dann die Bienen ihren

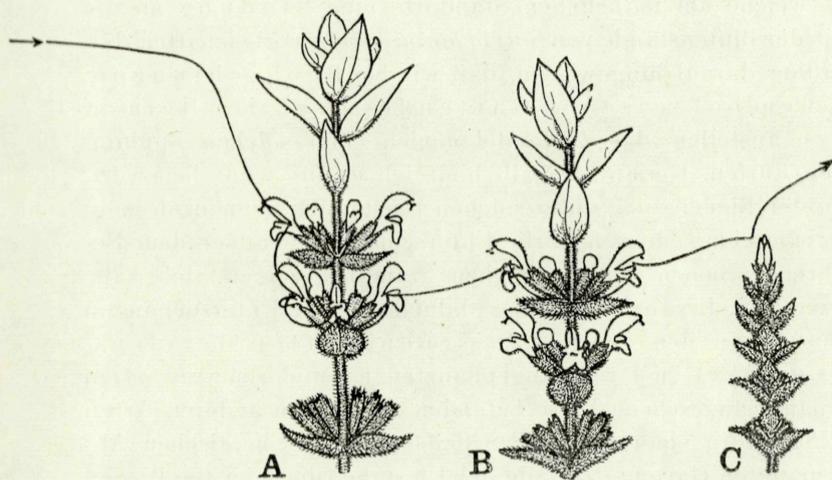


Fig. 84. Bienenflugbahn bei den Besuchen der Blüten von *Salvia horminum* (Schema).  
( $\frac{1}{2}$  der natürl. Größe.)

Flug zu den Blüten hinab und begannen bei diesen ihre Sammeltätigkeit. Die purpurnen Hochblätter wurden bei diesen Anflügen nicht berührt, doch beobachtete ich öfters Anflüge, die ihnen bis auf etwa 1 cm nahe kamen. Derartige Anflüge gegen den Hochblattschopf waren dann besonders auffallend, wenn eine Biene sehr schnell dahinflog und plötzlich den Flug vor den Hochblättern bremste.

Was ich bisher über das Benehmen der Biene beim Anflug und Besuch auseinandersetzte, wird durch das oben wiedergegebene Schema (Fig. 84) noch besser veranschaulicht. Die Biene kommt bei dieser Darstellung von links her aus größerer Entfernung angefliegen, in der Richtung gegen den Hochblattschopf. Knapp vor diesem senkt sie ihre Flugbahn und begibt sich zu einer Blüte, dann zu anderen des darunter befindlichen Scheinwirtels, fliegt hinüber zum benachbarten Blütenstand,

ohne sich mehr um die darüber stehenden purpurnen Hochblätter zu kümmern. Schließlich befliegt sie aber noch einen kleinen Hochblattschopf fast bis zur Berührung.

Mit diesem eben mitgeteilten Verhalten gibt die Biene deutlich zu erkennen, daß die Schauceinrichtung der Blüte die Bienen nur aus der Nähe anlockt, die des Hochblattbüschels dagegen aus größerer Entfernung. Ferner geht aus den miteinander abwechselnden Anflügen gegen die purpurnen Hochblätter und gegen die Blüten aufs neue hervor, daß beide für das Farbensehen der Honigbienen in der Farbe übereinstimmen. Sie gehören beide zur Blau-Violett-Purpurgruppe der Farben (vgl. S. 517).

In den bisher besprochenen Beobachtungen handelte es sich um Honigbienen, welche am natürlichen Standorte eine Bindung an die Beschaffenheit der Blütenstände von *Salvia horminum* erworben hatten. Ich habe schon früher darauf hingewiesen, daß wir bei Beobachtungen, die wir in einem botanischen Garten fern von der Heimat der Pflanze anstellen, das Zustandekommen einer solchen Bindung nicht erwarten dürfen. Gerade deshalb hielt ich es für wünschenswert, das Verhalten der Bienen auch unter solchen Umständen kennenzulernen. Dabei wollte ich sehen, ob sich darin Unterschiede gegenüber dem Benehmen erfahrener Bienen am natürlichen Standorte zeigen. Ich habe nun vor kurzem zur Ergänzung meiner dalmatinischen Untersuchungen den Bienenbesuch an den im botanischen Garten der deutschen Universität in Prag angepflanzten Exemplaren von *Salvia horminum* genauer angesehen. Diese befanden sich neben anderen Arten der Gattung *Salvia* in einer kleinen „Scheibe“ der systematischen Abteilung des genannten Gartens. Gerade der Umstand, daß hier die Bienen nur wenige Blütenstände (etwa 40 Äste mit Hochblattbüscheln) zur Verfügung hatten, schien mir von besonderem Vorteile zu sein, weil an einer so kleinen Gruppe von Pflanzen, die in der natürlichen Flora der Umgebung fehlen, unmöglich eine festere Bindung entstehen konnte. Am Nachmittage des 21. Juli habe ich bei heißestem Sonnenschein die Anflüge der Honigbienen gegen die blütentragenden Zweige untersucht. Die meisten Hochblattbüschel der im übrigen typisch gebauten Pflanzen waren sehr blaß purpurn, manche fast weiß, dagegen waren einige andere lebhaft hellpurpurn, eines von den übrigen abweichend stark violett. Die Bienen kamen immer wieder von den benachbarten *Salvia*-Arten, besonders von *S. verticillata* zu *S. horminum* herüber. Diese Tiere konnten wohl eine schwächere Bindung an die Blau-Violett-Purpurgruppe von ihren früheren Besuchen mitbringen, doch konnten sie an den anderen Salbeiarten keine Erfahrungen über die purpurnen Hochblattbüschel machen. Ich beobachtete in der ersten Hälfte des Nachmittags zahlreiche solche Bienen beim Anfluge gegen *S. horminum*. In fast allen jenen Fällen, die ich genauer verfolgte, flogen die Bienen zuerst an die

Endbüschel der Hochblätter, wobei es vorkommen konnte, daß eine solche Biene z. B. zunächst fünf verschiedene Hochblattbüschel besog, bevor sie zu einer Blüte dieser Pflanzen gelangte und dort zu saugen begann. Diese Bienen setzten sich sehr häufig auf die Hochblätter nieder, krochen auf ihrer Oberseite bis zum Blattgrund, machten deutliche „Suchbewegungen“, gingen auch auf die Unterseite der Hochblätter hinüber, kehrten dann wieder auf deren Oberseite zurück usw., bis sie diese Tätigkeit einstellten und zu einem anderen Endbüschel weiterflogen, ohne einen bestimmten Farbton der Hochblätter zu bevorzugen. Warum verharren hier die Bienen so lange bei den Anflügen gegen die Zweigenden, während diese auf dem dalmatinischen Standorte nur bei den Fernanflügen kurze Beachtung fanden? Warum flogen dagegen in Dalmatien, wo die Bienen die Blüten ebenfalls gerade im Höhepunkte der Blütezeit ausbeuteten, diese Tiere an den Hochblättern rasch vorüber, während sie sich in Prag sogar häufig auf den Endbüscheln niederließen und dort „herumsuchten“? Die Antwort auf diese Fragen ist im Anschluß an Frisch nicht schwer zu finden: Die Prager Bienen waren hinsichtlich *S. horninum* ganz unerfahren, also wirklich „Neulinge“, während sich an dem dalmatinischen Standorte die bei solchen Pflanzen gemachten zahlreichen Erfahrungen in den Bienen schon zu festen Bindungen verdichtet haben mußten. Und welcher Art waren wohl diese Bindungen? Man könnte daran denken, daß die Bienen durch den andauernden Besuch zahlreicher Salbeiblüten am natürlichen Standort eine so wirksame Bindung an die Größe und Form dieser Blüten erhalten haben, daß sie zwar entsprechend kleine, aber nicht die großen purpurnen Hochblätter aus der Nähe beachteten. Dies scheint mir aber nicht wahrscheinlich, da ich mit Hilfe der früher besprochenen Beobachtungen an *Helianthemum*- und *Echium*-Bienen zeigen konnte, daß die Bindung an die Größe und Form in den Bindungskomplexen nur eine untergeordnete Rolle spielen dürfte. Man wird dagegen kaum fehlgehen, wenn man annimmt, daß auch in diesem Falle die chemische Bindung, also die Bindung an einen Duft, im letzten Abschnitte der Annäherung an die Schaucinrichtungen die Hauptrolle — wenn auch neben der optischen — spielte. Für uns Menschen ist allerdings eine Unterscheidung des schwachen Duftes der Hochblätter von dem ebenso schwachen Dufte der Blüten nicht sicher möglich. Schließlich kann man aber darin den Bienen vielleicht doch in manchen Fällen klarere Geruchswahrnehmungen zumuten als einem duftempfindlichen Menschen, wenngleich dies nach Frisch im allgemeinen nicht zuzutreffen scheint. Mit Hilfe dieser Annahme würde das geschilderte Benehmen der Bienen bei den blühenden Ästen von *S. horninum* somit folgende Erklärung finden: Auch die Honigbienen sehen, wie der farbentüchtige Mensch, aus der Ferne zuerst die hellpurpurnen, verhältnismäßig großen Endbüschel und sie lenken ihren Flug zuerst nach diesen. Dort angelangt, wird der „Neuling“ unter

den Bienen zunächst „suchen“ und schließlich, ohne Erfolg gehabt zu haben, bei dem nächsten optisch wirksamen Objekt weiter suchen. Dieses nächste Objekt kann dann entweder eine Blüte oder abermals ein Hochblattbüschel sein. Kommt aber eine im Besuche von *S. horminum* „erfahrene“ Biene bei dem Schaubüschel an, so fliegt sie sofort nach unten zu den mittlerweile in der Nähe gut sichtbar gewordenen Blüten weiter, nachdem sie im Vorüberfliegen an den Hochblättern nicht den gewohnten Blütenduft wahrgenommen hatte, der sie zu längerem Verweilen gezwungen hätte. Bei den Blüten aber trifft nun der gewohnte Duft mit dem gewohnten Lichteindrucke (Farbe, Helligkeit) zusammen und der Antrieb zum Niedersetzen und Sammeln ist gegeben. Nur wenn ein „Neuling“ zufällig einmal so niedrig über dem Erdboden herangeflogen kommt, daß er zunächst nur die Blüten gut sehen kann, dann wird der erste Anflug bei der Pflanze von *S. horminum* einer Blüte gelten, und wenn nicht eine noch nachwirkende frühere Bindung an einen anderen Duft es verhindert, wird dieser Anflug zu einem Besuche der eben „entdecken“ Blüte führen.

Wie aus dem Mitgeteilten hervorgeht, habe ich meine Absicht vollkommen erreicht. Ich konnte nachweisen, daß der purpurne (oder violette) Hochblattschopf von *Salvia horminum* sich tatsächlich an der Fernanlockung der Bienen beteiligen kann und sich gewöhnlich auch daran beteiligt. Damit ist nun endlich sichergestellt, daß es wirklich in jenem Sinne „extraflorale Schauapparate“ gibt, wie schon die älteren Blütenbiologen annahmen.

## II. Die dunkelvioletten Hochblätter von *Salvia nemorosa*.

*Salvia nemorosa* L., eine in Mitteleuropa verbreitete Salbeiart, besitzt breit herzförmige, dunkelviolette Hochblätter, in deren Achseln — im Gegensatze zu *S. horminum* — die Blütenbüschel stehen (Fig. 85 B). Bei *S. nemorosa* sind diese violetten Tragblätter weit kürzer als die voll entwickelten Blüten. Gegen die Basis des Blütenstandes zu nimmt die violette Farbe immer mehr ab, indem sie schließlich in ein blasses Grün übergeht. Trotzdem bleiben aber auch die untersten Tragblätter in Gestalt und Färbung scharf geschieden von den benachbarten Laubblättern (Fig. 85 A). Während das Violett der Tragblätter dunkel und stark rötlich ist, ist die Farbe der Blumenkronen mehr bläulich und hell. Da wir im Zusammenhange mit unseren heutigen Kenntnissen vom Farbensehen der Bienen wissen, daß die Farbe der Tragblätter ebenso wie die der Blumenkronen als violette Farbe für die Honigbienen zur Blau-Violett-Purpurgruppe gehört, so können wir mit

Sicherheit voraussagen, daß hier die Tragblätter — wenigstens im oberen Teile der ährenähnlich aussehenden Blütenstände — mit ihrer Färbung die optische Fernwirkung der Blüten unterstützen.

Am 19. Juni traf ich am Rande einer Wiese in der Nähe von Laxenburg (bei Wien) ausgedehnte, zusammenhängende Bestände von *Salvia nemorosa* in voller Blüte. Dort konnte ich bei schönem Sonnenschein sehr bequem das Treiben der zahlreichen an ihnen sammelnden Honigbienen verfolgen. Infolge der großen Häufigkeit der blühenden Pflanzen durfte ich damit rechnen, daß während der bereits lange dauernden Blütezeit bei den auf ihnen sammelnden Bienen eine feste Bindung an den Besuch dieser Pflanzen zustande gekommen war.

Trotz der vorgeschrittenen Blütezeit waren an diesen Pflanzen noch Seitenäste vorhanden, deren sämtliche Blüten geschlossen und von den dunkelvioletten Hüllblättern vollständig verdeckt waren. Das Aussehen eines solchen Seitenzweiges ist in Fig. 85 A wiedergegeben.<sup>1)</sup> Wenn die Bienen von einem Blütenstande, den sie erledigt hatten, wegflogen, so lenkten sie ihren Flug entweder gleich wieder jenem Abschnitt eines benachbarten Blütenstandes zu, der offene Blüten trug, oder auch — und dies nicht viel weniger oft — einem solchen, wo die violetten Hochblätter die Blütenknospen noch ganz verhüllten. Dabei konnte es sich in den zuletzt erwähnten Fällen um einzelne Zweige handeln, die noch keine offenen Blüten trugen, wie der Seitenzweig in Fig. 85 A, aber auch um die oberen Enden solcher Äste, die nur in den Achseln der unteren Tragblätter die Blüten bereits entfaltet hatten (Fig. 85 B). Ich habe festgestellt, daß sich die Honigbienen selbst bei langen Besuchsreihen in ihren Anflügen gegen die mit offenen Blumenkronen ausgestatteten Abschnitte geradeso verhielten wie bei Anflügen gegen Abschnitte, die nur Knospen trugen. Da diese Gleichmäßigkeit sich auch in der Zahl der Anflüge erkennen läßt, will ich hier

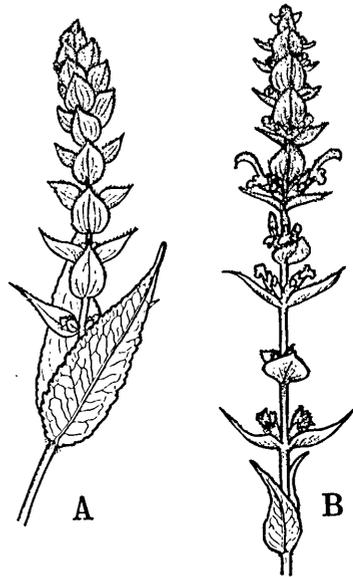


Fig. 85. Blütentragende Äste von *Salvia nemorosa*.

A unaufgeblühter Ast, B teilweise aufgeblühter Ast. (Die violetten Hochblätter habe ich durch Punktierung ihrer farbigen Flächen hervorgehoben.) — (Natürl. Größe.)

<sup>1)</sup> Vgl. auch die gut gelungene farbige Abbildung in: Reichenbach, Icones florae germanicae, vol. 18, tab. 52 (unter *S. silvestris* var. *nemorosa*), mit der die von mir beobachteten Pflanzen in jeder Hinsicht übereinstimmen.



### III. Die violette Färbung der gesamten Blütenregion von *Eryngium amethystinum*.

Bei *S. nemorosa* und manchmal auch bei *S. horminum* fand ich die oberen Abschnitte der Hauptachse des Blütenstandes in dem gleichen Ausmaße wie die daran befindlichen Hochblätter anders als grün gefärbt.

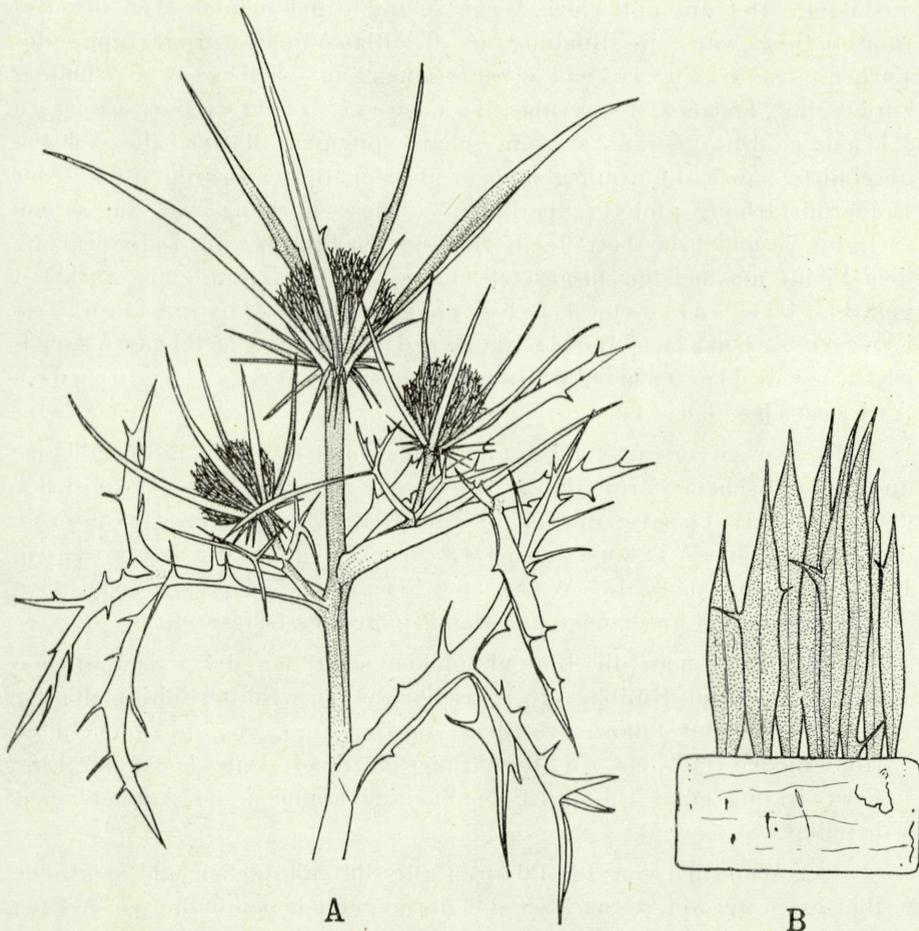


Fig. 86. Der Blütenstand von *Eryngium amethystinum*.

A Ast eines solchen Blütenstandes. B wohl ausgebildete Hochblätter, zu Versuchszwecken in ein Korkstück eingeklemmt. (Die violetten Flächen sind durch Punktierung hervorgehoben.) — (Natürl. Größe)

Da diese Stengelabschnitte nicht sehr lang sind und auch zum größten Teil von den Hochblättern verdeckt werden, so kann sich ihre von Grün abweichende Färbung nur ganz wenig an der Fernwirkung auf die Bienen beteiligen. Anders verhält sich darin die Umbellifere *Eryngium amethystinum* L., welche an allen Teilen der gesamten Blütenregion blauviolett gefärbt ist (Fig. 86 A).

Die Versuche mit *E. amethystinum*, welche ich nun kurz mitteilen will, wurden in der Krivošije (Süddalmatien) durchgeführt. Die Pflanze blühte dort im August und wurde sehr viel von Honigbienen und verschiedenen anderen Hymenopteren und Tagfaltern besucht. Da dieses *Eryngium* sehr häufig war und die Blütezeit lange dauerte, konnte sich auch bei dieser Art eine gute Bindung der Bienen an den Blütenbesuch ausbilden. Der auf optischem Wege zustande gekommene Teil der Gesamtbindung war eine Bindung an die Blau-Violett-Purpurgruppe der Farben. Die blauviolette Färbung, auf welche diese Bindung zurückging, erstreckte sich über das obere Drittel der ganzen Pflanze. Die überaus starren, scharf spitzigen Blätter, alle Achsenabschnitte sowie die freiliegenden Teile der Blüten waren infolge der Epidermisfärbung violett „überlaufen“. Diese Färbung war um so gesättigter, je näher das betreffende Gebilde den Blüten war. Dabei war die dem Lichte am meisten ausgesetzte obere Seite der Organe am stärksten gefärbt. Die satteste Farbe zeigten die Oberseiten der langen schmalen Hüllblätter der flachen Blütenköpfchen und die unmittelbar nach unten anschließenden Achsenabschnitte.

Es war zu erwarten, daß sich alle violetten Teile dieser Pflanze an der optischen Fernwirkung beteiligen. Unter Zuhilfenahme der Windmethode, die ich in allen Fällen anwendete, ließ sich die optische Wirkung ohne Schwierigkeit nachweisen. Ich habe nun auch die Wirkung der einzelnen violetten Teile gesondert untersucht und dabei folgendes festgestellt:

1. Wenn man die Blütenköpfchen samt den daran befindlichen langen, violetten Hüllblättern wegschneidet, so wird der übrigbleibende violette Teil der Pflanze trotzdem von den an *Eryngium* sammelnden Honigbienen fast bis zur Berührung einzelner Teile befliegen. Eine Fernwirkung eines Duftes ist am Zustandekommen der Anflüge nicht beteiligt.

2. Wenn ich von den Pflanzen alle Blütenköpfchen und sämtliche Blätter entfernte, so wirkten die übrig gebliebenen violetten Achsen noch immer sehr stark anlockend auf die *Eryngium*-Bienen. Dies geschah ohne Mitwirkung eines Duftes.

3. Die Form (Umriß) des violetten Objektes ist dabei allem Anschein nach ohne Bedeutung. Wenn ich alle Hüllblätter eines Blütenstandes abschneide und sie dann parallel nebeneinander mit ihrer Basis so in einen gespaltenen Kork einstecke, daß sie eine zusammenhängende, etwa 3 cm breite Fläche bilden (Fig. 86 B), so wurde dieses violette, aber in seiner Gesamtform von den natürlichen Teilen der *Eryngium*-Pflanzen ganz abweichende Objekt von den *Eryngium*-Bienen ebenfalls ohne Beteiligung eines anlockenden Duftes oft und

sehr nahe befliegen, wenn ich es in der Nähe besuchter *Eryngium*-Pflanzen auf den Erdboden hinlegte.

4. Honigbienen, die von zahlreichen Besuchen der Köpfchen von *Cichorium intybus* (Fig. 82 B, S. 505) herkamen, flogen nahe und wohlgezielt auf violette Teile von *Eryngium* zu, die ich in der Nähe dieser *Cichorium*-Pflanzen auf den Boden gelegt hatte. Die von den violetten Hüllblättern umgebenen Blütenköpfchen von *Eryngium* wurden von den *Cichorium*-Bienen wohl sehr nahe angefliegen, aber nicht besucht. (Die Blüten von *Eryngium* beherrschten damals in so großem Maße den Bienenbesuch, daß daneben nur noch *Cichorium* eigene Besucher an sich binden konnte.) Umgekehrt befliegen die *Eryngium*-Bienen auch *Cichorium*-Köpfchen, die ich in der Nähe der besuchten *Eryngium*-Pflanzen anbrachte, sehr nahe, ohne sich daraufzusetzen.

Alles, was an den *Eryngium*-Pflanzen violett war, beteiligte sich somit an der optischen Anlockung der Honigbienen. Da die Sättigung der violetten Färbung in der Richtung gegen die Blütenköpfchen immer mehr zunimmt und auf der Oberseite der langen Hüllblätter das höchste Maß erreicht, so war dadurch für die Bienen der Weg gezeigt, auf welchem sie zu den Blüten gelangen konnten.<sup>1)</sup> Schließlich gab die Wahrnehmung des Blütenduftes den Anlaß, sich auf die Blüte zu setzen und zu sammeln.

Es sind demnach die violetten Achsenteile ebenso wie die Hochblätter der blühenden Pflanzen von *Eryngium amethystinum* mit Recht als Schaulinien zu betrachten, welche die optische Fernwirkung der nicht sehr auffallenden Einzelblüten ganz wesentlich verstärkt.

#### IV. Das violette Endbüschel der Blütenstände von *Muscari comosum*.

Die Blütenstände von *Muscari comosum* (L.) Mill. (schopfige Traubenhyazinthe, S. 28, Fig. 1 n, und Taf. 1, Fig. 3, Beschreibung S. 97 f, ferner Fig. 82 II) sind durch meine Untersuchungen über den Blütenbesuch von *Bombylus* in blütenökologischer Hinsicht um vieles verständlicher geworden. Es fehlen aber noch einwandfreie Angaben über

<sup>1)</sup> Für die Honigbiene fehlen noch Untersuchungen über die anlockende Wirkung farbigen Lichtes verschiedener Sättigung. Nach meinen Untersuchungen über das Farbensehen von *Macroglossum*, das mit dem der Honigbiene in allen wesentlichen Eigenschaften übereinstimmt, muß wohl auch für dieses Tier die Sättigung des farbigen Lichtes von wesentlicher Bedeutung sein. (Über *Macroglossum* vgl. die Ausführungen auf S. 273 bis 279.)

die Wirkung der Blütenstände auf die Honigbienen.<sup>1)</sup> Da ich nach dieser Richtung zahlreiche Untersuchungen angestellt habe, ist es mir möglich, auch über das Benehmen der Bienen genaue Aufschlüsse zu geben.

Die Beschreibung der Blüten und Blütenstände, welche ich auf S. 97 f. und in Kürze auf S. 513 f. gegeben habe, enthält im wesentlichen schon alles das, was als Grundlage für meine Auseinandersetzungen notwendig ist. Hier will ich noch einmal hervorheben, daß dem Beschauer an diesen Blütenständen vor allem das Büschel langgestielter steriler Blüten auffällt, welches als violetter Schopf, den Blütenstand nach oben abschließt. Dagegen treten die trübgelben, am Mündungsende dunkelbraunen fruchtbaren Blüten beim Anblick im Freien weit zurück. Und gerade diese Blüten sind es, die Nektar enthalten und auch von den Bienen viel besucht werden.

Wir haben bereits auf S. 508 gesehen, daß die violetten Endbüschel der Blütenstände von *Muscari comosum* eine stark anlockende Wirkung auf jene Bienen hatten, die an den Besuch der violetten Blüten von *Echium vulgare* gebunden waren. Dabei wurden aber die an denselben Blütenständen vorhandenen Honigblüten nicht beachtet. Dies war um so auffallender, als in jener Gegend, aus welcher ich die für den Versuch verwendeten Blütenstände geholt hatte, die Honigblüten von *Muscari comosum* häufig von Bienen besucht wurden. Dieses so verschiedene Verhalten der Honigbiene gegenüber den gleichen Blüten veranlaßte mich, ihr Benehmen an den Traubenhyazinthen genauer zu untersuchen.

### 1. Der Besuch der unversehrten Blütenstände.

Meine Untersuchungen über den Bienenbesuch der Blütenstände von *Muscari comosum* habe ich größtenteils auf der Halbinsel Luštica durchgeführt. Dort blühte diese Pflanze an bestimmten Stellen in großer Individuenzahl auf allen von roter Erde bedeckten mageren Weidflächen, ebenso auf den abgeholzten steinigten Lehnen. Überall zeigte sich an den Honigblüten reichlicher Bienenbesuch.

Zunächst suchte ich festzustellen, wie die Annäherung der Honigbiene an die Blütenstände von *M. comosum* vor sich geht. Ich dachte an das so charakteristische Benehmen von *Bombylius medius* (S. 104 ff.)

<sup>1)</sup> In einer Arbeit von C. Ferton (Fleurs et insectes, 1901, S. 94), deren Inhalt mir nur aus der kurzen Wiedergabe von Clements und Long (Experimental pollination, S. 175 f.) bekannt ist, werden einige wenige Beobachtungen über die Besuche von *Andrena vetula*, *Osmia tricornis* und *Anthophora acerrorum* bei unversehrten und bei verstümmelten Blütenständen von *Muscari comosum* mitgeteilt. Aus diesen geht hervor, daß sowohl die fertilen als auch die sterilen Blüten die genannten Insektenarten zu sich heranlocken können. Ferner wurde die anlockende Wirkung des violetten Blütenbüschels auf *Bombylius fimbriatus* festgestellt. Doch scheint Ferton keine genauere Analyse der Anlockung durchgeführt zu haben.

und meinte anfangs, die Bienen könnten sich ähnlich verhalten. Dieser Wollschweber fliegt auf das violette Endbüschel zu, umkreist es auch manchmal in nächster Nähe und fliegt dann bald weiter zu den darunter befindlichen Honigblüten, deren Nektar er sich aneignet (Fig. 23, S. 107). In manchen Fällen schienen sich die Honigbienen wohl ebenso zu verhalten, indem sich das Tier zunächst deutlich den blauen Endblüten zuwandte. Aber in vielen anderen Fällen war dies weniger deutlich oder überhaupt nicht wahrzunehmen. Eine weit größere Ähnlichkeit im Benehmen zeigt sich jedoch, wenn man den bereits geschilderten Besuch der Bienen bei den Blüten von *Salvia horminum* mit dem Besuche bei *Muscari comosum* vergleicht.

Bevor ich auf Einzelheiten eingehe, muß ich aber noch auf einen sehr wichtigen Unterschied hinweisen, der in optischer Hinsicht zwischen den beiden zuletzt genannten Pflanzenarten besteht. Wie wir bereits wissen, ist der als Schaucinrichtung wirkende Blattschopf am Ende der blühenden Zweige von *Salvia horminum* von annähernd gleicher Farbe wie die Blüten selbst: Hochblätter und Blumenkronen gehören zur Blau-Violett-Purpurgruppe der Farben. Infolge dieser gleichen Färbung schien es verständlich, daß die Bienen beim Besuche von *S. horminum*, wenn sie aus der Ferne angefliegen kamen, von dem zunächst beachteten Hochblattbüschel ihren Flug zu den gleichgefärbten Blüten desselben Astes herunterlenkten. Dagegen wissen wir aus den auf S. 309 und 508 mitgeteilten Versuchsergebnissen, daß bei *M. comosum* wohl die sterilen Blüten und ihre Stiele zur Blau-Violett-Purpurgruppe gehören, nicht aber die fertilen, welche wegen ihrer gelben bis braunen Färbung zur Gelbgruppe gerechnet werden müssen. Überdies sind die apikalen Hälften der Perigone bei den Honigblüten so dunkelbraun, daß die geringe Helligkeit dieser Blütenabschnitte ebenfalls optisch in Betracht gezogen werden muß.

Wenn wir auch zunächst außer acht lassen wollen, wie eine Honigbiene das erste Mal die fertilen Blüten findet, so können wir uns doch im Anschluß an die Auseinandersetzungen über den Besuch bei *Salvia horminum* nun leicht eine Vorstellung davon machen, wie sie nach häufigen Besuchen der Honigblüten diese wiederfindet. Jeder oft wiederholte Besuch einer deutlich sichtbaren Blütenart muß schließlich eine mehr oder weniger feste optische Bindung an ihre Beschaffenheit hervorrufen. Zu dieser Beschaffenheit der Blüte kann aber in bestimmtem Maße unter Umständen auch die optische Beschaffenheit der benachbarten Teile der betreffenden Pflanze gehören. Es könnte somit in einer Biene eine Bindung an „Gelb neben Violett“ entstehen, wobei mit der Bindung an Gelb zugleich eine Bindung an „Dunkel“ oder „Schwarz“ verbunden sein könnte. Ein solcher Bindungskomplex ist bei der Honigbiene nach unseren heutigen Kenntnissen ohneweiters möglich. Hierzu müßte sich die Biene aber auch noch ein-

prägen, daß Violett wohl stets neben dem Futter vorhanden ist, daß sich aber in nächster Nähe des Futters nur Gelb befindet. Auch diese Anforderung übersteigt nicht das, was wir heute von der Leistungsfähigkeit des Bienengedächtnisses wissen. Nun ist aber der optisch wirksamste Teil des ganzen Blütenstandes ohne Zweifel das violette Endbüschel.<sup>1)</sup> Infolgedessen kann dieser Teil auch schon aus weiterer Ferne von der Umgebung unterschieden werden, während die Honigblüten zunächst noch unbemerkt bleiben müssen. Dieser Umstand sprach sehr dafür, daß die optische Fernwirkung des violetten Blütenbüschels irgendwie an dem Zustandekommen des Bienenbesuches beteiligt sein dürfte. Aus diesem Grunde suchte ich nun zunächst nach einer Methode, welche einwandfrei erkennen läßt, ob sich die Bienen irgendwie nach dem violetten Büschel einstellen oder nicht.

Es erscheint mir notwendig, vorauszuschicken, wie sich die an den Besuch von *Muscari comosum* gebundenen Bienen an dem Blütenstande dieser Pflanze und bei anderen von ihnen angeflogenen Blüten benehmen. Am Beginne der Blütezeit finden die Bienen nur die untersten Blüten offen. Das Aufblühen schreitet dann allmählich immer weiter gegen die Spitze des Blütenstandes zu fort, während nach und nach von unten her die Blüten verblühen, indem ihr Perigon auch an den früher gelben Teilen braun wird und sich der Länge nach runzelt. Schließlich vertrocknen die gebräunten Perigone und zuletzt werden sie von dem anschwellenden Fruchtknoten zersprengt und abgeworfen. Die obersten noch geschlossenen Blüten vermehren durch ihre trüb dunkelpurpurne Färbung wenigstens für den Menschen die optische Wirkung der darüber befindlichen sterilen Blüten. Wenn eine Biene den Blütenstand besucht, dann besichtigt sie zahlreiche Honigblüten, ohne Rücksicht darauf, ob sie noch frische Perigone besitzen oder ob sie schon gebräunt und verschrunpft sind. Ihr Besuch gilt aber nur den noch frischen Honigblüten, wengleich auch die verblühten fast bis zur Berührung befliegen werden. Während die Blüten von *Muscari racemosum* einen kräftigen, würzigen Duft ausströmen, weshalb sie auch den recht bezeichnenden Namen „Muskathyazinthe“ erhielten, bemerkte ich an den Honigblüten von *M. comosum* keinen so auffallenden Duft, ebensowenig an den sterilen Endblüten.<sup>2)</sup> Nach Frisch waren

<sup>1)</sup> Für die violetten Endblüten besteht die Möglichkeit eines deutlichen Farbkontrastes gegenüber den Farben der grünen und gelben (bereits vertrockneten) Pflanzenteile sowie gegenüber den verschiedenen Farbenabstufungen des braunen Erdbodens des Standortes. (Vgl. Frisch, Farbensinn, a. a. O., S. 58.) Ferner war die violette Farbe des Endbüschels viel gesättigter (reiner) als die trübgelbe, in Braun übergehende Farbe der Honigblüten. Schließlich ist für das Sehen aus der Ferne auch für das Facettenauge die größere, wenigstens locker zusammenhängende „Fläche“ des Endbüschels wirksamer als die auf einzelne, voneinander weit entfernte Blüten verteilte Wirkung des trüben Gelb.

<sup>2)</sup> Nach den Beobachtungen von C. Fertton (vgl. Clements und Long, Experimental pollination, S. 175) entwickeln die fruchtbaren Blüten von *Muscari comosum*

die bisher von ihm untersuchten, für den Menschen „duftlosen“ Blüten auch für die Bienen duftlos.<sup>1)</sup> Demnach könnten auch die Blüten von *M. comosum* für die Biene duftlos oder nur sehr wenig duftend sein, und so wäre es verständlich, daß auch verblühte Blüten so nahe angefliegen werden müssen, bis sie von der Biene als für sie unbrauchbar „erkannt“ werden können.

Stehen zwei Blütenstände so knapp nebeneinander, daß ihre Hauptachsen nur wenige Zentimeter Abstand haben, dann fliegen die Bienen oft von der Blüte des einen Blütenstandes auf dem kürzesten Wege zur nächsten Blüte des benachbarten hinüber und saugen dort in der gleichen Weise weiter. Dies geschieht auch noch bei größeren Abständen, z. B. bei Entfernungen von 15 cm. Da eine Duftwirkung der für uns duftlosen Honigblüten auf solche Entfernungen kaum in Betracht kommen kann, so können wir aus diesem Verhalten schließen, daß die optische Fernwirkung der Honigblüten trotz ihrer nicht sehr auffälligen Färbung doch schon auf eine Entfernung von 15 cm (und vielleicht auch noch etwas weiter) reicht. Diese Vermutung wurde dadurch bestätigt, daß ich solche Flüge von Honigblüte zu Honigblüte bei benachbarten Blütenständen auch senkrecht zur Windrichtung erfolgen sah, wo eine anlockende Wirkung des Duftes von Seite des gerade beflogenen Blütenstandes ausgeschlossen war. Durch eine folgerichtige Anwendung der Windmethode habe ich auch bei den Anflügen aus größeren Entfernungen nachweisen können, daß die Fernorientierung der Honigbiene bei ihren Besuchen der Blütenstände von *Muscari comosum* auf optischem Wege vor sich geht.

Infolge der langen Blütezeit, während welcher blühende Individuen meistens recht zahlreich vorhanden waren, konnte sich bei den Bienen — wenigstens während des Höhepunktes der Blütezeit — leicht eine Bindung an die Eigenschaften der Blüten und Blütenstände ausbilden. Betrachtet man nun das Verhalten der Bienen, welche an den Besuch von *M. comosum* gebunden waren, gegenüber den Blüten anderer Pflanzenarten, so ließ sich zunächst feststellen, daß verschiedene Blumen der Blau-Violett-Purpurgruppe die Anflüge dieser Bienen auf sich lenkten. So die Blütenstände von *Veronica Jacquini* Baumg. (Tafel 1, Fig. 12) und *Thymus longicaulis* Presl (Tafel 2, Fig. 4) sowie einzelne Blumenblätter von

einen angenehmen Duft. Es scheinen sich demnach diese Blüten nicht immer und überall gleich zu verhalten.

<sup>1)</sup> Frisch, K. v., Über den Geruchsinn der Biene, a. a. O., S. 217 und 219 sowie früher. (Irgendeinen, wenn auch sehr schwachen Duft wird ein geübter Mensch wohl stets an einer Blüte finden, so einen leichten „Grasgeruch“, der keine Ähnlichkeit mit den sonst an Blüten gewohnten angenehmen oder unangenehmen Düften besitzt. Solche Düfte dürften die Bienen gewöhnlich nicht beachten. Diese Blüten sind es auch, die man als „duftlos“ zu bezeichnen pflegt.)

*Cistus villosus* L. (Tafel 2, Fig. 16). Wenn ich Blütenstände von *Muscari racemosum* aus höheren Lagen, wo sie noch blühten, zu den Standorten von *M. comosum* (um 140 m über dem Meere) herunterbrachte und sie neben den *comosum*-Blütenständen in Wasserfläschchen aufstellte, so erhielt ich auch Anflüge der *comosum*-Bienen gegen die *racemosum*-Blütenstände, sie wurden von diesen umkreist, aber gewöhnlich nicht besucht. Anflüge der *comosum*-Bienen gegen Blüten mit sattgelber Färbung, z. B. gegen die am Standorte vorhandenen Blütenstände von Leguminosen und Compositen, habe ich jedoch nicht beobachtet. Dagegen sah ich mehrfach Anflüge gegen die schwarzbraunen, mit gelblichweißen Staubgefäßen versehenen ährenförmigen Blütenstände von *Plantago lanceolata*. Wenn man von den Anflügen gegen *Plantago*, die noch besonders besprochen werden sollen, absieht, so läßt sich feststellen, daß die Fernorientierung der *comosum*-Bienen von einer Bindung an die Blau-Violett-Purpurgruppe beherrscht wird. Dies zeigt auch der Umstand, daß sattgelbe Blumen nicht beachtet wurden. Es war deshalb um so auffallender, daß bei den Anflügen gegen die Blütenstände von *M. comosum* die violetten Endbüschel nicht deutlicher befliegen wurden.

## 2. Versuche mit abgeänderten natürlichen Blütenständen.

### a) Blütenstände ohne Honigblüten.

Im Gegensatz zu dem unklaren Verhalten der Honigbienen gegenüber den sterilen Endblüten war das Benehmen an den Honigblüten ohneweiters klar: Sobald eine Biene in der Nähe des Blütenstandes angelangt war, wendete sie sich sogleich jenem Abschnitte zu, der die Honigblüten trug. Wie verhält sich nun die *comosum*-Biene, wenn man gerade diese nektarhaltigen Blüten vom Blütenstande entfernt, aber alle sterilen nektarlosen an ihm beläßt?

Um diese Frage zu beantworten, habe ich an frisch abgeschnittenen Blütenständen alle Honigblüten weggenommen und den ganzen Stengelabschnitt, der diese Blüten getragen hatte, mit mattschwarzem Papier spiralig eingewickelt, so daß nirgends die Stengelepidermis sichtbar blieb (Fig. 87 A). Dann stellte ich das untere Ende eines so unwickelten Stengels in ein Fläschchen mit Wasser, befestigte den Blütenstand in dessen Hals mit einem grauen Wollpfropfen und stellte das Ganze in passender Entfernung neben unversehrten Blütenständen auf. Bei solchen Aufstellungen wurde stets die Methode der „Anflugsallee“ (vgl. S. 44 f. und S. 365) angewendet, die sich bei allen Versuchen im Freien sehr bewährt hatte. Die Verwendung abgeschnittener Blütenstände erwies sich dabei als vollkommen einwandfrei, da diese, wenn an ihnen frische

Honigblüten vorhanden waren, geradeso noch stundenlang von Bienen besucht wurden wie Blütenstände, die sich im ungestörten Zusammenhang mit der im Boden steckenden Zwiebel befanden.

Bei Versuchen mit den so vorbereiteten Blütenständen erzielte ich häufig deutliche Anflüge gegen den violetten Schopf, und es schien mir, daß sich die *comosum*-Bienen solchen Schöpfen, unter welchen sich keine Honigblüten befanden, viel ausgesprochener näherten als jenen, welche das Ende unversehrter Blütenstände bildeten. Dafür

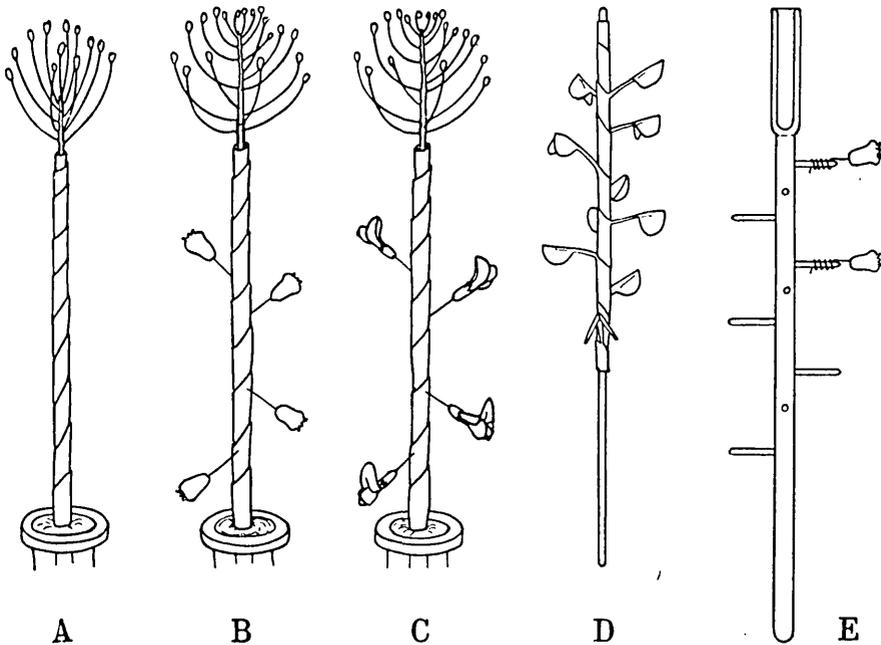


Fig. 87. Objekte für verschiedene Versuche mit *Muscari comosum*.

A ein in Wasser stehender Blütenstand, dessen Hauptachse nach Wegnahme aller Honigblüten mit schwarzem Papier dicht umwickelt wurde. B ein so vorbereiteter Blütenstand, in dessen umwickelten Schaft mit Hilfe kurzer Drahtstücke 4 frische Honigblüten eingesteckt wurden. C dasselbe Versuchsobjekt, nachdem die *Muscari*-Honigblüten durch Blüten von *Hippocrepis* ersetzt wurden. D künstlicher Blütenstand, aus einem Stück Draht und schwarzem Papier angefertigt. E Glasgestell als Ersatz für die Achsenteile eines natürlichen Blütenstandes. Auf zwei Seitenästen dieses Gestells je eine Honigblüte von *Muscari* befestigt. (Bei den Versuchen waren alle zwölf Äste mit solchen Honigblüten versehen.) — ( $\frac{1}{2}$  der natürl. Größe.)

spricht auch ein damals beobachteter Fall, bei welchem sich eine anliegende Biene auf dem Schopf niederließ und dort kurze Zeit „herumsuchte“.

Wenn ich bei einem der Honigblüten beraubten und an der Achse unwickelten Blütenstände nun an Stelle der weggeschnittenen Blütenstiele kurze Drahtstücke (aus versilbertem Kupferdraht) in die Achse einfügte und auf die freien Drahtenden in passender Stellung frische Honigblüten steckte (Fig. 87 B), so wurden diese von den Bienen geradeso besucht wie an unversehrten Blütenständen. Hier bot sich mir die Gelegen-

heit, zu prüfen, ob die Farbe der Honigblüten für die Bienen wirklich zur Gelbgruppe gehört. War dies der Fall, dann mußten bei solchen Versuchen von den *comosum*-Bienen auch andere, an Stelle der Honigblüten angebrachte gelbe Objekte befliegen werden. Wenn ich nun an Stelle der Honigblüten einzelne gelbe Blüten von *Hippocrepis comosa* L.<sup>1)</sup> anbrachte (Fig. 87 C), dann befliegen die Bienen entweder zuerst das violette Endbüschel und begaben sich dann hinab zu den *Hippocrepis*-Blüten oder sie flogen auch unmittelbar gegen diese, ohne das Violett zu beachten. Dabei wurden die Blüten bis in die nächste Nähe befliegen, aber nicht besucht. Die *comosum*-Bienen verhielten sich also gegenüber diesen kombinierten Blütenständen geradeso wie gegenüber unversehrten natürlichen Blütenständen, ohne jedoch die *Hippocrepis*-Blüten zu besuchen. Da die Blüten von *Hippocrepis comosa* sich bereits bei den Beobachtungen an *Helianthemum*-Bienen als zur Gelbgruppe gehörig erwiesen hatten (S. 498), so geht aus dem eben besprochenen Versuche hervor, daß auch die Honigblüten von *M. comosum* zur Gelbgruppe gehören. Daß die *Hippocrepis*-Blüten von den *comosum*-Bienen nicht besucht wurden, läßt wohl auf eine Verschiedenheit des Duftes schließen. Eine der Bienen flog an dem kombinierten Blütenstande sogar dreimal auf und ab, indem sie dabei die *Hippocrepis*-Blüten beflieg, ohne sie zu besuchen. Vielleicht hat in diesen Fällen auch die ungewohnte große Sättigung und Helligkeit der *Hippocrepis*-Blüten dazu beigetragen, daß die Besuche bei ihnen unterblieben.

#### b) Blütenstände ohne violette Endblüten.

Wenn ich in einer Anflugsallee einen Blütenstand anbrachte, der von mir seiner sterilen Blüten und der mehr oder weniger purpurnen Knospen der fertilen Honigblüten beraubt worden war, so verhielten sich die *comosum*-Bienen gegenüber einem solchen Blütenstande geradeso wie gegenüber einem unversehrten, wenn er sich nur entsprechend nahe einem anderen befand, auf welchem sich Bienen betätigten. Bei diesen Versuchen war ein solcher des Schopfes beraubter Blütenstand von seinen Nachbarn nicht weiter als höchstens 15 cm entfernt. Die sammelnde Biene flog von einer Blüte des normalen Blütenstandes auf eine nahegelegene des schopflosen zu, saugte hier an verschiedenen Blüten, kehrte auch wohl wieder zum unversehrten Blütenstande zurück oder flog zum nächsten Blütenstande in der Allee weiter. Daß die Bienen hier die Honigblüten derartig abgeänderter Blütenstände geradeso besuchten wie an den normalen, ist nicht auffallend, da wir ja schon wissen, daß die Bienen auch bei nahe nebeneinander stehenden unversehrten Blütenständen in gleicher Weise

<sup>1)</sup> Die Gestalt dieser Blüten ist in Fig. 81 E (S. 493) abgebildet. In der Farbe waren sie der auf Taf. 2, Fig. 8 dargestellten Blüte ähnlich.

zwischen ihnen hin und her fliegen, ohne die violetten Endbüschel zu beachten. Auch bei diesen Versuchen habe ich wieder mit Hilfe der Windmethode festgestellt, daß die zu Besuchen führenden Anflüge gegen die Honigblüten ohne Mitwirkung eines anlockenden Duftes erfolgen.

Ich habe aber auch Versuche angestellt, bei welchen sich der des Schopfes beraubte Blütenstand in größerer Entfernung von einem unversehrten normalen befand. In solchen Fällen betrug die Entfernung etwa einen halben Meter. Auf die Durchführung solcher Versuche habe ich meine besondere Aufmerksamkeit gerichtet, da ich von ihren Ergebnissen die Antwort auf die Frage nach der ökologischen Bedeutung des violetten Schopfes erwartete. Ich wählte mir zu diesen Versuchen einen von Steinriegeln begrenzten, vollständig ebenen Platz aus, dessen rotbrauner Boden von dürftigstem Graswuchs locker bedeckt war. Einzelne kleine Steintrümmer lagen auf dem Boden verstreut. Blühende Pflanzen waren nur sehr wenige vorhanden. Unter diesen fielen die weißen Blüten von *Allium subhirsutum* L. am meisten auf. Der Platz war in seiner Mitte vollständig schattenlos der Sonne ausgesetzt, nur am Rande gewährte die aus Steinen locker aufgerichtete Einfriedung ein wenig Schatten, in welchem gerade *Geranium purpureum* (Tafel 2, Fig. 1) blühte. Nach einigen Vorversuchen begann ich am Nachmittage des 5. Mai jene Versuche, die ich mit Rücksicht auf ihre besondere Wichtigkeit als Hauptversuche bezeichnen will.

Unter den am Versuchsplatze vorhandenen Blütenständen von *M. comosum* suchte ich einige aus, welche eine als Anflugsallee brauchbare geradlinige Anordnung besaßen. Es traf sich zufällig so, daß ich auf diese Weise eine annähernd von Süden nach Norden gerichtete, 1·5 m lange Allee von fünf Blütenständen ausfindig machte. Von dem Aussehen und den Maßen des mittleren Abschnittes der Allee gibt die Skizze der Fig. 89 eine ausreichende Vorstellung. Der mittelste dieser Blütenstände (C), ein schönes, kräftiges Exemplar, befand sich genau in der Mitte zwischen seinen beiden Nachbarn (A und B), weshalb er als Hauptobjekt der ganzen Anordnung sehr gut zu verwenden war. Ich beraubte ihn seines violetten Büschels und seiner noch geschlossenen Honigblüten, wobei ich aber die anderen Teile des Blütenstandes möglichst schonte. Dann wurde er, eingewurzelt wie er war, an Ort und Stelle belassen. Die anderen vier Blütenstände ließ ich unversehrt an ihren Plätzen. Mit Hilfe dieser so vorbereiteten Pflanzengruppe führte ich dann den Versuch aus. Er bestand aus zwei Abschnitten (Beobachtungsreihen), die unmittelbar aufeinander folgten. Während des Versuches war die Sonne etwas verschleiert, der Wind wehte annähernd aus dem Süden und die Luft war sehr heiß. Mit Rücksicht auf die Wichtigkeit des Versuches habe ich jeden einzelnen Anflug, den ich beobachtete, hinsichtlich aller in Betracht kommenden Eigenschaften

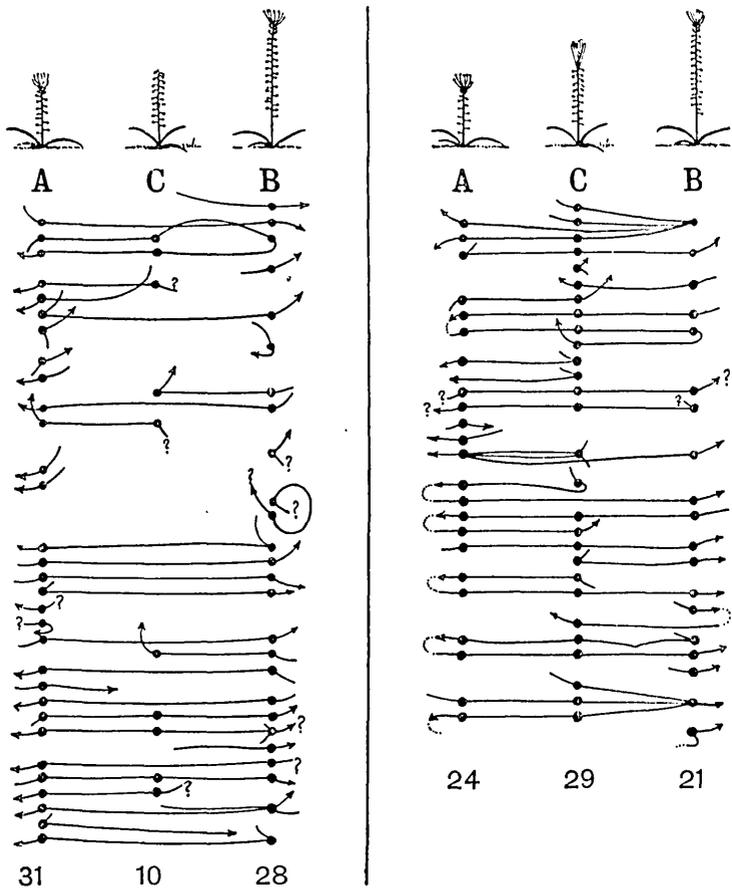


Fig. 88. Graphische Darstellung des Ergebnisses zweier Versuche mit Blütenständen von *Muscari comosum*.

Bei den einzelnen Flugbahnen ist die Flugrichtung durch einen Pfeil angegeben. Wenn ein Blütenstand besucht wurde, ist dies durch einen Knoten in der Linie der Flugbahn angedeutet. (Dabei wurde aber die Anzahl der Besuche an den einzelnen Honigblüten nicht berücksichtigt, sondern nur der Besuch des Blütenstandes als solchen.) Wenn eine Biene nach dem Durchfliegen der Allee wieder zu ihr zurückkehrte und in ihr die Flüge fortsetzte, wurde die vorige Flugbahn des betreffenden Tieres mit der neuerlichen durch eine punktierte Linie verbunden, um so die Zusammengehörigkeit beider zu kennzeichnen. Wenn sich zwei Flugbahnen verschiedener Bienen in einem Knoten vereinigen, so bedeutet dies, daß sich in diesem Falle gleichzeitig zwei Bienen auf dem Blütenstande zum Sammeln niederließen; da es mir infolge der lebhaften Tätigkeit der Tiere dann gewöhnlich nicht mehr möglich war festzuhalten, welche der beiden Bienen zu der einen Flugbahn gehörte und welche zur anderen, so habe ich dies in meiner Darstellung für jene zwei Bienen nicht weiter berücksichtigt, zumal es für meine Zwecke ohne Bedeutung war. Wenn ich mit voller Sicherheit beobachten konnte, daß die Biene unmittelbar vor dem Besuch der drei Blütenstände bei einem anderen Blütenstande von *M. comosum* außerhalb der Gruppe gesammelt hatte, so ist in der Darstellung nichts weiter bemerkt; kam das Tier aber so schnell und unvermittelt heran-

sogleich genau verbucht, indem ich mir die Horizontalprojektion der betreffenden Flugbahn aufzeichnete, soweit sie sich auf den Bereich der drei mittleren Blütenstände erstreckte. Ich gebe in Fig. 88 diese vereinfachten Flugbahnen des Versuches wieder, da man aus ihnen sogleich die Wirkung des violetten Endbüschels entnehmen kann. Die am Kopfe der Darstellung befindlichen Skizzen der Blütenstände erleichtern dabei die Beurteilung. Im übrigen sei auf die Figurenerklärung verwiesen.

Erster Abschnitt des Hauptversuches (linke Hälfte der Fig. 88 sowie Fig. 89<sub>1</sub>). 12 Uhr 30 Min. bis 2 Uhr 5 Min. nachmittags. Es sollte festgestellt werden, wie viele Besuche der schopflose Blütenstand C erhielt und welchen Weg die besuchenden Bienen dabei genommen haben. Dazu sollten Anflug und Besuch bei den benachbarten Blütenständen A und B genau beobachtet werden. Bei diesem Versuchsabschnitte erzielte ich (in 1 Stunde und 35 Min.): 31 Besuche von A, 28 Besuche von B und 10 Besuche von C. Wir wollen nun diese 10 Besuche des schopflosen Blütenstandes an der Hand der graphischen Darstellung genauer betrachten: 7 der 10 Besuche erfolgten von einem der beiden benachbarten Blütenstände A und B aus; nur 3 kamen schräg von der Seite her.

Zweiter Abschnitt des Hauptversuches (rechte Hälfte der Fig. 88 sowie Fig. 89<sub>2</sub>). 2 Uhr 5 Min. bis 3 Uhr 20 Min. desselben Nachmittags. Ich wollte nun folgendes feststellen: Wenn wirklich, wie zu erwarten war, der violette Schopf eine Fernwirkung auf die Besucher ausübt, so müßte ein schopfloser Blütenstand unter sonst gleichen Umständen weniger Besuche erhalten als ein schopftragender. Wenn dies der Fall ist, dann muß derselbe schopflose Blütenstand C des ersten Versuchsabschnittes sofort mehr Besuche erzielen, wenn ihm an Stelle des verlorenen Schopfes ein passender neuer aufgesetzt wird. Er bekam nun wirklich einen neuen Schopf, den ich schon vorbereitet hatte, und zwar aus violetterm Papier, wobei ich aber nicht die Absicht hatte, diesen künstlichen Schopf in der Gestalt seiner Teile dem natürlichen besonders ähnlich zu machen. Es handelte sich mir nur darum, an die Stelle des verlorenen Schopfes ein optisch wirksames Objekt

---

gelogen, daß ich nicht mehr feststellen konnte, woher die Biene gekommen war, so habe ich dies durch ein „?“ am Anfange der Flugbahnlinie vermerkt. Ebenso habe ich beim Abflug darauf geachtet, ob die betreffende Biene zu einem Blütenstande von *M. comosum* weiterflog. Konnte ich dies bei einer Biene nicht mehr ermitteln, dann habe ich es bei der Pfeilspitze der Flugbahn ebenfalls durch ein „?“ angedeutet. (Da aber um diese Zeit die Honigbienen, welche bei den Blütenständen von *M. comosum* verkehrten, nach meinen Beobachtungen wohl fast ausschließlich bei den Blütenständen dieser Art sammelten, so hat dieses Fragezeichen für die Beurteilung keinen besonderen Wert; es soll nur den Grad der Genauigkeit meiner Beobachtungen bei diesen Versuchen wiedergeben.)

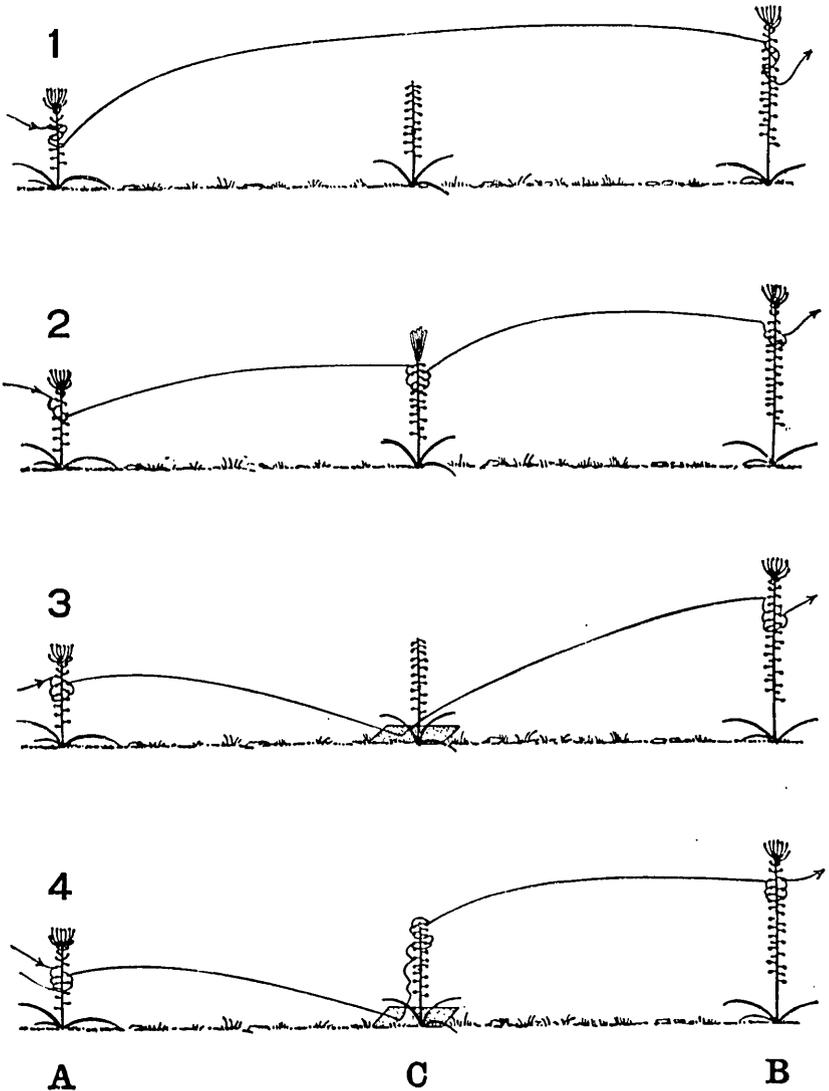


Fig. 89. Schematische Darstellung von Versuchen mit Blütenständen von *Muscari comosum* am natürlichen Standorte.

A und B unverehrte Blütenstände, C des natürlichen violetten Schopfes beraubter Blütenstand. (Mittlerer Teil einer Anflugsallee.) 1 typischer Flug der *comosum*-Bienen von A nach B, wenn C keinen Schopf trägt. 2 typischer Flug solcher Bienen von A nach B, nachdem C einen künstlichen violetten Schopf erhalten hat. 3 ungewöhnliche Wirkung eines auf dem Erdboden knapp neben dem Blütenstande C liegenden violetten Papierstückes auf den Besuchsflug der *comosum*-Biene. 4 gewöhnliche Wirkung dieses Papierstückes auf den Besuchsflug der *comosum*-Biene. — ( $1/10$  der natürl. Größe.)

derselben Farbgruppe zu setzen. Zu seiner Anfertigung wählte ich das sehr bewährte blauviolette Papier (Farbpapierprobe 1 auf S. 50), das ich zuerst bei meinen Versuchen mit *Bombylius* und *Muscari racemosum* (S. 49 ff.) und später bei den Versuchen mit *Echium*-Bienen (S. 508 f.) viel verwendet hatte. Ich schnitt aus diesem Papier schmale Streifen von

2 bis 3 mm Breite und vereinigte sie zu einem 6 cm langen Schopf mit 36 freien Enden. An seiner Basis erhielt dieser Schopf ein 13 mm langes Stielchen aus einem dünnen versilberten Kupferdraht. Dieses Stielchen wurde in seiner ganzen Länge an der Schnittwunde des Blütenstandes C in das Mark des oberen Achsenendes eingeschoben. Nachdem auf diese Weise der Blütenstand C einen neuen Schopf erhalten hatte, wurden von mir die Anflüge und Besuche der Bienen bei den drei Blütenständen genau so wie im ersten Abschnitte des Versuches beobachtet und verbucht. Die Witterungsverhältnisse waren weiter wie vorher. Trotz der etwas kürzeren Beobachtungszeit (1 Stunde 15 Min.) erhielt nun der Blütenstand C, der jetzt den violetten Papierschopf trug, dreimal so viele Besuche als im ersten Versuchsabschnitte! Der Blütenstand A erzielte in dieser Zeit 24 Besuche, der Blütenstand B 21 Besuche und der Blütenstand C in seiner veränderten Gestalt 29 Besuche.

Um zu sehen, daß es sich hier wirklich um eine ganz auffallende Zunahme der Besuche bei dem Blütenstande C handelt, muß man noch die Anzahl der Besuche bei A und B in beiden Versuchsabschnitten berücksichtigen. Im ersten Abschnitte erzielten A und B zusammen 59 Besuche in 95 Minuten, im zweiten Abschnitte 45 Besuche in 75 Minuten. Man sieht aus dem Vergleiche dieser Zahlen, daß die Häufigkeit der Bienenflüge während der ganzen Versuchszeit gleich geblieben war. Und trotzdem erzielte C im zweiten Versuchsabschnitte dreimal so viele Besuche wie im ersten! Diese Überlegenheit zeigt sich aber auch aus anderen Zahlen. Wir sehen sie, wenn wir berücksichtigen, wieviele der Besuche bei C von Besuchen der benachbarten Blütenstände A und B ausgingen und wieviele von seitlichen Anflügen unmittelbar nach Besuchen von Blütenständen außerhalb der Allee. Von A und B aus erfolgten im zweiten Versuchsabschnitte zusammen 18 Besuche des Blütenstandes C gegen 7 im ersten Abschnitte; von der Seite her 11 gegen 3 im ersten Abschnitte. Da unter allen Blütenständen des Versuchsplatzes die Blütenstände A und B den kürzesten (je 50 cm) Abstand von C hatten und die nächsten seitlich (außerhalb der Allee) stehenden Blütenstände von C mindestens 2 m entfernt waren, so ergibt sich aus den zuletzt mitgeteilten Zahlen, daß der Blütenstand C mit einem violetten Schopf auf größere Entfernungen optisch zu wirken vermochte als ohne einen solchen. Schließlich gestatten die Zahlenergebnisse dieses Versuches auch noch eine andere Betrachtungsweise, welche die optische Überlegenheit des schopftragenden Blütenstandes gegenüber dem schopflosen vielleicht am besten zeigt. Wenn eine Biene von A nach B oder von B nach A flog, dann flog sie entweder knapp neben dem Blütenstande C vorüber, ohne ihn zu beachten, oder sie hielt im Fluge inne und besuchte ihn, um darauf den Flug in der gleichen Richtung fortzusetzen. In dem ersten Versuchsabschnitte wurde der schopflose Blütenstand C bei 18 Flügen, welche A

mit B verbunden, 13 mal übersehen, in dem zweiten dagegen der schopftragende Blütenstand C nur mehr 3 mal! All dies zeigt uns mit der größten Deutlichkeit, daß dem violetten Endbüschel ein wesentlicher Anteil an der optischen Anlockung der Bienen zukommt. Und überdies geht aus dem Versuchsergebnis mit Sicherheit hervor, daß die optische Wirkung des violetten Büschels sich bei den Bienen auf weitaus größere Entfernungen geltend macht als die optische Wirkung der Honigblüten.

Unmittelbar im Anschluß an den eben mitgeteilten Hauptversuch habe ich um 3 Uhr 25 Min. desselben Tages unter den gleichen äußeren Verhältnissen mit denselben drei Blütenständen A, B und C einen weiteren Versuch gemacht, welcher den Gedankengang des Hauptversuches fortsetzt. Ich überlegte folgendes: Wenn das violette Endbüschel den Bienen die Richtung für den Anflug aus der Ferne anzeigt, dann müßte es wohl auch gelingen, durch ein neben den des Schopfes wieder beraubten Blütenstand C auf den Erdboden gelegtes Stück des blauvioletten Papiers den Flug der *comosum*-Bienen zu den darüber befindlichen Honigblüten zu lenken. Nach dieser Erwägung legte ich um 3 Uhr 25 Min. ein verhältnismäßig großes ( $6 \times 10$  cm) rechteckiges Stück Papier der genannten Farbe unmittelbar neben C nieder (Fig. 89<sup>a</sup> und <sup>a</sup>). Dieses Stück stammte von demselben Material, aus welchem ich das violette Büschel für den Hauptversuch angefertigt hatte. Nun beobachtete ich in gleicher Weise wie beim Hauptversuche das Benehmen der Bienen. In der Zeit bis 3 Uhr 50 Min., also innerhalb 25 Minuten, beobachtete ich 14 Anflüge gegen das violette Rechteck, wobei alle diese Anflüge zu solchen Flugbahnen gehörten, die A mit B verbunden. (Die Bienen hatten bei diesen Flügen sowohl A als auch B besucht.) Bei 11 von diesen 14 Anflügen besuchten die Bienen beim Emporfliegen von dem violetten Papier auch die darüber befindlichen Honigblüten von C (Fig. 89<sup>a</sup>). Bei den drei anderen Anflügen fanden die Honigblüten keine Beachtung (Fig. 89<sup>a</sup>). In diesen Fällen hat vielleicht eine zu große Geschwindigkeit beim Anflug oder ein plötzlicher Windstoß die Flugbahn so abgelenkt, daß die Honigblüten übersehen werden mußten. Vielleicht hat auch die verkehrte und deshalb ungewohnte Anordnung (Violett unten, Gelb oben) das Benehmen der Bienen etwas unsicher gemacht. Diese verkehrte Anordnung war aber gerade meine besondere Absicht! Auf diese Weise konnte es sich um so besser zeigen, ob vor allem der violette Teil für die Fernwirkung auf die Bienen maßgebend ist. Der Anflug auf C ging somit in folgender Weise vor sich: Die Biene war aus der Ferne mit ihrem „Blick“ auf das violette Papier eingestellt und lenkte die Flugbahn zu diesem herab. Dabei übersah sie zunächst die darüber befindlichen Honigblüten. Die Biene entdeckte diese Blüten dann erst zufällig beim Emporfliegen,

als sie in den Bereich des deutlichsten Sehens der Facettenaugen gelangten.<sup>1)</sup>

Wie können wir uns nun erklären, daß die Bienen sich diesem violetten Rechtecke so deutlich zuwandten, während der Anflug gegen das violette Büschel, wenn Honigblüten an dem Blütenstande vorhanden waren, meist gar nicht oder höchstens undeutlich zu sehen war? Die Antwort auf diese Frage ist leicht zu geben, wenn man die Ergebnisse der Versuche von Frisch berücksichtigt. Frisch hat festgestellt, daß auch eine Bindung an die Anordnung bestimmter Farben (Blau und Gelb, also gerade jener, die hier in Betracht kommen) sich erzielen läßt. Die Bienen konnten bei diesen Versuchen von Frisch schließlich die Anordnung „links Gelb, rechts Blau“ von „links Blau, rechts Gelb“ gut unterscheiden.<sup>2)</sup> Dann werden die Bienen unter Umständen wohl auch imstande sein, „unten Blau, oben Gelb“ von „oben Blau, unten Gelb“ zu unterscheiden. Dies ist für mich um so wahrscheinlicher, als bei den Zeichnungen der Blüten nie wesentliche Färbungsverschiedenheiten („Saftmale“) zwischen der rechten und der linken Seite (bei zygomorphen Blüten) vorkommen, wohl aber desto häufiger zwischen oben und unten. Eine solche Farbenverschiedenheit ist nun auch zwischen den zwei Hauptabschnitten der Blütenstände von *M. comosum* vorhanden. Hier liegt der Fall vor: „oben Blau, unten Gelb“. Durch zahlreiche, unmittelbar aufeinander folgende Besuche der genannten Blütenstände müßte in den Bienen eine Bindung entsprechend der Formel „oben Blau, unten Gelb“ entstehen. Wenn diese Formel dann den Tatsachen entsprechend so zur Wirkung käme: „oben **Blau**, unten Gelb“, was die zuerst eintretende Wirkung des Blau (-Violett) versinnbildlichen soll, dann ist es klar, daß die Biene aus der Ferne sich zunächst auf das Blau einstellt und dann in größerer Nähe das „Gelb unterhalb von Blau“ „sucht“. Da nun aber bei dem zuletzt beschriebenen Versuche das violette Rechteck auf dem Erdboden lag, so daß es optisch kein „unterhalb von Blau“ gab, so mußte sich das „Suchen“ in einer fortgesetzten Annäherung an die violette Fläche ausdrücken, bis schließlich das Tier „enttäuscht“ sich nach oben wandte und dabei meistens zufällig noch die gelben Blüten erblickte. Sobald aber einmal die gewohnten Honigblüten von der *comosum*-Biene gesehen wurden, flog diese sogleich zu ihnen hin und der Besuch begann.

Zur Ergänzung muß ich hier noch anführen, daß ein gleiches Stück blauvioletten Papiers, wenn ich es in der Mitte zwischen zwei etwa 60 cm von einander entfernten unversehrten Blütenständen auf den Erdboden legte,

<sup>1)</sup> In dieser Hinsicht dürfte sich die Honigbiene wohl nicht viel anders verhalten als der Taubenschwanz, bei welchem ich das Vorhandensein einer solchen Gegend des deutlichsten Sehens als wahrscheinlich hingestellt habe (vgl. S. 202 f.).

<sup>2)</sup> Frisch, K. v., Farbensinn und Formensinn der Biene, a. a. O., S. 72 f.

zwischen den Besuchen dieser beiden Blütenstände ebenfalls deutlich angefliegen wurde. Durch dieses Verhalten der *comosum*-Bienen wird gezeigt, daß bei dem zuletzt geschilderten Versuch die Senkung der Flugbahn zum blauvioletten Papier auch ohne einen daneben befindlichen schopflos gemachten Blütenstand erfolgte.

Schließlich habe ich auch noch unter möglichst gleichen Bedingungen einen unversehrten und einen des Schopfes beraubten Blütenstand von *M. comosum* innerhalb einer Anflugsallee gleichzeitig den Bienen dargeboten. Hierzu wählte ich zwei möglichst gleichartige Blütenstände aus, schnitt sie ab und steckte ihre unteren Enden sogleich in Fläschchen mit Wasser. Von dem einen wurden die sterilen Endblüten und die noch nicht geöffneten Honigblüten entfernt. Statt der dreiteiligen Mittelgruppe der Fig. 89 befand sich diesmal eine vierteilige innerhalb der Anflugsallee. Die vier Objekte dieser Gruppe bildeten die Ecken eines Quadrates von 50 cm Seitenlänge, wobei eine der Diagonalen dieses Quadrates in der Richtung der Anflugsallee lag. An dem einen Ende dieser Diagonale ragte ein unversehrter, natürlich eingewurzelter Blütenstand von dem Erdboden empor, an das andere Ende gab ich einen frisch abgeschnittenen unversehrten Blütenstand in einem Wasserfläschchen. An den beiden anderen Ecken des Quadrates, welche außerhalb der Allee-richtung lagen, standen die beiden Versuchsobjekte, welche ich miteinander in Wettbewerb bringen wollte: an der hinteren Ecke in einem Wasserfläschchen der schopftragende Blütenstand und an der vorderen Ecke der des Schopfes beraubte. Bei schönem Wetter wurden an einem stark windigen Nachmittage die an den Ecken des Quadrates befindlichen Blütenstände innerhalb 1 Stunde und 50 Minuten folgendermaßen besucht: von den in der Anflugsallee stehenden Blütenständen erhielt der eingewurzelte Blütenstand 12 Besuche, der im Wasserfläschchen stehende 14 Besuche, der schopftragende des Wettbewerbes bekam 15 Besuche (dazu einen undeutlichen Anflug) und der schopflose nur 3 Besuche (dazu 4 undeutliche Anflüge). Vergleicht man die Besuchszahlen der Blütenstände an den Quadratecken miteinander, so sieht man sofort, daß jeder der drei schopftragenden Blütenstände annähernd gleich oft besucht wurde, während der schopflose nur ein Viertel der Besuchszahl jedes schopftragenden erreichte. (Die undeutlichen Anflüge, die nicht zum Besuche führten, braucht man dabei nicht zu berücksichtigen, da sie nach meiner Ansicht nur als Störungen der Flugbahnen durch den unregelmäßig wehenden Wind aufzufassen sind.) Trotz der ungünstigen Wirkung des Windes zeigt sich auch bei diesem Versuche die Bedeutung des violetten Schopfes für den Blütenbesuch der Bienen.

Durch alle diese Versuchsergebnisse ist demnach der Beweis erbracht worden, daß das violette Büschel der sterilen Endblüten von *Muscari comosum* sich tatsächlich in den Dienst

der Bestäubung stellt. Die Blüten haben hier eine Arbeitsteilung durchgeführt, bei welcher die oberen sterilen Blüten als alleinige Funktion die optische Wirkung auf größere Entfernungen übernommen haben.

Es wurde bisher immer nur von Honigbienen gesprochen, welche sich schon so lange Zeit auf den Blütenständen von *M. comosum* betätigten, daß eine feste Bindung an die Eigenschaften dieser Blütenart zustande gekommen war. Wie findet nun aber eine Biene zum ersten Male den Weg zu einer Honigblüte dieser Art? Es wäre möglich, auch darüber Versuche anzustellen. Man könnte solche Versuche mit einem Bienenstock in einem Gewächshause durchführen, so wie dies Frisch für bestimmte Zwecke getan hat.<sup>1)</sup> Ich hatte jedoch keine Gelegenheit, nach dieser Richtung Versuche anzustellen, und vermag daher nur Vermutungen darüber auszusprechen. Da wir durch die Untersuchungen von Frisch über das Auffinden von Blumen durch die Bienen sehr gut unterrichtet sind, so fällt es nicht schwer, in Verbindung mit meinen eigenen Beobachtungen sich auch für unseren Fall eine brauchbare Vorstellung (von hohem Wahrscheinlichkeitswerte) zu machen.

Nehmen wir an, eine Honigbiene hätte noch nie in ihrem Leben an einem Blütenstande von *M. comosum* gesammelt. Wenn nun eine solche Biene morgens als „Sucherin“ ins Freie fliegt und zunächst ohne Stetigkeit Blüten verschiedener Arten besucht, so kann sie dabei auch auf einen Blütenstand von *M. comosum* stoßen. Falls dies geschieht, wird sie zuerst den violetten Endblüten einen erfolglosen Besuch abstatten. Wenn nicht schon infolge guter Erfahrungen an violetten Blumen eine erworbene „Vorliebe“ für Blüten der Blau-Violett-Purpurgruppe vorhanden ist, dann wird sie zu den nächsten, von Grün verschiedenen farbigen Pflanzenteilen „suchend“ weiterfliegen und auf diese Weise zu den gelb-braunen Honigblüten desselben Blütenstandes gelangen und dort sammeln. Sind noch andere Blütenstände derselben Art in der Nähe, so wird sich der zuletzt beschriebene Vorgang bei dem nächsten Individuum von *M. comosum* wiederholen. Dabei wird aber in jedem dieser sich wiederholenden Fälle der Antrieb, zu den violetten Teilen zu fliegen, trotz der dort gemachten negativen Erfahrungen doch nicht unterdrückt werden, weil die Biene stets neben dem ergiebigen Gelb der Honigblüten auch das Violett des Schopfes sieht. Es wird schließlich eine Bindung entstehen, die auf die Erfahrungstatsache „Gelb ergiebig neben (unterhalb von) Violett“ zurückgeht. Da der violette Schopf eine viel weiter reichende optische Fernwirkung besitzt, wird die Biene immer zunächst auf das Violett zusteuern, aber in der Nähe des Blütenstandes zum Gelb der Honigblüten abshwenken, sobald sie dieses zu Gesicht bekommt. Der so entstandene Bindungskomplex wird sich nach verschiedenen Richtungen immer mehr ausbauen und festigen, je öfter sich die Besuche bei *M. comosum*

<sup>1)</sup> Frisch, K. v., Die Sprache der Bienen, a. a. O., S. 44 ff. u. a.

*sum* wiederholen. Wenn auch zuerst zwischen den Besuchen dieser Pflanzen noch Besuche andersartiger Blüten ausgeführt wurden, so wird dies immer spärlicher werden, je mehr die optische und die chemische Bindung an die Einzelheiten der Blütenstände von *M. comosum* sich festigt. Kehrt eine solche Biene schließlich in den Stock zurück, so wird sie, dort angelangt, mit Hilfe der ihr zu Gebote stehenden „Sprache“ auch andere Bienen von der ergiebigen Tracht bei *M. comosum* verständigen.<sup>1)</sup> Diese Bienen fliegen nun aus und beginnen nach und nach die betreffenden Blüten zu besuchen. Dies gibt dann den Anlaß zu fortgesetzten Besuchen bei *M. comosum*, wobei sich allmählich auch bei diesen Bienen der früher besprochene Bindungskomplex einstellt. Auf diese Weise werden immer mehr Bienen zum Besuche von *M. comosum* gebracht, bis sich schließlich bei zahlreichen Bienen des Stockes eine feste Bindung an den Besuch der genannten Blütenart ausbildet. Dann ist jener Zustand erreicht, dessen Eigenschaften ich so ausführlich geschildert habe.

### 3. Versuche mit künstlichen Blütenständen.

Zur Ergänzung und Überprüfung meiner Untersuchungen will ich hier noch einige Versuchsergebnisse anführen, welche ich unter Verwendung künstlicher Ersatzstücke gewonnen habe. Geradeso, wie ich bei dem früher beschriebenen Hauptversuch mit Erfolg einen künstlichen Ersatz des violetten Endbüschels verwendete, so ließ sich auch in anderen Fällen mit Hilfe solcher fremden Teile manches ergründen, was sich auf anderem Wege nicht hätte feststellen lassen.

#### a) Die Bindung an die teilweise dunkle Färbung der Honigblüten.

Ich habe bereits erwähnt, daß die den Blüteneingang enthaltende Hälfte des Perigons der Honigblüten auffallend dunkel (dunkelbraun) gefärbt ist. Es wurde von mir auch schon die Vermutung ausgesprochen, daß bei oft wiederholten Besuchen wohl auch eine Bindung an diese dunkle Färbung zustande kommen könnte, so daß diese dunklen Teile den Bienen unmittelbar vor ihrem Besuche der einzelnen Blüte als Wegweiser dienen könnten. Wenn ich auch nicht die Absicht hatte, diese Vermutung bis ins einzelne auf ihre Berechtigung zu prüfen, so habe ich doch darnach getrachtet, noch weitere Anhaltspunkte dafür zu gewinnen. Dies geschah deshalb, weil mir die auf S. 532 erwähnten Anflüge der *comosum*-Bienen gegen die Blütenstände von *Plantago* zu denken gaben.

Um obige Vermutung auf ihre Richtigkeit prüfen zu können, fertigte ich mir einen dunklen, farblosen (schwarzen) „Blütenstand“ an. Ich nahm hierzu ein 2mm dickes Stück Eisendraht von der Länge eines normalen Blütenstandes und umwickelte das eine Ende

<sup>1)</sup> Frisch, K. v., Die Sprache der Bienen, a. a. O., S. 174 ff.

in einer Länge von 7 cm mit einem schwarzen Papierstreifen. Dieser Streifen wurde aus einem durch und durch schwarzen Papier so ausgeschnitten, daß er an einer Längskante eine größere Anzahl von löffelförmigen Fortsätzen trug, welche in ihren Umrisen grob annähernd den Honigblüten und ihren Stielen entsprachen. Nach dem Aufwickeln des Streifens wurden diese Fortsätze so von der Achse weggebogen, daß das ganze Gebilde in seinem Umriß eine entfernte Ähnlichkeit mit einem des Schopfes beraubten Blütenstande von *M. comosum* hatte (Fig. 87 D, S. 533). Diesen „Blütenstand“ steckte ich mit seinem nicht unwickelten Ende zwischen zwei natürlichen Blütenständen einer Anflugsallee in den Erdboden. Die Entfernung von dem einen der benachbarten unversehrten Blütenstände betrug etwa 10 cm, von dem anderen etwa 20 cm. Dieses schwarze Abbild des Blütenstandes wurde bald von einer Honigbiene beachtet, die vorher an den Blütenständen der Allee gesaugt hatte. Sie umflog den schwarzen Blütenstand und „besichtigte“ dabei im Anflug aus nächster Nähe einige der „Blüten“. Da ich von diesem Anfluge eine gute Stereoaufnahme besitze, so war ich in der Lage, noch nachträglich die Art des Anfluges der Biene genau festzustellen.<sup>1)</sup> Zu diesem Falle sei noch betont, daß dieselbe Biene auch die in der Allee befindlichen schopfflosen natürlichen Blütenstände an ihren Honigblüten eifrig besucht hat. Auch die früher (S. 532 f.) besprochenen Blütenstände, die ich ihrer Honigblüten beraubt und hernach an der ganzen Achse mit schwarzem Papier umwickelt hatte, wurden an dieser schwarzen Achse öfters von den *comosum*-Bienen nahe befliegen und umkreist. Diese Fälle sprechen sehr dafür, daß im ganzen Komplex dieser Bindung an den Besuch der Blütenstände von *M. comosum* auch eine Bindung an „sehr dunkel“ beteiligt war. Dabei ist es aber recht gut möglich, daß hier nebenbei auch eine optische Bindung an die Gestalt (Umriß) des Blütenstandes, wenn auch nur untergeordnet, mitwirkte.

Wie ich bereits oben erwähnte, wurden von den Bienen, die an den Besuch von *M. comosum* gebunden waren, zwischen ihren Besuchen bei dieser Art auch manchmal die Blütenstände von *Plantago lanceolata* (S. 532) befliegen, aber nicht besucht. Dabei zielte ihr Anflug deutlich gegen die gedrungene Ähre des Blütenstandes, die infolge der dunkelbraunen Brakteen am oberen Ende des grünen Schaftes besonders auffiel. Aus dieser Ähre ragten an langen dünnen Stielen die gelblichen Staubbeutel hervor. Der optische Gesamteindruck eines solchen Blütenstandes

<sup>1)</sup> Ich besitze auch von verschiedenen anderen Versuchen mit *Muscari comosum* gute photographische Stereoaufnahmen der anliegenden und besuchenden Bienen. Diese Bilder bewährten sich sehr bei der nachträglichen Bearbeitung der Versuchsergebnisse. Besonders wurde dadurch auch die Beschaffenheit der Versuchsobjekte und der Versuchsplätze für spätere Überprüfungen in einwandfreier Weise festgehalten. (Vgl. S. 54.) Doch schien es mir nicht notwendig, die Stereobilder hier zu veröffentlichen, da ich sie mehr als Behelf für die Bearbeitung betrachte und nicht als Mittel, um Zweifler zu überzeugen.

war somit: dunkelbraun und gelblich. Das war aber auch der Gesamteindruck, den die Honigblüten von *M. comosum* machten, nur daß bei diesen das Gelb weit stärker hervortrat. Bei einer solchen Bindung an „Dunkel und Gelb“ ist es nun erklärlich, daß von den *comosum*-Bienen manchmal auch die *Plantago*-Blütenstände beachtet wurden.

**b) Der Besuch natürlicher Honigblüten, die an künstlichen Blütenständen befestigt waren.**

Nachdem ich nun die Grundlagen des Blütenbesuches bei *Muscari comosum* ausreichend aufgeklärt hatte, wollte ich als Probe auf die Richtigkeit meiner Auffassung noch zeigen, daß es mit Hilfe der eben gewonnenen Erkenntnisse möglich sein muß, den Besuch einzelner von der Pflanze losgetrennter Honigblüten auch ohne Mitwirkung irgendwelcher anderer natürlicher Teile eines Blütenstandes derselben Art durch die *comosum*-Bienen zu erzwingen.

Nach einigen gut gelungenen Vorversuchen mit künstlichen Blütenständen habe ich mir Gerüste aus möglichst farblosem Glas anfertigen lassen, welche eine schematische Nachbildung der Hauptachse und der daran befindlichen Blütenstiele von *M. comosum* sein sollten (Fig. 87 E, S. 533). Oben wurde ein solches Gerüst durch ein kleines, offenes Glasgefäß abgeschlossen. Um das abstehende Ende eines jeden der künstlichen Blütenstiele wickelte ich ein dünnes versilbertes Drahtstück. Auf jedes freie Ende dieser Drahtstücke konnte ich dann bei den Versuchen eine natürliche Honigblüte von *M. comosum* so aufspießen, wie es in Fig. 87 E wiedergegeben ist. Das dem Glasgefäß entgegengesetzte Ende des Gerüsts wurde beim Versuch in den Erdboden eingesteckt.

Zunächst suchte ich festzustellen, wie die optische Fernwirkung auf die *comosum*-Bienen ausfällt, wenn ich ihnen die auf dem Glasgerüst befestigten frischen Honigblüten in Verbindung mit einer artfremden natürlichen, zur Blau-Violett-Purpurgruppe gehörigen Schauceinrichtung darbot. Nachdem das Glasgerüst peinlichst gewaschen worden war, befestigte ich die reinen Drahtstücke an den gläsernen Stielchen und spießte auf jedes der feinen Drahtenden eine frisch abgeschnittene Honigblüte, die sich noch im Zustande der Nektarabsonderung befand. Bei diesem Aufspießen achtete ich darauf, daß die dünne Drahtspitze nicht in die Perigonhöhlung eindrang, sondern im Innern der Perigongewebe blieb. Das Glasgefäß am Ende der Achse füllte ich mit Wasser und nun steckte ich das so vorbereitete Gerüst in aufrechter Stellung in den Erdboden. Als Schauceinrichtung verwendete ich einige wenige Blütenstände von *Thymus longicaulis*, die noch nicht zu lange in Blüte standen und dementsprechend lebhaft purpurn waren (vgl.

Tafel 2, Fig. 4). Aus diesen *Thymus*-Blütenständen fertigte ich einen kleinen Strauß an, der die Größe des violetten Büschels von *M. comosum* hatte. Den *Thymus*-Strauß steckte ich dann mit seinem Stiel in das Wassergefäß am oberen Ende der Achse. (Ein solches Wassergefäß sollte es ermöglichen, daß derlei lebende Objekte, wenn sie bei Versuchen lange Zeit der Sonnenhitze ausgesetzt werden mußten, leichter frisch blieben.) Dieser künstlich zusammengesetzte „Blütenstand“ wurde schließlich inmitten einer Anflugsallee von natürlichen Blütenständen den *comosum*-Bienen dargeboten, wobei die Entfernung zu den nächsten Blütenständen etwa 50 cm betrug. Der Erfolg war ausgezeichnet: die Bienen besuchten nun diesen „Blütenstand“ gerade so wie einen unversehrten natürlichen und saugten aus den Honigblüten den Nektar. Da die *Thymus*-Blütenstände den charakteristischen Geruch des ätherischen Öles dieser Gattung aufweisen und somit in dieser Hinsicht von den duftlosen sterilen Blüten von *M. comosum* gänzlich verschieden waren, so erkennen wir neuerdings, daß die Fernanlockung nicht durch den Duft, sondern optisch erfolgte. Die an dem Glasgestelle befindlichen Honigblüten wurden von den *comosum*-Bienen ebenso sicher besucht, wenn ich an Stelle des *Thymus*-Straußchens als Schaulinse einige der purpurnen Blumenblätter von *Cistus villosus* (Tafel 2, Fig. 16) verwendete. Aber auch dann erhielt ich noch regelmäßige Besuche dieses „Blütenstandes“, wenn ich als Schaulinse eine violette Papierhülse über das Glasgefäß am Ende der Achse stülpte. Das hierzu benötigte violette Papier hatte ich mir diesmal selbst hergestellt, indem ich rein weißes Schreibpapier mit Methylviolett kräftig färbte.

Damit war alles erreicht, was ich mit Hilfe künstlicher Behelfe erreichen konnte.

#### 4. Über das Verhalten von *Bombylius* bei den Blütenständen von *Muscari comosum*. Vergleich mit dem Verhalten der Honigbiene.

Wenn man die optische Fernwirkung des Blütenstandes von *Muscari comosum* auf die Honigbiene betrachtet und sie dann mit jener vergleicht, die sie für den Blütenbesuch des Wollschwebers (*Bombylius*, Insekten und Blumen II) hat, so sieht man, daß in beiden Fällen dem violetten Endbüschel der Hauptanteil am Gesamterfolg zukommt. Bei beiden Insektenarten ist es der violette Schopf, welcher sie aus der Ferne zu den Blütenständen lenkt.

Man darf aber nicht glauben, daß mit dieser Anlockung auch schon der Besuch der fruchtbaren Blüten (Honigblüten) sichergestellt ist. Ob ein Besuch zustande kommt oder nicht, hängt noch von anderen Umständen ab. Vor allem sind dabei jene „Erfahrungen“ wirksam, die das betreffende Individuum unmittelbar vorher an Blumen gemacht hat. Hatte das Tier z. B. vorher nie bei gelben Blüten gesaugt, dagegen häufig

bei Blumen der Blau-Violett-Purpurgruppe, so kann es geschehen, daß wohl ein Flug in die nächste Nähe der violetten Endblüten ausgeführt wird, aber die Honigblüten dabei keine Beachtung finden. Dies war bei jenen Honigbienen der Fall, welche durch lange Zeit die nektarreichen Blüten von *Echium vulgare* (S. 508) besucht hatten. Ganz gleich verhielt sich *Bombylius fuliginosus* (S. 99, Fig. 21) während der Blütezeit von *Muscari racemosum*. Dieser Wollschweber beslog nach den Besuchen der genannten Blütenart nur die violetten Endbüschel von *M. comosum*, suchte sie gründlich ab und flog dann wieder weiter fort, ohne die gelb-braunen Honigblüten zu beachten. Dies geschah nur deshalb, weil das Tier damals keine positive Erfahrung über gelbe Blüten hatte. In der gleichen Lage befand sich ein Taubenschwanz (S. 309), der längere Zeit nur aus violetten Futterobjekten Zuckerwasser gesaugt hatte: er berührte mit dem vorgestreckten Rüssel verschiedene sterile Blüten von *M. comosum* und deren gleichgefärbte Stiele, übersah dabei aber die nicht weit davon stehenden Honigblüten. In allen drei Fällen verhinderte eine ausgesprochene Bindung an die Blau-Violett-Purpurgruppe den Besuch der gelb-braunen Blüten. Bei der *Echium*-Biene und dem Methylviolett-Taubenschwanz lag eine einfache reine Bindung an die genannte Farbgruppe vor, während bei *Bombylius fuliginosus* mit dieser Bindung noch eine gleichzeitig wirksame, aber gesondert wirkende Bindung an Weiß vorhanden war. *Bombylius medius* dagegen (S. 107, Fig. 23) besuchte auch die Honigblüten von *M. comosum*, flog aber bei jeder Annäherung an einen solchen Blütenstand zuerst die violetten Endblüten an, so daß man deutlich sehen konnte, daß auf ihn zunächst die violetten Teile wirkten und erst etwas später die gelb-braunen. Jeder der beiden Abschnitte des Blütenstandes wurde von *Bombylius medius* gleich wohlgezielt und gleich nahe befliegen. Man hatte den Eindruck, daß bei dem Tier in diesem Zustande jeder dieser Abschnitte seine eigene, von der anderen unabhängige optische Wirkung hatte. Wenn hier, wie ich annahm, Bindungen vorlagen, so konnte neben einer Bindung an die Blau-Violett-Purpurgruppe eine mit ihr nicht zusammenhängende Bindung an die Gelbgruppe vorhanden sein, geradeso wie ich bei *Bombylius fuliginosus* neben der Bindung an die zuerst genannte Gruppe eine von dieser unabhängige Bindung an Weiß feststellte.

Wenn Honigbienen andauernd die Blütenstände von *Muscari comosum* besuchten, so war der dabei wirksame Bindungszustand nicht so einfach, wie er für *Bombylius fuliginosus* und *medius* angenommen werden mußte. Bei der Biene muß man hier nach meinen Untersuchungen einen gleichzeitig wirksamen Komplex mehrerer zusammenhängender optischer Bindungen annehmen, mit dem überdies vielleicht noch eine Bindung an einen bestimmten Duft,

also eine chemische Bindung, verbunden sein dürfte. Wenn *B. medius* die Blüten von *M. comosum* besuchte, so besog und besuchte er dazwischen immer wieder Blüten anderer Pflanzenarten. Diese konnten ebensogut sattgelb wie sattviolett sein; auch konnten sie sich in den Düften voneinander unterscheiden. Mehr konnte dieser Wollschweber unter den gegebenen Umständen an Bindungen nicht erreichen — aber der Erfolg mußte für ihn trotzdem „befriedigend“ sein, sonst wäre er in den Blößen der *Macchia* nicht so häufig gewesen. Dagegen verhielt sich die Honigbiene während der Zeit ihrer *comosum*-Besuche völlig artstet hinsichtlich der Besuche. Sie erreichte dies durch besondere „psychische“ Fähigkeiten, in denen sie den Wollschweben weit aus überlegen war. Auch für sie war der Erfolg „befriedigend“, denn sonst hätte die Bindung an diese Besuche nicht so lange Zeit angehalten. Ob *M. comosum* der Kreuzbestäubung bedarf, um zahlreiche Samen zu erzeugen, oder nicht, weiß ich nicht zu sagen, da keine Versuche darüber vorliegen. Jedenfalls ist aber das artstete Verhalten der Biene weit eher geeignet, den Pollen eines Individuums von *M. comosum* auf Narben eines anderen Individuums derselben Art zu übertragen, als der unstete Besuch von *B. medius*.

### C. Das Verhalten der Honigbiene gegenüber verschiedenen Entwicklungszuständen derselben Blütenart.

Wenn sich ein Baum oder ein Strauch in Blüte befindet, dann sind, sobald die Blütezeit bereits etwas vorgeschritten ist, die auf ihm vorhandenen zahlreichen Blüten nicht alle gleichmäßig entwickelt, sie zeigen vielmehr immer verschiedene Entwicklungszustände. Ein Teil der Blüten hat sich gerade geöffnet, ein Teil ist schon verblüht und zu jungen Früchten geworden, und andere von ihnen erwarten im Knospenzustande das Aufblühen. Das ist natürlich auch bei vielblütigen krautartigen Pflanzen der Fall. Wenn sich Honigbienen auf einem solchen blühenden Baum betätigen, dann müssen sich diese Tiere bei den verschiedenen Entwicklungszuständen der Blüten verschieden benehmen, da nicht alle dieser Blüten Nektar oder Pollen bieten. Haben nun die Bienen die Möglichkeit, die ergiebigen Blüten von den unergiebigen zu unterscheiden, bevor sie sich auf ihnen niederlassen, oder erkennen sie die Brauchbarkeit der Blüte erst dann, wenn sie schon auf der Blüte sitzen und sich an ihr mit dem Rüssel oder den Beinen zu betätigen suchen? Da wir wissen, daß die Biene imstande ist, beim Blütenbesuch verschiedene „Erfahrungen“ zu sammeln, so wollen wir hier das Benehmen solcher „erfahrener“ Bienen an einem reichlich blühenden Baume betrachten.

## I. Blütenknospen, Blüten und junge Früchte von *Punica granatum*.

Die honiglosen, aber pollenreichen Blüten des Granatapfelbaumes (*Punica granatum* L.), der in Süddalmatien häufig zu finden ist, fallen durch ihre leuchtend gelblichrote Färbung auf. In Fig. 13 der Tafel 2 ist eine solche Blüte farbig wiedergegeben.<sup>1)</sup> Ihre Farbe ist dem Rot der Kronblattflächen des Feldmohns (*Papaver rhoeas*, Tafel 2, Fig. 12) sehr ähnlich. Wir finden diese Färbung nicht nur an den dünnen, etwas zerknitterten Kronblättern, sondern auch an der glatten Außenseite des fleischigen Kelches. Dagegen sind die Ränder des Kelches, also jene Stellen, wo die Kelchblätter einander im Knospenzustande berührten, trüb hellgelb. Die Kronblätter einer offenen

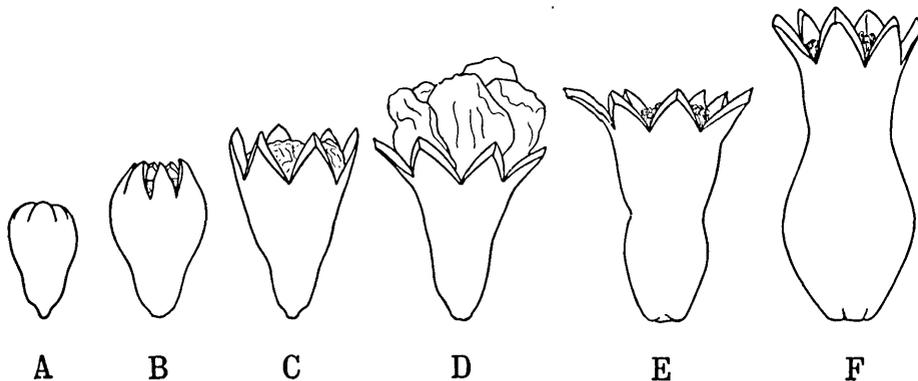


Fig. 90. Verschiedene Entwicklungszustände der Blüten von *Punica granatum*.

A noch geschlossene Blütenknospe. B eine Blütenknospe, deren Kelchblätter sich gerade öffnen. C die Blüte unmittelbar vor dem letzten Abschnitte ihrer Entfaltung. D offene Blüte. E heranwachsende Frucht bald nach dem Verblühen. F junge Frucht in weiter vorgeschrittenem Entwicklungszustande. — (Natürl. Größe.)

Blüte neigen gewöhnlich über den zahlreichen Staubgefäßen etwas zusammen und verdecken so die zahlreichen lebhaft gelben Staubblätter und die Griffel.

Die auffallende Ähnlichkeit der Blütenfarbe des Feldmohns und des Granatapfelbaumes besteht nicht nur für den Menschen, sondern auch für die Honigbiene. Dies ermittelte ich dadurch, daß ich auf jedem von fünf beblätterten blütenlosen Zweigen eines blühenden Granatapfelbaumes eine kleinere Feldmohlblüte anbrachte. Diese Mohlblüten, von denen nur das Äußere sichtbar war, wurden von den Honigbienen, welche die Granatapfelblüten besuchten, oft bellogen (manchmal bis auf eine Entfernung von etwa 1 cm), aber nicht besucht. Durch die Gleichheit der Farbe wurden die

<sup>1)</sup> Berichtigung: In der Tafelerklärung auf S. 118 zu der genannten Fig. 13 der Taf. 2 soll es heißen: „ $\frac{3}{2}$  der natürl. Größe.“

Anflüge gegen die Mohnblüten veranlaßt, doch wurde im letzten Augenblicke des Anfluges durch die Verschiedenheit des Duftes der Besuch verhindert. Für den Menschen besitzen die Blüten des Granatapfelbaumes zwar keinen auffallenden Duft.<sup>1)</sup> Doch dürfte auch hier der Pollen einen für Bienen charakteristischen Duft besitzen, der von den erfahrenen Tieren, zumal es sich um Pollenblumen handelt, beachtet wurde.<sup>2)</sup>

Reines spektrales Rot ist, wie wir wissen, für das Bienenauge unsichtbar. Da nun aber das Licht, welches von den Blüten des Granatapfelbaumes zurückgeworfen wird, an sichtbaren Strahlen vorwiegend Strahlen vom Rotende des Spektrums enthält, wäre es möglich gewesen, daß diese Blüten für die Honigbienen so wenig sichtbar waren, daß sich die Bienen beim Aufsuchen mehr des Duftes als der optischen Ausstattung der Blüten bedienen. Um festzustellen, ob das von den Blüten kommende Licht für die Fernorientierung der Bienen ausreicht, schob ich drei frisch geöffnete Granatapfelblüten hintereinander in ein farbloses Proberöhrchen (150 mm lang, 20 mm weit) und befestigte dieses am Ende eines beblätterten Zweiges in annähernd horizontaler Lage. Dann beobachtete ich das Benehmen der Bienen, die in den Blüten desselben Baumes sammelten. Ich konnte dabei feststellen, daß die Honigbienen dieses Röhrchen gerade dort anflogen, wo die Blüten durch das Glas sichtbar waren. Einmal flog eine Biene so nahe hinzu, daß sie das Röhrchen sogar kurz berührte. Obgleich aus dem offenen Röhrchenende der Duft der Blüten hervorkommen konnte, wurde dieses doch nie beachtet, sondern nur die Stellen der Röhrchenwand, hinter welchen sich die Blüten befanden. Aus diesem Verhalten sieht man also, daß das gelbliche Rot<sup>3)</sup> der Blüten in diesem Falle (wie auch das Mohnrot<sup>4)</sup> eine starke optische Fernwirkung auf die Bienen ausübte und daß sich ein Duft an der Fernwirkung der

<sup>1)</sup> P. Knuth (Handb. d. Blütenb., II, 1, S. 396) bezeichnet die *Punica*-Blüten (nach Aug. Schulz) als „honig- und geruchlose Pollenblumen“.

<sup>2)</sup> Vgl. darüber Frisch, K. v., Die Sprache der Bienen, a. a. O., S. 88 f. — Ich selbst versäumte es leider, den Pollen von *Punica granatum* auf das Vorhandensein eines besonderen Duftes zu prüfen.

<sup>3)</sup> Die beste Nachbildung der roten Farbe erzielte ich auf folgende Weise: Ich färbte dünnes, rein weißes Filterpapier möglichst stark mit wässriger Eosin-Lösung. Nach dem Trocknen durchtränkte ich dieses Papier mit Olivenöl. In diesem durchscheinenden Zustande war die rote Farbe des Papiers auch für ein sehr geübtes Auge von der Farbe der Granatapfelblüten kaum zu unterscheiden. Wenn ich ein solches Papier im Glasröhrchen den Bienen der Granatapfelblüten darbot, so erhielt ich wohlgezielte Anflüge gegen jene Stelle des Röhrchens, hinter der sich das rote Papier befand, wodurch auch die Übereinstimmung für die Biene nachgewiesen war.

<sup>4)</sup> Durch Versuche mit Honigbienen, welche infolge des Besuches sattgelber Blüten von *Cucumis melo* L. (Melone) eine Bindung an Gelb erhalten hatten, konnte ich feststellen, daß die gelblichrote Farbe der Blumenblätter von *Papaver rhoeas* für diese Tiere zur Gelbgruppe der Farben gehört. Dies stimmt mit dem Verhalten des *Bombylus fuliginosus* gegenüber dem Mohnrot überein. (Vgl. S. 96.) Auch für *Macro-*

Blüten nicht beteiligte. Die Blüte des Granatapfelbaumes verhält sich somit in dieser Hinsicht geradeso wie andere Blüten mit wohl ausgebildeten Schauenrichtungen.

An einem Granatapfelbaum, dessen Blütenbesuch ich in Süddalmatien beobachtete, befanden sich die Blüten gerade in verschiedenen Entwicklungszuständen. Fig. 90 zeigt, wie diese Blüten aussahen. Auffallend war, daß die Blüten in allen von mir gezeichneten Zuständen lebhaft gefärbt waren. Die Blütenknospen besaßen schon einige Zeit vor dem Öffnen die Farbe des offenen Kelches. Nach dem Verblühen verschwand diese Färbung des Kelches nur ganz allmählich, so daß auch noch junge Früchte von der Größe und Gestalt der Fig. 90 F in ihrer Farbe auffallend vom Grün des Laubes verschieden waren.

Nachdem ich bereits öfters das Treiben der Honigbienen an den Granatapfelblüten beobachtet hatte, verfolgte ich am Vormittage des 14. Juni bei stark verschleiertem Sonnenschein das Benchnen einzelner Bienen und machte mir genaue Notizen darüber. Ich beobachtete an diesem Vormittage 32 Flüge von sammelnden Honigbienen, welche im ganzen zu 175 Anflügen bei Granatapfelblüten führten. Diese Anflüge verteilten sich auf die einzelnen Entwicklungszustände der Blüten in folgender Weise:

| Art der Annäherung<br>u. weiteres Benchnen<br>der Biene          | Knospe<br>einer Blüte<br>(Fig. 90 A, B) | Pollen-<br>spendende<br>Blüte, offen<br>(Fig. 90 D) | Eben ver-<br>blühte Blüte<br>(Fig. 90 E) | Heran-<br>wachsende<br>Frucht<br>(Fig. 90 F) | Summe |
|--|---|---|--|--|-------|
| Die Blüte wurde nur angefliegen                                  | 45                                      | 12  | 23                                       | 39   | 119   |
| Die Biene setzte sich kurz auf die Blüte nieder, ohne zu sammeln | 3                                       | 7   | 2  | 0  | 12    |
| Die Biene sammelte in der Blüte                                  | 0                                       | 44  | 0  | 0  | 44    |
| Summe . . .  | 48                                      | 63  | 25                                       | 39   | 175   |

Man sieht aus dieser Zusammenstellung, daß nur ein Viertel der gesamten Anflüge zu einem wirksamen Blüten-glossum stellatarum (vgl. S. 308 f.) konnte der Nachweis dieser Zugehörigkeit erbracht werden. Daraus sieht man, daß sich diese drei Haupttypen blütenbesuchender Insekten gegenüber dieser Farbe gleich verhalten. — Über die Zusammensetzung des Lichtes, das von den Blumenblättern des roten Mohns zurückgestrahlt wird, sind die Ausführungen auf S. 94 f. zu vergleichen.

besuch führte. Drei Viertel der Anflüge waren somit „Irrtümer“. Dazu muß hervorgehoben werden, daß nicht jeder Anflug gegen eine offene, pollenspendende Blüte damit endete, daß diese Blüte auch besucht wurde. Dies geht auch aus der Tabelle hervor. Die Ursache dieser Erscheinung war gewöhnlich folgende: In einer offenen Blüte hatte gerade eine einzige Honigbiene bequem Platz. Es kam öfters vor, daß sich in der Blüte, von den Kronblättern verdeckt, schon eine sammelnde Honigbiene befand, als eine andere sich auf der Blüte niederließ und zwischen die Kronblätter hineinkroch. Dann gab es gewöhnlich einen kurzen Kampf, der damit endete, daß rasch eine der beiden Bienen die Flucht ergriff oder daß auch beide schnell von der Blüte wegflogen. Überdies wurden die Honigbienen beim Besuch auch häufig durch Ameisen gestört, so daß jene die betreffende Blüte gleich nach dem Niedersetzen wieder verließen.<sup>1)</sup> Übrigens kommt es ja auch sonst bei Blütenbesuchen öfters vor, daß sich eine Biene auf eine allem Anscheine nach unversehrte, ergiebige Blüte niedersetzt und sogleich wieder von ihr wegfliegt, ohne daß ein anderer Besucher da war, der ihr den Platz streitig machte.

Trotz den eben mitgeteilten Störungen, welche die Reinheit des Beobachtungsergebnisses etwas beeinträchtigten, zeigt die Tabelle dennoch mit aller Deutlichkeit, daß die Bienen von Blüten aller angeführten Entwicklungszustände aus der Ferne angelockt wurden. Überdies geht aus den mitgeteilten Zahlen hervor, daß Niedersetzen und Sammeln nahezu gleichbedeutend war. Damit ist aber auch schon festgestellt, daß die Biene erst im letzten Augenblicke des Anfluges jene *Punica*-Blüten „erkannte“, in denen es das gewohnte Blütenprodukt zu sammeln gab. Das „Erkennungszeichen“ wird hier wahrscheinlich ein bestimmter Duft gewesen sein, der nur von den ergiebigen Blüten ausgesendet wurde, nämlich der Duft des Pollens.

Eine durch den Besuch vieler *Punica*-Blüten erfahrene Honigbiene — um solche erfahrene Bienen handelte es sich hier — kann somit aus der Ferne mit Hilfe der ihr hiez u allein verfügbaren optischen Mittel die drei Hauptzustände der genannten Blüten nicht voneinander unterscheiden. Das Weitere läßt sich nach der vorhin gemachten Annahme leicht und widerspruchlos mit Hilfe vorhandener oder fehlender Duftwirkungen erklären. Es werden alle die so verschieden weit entwickelten Blüten zunächst bis auf eine solche Nähe (etwa 1 cm) angefliegen, daß der Duft der ergiebigen Blüte das Tier zum Niedersetzen zu veranlassen vermag. Ist dieser Duft

<sup>1)</sup> Die Ameisen befanden sich dort im Gefolge von Blattläusen, welche sich auf der Außenseite des Kelches mancher Blüten aufhielten. — Man sieht aus diesem Fall, daß Ameisen nicht nur „ungebetene Gäste“ (nach Kerner v. Marilaun), sondern auch „gebetene“ belästigen und von den Blüten vertreiben können.

nicht in ausreichendem Maße vorhanden, so setzt sich die Biene gewöhnlich nicht auf die Blüte, sondern fliegt zu einer anderen der gleichen optischen Beschaffenheit weiter. Auf diese Weise findet eine solche erfahrene *Punica*-Biene neben zahlreichen für sie unbrauchbaren Blüten („Irrtümer“) auch genügend viele brauchbare. Eine derartige „Erfahrung“ kann sich eine Biene erst im Laufe der Blütezeit einer reichlich blühenden, ergiebigen Pflanze verschaffen, wobei sich durch „Erfolge“ und „Mißerfolge“ bei verschiedenen Besuchen schließlich jener als „Erfahrung“ bezeichnete wirksame Bindungskomplex entwickelt.

Man sieht, daß auch in diesem Falle die von Frisch gefundenen Tatsachen zur einfachen Erklärung der von mir gemachten Beobachtungen vollständig ausreichen.

## II. Verschiedene Entwicklungszustände der Blütenköpfe von *Carduus micropterus*.

Auf der Halbinsel Luštica und auch sonst in Süddalmatien sieht man häufig eine hochwüchsige, schöne Distelart, *Carduus micropterus* (Borbás) Teyber, die mit dem sehr verbreiteten *C. nutans* L. nahe verwandt ist und sich von ihm hauptsächlich durch die aufrechten Köpfe unterscheidet.<sup>1)</sup>

Auf den noch nicht verblühten Köpfen dieser Distel waren im Sonnenschein immer Honigbienen mit dem Sammeln von Pollen und Nektar beschäftigt. In dieser Zeit bildeten die oberen Enden der Blüten in ihrer Gesamtheit einen flachen, weichen, purpurnen Polster (Fig. 91 B). Beim Verblühen legten sich dann die einzelnen Blüten der Länge nach ganz enge aneinander, so daß sie in ihrer Gesamtheit einem dicken Pinsel glichen (Fig. 91 C). Auch in diesem Zustande waren die aus der stacheligen Hülle herausragenden Blütenteile noch geradeso purpurn wie vor dem Verblühen, so daß sich dadurch an der optischen Fernwirkung der Blütenköpfe noch nicht viel geändert hatte. Später, als sich die Früchte schon stark vergrößert hatten, wurden die Blüten braun und unscheinbar.

Wenn die Blütenköpfe das in Fig. 91 C abgebildete Aussehen erlangt haben, findet man auf ihnen keine sammelnde Biene mehr, obgleich die purpurne Farbe der Blüten sich nicht wesentlich geändert hat. Da mir dieses Verhalten auffiel, untersuchte ich zunächst, ob bei diesen Blütenständen auch die Anflüge unterblieben. Es zeigte sich bald, daß die pinselförmigen Köpfe von den Bienen zwar befliegen wurden, daß aber die Besuche ausblieben. Ich will hier einige Beobachtungen mitteilen, die das Gesagte erläutern sollen.

<sup>1)</sup> Die Köpfe von *C. micropterus* werden erst nach dem Verblühen nickend. Vgl. auch S. 106, Anm. 1. — Hinsichtlich der Artmerkmale siehe Fritsch, K., Exkursionsflora, 3. Aufl. (1922), S. 581.

1. Beobachtung. Die Pflanzen von *C. micropterus* stehen gewöhnlich in Gruppen beisammen. Dadurch war es leicht möglich, das Benehmen der Bienen an einander unmittelbar benachbarten Blütenständen verschiedener Entwicklungszustände zu vergleichen. Ich wählte zunächst innerhalb einer solchen Gruppe einen schönen Blütenkopf aus, der sich gerade im Zustande der vollen Entfaltung befand. Er hatte das charakteristische Aussehen der Fig. 91 B und seine Blüten waren mit Ausnahme einiger geschlossener, welche die Mitte des Blütenstandes bildeten, bereits ganz offen. An diesem ausgewählten Blütenstande beobachtete ich nun bei vollem Sonnenschein am späten Vormittage des 24. Mai den Bienenbesuch. Ich zählte in der Zeit von 10 Uhr 15 Min. bis 11 Uhr vormittags 52 Anflüge gegen diesen Blütenstand. Auf 32 dieser Anflüge folgte je ein Besuch.

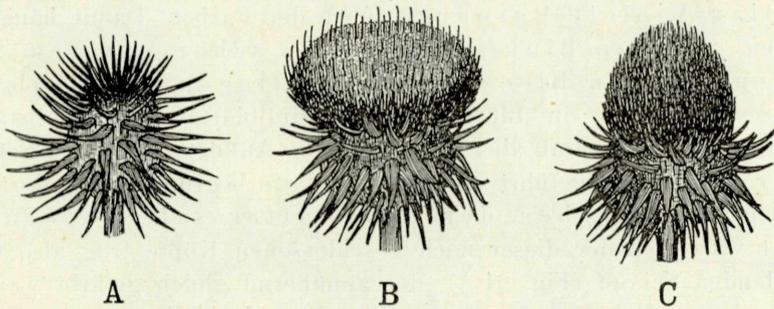


Fig. 91. Blütenköpfe von *Carduus micropterus* in verschiedenen Entwicklungszuständen. A junger Blütenkopf mit noch fest zusammenschließenden Hüllblättern, von denen die obersten dunkel purpurn gefärbt sind, B Kopf in voller Blüte. C Blütenkopf beim Eintritt des Verblühens. — ( $\frac{1}{2}$  der natürl. Größe.)

2. Beobachtung. Am Rande der Gruppe befand sich (etwa 30 cm von dem vorigen entfernt) ein Blütenstand, der schon weiter in der Entwicklung vorgeschritten war. Alle Griffel ragten weit aus ihren Kronröhren heraus, der Umriß des Kopfes war bereits pinselförmig (wie Fig. 91 C), die Farbe der Blüten aber noch unverändert purpurn. Ich beobachtete in der oben angegebenen Zeit 37 Anflüge gegen diesen Blütenstand. Die Anflüge erfolgten meist bis auf etwa 1 cm Nähe, manchmal aber auch noch näher bis zur Berührung. Vielfach umkreisten dabei die Bienen den Blütenstand in jener Gegend, wo die Blüten aus der Köpfchenhülle hervorkamen. Von diesen 37 Anflügen führte kein einziger dazu, daß sich die Biene auf die Blüten setzte. Die Besuche unterblieben also gänzlich.

3. Beobachtung. Am Nachmittage desselben Tages wiederholte ich bei vollem Sonnenscheine die Beobachtung dieses Verhaltens der Bienen. In der Zeit zwischen 2 Uhr 15 Min. und 4 Uhr 15 Min. verfolgte ich ihr Benehmen bei zwei benachbarten Blütenköpfen. Die Blüten des einen hatten schon größtenteils die Narben vorgestreckt, nur die mittleren

Blüten waren noch weniger weit entwickelt. Der andere Blütenstand war gerade verblüht, doch war die Blütenfarbe noch die gleiche wie bei dem unverblühten. Der weniger weit entwickelte Blütenkopf erzielte 123 Anflüge, von denen 93 zu einem Besuche führten. Dagegen sah ich bei dem verblühten unter 69 Anflügen nur 3 Besuche. Diese beiden Blütenstände befanden sich nach dem Zustande ihrer Entwicklung zwischen jenen der 1. und 2. Beobachtung. Das Ergebnis der 3. Beobachtung bildet demnach eine Ergänzung und zugleich Bestätigung der zwei anderen Beobachtungen.

Während dieser Beobachtungen habe ich festgestellt, daß die Bienen zwischen den Besuchen bei verschiedenen Blütenständen von *Carduus micropterus* auch blaue Gegenstände verschiedener Form und Größe anfliegen. Es handelte sich also hier um eine deutliche Bindung an die Blau-Violett-Purpurgruppe der Farben. Damit hängt zusammen, daß die Blütenköpfe auch schon vor dem Aufblühen von den Bienen häufig befliegen wurden, obgleich in diesem Zustande die Blüten von den Hüllblättern noch vollständig umschlossen waren. Daß aber trotzdem nahe Anflüge gegen den Scheitel solcher Knospen ausgeführt wurden, war darin begründet, daß dort die freien Oberflächen der Hüllblätter satt pupurn gefärbt waren. Jeder dieser noch geschlossenen Köpfe trug also einen auffallenden Schopf (Fig. 91 A), der annähernd gleich gefärbt war wie der purpurne Polster der offenen Blütenstände und dementsprechend auch die gleiche Fernwirkung hatte. Diese purpurnen Enden der innersten Hüllblätter verstärkten auch noch unmittelbar nach dem Aufblühen die optische Wirkung der Blüten. Dementsprechend erfolgten die Anflüge bei offenen Blütenständen häufig gegen jene Stelle, wo die Blüten an die innersten Hüllblätter grenzten: dort erschien, von ferne betrachtet, die Sättigung des Purpurs am größten.

Die eben erwähnten Anflüge gegen die noch fest geschlossenen Blütenköpfe zeigen uns deutlich, daß die Fernanlockung von ihnen mit optischen Mitteln durchgeführt wird, da in diesem Entwicklungszustande von einem Blütenduft im üblichen Sinne noch nicht gesprochen werden kann. Auch sei hiezu noch hervorgehoben, daß die erfahrenen Honigbienen solche geschlossene Blütenköpfe wohl sehr nahe anfliegen, daß sie sich aber nicht auf ihnen niederließen, weil eben der für das Niedersetzen ausschlaggebende Blütenduft noch nicht vorhanden war.

Vergleichen wir nun das Verhalten der Honigbiene bei den Blütenköpfen von *Carduus micropterus* mit jenem bei den verschieden entwickelten Blüten von *Punica granatum*, so finden wir eine vollständige Übereinstimmung. In beiden Fällen kamen so lange Anflüge zustande, als die auffallende, von dem Blattgrün verschiedene Färbung anhielt. Für die optische Fernwirkung war unter dieser Voraussetzung der Entwick-

lungszustand vollkommen gleichgültig. Dagegen setzten sich die Bienen am Ende eines Anfluges nur dann nieder, wenn ein bestimmter Entwicklungszustand vorlag. Nur bei diesem erfolgte ein Besuch. Für das Zustandekommen des Besuches war höchst wahrscheinlich die chemische Nahwirkung des beflogenen Objektes, also dessen Duft maßgebend. Dies gilt aber nur für solche Bienen, die durch den häufigen Besuch des betreffenden Objektes eine entsprechende „Erfahrung“ sich angeeignet hatten. „Unerfahrene“ Bienen lernen erst durch eine bestimmte Anzahl von Besuchen die ergiebigen von den unergiebigem Entwicklungszuständen der Blüte unterscheiden.

Auch in diesem Falle genügen also die von Frisch nachgewiesenen sinnesphysiologischen Eigenschaften der Biene vollständig für eine befriedigende Deutung ihres Verhaltens bei verschiedenen Entwicklungszuständen des von ihnen besuchten Objektes.

## **D. Zusammenfassung meiner Ausführungen über den Blütenbesuch der Honigbiene.**

Wie schon früher betont wurde, handelte es sich bei meinen Untersuchungen über den Blütenbesuch der Honigbiene zunächst darum, nachzusehen, ob alles das, was man beim Bienenbesuch im freien Gelände feststellen kann, sich im Einklange mit den Ergebnissen und den Anschauungen von Frisch befindet. Meine Beobachtungen und Versuche über die natürliche Bindung der Biene haben darin eine volle Übereinstimmung ergeben. Nirgends zeigten sich Schwierigkeiten, wenn ich das Verhalten der Bienen nach den Befunden von Frisch zu deuten versuchte. Das Benehmen der Bienen bei den Blumen läßt sich somit im wesentlichsten folgendermaßen kurz zusammenfassen:

In allen Fällen, wo lebhaft gefärbte, vom Grün der Laubblätter stark abweichende Einrichtungen (Schaueinrichtungen) in der Blüte vorhanden sind, locken diese die Bienen optisch aus der Ferne zu sich heran. Darin äußert sich die optische Fernwirkung der Blumen. Erst in der Nähe wirkt der meist vorhandene Blumenduft auf die Geruchsorgane der Bienen ein und veranlaßt den Besuch der betreffenden Blüte. Das ist die chemische Nahwirkung der Blumen. Diese beiden Wirkungsweisen sind es, welche die zum Blütenbesuche führenden Bewegungen der Bienen vor allem beherrschen. Beim Fehlen einer optischen Fernwirkung kann wohl auch eine chemische Fernwirkung für sich allein die Anlockung durchführen, doch habe ich solche Fälle nicht in meine Erörterungen einbezogen. Wenn optische und chemische Reize bestimmter Art lange Zeit und immer wieder während des Sammelns von Nektar und Pollen auf die Sinnesorgane der Bienen einwirken, dann entstehen in diesen Tieren optische und chemische Bindungen, welche

deren Blütenbesuch in der nächsten Zeit regeln und dadurch wesentlich zu der oft notwendigen Sicherung der Kreuzbefruchtung beitragen. Diese den Blütenbesuch der „erfahrenen“ Bienen regelnden Bindungen äußern sich in einer leicht festzustellenden Farbstetigkeit und Duftstetigkeit, welche zusammen eine mehr oder weniger scharf abgegrenzte Artstetigkeit im Besuche ergeben. Von den im Blütenbesuche wirksamen optischen Bindungen habe ich die Bindung an die Gelbgruppe und die Bindung an die Blau-Violett-Purpurgruppe der Farben ausführlich behandelt. Daneben gibt es noch eine sehr wirksame Bindung an Weiß, die ich hier beiseite ließ, sowie Bindungen an Ultraviolett und an Blaugrün, über deren Wirkungsbereich innerhalb des Blütenbesuches wir noch nicht unterrichtet sind. Die weniger in Betracht kommende Bindung an Schwarz wurde von mir öfters gestreift. Die beim Blütenbesuch auftretenden chemischen Bindungen gehen gewöhnlich auf spezifische Düfte (Duftgemische) zurück, welche in einer bestimmten Zusammensetzung meistens nur einer bestimmten Blütenart eigen sind. Als Träger dieser Duftstoffe können sowohl Perianthblätter als auch Geschlechtsblätter der Blüte dienen. Von besonderer Wichtigkeit hat sich der Pollenduft erwiesen. Auf die chemischen Bindungen bin ich bei der Schilderung des Blütenbesuches in sehr verschiedenem Maße eingegangen. In einigen Fällen habe ich entscheidende Versuche angestellt, um über die Möglichkeit einer Duftwirkung Klarheit zu bekommen, in anderen dagegen habe ich das Vorhandensein oder Fehlen einer Duftwirkung bloß als wahrscheinlich hinstellen können.

Ein Sonderfall der optischen Bindungen ist die Bindung an die Form der Blüte. Ihr Vorhandensein wurde von Frisch durch bestimmte Versuche sichergestellt. Beim Blütenbesuche muß demnach die Übereinstimmung einer zu wählenden Blüte mit einer gewohnten Blütenform die Möglichkeit oder Wahrscheinlichkeit des Anfluges vergrößern. Dies läßt sich bei der Beobachtung der Blütenbesuche im Freien nicht ohneweiters feststellen. Dagegen läßt sich ohne Schwierigkeit zeigen, daß selbst sehr beträchtliche Abweichungen von der gewohnten Form und Größe die Biene nicht davon abhalten, eine Blüte oder ein anderes Objekt der gewohnten Färbung zu befliegen. Sehr lehrreich ist in dieser Hinsicht der Vergleich mit der Bindung an eine Farbe. Eine Biene, die fest an Blau gebunden ist, wird während der Dauer dieser Bindung gewöhnlich keine gelbe Blüte beachten; war sie gewohnt, aus einer regelmäßigen fünfklappigen Blüte mittlerer Größe ihren Bedarf an Blütenprodukten zu decken, dann wird sie aber trotzdem auch blaue Objekte befliegen, welche rechteckig und zehnmal größer sind. Dies zeigt uns, daß die normalen Schwankungen in der Gestalt und Größe der Blüte einer Art, also ihre „Variation“, keinen deutlich in Betracht kommenden Einfluß auf

den Erfolg der optischen Fernwirkung der betreffenden Blüte haben können.

Wo außerhalb der Blüte, aber nicht zu weit von ihr entfernt, sich in der Blütenregion noch andere Teile befinden, welche die sonst nur den Schauceinrichtungen der Blüte zukommenden optischen Eigenschaften besitzen (extraflorale Schauceinrichtungen), dann wirken auch diese geradeso wie die Schauceinrichtungen der Blüte vorwiegend in die Ferne. In der Nähe können dann bestimmte optische Eigenschaften (Farbe, Helligkeit) der Blüte selbst die Wirkung der eben erwähnten Einrichtungen in gleicher Weise fortsetzen oder so ablösen, daß mit Hilfe anderer optischer Wirkungen der Flug der Biene zum Blüteneingang weitergelenkt wird. Dort ist es dann wieder gewöhnlich der Blütenduft, der das Niedersetzen der Biene und damit den Besuch der Blüte veranlaßt.

Von der Wirkung solcher extrafloraler Schauceinrichtungen wurde seit den Zeiten von Chr. K. Sprengel immer wieder ausdrücklich gesprochen. Doch fehlten bisher einwandfreie Untersuchungen darüber, ob tatsächlich blütenbesuchende Insekten mit Hilfe dieser Einrichtungen sicherer den Weg zu den daneben stehenden Blüten finden. Da es sich hier um ein wichtiges Problem der Blütenökologie handelt, habe ich der experimentellen Prüfung der hiezu in Betracht kommenden Pflanzenteile ganz besondere Sorgfalt gewidmet. Dabei gelang es mir, den Nachweis zu erbringen, daß der Grundgedanke der bisher ohne zwingende Beweise anerkannten Anschauungen ohne Zweifel richtig ist: daß es sich hier wirklich um Einrichtungen handelt, welche die optische Anlockung aus der Ferne bewirken. In den Einzelheiten mußten sich natürlich auch Abweichungen von bisherigen Anschauungen ergeben.

Die von mir untersuchten Fälle von Schauceinrichtungen, welche sich neben den Blüten an der optischen Gesamtwirkung der Blütenregion beteiligen, können als die wichtigsten Grundtypen der Ausbildungsmöglichkeiten gelten. Es kommen hier vier Möglichkeiten in Betracht. Erstens können verschiedene Teile der Blütenregion, die in der Färbung (Farbgruppe) mit den nichtgrünen Teilen der Blütenhülle übereinstimmen, ein einheitlich gefärbtes Ganzes bilden und sowohl die optische Fernwirkung weniger gefärbter Blüten verstärken, als auch ihre Nahwirkung fördern. Dies ist bei *Eryngium amethystinum* der Fall, bei welchem alle Achsen und Blätter der Blütenregion ebenso violett gefärbt sind wie einzelne Teile der Blüten. Diese Farbe zeigen nicht nur die besonders satt gefärbten Hüllblätter der Blütenköpfchen, sondern auch noch weiter von ihnen entfernt stehende Laubblätter und die dazwischen liegenden frei sichtbaren Achsenabschnitte. Zweitens können die Blüten in der vom Blattgrün verschiede-

nen Färbung (Farbgruppe) nur mit den unmittelbar daneben stehenden Tragblättern oder Hüllblättern übereinstimmen. Wenn diese eine starke Flächenausbildung erfahren haben und in ihrer Größe die einzelne Blüte sogar übertreffen, dann können sich solche Blätter erfolgreich an der optischen Fernwirkung und auch an der Nahwirkung beteiligen. Hieher gehören die Blütenstände von *Salvia nemorosa* mit ihren violetten Blüten und dunkelvioletten Hochblättern. Drittens können Teile der Blütenregion, welche mit der vom Grün abweichenden Blütenfarbe in der Farbgruppe übereinstimmen, aber nicht unmittelbar neben den einzelnen Blüten stehen, sich an der optischen Fernwirkung beteiligen. In einem solchen Falle sind die den Blüten unmittelbar benachbarten Tragblätter oder Hüllblätter mehr oder weniger grün wie das Laub der Pflanze. So verhält sich die Blütenregion von *Salvia horninum*. Bei dieser Salbeiart ist am Ende der Sprosse, welche die Scheinwirtel der Blüten tragen, ein in seinen Teilen stark flächenförmig entwickeltes Hochblattbüschel, ein Blattschopf, ausgebildet. Dieser lebhaft purpurn (oder violett) gefärbte, auffallende Schopf ist sehr gut geeignet, die optische Fernwirkung der gleichgefärbten, aber verhältnismäßig kleinen Blumenkronen zu verstärken. Viertens können Teile der Blütenregion, welche anders als grün gefärbt sind und eine von den fruchtbaren Blüten getrennte Gruppe bilden, auch dann die optische Fernwirkung übernehmen, wenn ihre Färbung zu einer anderen Farbgruppe gehört als die Färbung der optisch wirksamen Blütenteile. Das ist beim Blütenstande von *Muscari comosum* der Fall. Dieser wird von einem sattvioletten Büschel langgestielter steriler Blüten gekrönt. An den übrigen Teilen der Achse stehen nach dem Aufblühen einzeln in großen Abständen die gelb-braunen fertilen Blüten (Honigblüten), welche in ihrer Färbung im Vergleiche zu dem violetten Endbüschel recht unscheinbar sind. Der violette Schopf wirkt hier optisch weiter in die Ferne, während die gelb-braunen Honigblüten erst in geringerer Entfernung (von wenigen Dezimetern) eine optische und wohl auch chemische Wirkung auf die Bienen ausüben. Die Hochblätter sind immer so stark rückgebildet, daß sie kaum zu sehen sind, weshalb sie sich auch an der optischen Wirkung nicht beteiligen können. Durch diesen Mangel an optisch wirksamen Hochblättern unterscheidet sich dieser Blütenstandtypus recht wesentlich von den drei anderen Typen, und auch darin, daß unfruchtbare Blüten die optische Fernanlockung als ihre einzige Funktion ausüben. Es liegt also hier ein Funktionswechsel vor, der zu einer Arbeitsteilung der Blüten führte, wobei die optische Funktion der sterilen Blüten durch ihre langen, violetten Stiele ergänzt und übertroffen wird.

Schließlich konnte ich feststellen, daß die Honigbiene auf dem Wege der natürlichen Bindung nach einiger „Erfahrung“ imstande ist, unter art-

gleichen Blüten verschiedenen Entwicklungszustandes aber gleicher Färbung schon beim Anflug, allerdings erst unmittelbar vor der Blüte, jene herauszufinden, welche sich für den Besuch eignen. In dieser Hinsicht unbrauchbare, aber mit den brauchbaren optisch übereinstimmende Blüten werden zwar angelogen, aber nicht besucht. Die Zahl der unvermeidlichen „Irrtümer“ ist dabei eine ziemlich große. Da aber in den meisten Fällen die Entwicklungszustände der Blüten sich von der Biene optisch unterscheiden lassen, so muß der früher erwähnte Fall als Ausnahmefall betrachtet werden, dem die Biene aber in ihrem Benehmen ausreichend gewachsen ist. Das Unterscheiden der einzelnen Entwicklungszustände einer Blütenart geschieht geradeso wie die Unterscheidung der Blütenarten voneinander: zuerst wird aus der Ferne eine optische Auswahl vorgenommen und in der Nähe gibt der Duft den Ausschlag. Wenn sich der für die Biene brauchbare Entwicklungszustand der Blüte von den unbrauchbaren Zuständen (Knospe, verblühte Blüte) durch die Farbe deutlich unterscheiden läßt, dann kann das Tier die Auswahl schon aus der Ferne mit größerer Sicherheit treffen. Die Anzahl der unvermeidlichen Irrtümer wird dabei eine wesentlich geringere sein als bei den von mir beschriebenen Besuchen von *Punica* und *Carduus*.

---

