

II.

BOMBYLIUS FULIGINOSUS UND DIE FARBE DER BLUMEN.

(Mit 6 Tafeln, 23 Textfiguren und 3 farbigen Papierproben.)

Inhaltsübersicht.

	Seite
Einleitung. Allgemeines über die chemische und optische Fernwirkung	21
A. Die Hauptobjekte meiner Versuche:	24
I. <i>Muscari racemosum</i> (L.) Lam. et DC.	25
1. Die Versuchspflanze in systematischer Hinsicht	25
2. Blütenstand und Blüte von <i>Muscari racemosum</i>	27
3. Farbe und Duft der Blütentraube von <i>Muscari racemosum</i>	30
II. <i>Bombylius fuliginosus</i> Wied.	33
1. Körperbau und besondere Kennzeichen	33
2. Lebensweise der Imago von <i>Bombylius fuliginosus</i> . Allgemeines über den Blütenbesuch	34
B. Die Durchführung der Versuche.	42
I. Auswahl und Vorbereitung des Versuchsplatzes	42
II. Feststellung der optischen Fernwirkung der Blumen durch die Windmethode	45
III. Untersuchung der chemischen Fernwirkung der Blumen durch die Glasröhrenmethode	55
IV. Versuche mit den von Frisch angewandten Methoden	68
1. Die Grautafelmethode	68
2. Die Grauröhrenmethode	79
V. Die Nahwirkung der <i>Muscari</i> -Blüten auf <i>Bombylius fuliginosus</i>	83
C. Die Stetigkeit des <i>Bombylius fuliginosus</i> im Besuche bestimmter Blüten und das Verhalten anderer <i>Bombylius</i> -Arten an denselben Blumen	90
1. Die natürliche Bindung des <i>Bombylius fuliginosus</i> an blaue, purpurne und weiße Blumen	91
a. Die am Standorte vorhandenen Blumen	91
b. Gelbe Blumen und Mohnrot im Gegensatz zu Purpur	93
c. Das Verhalten bei <i>Muscari comosum</i>	97
d. Das Verhalten bei <i>Bunias erucago</i>	101
e. Die Unstetigkeit des <i>Bombylius fuliginosus</i> (Ausnahmefälle)	103
2. <i>Bombylius medius</i> und die Blumen	104
a. Besuch von Pollenblumen	104
b. Besuch von Nektarblumen	105
c. Besuch der Blütenstände von <i>Muscari comosum</i>	106
3. <i>Bombylius fulvescens</i> und sein Blütenbesuch	103
4. Zusammenfassender Vergleich und Bewertung des Verhaltens von <i>Bombylius fuliginosus</i> als natürliche Bindung	109
D. Allgemeine Bemerkungen über das Farbsehen des <i>Bombylius fuliginosus</i> und das der Honigbiene	113
Tafel-Erklärung	117

Einleitung.

Allgemeines über die chemische und optische Fernwirkung.

In blütenbiologischen Arbeiten findet man die begründete Angabe, daß unter allen Zweiflüglern die Arten der Gattung *Bombylius*, die Wollschweber oder Hummelfliegen, am besten an den Blütenbesuch angepaßt sind. Sie stehen also in einer andauernden geregelten Beziehung zu den Blumen. Diese Tiere mußten somit geeignet erscheinen, die alte, noch unerledigte Frage nach der ökologischen Bedeutung der Blumenfarben einer erneuten Beantwortung zuzuführen. Es wurde von mir die Frage aufgeworfen: Wirken die Blumenfarben als solche anlockend auf die nach Nahrung ausfliegenden Wollschweber oder sind es andere von der Blume ausgehende Wirkungen, die dem Fluge dieser Tiere die Richtung zu den Blüten geben?

Unter allen Möglichkeiten wurden seit jeher die optische und die chemische Wirkung als die beiden Hauptursachen des Blumenanfluges betrachtet. Deshalb möge zunächst im allgemeinen besprochen werden, wie man sich diese als lenkende Faktoren bei der Bewegung nahrungsuchender Insekten vorzustellen hat, und nach dieser Vorbereitung soll dann die ganze Frage an der Hand meiner Untersuchungsergebnisse im besonderen für *Bombylius fuliginosus* Wied. ausführlich auseinandergesetzt und beantwortet werden.

Wenn eine Stubenfliege auf einer reinen, mit Rohrzuckerstaub locker besäten Glasplatte herumläuft, bemerkt man, daß sich das Tier ganz planlos auf der ebenen Fläche bewegt und dabei von Zeit zu Zeit den Rüssel ausstreckt, mit diesem die Unterlage berührt und ihn wieder einzieht. Nur wenn das Tier dabei zufällig mit der Rüsselspitze auf ein Zuckerteilchen gelangt, bleibt der Rüssel vorgestreckt: es tritt aus seinem Ende ein kleiner Tropfen hervor, der das Teilchen benetzt und löst, und dann wird der Tropfen, mit Zucker bereichert, wieder eingesaugt, worauf das Tier auf der Glasplatte mit dem Rüssel weiter fort tastet. Da der Geschmackssinn hier das Entscheidende ist, kann man sagen, daß das Tier nach und nach wahllos verschiedene Stellen der Platte kostet und nur bei solchen verweilt, deren Geschmack ihm zusagt. Hier wirken die

Zuckerteilchen nur unmittelbar bei der Berührung durch die benetzte Rüsselspitze. Es geht also von den Zuckerteilchen eine chemische Nahwirkung aus, wobei diese Substanz nicht als Gas auf die dafür empfänglichen Organe (Geruchsorgane), sondern in gelöster, verflüssigter Form auf bestimmte Organe des Rüssels (Geschmacksorgane) einwirkt.

Ganz anders verhält sich eine Fliege, wenn sie sich z. B. einem Stückchen Aas nähert. Wenn ein solches Tier zufällig in einen darüber hinwegstreichenden oder von ihm aufsteigenden Luftstrom gelangt, läßt es sich meist an jener Stelle nieder, wo es zunächst die chemische Einwirkung der Substanz verspürte. Kommt dann neuerlich bewegte Luft von dem sich zersetzenden Fleische her, wendet sich die Fliege dieser Strömung zu und bewegt sich ihr, fliegend oder laufend, meist ein Stück entgegen, um bald wieder stehen zu bleiben und dabei ab und zu mit dem Rüssel die Unterlage zu betasten. Und dieses Spiel dauert so lange, bis das Tier schließlich auf oft verwickelten Umwegen zum Aas gelangt — oder es auch verfehlt, wenn indessen die gasförmig vom Fleische sich ablösenden Teile plötzlich von Luftströmungen nach der entgegengesetzten Richtung weggetragen werden. Das faulende Fleisch hat somit auf die Fliege eine chemische Fernwirkung ausgeübt, oder, wie man gewöhnlich zu sagen pflegt, „der Duft des Fleisches hat die Fliege angelockt“. Das Wesen dieser Bewegung des Insekts zur „Duftquelle“ liegt im Trieb des Tieres, sich bei gasförmigen Stoffen, die seinen Sinnesorganen zusagen, von Orten schwächerer Konzentration zu Orten stärkerer Konzentration zu bewegen, dabei vorausgesetzt, daß die Konzentration ein bestimmtes Maß nicht überschreitet. Mit einem groben physiologischen Ausdruck kann man diesen Trieb als „positiven Chemotropismus“ bezeichnen. Als Mittel zur Wahrnehmung dieser Konzentrationsunterschiede dienen die Geruchsorgane, zum Ausführen der Einstellungsbeziehung gebraucht das Tier die Beine oder Flügel.

Den Raum, innerhalb dessen ein Körper eine chemische Fernwirkung auf die Geruchsorgane eines Tieres ausübt, will ich allgemein als Duftraum bezeichnen. Gestalt und Größe dieses Raumes hängen, abgesehen von der Beschaffenheit der Substanz, vor allem von dem Bewegungszustand der sie umgebenden Luft und von der Eignung der hierfür in Betracht kommenden Sinnesorgane ab. Dazu muß aber auch der Gesamtzustand des betreffenden Tieres (z. B. Hunger oder Sattsein) berücksichtigt werden. Da es keine absolut ruhige Luft gibt, muß auch der Duftraum ein sehr unregelmäßiges und veränderliches Gebilde sein. Selbst bei diffusem Tageslicht werden, entsprechend Licht und Schatten, die einzelnen Teile eines Körpers und die ihnen anhaftenden Luftschichten verschieden stark erwärmt, es müssen sich auf- und absteigende Bewegungen der Luftteile einstellen, zunächst Schlieren bildend, bis sie sich immer mehr mit der umgebenden Luft vermischen und sich in ihr

ausgleichen. Schon in diesem kaum je verwirklichten Idealfall wäre eine Orientierung eines Tieres nach der Duftquelle nur allmählich und krummlinig möglich. Wenn dann erst gröbere, von ferne kommende Luftströmungen die vom Körper aufsteigenden Duftschlieren erfassen, muß der Dufttraum sozusagen zerzaust und zerrissen werden und ein Zurechtfinden nach dem Ort der Herkunft des Duftes wird immer mehr zur Unmöglichkeit. Wenn man an einem heiteren Tage durch leichte, empfindliche Windfahnen die Luftbewegungen an verschiedenen Bodenstellen, z. B. eines Baumschlages prüft, wird man sehen, wie sehr selbst an einander unmittelbar benachbarten Orten die Richtung der gleichzeitig sich bewegenden Luftmassen verschieden ist, und feststellen, daß durch Ablenkung und Wirbelbildung wie in einer bewegten Flüssigkeit das Bild der Luftbewegung stets wechselt. Nur wenn gleichmäßige Winde über eine Landschaft hinwegziehen, dann wird der Dufttraum eine mehr regelmäßige Gestalt annehmen können, dafür werden aber die Duftstoffe beim raschen Wandern ihrer Teilchen derartig verdünnt werden, daß an eine Wirksamkeit auf größere Entfernungen im allgemeinen nicht gedacht werden kann. Daraus muß man erkennen, daß die Orientierung der Tiere nach dem Dufte von unberechenbaren Zufälligkeiten abhängt und daß sie nur unter ganz bestimmten, eng umgrenzten Umständen von Erfolg begleitet sein kann.

Alle diese eben geschilderten Nachteile des Zurechtfindens nach dem Dufte fallen weg, wenn ein Tier instande ist, sich optisch auf einen Gegenstand einzustellen und danach seine Ortsbewegung einzurichten. Wenn eine auf der Flucht aus dem Dunkel befindliche Fliege einer hellen Fensteröffnung zufliegt, dann geschieht dies auf dem kürzesten geraden Wege. Es gilt ja auch für den Menschen, daß die optische Orientierung an Wirksamkeit und Genauigkeit jede mit anderen physikalischen Hilfsmitteln der Sinne bewirkte weitaus übertrifft. Wir müssen auch bei Tieren mit einem rasch und sicher funktionierenden Bewegungssystem erwarten, daß das Zurechtfinden mit Hilfe wahrgenommener Lichtstrahlen Zeit und Energie erspart. Wenn wir etwa z. B. einen Abendschwärmer rasch von Blume zu Blume eilen sehen und dabei feststellen, daß alle Flüge gerade und wohlgezielt sind, dann müssen wir von vornherein daran zweifeln, daß es der Duft ist, der das Tier von Blüte zu Blüte lenkt — wenn wir nicht mit vorgefaßten Meinungen an eine solche Sache herantreten.

Wie man bei der chemischen Wirkung eines Gegenstandes auf ein Tier von einer Nahwirkung und von einer Fernwirkung sprechen kann, so kann man dies ebenso bei der optischen Wirkung tun. Wenn etwa ein Schmetterling geraden Weges auf einen vereinzelt in einer grünen Wiese stehenden, gelb blühenden Strauch zufliegt, so haben wir es mit einer optischen Fernwirkung der Gesamtheit der an ihm vorhandenen gelben Blumen zu tun; wenn er dann beim Besuche

der Blumen jede einzeln aufsucht und dabei allenfalls noch optisch bestimmte Teile davon besonders beachtet, dann müssen wir (die Bestätigung durch das Experiment immer vorausgesetzt) von einer optischen Nahwirkung sprechen.

In diesem Sinne bildete die genaue Analyse der optischen und chemischen Wirkung der Blumen auf *Bombylius fuliginosus* den Inhalt meiner zahlreichen Versuche.

A. Die Hauptobjekte meiner Versuche.

Für eine zeitgemäße Untersuchung der Wechselbeziehungen zwischen den Blumen und den sie besuchenden Insekten ist es nötig, daß man die zur Aufklärung dienenden Beobachtungen und Experimente nicht planlos an einer großen Zahl gerade vorhandener Blumen und Tiere durchführt, sondern sich unter den gegebenen Umständen für die Experimente immer eine Hauptversuchspflanze und ein Hauptversuchstier auswählt. Die gleichzeitig gemachten Beobachtungen an anderen Tieren und Pflanzen können dann dazu dienen, die an den Hauptobjekten gewonnenen Erkenntnisse zu vergleichen, zu überprüfen und von verschiedenen Seiten zu beleuchten. Bei dieser Auswahl aus der gegebenen Umwelt muß man die Hauptobjekte so wählen, daß man zu einer Pflanze den typischen Besucher nimmt, wobei aber Blumen und Besucher ausreichend lange Zeit in ihrer Wechselbeziehung zu beobachten sein müssen und überdies der Besucher ohne Irrtum auch im Fluge von anderen Insektenarten leicht unterscheidbar sein soll.

Die Versuche und Beobachtungen über die Wechselbeziehungen zwischen *Muscari racemosum* und *Bombylius fuliginosus*, die ich im folgenden wiedergeben werde, habe ich in der Macchia des süddalmatinischen Küstenlandes, der Bucht von Cattaro, ausgeführt. Ich habe mir diese beiden Arten als Hauptobjekte meiner Untersuchungen deshalb ausgewählt, weil in der mehr als einen Monat währenden Blütezeit von *Muscari racemosum* die genannte *Bombylius*-Art den häufigsten und zugleich wirksamsten Besucher dieser Blumen darstellte. Die Forderung, daß dieses Tier auch im Fluge leicht und sicher von anderen Besuchern unterscheidbar sein müsse, war dadurch erfüllt, daß während des Anfanges und Höhepunktes der Blütezeit nur diese einzige *Bombylius*-Art flog und als solche im Fluge mit keinem andern Insekt verwechselt werden konnte, da sie sich, abgesehen von der Gestalt und Farbe des Körpers, stets durch den fein singenden Flugton schon von ferne zu erkennen gab.

I. *Muscari racemosum* (L.) Lam. et DC.

1. Die Versuchspflanze in systematischer Hinsicht.

Die von mir als Hauptversuchspflanze verwendete Art von Traubenhyazinthen blühte auf den tiefergelegenen Blößen der süddalmatinischen Macechia von Mitte März bis Anfang Mai. Sie wuchs in sehr zahlreichen Exemplaren zwischen den Trümmern des Karstgesteins und dabei zeigte sie ein derartig schwankendes Verhalten hinsichtlich der für die Bestimmung der Art geltenden Merkmale, daß die von mir gemachte Zuteilung zu *Muscari racemosum* nicht ohne eine gewisse Willkür geschehen konnte. A s c h e r s o n und G r a e b n e r kamen in ihrer Synopsis (Bd. 3, S. 270) zu folgender Auffassung der für die Zuteilung meiner Pflanzen in Betracht kommenden Arten:

Gesamtart *Muscari racemosum*.

1. Perigonabschnitte dreieckig, etwas zurückgeschlagen. Blüten duftend:
 - (1.) *M. racemosum* (L.) Lam. et DC.
 - (2.) *M. neglectum* Guss.
2. Perigonabschnitte sehr kurz, abstehend, nicht zurückgeschlagen, Blüten fast geruchlos:
 - (3.) *M. commutatum* Guss.

In diesem Sinne gehörten meine Pflanzen zur Gesamtart *M. racemosum*, wobei ich mich zu entscheiden hatte, ob ich sie als *M. racemosum* im engeren Sinne oder als *M. neglectum* bezeichnen sollte.

Ich gebe zunächst eine Beschreibung der systematisch wichtigen Merkmale meiner Pflanzen.

Die oberirdischen Teile der von mir studierten Traubenhyazinthen entspringen einer 5 bis 10 cm tief liegenden, außen braun beschuppten Zwiebel, die selten eine Dicke von 2 cm erreicht. Der ausgewachsene Stengel des Blütenstandes ist meist 10 bis 15 cm lang, doch kommen auch längere und kürzere Blütenstandstiele vor, je nach dem Alter der Pflanze und deren Üppigkeit. Die Blätter sind schmal rinnig, ihre Breite (gemessen als Abstand der Ränder im natürlichen rinnenförmigen, nicht flachgedrückten Zustande der Blätter) beträgt 2 bis 3 mm; sie sind meist länger als der verblühende Blütenstand, an den Enden häufig vertrocknet, so daß ihr noch frischer grüner Teil dann oft kürzer ist als der Stiel des Blütenstandes. Sie sind bogig vom Blütenstande weggekrümmt und häufig seitlich umgebogen und dem Boden teilweise aufliegend. Der Stiel des Blütenstandes ist drehrund, glatt, aufrecht, manchmal auch durch geotropische Aufkrümmung aus anfangs schräger Entwicklung emporgebogen, von grüner Farbe, bereift,

manchmal rötlich überlaufen, zwischen den sterilen Blüten dagegen blaßviolett. Der Blütenstand trägt meist 25 bis 30 Blüten (manchmal auch ihrer mehr oder weniger), die in ihrer Gesamtheit verhältnismäßig eng aneinandergedrängt ein länglich eiförmiges Gebilde ergeben. Die oberen Blüten sind steril und honiglos, die unteren mit wohlentwickelten Geschlechtsorganen und Honigdrüsen versehen. Als Beispiel für die Verteilung dieser beiden Blütenformen auf einzelne Blütenstände bringe ich in der folgenden Zusammenstellung die an zwölf wahllos herausgegriffenen Pflanzen gewonnenen Zählungsergebnisse.

Nummer des Blütenstandes	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	Summe (Mittel)
Sterile Blüten . . .	18	12	14	9	12	8	14	20	23	17	17	18	182 (15)
Fertile Blüten . . .	18	7	10	9	21	18	13	5	11	13	8	11	144 (12)
Gesamtzahl der Blüten	36	19	24	18	33	26	27	25	34	30	25	29	326 (27)

Die Perigone der stark duftenden fertilen Blüten erreichen häufig eine Länge von 6 mm. Die freien Endabschnitte der Perigonblätter sind breit dreieckig, stumpf und etwas zurückgeschlagen. (Die Farbe und sonstige Beschaffenheit der Blüten soll etwas später in einem anderen Zusammenhange beschrieben werden.)

Vergleicht man diese Beschreibung mit den Angaben bei *A s c h e r s o n* und *G r a e b n e r*, so wird man finden, daß sie sich zum größeren Teile mit der von *M. racemosum* im engeren Sinne deckt. Doch steht die Anzahl der Blüten des Blütenstandes meiner Pflanzen in der Mitte zwischen der von *M. racemosum* und *neglectum*, auch stimmen die Perigone in der Größe mehr mit *M. neglectum* überein, mit welcher Art sie auch die im Verhältnis zum Blütenstande sehr langen Laubblätter gemeinsam hat. Überdies habe ich in der Bucht von Cattaro zwischen den Pflanzen der oben geschilderten Beschaffenheit oft Exemplare gesehen, die mit den Angaben für *M. neglectum*, die ich *A s c h e r s o n* und *G r a e b n e r* entnahm, vollkommen übereinstimmten. Es machte mir den Eindruck, daß *M. neglectum*, so wie es die meisten Systematiker und Floristen beschreiben, doch nur eine in allen Teilen üppigere Form des *M. racemosum* ist. Die angegebenen Unterschiede sind ja, mit Ausnahme der Unterschiede in der Form des Blattquerschnittes, nur *q u a n t i t a t i v e r* Art. Und selbst die Form des Blattquerschnittes schwankt am gleichen Standorte außerordentlich bei verschiedenen Individuen des sonst typischen *M. racemosum*. Dies habe ich auch an den in der Umgebung von Wien wachsenden Traubenhyaazinthen wiederholt beobachten können. Es wäre noch möglich, daß es tatsächlich zwei deutlich in

ihren Merkmalen verschiedene Arten *M. racemosum* und *neglectum* gibt, daß sich diese aber stets fruchtbar kreuzen, wenn sie an demselben Orte beisammenstehen, so daß in diesem Falle wie auch sonst bei manchen Pflanzen (z. B. bei *Vaccinium myrtillus* und *vitis idaea*) an bestimmten Standorten die durch Bastardierung entstandenen Zwischenformen viel häufiger wären als die beiden Stammarten. Mit diesen Vorbehalten will ich hier für meine Pflanzen den Namen *Muscari racemosum* verwenden.

2. Blütenstand und Blüte von *Muscari racemosum*.

Der Beschreibung meiner Beobachtungen und Versuche soll zunächst noch eine genaue Beschreibung des Blütenstandes und seiner Teile vorausgeschickt werden.

Ich habe bereits erwähnt, daß der Blütenstand von *M. racemosum* oben mit einer Gruppe steriler Blüten abschließt, die in ihrer Anzahl der der fertilen nahezu gleichkommen. Diese unfruchtbaren Blüten haben eine dünne Perigonwand von hell blauvioletter (manchmal stärker rötlicher) Färbung, die sehr viel Licht hindurchtreten läßt und dadurch die zartwandigen Blüten stark durchscheinend macht. Sie bleiben entweder ganz geschlossen oder öffnen sich nur wenig mit einem unregelmäßig sternförmigen Loche, ohne daß dabei nach rückwärts gebogene freie Perigonzipfel oder sonstige nach außen abstehende Teile sich bilden. Bleiben diese Blüten geschlossen, dann ist an jener Stelle, an der sich die anderen öffnen, eine oft etwas mehr rötliche Vertiefung sichtbar. Die obere Hälfte des Blütenstandes, die diese unfruchtbaren Blüten trägt, ist im Vergleich zur unteren Hälfte etwas gelockert, so daß man hier die den Blüten gleich gefärbten Achsenteile und Blütenstiele deutlich sehen kann (vgl. hierzu Fig. 1 a, b, S. 28, ferner Tafel 1, Fig. 1). Weiter fällt auf, daß diese leeren Blüten mit ihren Stielen strahlig nach verschiedenen Richtungen, hauptsächlich nach oben, auseinanderweichen, während die unterhalb angebrachten fruchtbaren Honigblüten alle an gleichmäßig herabgebogenen Stielen sich entwickeln. Darin zeigt sich bei *M. racemosum*, wenn auch in viel geringerem Maße, sozusagen nur angedeutet, jene Eigentümlichkeit im Aufbau der *Muscari*-Blütenstände, die sich bei *M. comosum* (vgl. Fig. 1 n, S. 28) im Auftreten eines weit ausladenden Schopfes steriler Blüten bemerkbar macht. Im Innern der sterilen Blüten finden wir bei *M. racemosum* in verschieden weit gehender Rückbildung die Reste der Geschlechtsorgane. Diese Blüten scheiden keinen Nektar ab. Hinsichtlich ihrer äußeren Gestalt und Farbe gehen die untersten sterilen Blüten nach und nach in die oberen fruchtbaren Blüten über.

Die untere Hälfte des Blütenstandes trägt nur Blüten mit normal funktionierenden Frucht- und Staubblättern. Diese Blüten sind, wenn sie sich gerade geöffnet haben, mit einem

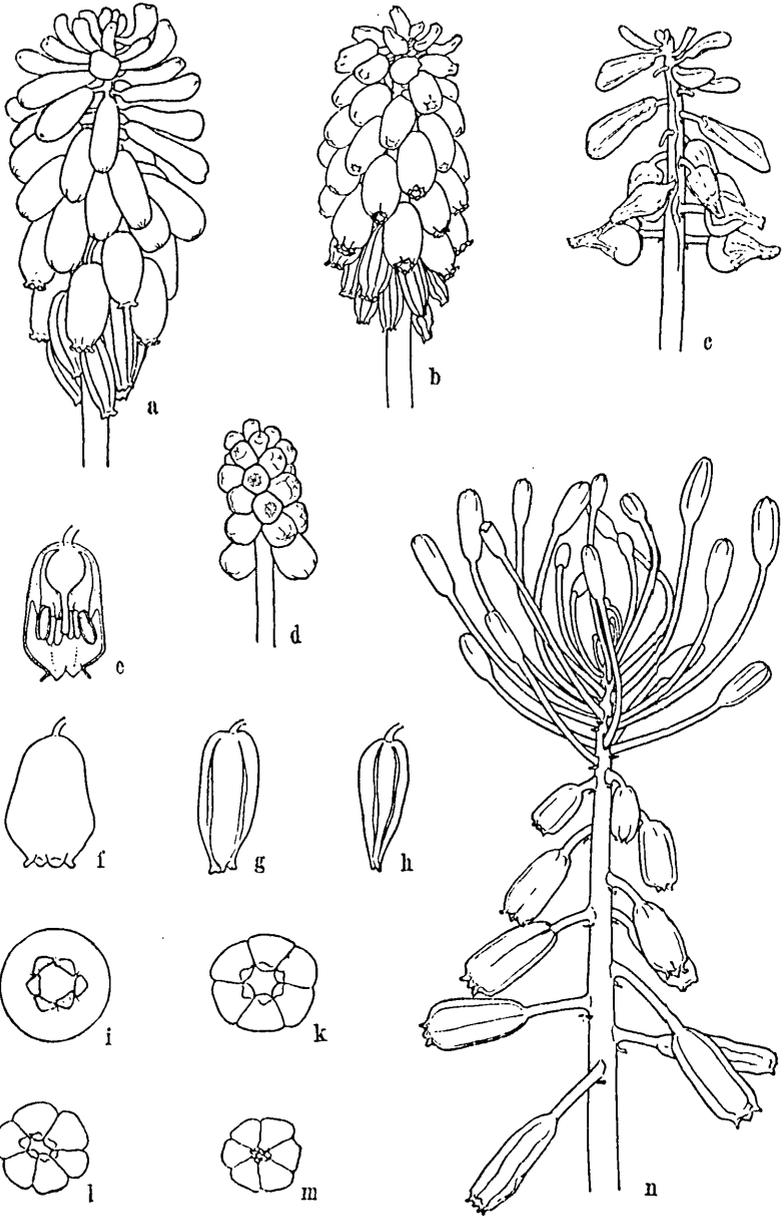


Fig. 1. *Muscari racemosum* und *M. comosum*.

M. racemosum: a, b, Blütenstände, unterste Blüten verblüht; c kleiner Blütenstand, alle Honigblüten verblüht mit sich entwickelnden Früchten und noch erhaltenen sterilen Blüten; d kleiner Blütenstand kurz vor dem Öffnen der unteren ersten Blüte; e vereinfachte Darstellung einer Honigblüte, deren vordere Längshälfte weggeschnitten wurde, kurz nach dem Aufblühen; f bis m Honigblüten in verschiedenen Stadien des Verblühens, von dem geöffnerten Zustand (f, i) an, von der Seite und vom Blüteneingang her betrachtet.

M. comosum: n Oberer Teil eines Blütenstandes, dessen Honigblüten schon größtenteils (auch die untersten der hier dargestellten) verblüht waren.

a bis d, n ein wenig vergrößert (1:3), e bis m stärker (4:1) vergrößert.

glatten eiförmigen Perigon versehen, das keine Längsrinnen oder sonstigen Skulpturen zeigt. Sie enthalten, der Perigonröhre innen eingefügt, sechs Staubblätter und einen oberständigen Fruchtknoten mit kurzem Griffel und knopfförmiger Narbe, die aus der Perigonröhre nicht herausragt. Am Grunde des Fruchtknotens wird reichlich Nektar ausgeschieden, solange die Blüte noch nicht befruchtet ist. Wenn sich die Honigblüten öffnen, haben sie eine dunkel pflaumenblaue Farbe, also ein schwärzliches Indigo, wobei durch einen deutlichen feinen Wachsüberzug die Pflaumenähnlichkeit noch verstärkt wird (Tafel 1, Fig. 1). Im Gegensatz zu den sterilen Blüten ist die Perigonwand der fertilen unverschrten Blüten dick und nahezu undurchsichtig. Den stets nach unten geöffneten Eingang in das Perigon umgrenzen sechs kurze, nach außen etwas umgebogene freie Perigonblattenden von sehr blaß blauer, nahezu weißer Färbung, an denen man deutlich drei innere und, mit diesen abwechselnd, drei äußere Blätter unterscheiden kann (s. Fig. 1 *f, i*, S. 28). Die Geschlechtsorgane der Blüten sind von außen nicht sichtbar. Bei Blütenständen, deren Blüten längere Zeit offen waren, sind die untersten Blüten meist schon verblüht und dann von schwarzbrauner Farbe, die zunächst noch einen Übergang zum Schwarzviolett der noch nicht verblühten Perigone zeigt. An ihnen fällt dann eine mit der Verschmälerung der Blütengestalt einhergehende Bildung von Längsrinnen auf, die in den Figuren 1 *a, b, g, h* auf S. 28 wiedergegeben sind. Diese Furchen entstehen an den Grenzen der miteinander verwachsenen Perigonblätter. Der Eingang der Blüten hat sich indessen unregelmäßig verengt, die freien Perigonzipfel sind welk geworden und haben sich gebräunt. Die Nektarabsonderung hat aufgehört. Schließlich beginnt die Frucht heranzureifen, sprengt endlich, sich weiter vergrößernd, die Perigonröhre von unten her auf (Fig. 1 *c*; Tafel 1, Fig. 2) und wird nun als frischgrünes Gebilde von außen sichtbar, während die sterilen Blüten, allmählich an ihren Stielen vertrocknend, noch lange ihre lebhaft blauviolette Farbe behalten, indes der Insektenbesuch für den Blütenstand schon längst nicht mehr in Betracht kommt.

Der soeben beschriebene äußere Unterschied zwischen den beiden Blütenformen ist jedoch erst während des Blühens der Honigblüten klar sichtbar. Vorher sind alle Blüten von annähernd gleichmäßig eiförmiger Gestalt, dicht aneinandergedrängt und dadurch an den Seiten oft etwas abgeplattet, wie ich es in Fig. 1 *d* (S. 28) dargestellt habe. Doch ist auch schon in diesem Zustande, der von außen noch nichts über die spätere Funktion der einzelnen Blüten erkennen läßt, ein deutlicher Farbunterschied zwischen den oberen und unteren Blüten sichtbar: während die unteren fertilen Blüten bereits eine mehr oder weniger dunkelblaue Färbung besitzen, sind dagegen die jungen sterilen Blüten mehr weinrot oder selbst etwas grünlich. Die Stellen des Aneinanderstoßens der Perigonblattenden sind an allen Blüten durch eine kleine Vertiefung

(allenfalls noch in der Mitte mit einer warzigen Erhöhung) und etwas abweichender Farbe erkennbar.

Das Innere der Honigblüten ist in Fig. 1 e gezeichnet. Den größten Teil des Blütengrundes erfüllt der oberständige Fruchtknoten, an dessen Basis der Honig ausgeschieden wird.¹⁾ Der Griffel ist gerade, die Narbe nicht von besonderer Gestalt. Die sechs Staubblätter sitzen annähernd in der Narbenhöhe, in zwei dreigliedrigen Wirbeln auf kurzen konischen Stielen der Perigonröhre eingefügt. Am Konnektiv ist das Filament sehr dünn, so daß die Antheren auf beweglichen Gelenken sitzen und sich dadurch leicht dem sie berührenden Teil des Insekts mit ihrer Innenfläche anlegen können. An dieser Innenfläche öffnen sich auch die Antherenfächer, so daß der Pollen an das honigsuchende Insekt angedrückt und so zur Beförderung abgegeben werden kann.

3. Farbe und Duft der Blütentrauben von *Muscari racemosum*.

Ich habe bereits im vorigen Abschnitte die Farbe der einzelnen Teile der Blütenstände besprochen. Diese Färbung bringt es mit sich, daß die Blütentrauben am natürlichen Standorte für das menschliche Auge wohl gut sichtbar, aber trotzdem nicht besonders auffallend waren. Das helle Blauviolett des sterilen Abschnittes der Blütenstände hob sich im grellen Sonnenschein nur wenig vom stark beleuchteten Karstfels ab und das sehr dunkle Indigoblau der Honigblüten schien nicht allzu sehr verschieden von Schattenflecken und von den schwarzen Löchern und Spalten des Gesteins, das überall in Trümmern verstreut lag. Ein wenig kurzes Gras und kleine Büsche von Macchiasträuchern waren der sonstige Hintergrund, vor dem die Blütentrauben standen. Die Blätter von *Muscari* waren meist nicht oder nur wenig sichtbar, da sie stets zurückgebogen und oft dem Boden aufgelegt waren. Bei der Betrachtung aus der Ferne fällt dem Beschauer zunächst die lebhaft gefärbte obere Hälfte der Blütentraube auf. Dadurch, daß die den oberen Teil zusammensetzenden Blüten zu dünnwandigen länglichen Blasen umgewandelt sind, dringt viel Licht in sie hinein und dann wieder an anderen Stellen heraus. Es wird an verschiedenen Orten der Innen- und Außenseite zurückgestrahlt und durch diese weitverzweigten Wege, die es in den farbigen Geweben zurücklegt, desto gesättigter in seiner Farbe. Bei trübem Wetter oder im Schatten der Sträucher waren für mein Auge die Blütentrauben am meisten auffallend. Dieser für unser Auge günstigste Fall ist aber für die vorliegende Betrachtung belanglos, da meine Versuchstiere nur bei hellem Sonnenschein flogen und die schattigen Stellen hinter Gebüsch fast immer mieden. Dagegen schienen diesen

¹⁾ Graßmann, P. (Flora LXVII [1884], S. 117), gibt für *Muscari botryoides* und *M. comosum* das Vorkommen von Septalnectarien an.

Tieren die Blumen auch im hellsten, uns blendenden Sonnenschein sehr gut sichtbar zu sein, da sie mit großer Schnelligkeit und im wohlgezielten geraden Fluge schon von weitem auf die *Muscari*-Blütenstände zugeflogen kamen. Das gleiche fiel mir auf, wenn ich im hellen Sonnenschein stehende Blüten von *Cerastium litigiosum* De L e n s aus der Ferne betrachtete. Auch diese Blüten verschwanden für mein Auge fast vollständig vor dem leuchtend weißen Hintergrunde des von der Mittags-sonne bestrahlten Kalkgesteins, während aber *Bombylius fuliginosus*, der diese Art sehr viel zu besuchen pflegte, deren Blüten mit größter Sicherheit aus der Umgebung herauszufinden vermochte. Nicht anders verhielten sich kleine Hymenopteren, die in solchen Blüten Nektar sammelten.

Die blaue bis violette Farbe der Blüten rührt von verschiedenen Modifikationen des im Zellsaft der Perigon-gewebe gelösten Anthokyan s her. Doch beteiligten sich nicht alle Zellen gleichmäßig am Zustandekommen der Gesamtfärbung. Der Farbstoff kommt hauptsächlich in den Zellen der Epidermis und der unmittelbar unter ihr befindlichen Zellage zur Ausbildung. Sterile und fertile Blüten verhalten sich hinsichtlich des Auftretens und der Modifikation des Farbstoffes verschieden. In der folgenden Tabelle sind diese Verhältnisse übersichtlich dargestellt.

Blütenformen	Äußere Merkmale	Farbe des Zellsaftes			
		Äußere Epidermis	Zellage unt. der äußeren Epidermis	Mesophyllzellen	Innere Epidermis
Sterile Blüten	länger gestielt als die fertilen, Eingang des Perigons meist fast geschlossen, ohne Ausbildung eines hellen Randes; hellblau bis hellviolett	fast farblos (kaum merklich violett)	kräftig blau	farblos	fast farblos (schwach blauviolett)
Fertile Blüten (Honigblüten) unmittelbar nach dem Aufblühen	Nach dem Öffnender Perigone schwarzviolett, Perigoneingang von den hellen Perigonzipfeln schmal umrahmt	satt weinrot	blauviolett	fast farblos (bläulich)	satt weinrot

Wenn die fertilen Blüten verblühen, bekommen sie eine fast schwarze, teilweise braune Farbe. Dies rührt daher, daß die Farbe des Zellsaftes der äußeren Epidermis sich gelb färbt (Anthochlor). Als Subtraktionsfarbe beim Zusammenwirken mit dem Blauviolett der darunterliegenden Zellen entsteht dann für uns das erwähnte bräunliche Schwarz. Diese Umänderung der weinroten Farbe der Epidermis in ein Gelb ist wichtig für das Verständnis der später beschriebenen Farbe der Honigblüten von *Muscari comosum* (L.) Mill., bei denen dieser Farbenwechsel schon vor dem Öffnen der Perigone eintritt.

Unter den erwähnten Gewebeteilen der Perigonwand ist die subepidermale Zellschicht für das Zustandekommen des Farbeffektes am wichtigsten. In ihr ist der Farbstoff des Zellsaftes besonders stark gesättigt und dazu beträgt die Dicke dieser Zellen etwa das Dreifache der Dicke der Epidermiszellen. Das Mesophyllgewebe spielt bei den Subtraktionswirkungen eine geringe Rolle, dafür wirkt es durch die an die farblosen Zellen angrenzenden luftgefüllten Interzellularräume als reflektierende Schicht, somit als „Tapetum“ in der von F. und S. Exner¹⁾ beschriebenen Weise. Die optische Filterwirkung der Epidermis ist ebenfalls von Bedeutung.

Die Blütentrauben von *Muscari racemosum* machen sich außer durch die Farbe auch durch den Duft für den Menschen bemerkbar. Doch wirkt für uns dieser Duft nicht in die Ferne, wir müssen vielmehr unsere Nase selbst einem aus zahlreichen Blütenständen zusammengeführten Strauße bis auf wenige Zentimeter nähern, um jenen von den Blüten ausgehenden Muskatduft zu spüren, der der Pflanze den Namen „Muskat-hyazinthe“ verschaffte. Der Duft erscheint aus der Nähe sehr deutlich, wenn auch nicht sehr stark. Er ähnelt am meisten jenem Sinneseindruck, den man beim Essen von Muskatellertrauben als deren besonderen „Geschmack“ bezeichnet. Da man an den Blütenständen zweierlei Blüten unterscheiden kann, fragte ich mich, ob mit dieser Verschiedenheit der morphologischen Ausbildung nicht auch eine örtliche Trennung oder sonstige Verschiedenheit hinsichtlich des Duftes verbunden ist. Zur Beantwortung dieser Frage nahm ich eine Anzahl von Blütenständen und gab die von diesen sorgfältig mit einer Schere abgeschnittenen sterilen Teile der Blütentrauben in ein reines Glasgefäß, in ein anderes die von denselben Blütenständen gewonnenen Stücke mit den noch frischen Honigblüten. Von letzteren wurden nur jene berücksichtigt, deren Oberfläche noch ganz glatt war, während die bereits längsgefurchten in ein eigenes Gefäß gebracht wurden, ebenso eine Anzahl von geschlossenen Blüten aus dem Übergangsbereich zwischen sterilen und fertilen Blüten, deren Zugehörigkeit zu einer der beiden Blütenformen von außen, ohne sie zu

¹⁾ Exner, F. und S., Die physikalischen Grundlagen der Blütenfärbungen. Sitz.-Ber. d. Akad. d. Wiss. Wien, 1910, math.-nat. Klasse, Bd. CXIX, Abtg. I, S. 202—213.

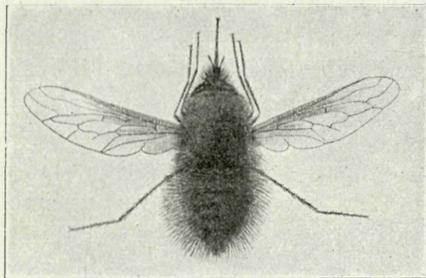
öffnen, nicht mit Sicherheit zu ermitteln war. Alle diese Gefäße wurden mit reinen Glasplatten bedeckt und einige Minuten sich selbst überlassen. Auch bei mehrfacher Wiederholung solcher Versuche entströmte beim Aufheben des Deckels dem Glasgefäß mit den Honigblüten ein kräftiger Muskatgeruch, während die sterilen Blüten in ihrem Gefäß keinen Duft entwickelt hatten. Sehr schwach duftend zeigte sich der Inhalt des Gefäßes mit den Übergangsblüten, ebenso der Hohlraum des Glases mit den bereits verblühten fruchtbaren Blüten.

Es war demnach meine Aufgabe, zu ergründen, ob jene Eigentümlichkeiten der *Muscari*-Blüten, die uns Menschen durch deren Farbe und Duft auffallen, imstande sind, auf *Bombylius fuliginosus* eine solche Wirkung auszuüben, daß er mit ihrer Hilfe die Blütenstände auch aus der Ferne mit Sicherheit zu finden vermag.

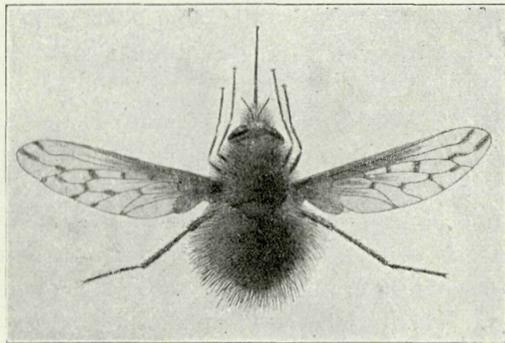
II. *Bombylius fuliginosus* Wied.

1. Körperbau und besondere Kennzeichen.

In der Blütezeit von *Muscari racemosum* (Mitte März bis Anfang Mai) war *Bombylius fuliginosus* Wied.¹⁾ ein sehr häufiges Tier. Er war an allen sonnigen Tagen, genügende Wärme vorausgesetzt, von der Mitte des Vormittags bis zum späten Nachmittage als eifriger Besucher der Traubenhyazinthen tätig. Vom Beginne der Blütezeit bis zu deren Höhepunkt war *B. fuliginosus* die einzige Art der Gattung, die man im Bereiche sah. Als aber die Blütezeit zu Ende ging — es war dies gegen die Mitte des Monats Mai —, trat zunächst eine auffallende, kräftigere Art der Gattung auf, *B. medius* L., dem bald noch eine dritte Art, *B. ful-*



a



b

Fig. 2.

Bombylius fuliginosus (a) und *B. medius* (b).
Tiere in der Stellung beim Anflug unmittelbar vor dem Anklammern an die Blüte. Vergrößert ($\frac{2}{3}$).

¹⁾ Die Bestimmung der hier erwähnten Dipteren-Arten sowie die zahlreicher anderer Insekten verdanke ich der großen Freundlichkeit des Herrn Dr. Hans Zerny (Naturhistorisches Staatsmuseum) in Wien.

vescens W i e d., folgte. Von den beiden zuerst genannten Arten bilde ich je ein Tier ab (Fig. 2, a, b, S. 33), in der Flugstellung kurz vor dem Anklammern an eine Blume, aus der man eine gute Vorstellung von dem Aussehen des lebenden Tieres erhalten kann.¹⁾

Die allgemeinen Merkmale der Gattung *Bombylius* entnimmt man am besten der Darstellung von J. Rudolf Schiner.²⁾ Dort ist auch das Wesentliche über *Bombylius medius*³⁾ und *B. fulvescens*⁴⁾ zu finden. Der nur im Süden Europas vorkommende *B. fuliginosus* ist im Bestimmungsschlüssel Schiners nicht vorhanden; er unterscheidet sich nach H. Loew⁵⁾ durch die lange dunkle Behaarung von der Gruppe des *B. venosus*, *variabilis* und *canescens*.⁶⁾

Die Beschaffenheit meiner Versuchstiere habe ich nach den von mir gesammelten Stücken in der auf der gegenüberstehenden Seite befindlichen Tabelle übersichtlich zusammengestellt.

2. Lebensweise der Imago. Allgemeines über den Blütenbesuch.

Bombylius fuliginosus hielt sich als Imago hauptsächlich an den kahlen Plätzen innerhalb des mediterranen Buschwaldes auf, an abgeholzten Flächen, an Wegrändern und am Saume flacher Dolinen. Dies dürfte damit zusammenhängen, daß diese Tiere nur an freien Stellen das zu ihrem Lebensgetriebe nötige reiche Sonnenlicht und die für ihre raschen Flüge erforderlichen hindernisarmen Räume zur Verfügung haben. An solchen Orten pflegten zahlreiche blühende Pflanzen von *Muscari racemosum* und *Cerastium litigiosum* vorzukommen. Dort flog dieser *Bombylius*, solange er noch nicht gesättigt war, mit fein singendem Flügeltönen von Blume zu Blume, sich an ihnen kurze Zeit anklammernd und saugend, ohne dabei den Flügelschlag zu unterbrechen. Beim Fluge waren Vorder- und Mittelbeine an die Unterseite des Thorax vorgehalten, dagegen waren die um vieles längeren Hinterbeine schräg nach rückwärts ausgestreckt und ihre Fersenglieder (in ihrer Gesamtheit) etwas nach oben gerichtet. Es machte den Eindruck, als ob sich das Tier seiner Hinterbeine als Einrichtung zur Erhaltung des Gleichgewichtes beim raschen Fluge bediente. Näherte es sich einer Blüte, so wurden unmittelbar vor dieser die Vorder- und Mittelbeine vorgestreckt und der Rüssel

¹⁾ Die *Bombylius*-Abbildungen, die man gewöhnlich in Büchern findet, geben meist das Bild eines schlecht präparierten Sammlungsexemplars wieder.

²⁾ Schiner, J. Rudolf, Fauna austriaca. Die Fliegen. I. Teil (Wien 1862), S. 58.

³⁾ Schiner, a. a. O. S. 60.

⁴⁾ Schiner, a. a. O. S. 62.

⁵⁾ Loew, H., Neue Beiträge III (Berlin 1855), S. 20.

⁶⁾ Punkt 12 und 13 des Bestimmungsschlüssels von Schiner (a. a. O. S. 61).

Besondere Merkmale	<i>Bombylus fuliginosus</i>	<i>B. medius</i>	<i>B. fulvescens</i>
Körperlänge (ohne Rüssel und Behaarung)	6 bis 9 mm, durchschnittlich 8 mm	9 bis 14 mm, durchschnittlich 11 mm	7 bis 10 mm, durchschnittlich 8 mm
Behaarung des Thorax und Abdomens	Oberseite olivgrau bis olivbraun, Unterseite olivschwarz, um den After olivgrau	hellbraun (goldbraun), mit dazwischen stehenden, etwas längeren schwarzen Haaren	gleichmäßig hell gelbbraun
Behaarung des Kopfes	Fühlergegend mit langen, dunkel-olivbraunen Haaren, die längsten Haare nur wenig kürzer als die Fühler	hellbraun mit dazwischen stehenden schwarzen Haaren; die längsten erreichen die Fühlermitte	Fühlergegend dunkelbraun behaart, dazwischen auch gelbbraune kurze Haare; die längsten Haare reichen bis zur Fühlermitte
Rüssellänge	2 bis 4·5 mm, durchschnittlich 3·5 mm	6 bis 10 mm, durchschnittlich 8 mm	5 bis 10 mm, durchschnittlich 6 mm
Beine	Schenkel dunkel-olivbraun, Schiene rotbraun, ebenso das erste Tarsenglied, die letzten Tarsenglieder dunkelbraun	Schenkelwurzel und letzte Tarsenglieder dunkelbraun, die übrigen Beinabschnitte hellbraun mit locker stehenden dunkelbraunen Borsten	Schenkelwurzel und letzte Tarsenglieder dunkelbraun, die übrigen Beinabschnitte lichtbraun mit locker stehenden dunkelbraunen Borsten
Flügelgröße	7 bis 10 mm, durchschnittlich 9 mm	10 bis 14 mm, durchschnittlich 11 mm (annähernd der Körperlänge entsprechend)	8 bis 10 mm, durchschnittlich 9 mm
Flügelzeichnung	An den Zellen des Vorderrandes und der Flügelwurzel mußbraun; diese braune Färbung allmählich abnehmend gegen die übrigen hellgrauen, fleckenlosen, durchsichtigen Zellen des Flügels. (Der durchsichtige hellgraue Teil des Flügels ist bedeutend dunkler als der des in Mitteleuropa häufigen <i>B. major</i> L.)	Vorderrand u. Flügelwurzel dunkel mußbraun, diese braune Färbung allmählich abnehmend gegen den übrigen durchsichtigen Flügelteil, der mit braunen Flecken (besonders an den Queradern, versehen ist	Vorderrand und Flügelwurzel beim ♂ sehr schwach gebräunt, die braune Farbe allmählich gegen die glatte, fleckenlose Flügelfläche verlaufend; beim ♂ ist die ganze proximale Flügelhälfte durchscheinend mußbraun, mit allmählichem Übergange gegen die durchsichtige hellgraue distale Flügelhälfte

zum Gebrauch bereitgehalten (vgl. Fig. 2a). Stand der Blüteneingang horizontal, wie bei *Cerastium* oder *Geranium*, dann ließ sich das Tier für wenige Sekunden auf den Blütentrichter nieder, sich mit dem ersten und zweiten Beinpaare an den Petalen festhaltend und die Hinterbeine zur weiteren Stütze auflegend. Dabei schwirrten die Flügel mit verminderter Schnelligkeit und demnach tieferem und leiserem Tone weiter, während das Tier den Nektar aus der Blüte in sich aufnahm. War die Blüte dagegen hängend, was unter den damals vorhandenen Arten nur bei *Muscari* der Fall war, so flog das Tier an deren Eingang heran, klammerte sich mit den Krallen der vier vorderen Beine rasch an den nach rückwärts umgebogenen Perigonzipfeln fest und führte unter gleichzeitigem Abwärtsdrehen der Basis des Rüssels diesen in die Blütenöffnung ein. Die Körperstellung und die Rüsselhaltung eines Tieres am Beginne des Besuches einer Blüte von *Muscari racemosum* gibt die photographische Aufnahme (Bild 1 der Tafel 4) sehr gut wieder. Der Körper des Tieres hängt dann während des Saugens durch seine eigene Schwere herunter und wird durch das Anspreizen der beiden Hinterbeine, deren Haftorgane dabei nicht in Funktion treten (vgl. das zuletzt erwähnte Lichtbild) vom Blütenstand entsprechend ferngehalten. Beim Festhalten des *Bombylius* an der Blüte von *M. racemosum* schließt die glatte, mit Wachskörnchen bedeckte Epidermis des eiförmigen Perigonteiles eine Verwendung der Krallen und Haftlappen aus¹⁾; dagegen bietet der zurückgebogene freie Perigonlappen (vgl. Fig. 1e, f, S. 28) infolge seiner Gestalt und der etwas papillösen Epidermis eine verhältnismäßig gute Einrichtung zum Festhalten mit den Krallen und damit zum Aufhängen des Körpers an dem nicht gerade bequem gelegenen Blüteneingange. (In der gleichen Weise muß sich auch die Honigbiene benehmen, wenn sie zum Honig dieser Blüten gelangen will.) Auch in diesem Falle schwirren die Flügel des *Bombylius* unter Veränderung des Flügeltones weiter. Dann geht das Insekt fliegend zu den benachbarten Blüten desselben Blütenstandes über, an jeder nur kurz verweilend, um sich schließlich von diesem zu erheben und einer neuen Blütentraube zuzueilen.²⁾

B. fuliginosus pflegte sich bei jeder der am Standorte vorhandenen Blüten immer nur wenige (höchstens drei) Sekunden aufzuhalten. Besonders rasch erfolgte der Flug von einer *Cerastium*-Blüte zur andern. Daß diese kurze Dauer des Besuches nur von der geringen Menge des

¹⁾ Vgl. darüber Knoll, Über die Ursachen des Ausgleitens der Insektenbeine an wachsbefleckten Pflanzenteilen. Pringsheims Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. LIV (1914).

²⁾ P. Knuth (Handbuch der Blütenbiologie, Bd. II, 2. Teil, S. 502) gibt, gestützt auf verschiedene Beobachter, an, daß die Blüten von *Muscari racemosum* (und anderer *Muscari*-Arten) von verschiedenen Hymenopteren aufgesucht und dabei oft seitlich angebohrt werden. Ein Besuch der *Muscari*-Blüte durch *Bombylius*-Arten wird jedoch von Knuth nicht angegeben. Man sieht daraus, wie sehr örtliche Verhältnisse den Blütenbesuch beeinflussen.

vorhandenen Nektars abhängt, konnte ich durch den folgenden Versuch nachweisen. Ich brachte in einer solchen Blüte einen großen Tropfen von Zuckerwasser an, den ich, um dem Tiere gleichzeitig einen ihm bekannten Duft darzubieten, mit einer Abkochung von *Muscari*-Honigblüten versetzte. Auf diese Weise erzielte ich einen Besuch, der etwa eine Minute lang dauerte! Die in den *Cerastium*-Blüten von Natur aus vorhandene geringe Nektarmenge bewirkt also, daß sich die Wollschweber nur kurze Zeit auf jeder einzelnen aufhalten. Sie besuchen deshalb, um ihr Nahrungs- und Flüssigkeitsbedürfnis zu befriedigen, eine außerordentlich große Anzahl solcher nektararmer Blüten und vergrößern dadurch für die Pflanze die Gelegenheit zur Bestäubung mit dem Pollen anderer Individuen. Diese Gelegenheit ist viel geringer, wenn kleine Insekten, etwa winzige Käfer oder Fliegen, deren Futterbedarf bald gedeckt ist, sich oft stundenlang in einer solchen Blüte aufhalten.

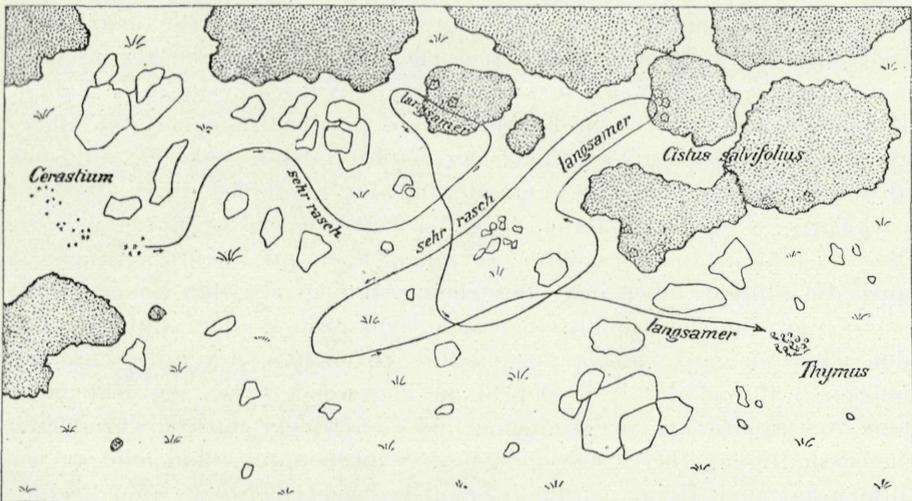


Fig. 3.

Schematische Darstellung des Fluges (Nahrungsfluges) eines *Bombylius fuliginosus* auf einer Blöße am Rande der Macchia.

Die Sträucher sind durch Punktierung, die Felsstücke durch einfache Umrißzeichnungen kenntlich gemacht. Der Boden ist terra rossa mit spärlichem niederem Pflanzenwuchs, dazwischen blühend *Cerastium* und *Thymus*, die vom *Bombylius* besucht wurden. Annähernd $\frac{1}{60}$ der nat. Größe.

Zwischen diesen der Ernährung dienenden Besuchen fliegt der *Bombylius fuliginosus* in reichblühenden Beständen rasch und geraden Fluges von Blume zu Blume. Dabei können diese Nahrungsflüge in jeder Richtung ohne Rücksicht auf die Stellung der Sonne und auch ganz unabhängig von der Richtung des Windes erfolgen. Gelangt dabei *Bombylius* über blumenarme Flächen, dann fliegt er in unregelmäßigen Schleifen über die Landschaft hin, bis ihn das Auftreten neuer Nahrungsquellen wieder zu gezielten Flugbewegungen bringt. Die hier beigegefügte

Flugskizze (Fig. 3) möge dies anschaulicher machen. Trifft das Tier auf solchen Flügen Blumen, die es wohl etwas anlocken, aber es aus der Nähe zu keinem Besuche verleiten, z. B. Blüten von *Cistus salvifolius*,¹⁾ dann verlangsamt sich vor ihnen der Flug, um aber gleich wieder an Schnelligkeit zuzunehmen und in weite Schleifen überzugehen. Auch dies ist in obiger Skizze zum Ausdruck gebracht.

Während *B. fuliginosus* an den Vormittagen einen unermüdlchen Eifer im Besuche der Blütenstände von *Muscari* zeigte, konnte man in den Nachmittagsstunden ein deutliches Abflauen dieser Tätigkeit beobachten. Man sah die Tiere noch immer die Blütentrauben anfliegen, den Rüssel in die Perigone einführen, aber dies geschah wesentlich rascher, flüchtiger und deutlich unordentlicher, das Gebaren machte oft den Eindruck des „Spielerischen“, als ob dem Tier „nicht mehr viel an diesen Dingen gelegen wäre“. Immer häufiger pflegten die Tiere dann zwischen den Besuchen der Blütenstände sich längere Zeit schwärmend über pflanzenfreien Flächen aufzuhalten, und dort, wo sie in größerer Individuenzahl auftraten, ließen sie sich immer mehr durch gegenseitige Verfolgung vom Blütenbesuche abhalten. Während sie über kahlen Bodenflächen schwärmten, blieben sie in der Luft stehen, sich dabei zierlich ruckweise ein wenig nach der Seite wendend, senkrecht auf- und absteigend oder auch ohne Veränderung der Flughöhe etwas vor- und rückwärts schwebend. Dann flogen sie oft wieder für kurze Zeit zu *Muscari*-Blütenständen, saugten an ihnen, aber nur flüchtig, manchmal auch die Blütentrauben ohne Besuch nur anfliegend. Man konnte dabei sehen, daß die Tiere unmittelbar nach dem Besuch eines Blütenstandes den nächsten ganz nahe anfliegen, kurz vor ihm in der Luft schweben blieben, während der Kopf der Blume zugewendet war, um schließlich eine Nektarentnahme wegzufliegen und sich wieder mit Schwärmflügen zu beschäftigen. Dieses bewegungslose Schweben der Blumenfliegen vor Blüten hat auch Hermann Müller oft beobachtet. Entsprechend seiner persönlichen Veranlagung und vielfach auch der wissenschaftlichen Gepflogenheit der damaligen Zeit erklärte er ein solches Benehmen der Tiere aus deren ästhetischen Neigungen. Ich habe schon früher²⁾ einige Stellen aus seinen Büchern, die für diese Auffassung charakteristisch sind, wiedergegeben. Mit einer solchen „Erklärung“ können wir aber heute nicht mehr zufrieden sein. Dagegen haben meine Versuche mit dem Tagschwärmer *Macroglossum stellatarum*³⁾ an gefangengehaltenen

1) Abbildungen dieser Blüten befinden sich in meiner Arbeit: Zur Ökologie und Reizphysiologie der Staubblätter von *Cistus salvifolius* (Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. LIV (1914), S. 503, Fig. 1.

2) Zeitgemäße Ziele und Methoden für das Studium der ökologischen Wechselbeziehungen, 1. Abhandlung dieser Reihe, S. 10.

3) Meine sehr umfangreichen Studien über diesen Schmetterling werden als nächste Abhandlung dieser Reihe erscheinen.

Tieren gezeigt, daß ein solches Benehmen vor Blumen immer dann (wenn auch nur für kurze Zeit) eintritt, wenn die Tiere bei Nahrungsflügen schon satt geworden sind, sie aber trotzdem noch durch die optische Wirkung der Blumen zu einer Annäherung an diese und zu einem flüchtigen Verweilen vor ihnen verleitet werden. Bei dem an eine Blume oder einen entsprechend gefärbten anderen Gegenstand anfliegenden *Macroglossum* ist das Hervorstrecken des sonst gerollten Rüssels ein Zeichen des Hungers. Wenn das Tier bei Nahrungsflügen bereits nahezu satt geworden ist, streckt es den Rüssel nur mehr flüchtig, sozusagen tippend gegen die Blüten aus, ihn immer rasch wieder einrollend, und schließlich sieht man oft im letzten Abschnitt vor dem Einstellen des Nahrungsfluges, daß der Schmetterling noch einige Blumen mit halb entrolltem Rüssel wohlgezielt bis auf die sonst zum Saugen erforderliche Nähe anfliegt, ihn aber nicht mehr in die Futterquelle einführt. In seltenen Fällen kann man am Schlusse noch einen Anflug auf eine Blüte ohne deutlich wahrnehmbare Rüsselreaktion sehen, worauf das Tier dann für dieses Mal seine Flüge zu den Blumen einstellt. Man erkennt daraus, daß der optische Eindruck noch länger motorisch wirkt als der Hunger, sowie auch beim Menschen und höheren Wirbeltieren der Anblick bestimmter Speisen selbst dann noch den Appetit erregt, wenn von Hunger nicht mehr die Rede sein kann.

Wenn man auf einer mit zahlreichen blühenden Pflanzen von *Muscari* oder *Cerastium* bestandenen Fläche das Verhalten von *Bombylius* betrachtet, wird man finden, daß der Besuch der einzelnen Blütenstände nicht ganz planlos erfolgt. Auffallend lange Zeit wird oft von einem Tier eine bestimmte Richtung beim Fluge von Blume zu Blume eingehalten, dann erfolgt eine Wendung, worauf das Tier wieder längere Zeit die neue Flugrichtung beibehält. Die auf S. 40 wiedergegebene Skizze (Fig. 4) zeigt schematisch das Verhalten eines *B. fuliginosus* beim Besuch der Blüten einer *Cerastium litigiosum*-Gruppe. So habe ich z. B. einen *Bombylius* beobachtet, der in einem Bestande von blühenden *Cerastium*-Pflanzen etwa 50 annähernd in derselben Flugrichtung stehende Blüten besuchte, obwohl durch die zahlreich daneben vorhandenen anderen Blüten dieser Art noch reichlich Gelegenheit zur Ablenkung von dem eingeschlagenen Wege gegeben war. Dies fällt besonders auf, wenn man, wie es bei meinen Versuchen oft der Fall war, dem *Bombylius* eine gerade Reihe genügend nahe bei einander stehender *Muscari*-Blütenstände darbietet. Wenn das Tier den Besuch an einem Ende einer solchen Allee begann, pflegte es gewöhnlich einen Blütenstand nach dem anderen zu erledigen, bis es schließlich am anderen Ende der Reihe angelangt war. (Daß sich dabei das Tier nicht merkte, welche Blüten bereits besucht waren und welche noch nicht, geht daraus hervor, daß es am Ende einer solchen Allee oft wieder umkehrte und dann die ganze Reihe entlang alle Blütenstände noch einmal besuchte.) Dieses Verhalten ist nicht ohneweiters

verständlich, wenn man bedenkt, daß ein solcher *Bombylius* an jedem Blütenstande mehrere Honigblüten besuchte und daß diese meist an ganz verschiedenen Seiten ringsum an der Spindel des Blütenstandes verteilt waren. Das Tier bewegte sich also saugend um die einzelnen Blütentrauben herum und verlor trotzdem meistens nicht die bisherige Flugrichtung innerhalb der ganzen Reihe von Blütenständen. Welches Hilfsmittel hat nun *Bombylius fuliginosus* zu dieser Orientierung innerhalb eines Bestandes von Blumen? Den Schlüssel zum Verständnis dieser Verhältnisse bot nun die Beobachtung der bereits am Nektar gesättigten Tiere, die an den heiß beschienenen Wegen zu schwärmen pflegten. Wenn sie, wie bereits beschrieben, schwärmend in der Luft stehen blieben — dies geschah gewöhnlich etwa 5—10 cm über dem Erdboden —, so konnte man bemerken, daß das Tier in diesem Augenblick stets den Rücken der Sonne zugekehrt hatte. Dies dauerte aber nicht

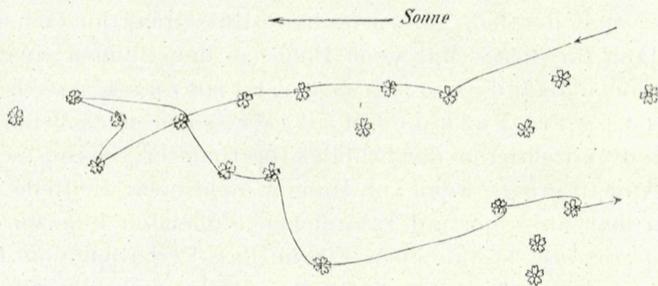


Fig. 4.

Schematische Darstellung des Fluges von Blume zu Blume innerhalb eines Bestandes von *Cerastium litigiosum*.

$\frac{1}{3}$ der nat. Größe.

lange, plötzlich verließ das Tier diesen Platz, um nicht weit davon entfernt abermals in der Luft stehen zu bleiben und dabei wieder den Rücken der Sonne zuzuwenden. (Um dies zu beobachten, behält man am besten selbst die Sonne im Rücken und vergleicht die Lage des eigenen Körperschattens mit der Stellung des Tieres.) Ein derartiges Spiel wiederholte sich oft viele Male. Wenn *Bombylius* so längere Zeit über dem Wege herumgeschwärmt hatte, ließ er sich schließlich an einem gut besonnten Gegenstande — meist war es ein Stein — zur Ruhe nieder. Zu diesem Zwecke senkte sich das Tier aus der erwähnten Höhe sehr langsam im Fluge herunter und drehte sich dabei wieder so herum, daß die Sonne seinen Rücken bestrahlen konnte. Es behielt diese Stellung im Abfluge solange bei, bis es mit den Beinen den Boden berührte. Beim Aufsuchen eines günstigen Sitzplatzes führte das Tier im letzten Abschnitt des Niedergehens oft ganz langsame Flüge nach rückwärts aus, um endlich, wieder etwas vorfliegend, sich sanft niederzulassen. Dabei wurde dann die im Abstieg noch vorhandene genaue Einstellung beim

Aufsitzen meistens so verändert, daß bei der gegebenen Oberflächenbeschaffenheit der Unterlage ein bequemes Sitzen möglich war. Das Ergebnis eines derart sorgfältigen Sich-zur-Ruhe-Setzens war dann fast immer noch eine solche Stellung des Tieres, die den Rücken in bedeutendem Maße der Bestrahlung durch die Sonne aussetzte. Wenn auch manchmal, aber selten, größere Abweichungen von dieser Stellung zustandekamen, so saß doch schließlich nie das Tier derart, daß sein Rücken vom Sonnenlichte abgewendet gewesen wäre.¹⁾ Hatten die Beine die Unterlage berührt und festen Halt gefunden, dann hörte der Flügelschlag sogleich auf, die Flügel wurden flachgelegt, aber sie blieben zunächst noch in einer Haltung, bei welcher der Winkel zwischen deren Vorderrand und der Körperachse annähernd ein rechter war (Fig. 5 a, S. 42). blieb das Tier ungestört, dann wurde nach einigen Sekunden das flach liegende Flügelpaar mit einem plötzlichen Ruck noch weiter der Achse des Körpers genähert, bis die vordere Flügelskante mit ihr nun einen Winkel von etwa 45° (Fig. 5 b) einschloß.²⁾ In dieser Stellung blieb das Tier oft minutenlang ruhig sitzen, wenn es nicht etwa durch einen anderen gerade dort vorüberschwärmenden *Bombylius* aufgeschreckt wurde. Aus diesem ganzen Verhalten sieht man, daß diese Tiere nach der Richtung der Sonnenstrahlen ihre Körperhaltung und damit auch ihren Flug einstellen können. Da in den früher beschriebenen Fällen des Zurechtfindens innerhalb eines blühenden Bestandes kein anderes Orientierungsmittel in Betracht kommt, wird wohl auch dort die Sonne den Kompaß für den Flug bilden.

All dies vermag *Bombylius* nur durch seine einzigartige Sicherheit im Fluge auszuführen. Was andere Dipteren sitzend zu tun pflegen, führt dieser wunderbare Flieger in der Luft schwebend aus. So sah ich wiederholt, wie *Bombylius* im Fluge seine Tarsen durch gegenseitiges Aneinanderreiben säuberte. Auch das Ausspritzen der Exkremente scheint dieses Tier gewöhnlich im Fluge zu besorgen; ich habe dies an ihm wiederholt beobachtet. Diese Flugsicherheit ermöglicht es auch den Individuen von *B. fuliginosus*, jene rasenden Verfolgungsflüge durchzuführen, die ich oft beim Zusammentreffen zweier schwärmender Tiere gesehen habe. Dabei folgt ein Tier dem anderen in langen verschlungenen Flugschleifen in der allergrößten Geschwindigkeit, deren sie fähig sind, und sie bleiben trotzdem bei der ganzen verwickelten Bewegung

¹⁾ Ebenso verhält sich auch der in Mitteleuropa häufige *Bombylius major* L. Auch bei *Eristalis*-Arten und bei einigen Tagfaltern (z. B. *Pararge megera*) beobachtete ich ein ähnliches Benehmen. Über die Bedeutung der Richtung der Sonnenstrahlen für die Raumorientierung der Ameisen vgl. Brun. Die Raumorientierung der Ameisen (Jena 1914).

²⁾ Eine gleiche Bewegung in zwei Abschnitten führen auch die Flügel der Tagfalter aus, wenn sich diese auf einem Gegenstande niederlassen. In diesem Falle werden aber zuvor noch die Flügel mit ihrer Oberseite aneinandergeklappt.

einander auf wenige Zentimeter nahe. Die nebenstehende schematische Skizze gibt davon eine Vorstellung (Fig. 5 c, d). Gerade diese in einem

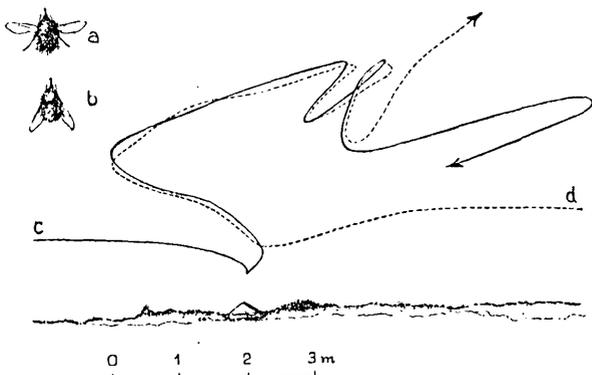


Fig. 5. Schwärmflug von *Bombylius fuliginosus*.

a Flügelhaltung unmittelbar nach dem Niedersetzen, b Ruhestellung einige Sekunden hernach (verkleinert), c, d Verfolgungsfüge zweier Individuen nach einer Begegnung während des Schwärmens. (Hiezu der Maßstab.)

solchen Falle sich zeigende Fähigkeit des unbedingt sicheren Fluges machte den *Bombylius fuliginosus* zu einem geeigneten Versuchstiere, das imstande war, jede im Versuch gegebene, von außen kommende Ablenkung sofort durch eine entsprechende Abweichung von der bisherigen Flugbahn zum Aus-

druck zu bringen. Insekten mit unsicherem, wackeligem Fluge, wie etwa die meisten Tageschmetterlinge, wären zu den von mir durchgeführten Versuchen ganz ungeeignet gewesen.

Bei der Beobachtung der fliegenden Tiere konnte ich ab und zu sehen, daß sich *B. fuliginosus* auch zwischen Blumenbesuchen kurz zur Ruhe setzte, doch geschah dies sehr selten und nie auf Blumen. Bei schwärmenden Tieren kam es dagegen gewöhnlich vor, daß sich ein solches von Zeit zu Zeit auf einen besonnten Stein o. dgl. niederließ. Nur zweimal sah ich, daß sich ein *Bombylius* an einer beschatteten Bodenstelle setzte. Brachte ich ein Tier in einem durchsichtigen Behälter aus dem Sonnenschein in diffuses Tageslicht oder in den Schatten, so kroch es höchstens ein wenig, machte aber keine Bewegungen mit den Flügeln. Dementsprechend verbringt *B. fuliginosus* auch im Freien die trüben Tage sowie die Nächte ruhig sitzend und wird erst durch das Auftreten unverhüllten Sonnenscheins zum Fliegen und zum Nahrungsuchen angeregt.

B. Die Durchführung der Versuche.

I. Auswahl und Vorbereitung des Versuchsplatzes.

Es war von großer Wichtigkeit, daß für die Durchführung der Versuche mit *Bombylius fuliginosus* immer der richtige Versuchplatz ausgewählt wurde. Hiezu mußten Stellen ausgesucht werden, an denen

Muscari racemosum genügend reichlich blühte und an welchen, was noch wichtiger war, *Bombylius* in größerer Anzahl zu fliegen pflegte. Waren an einem Platze nur wenige blühende Muskathyazinthen vorhanden, so konnte man diesem Übelstande dadurch abhelfen, daß man ihre Anzahl durch Hinzufügen von abgeschnittenen Blütenständen, die in Wasser gestellt waren, vermehrte. Zu diesem Zwecke wurden an anderen, zu Versuchen nicht verwendeten Plätzen die Blütenstandstiele dort, wo sie aus dem Boden hervorkamen, abgeschnitten und sogleich mit der Schnittstelle in unten geschlossene Glasröhrchen von 9 cm Länge und 1,5 cm Durchmesser gegeben, nachdem diese zur Hälfte mit Wasser gefüllt worden waren. Zur Befestigung des Stieles innerhalb des Röhrchens diente ein um den Stengel herumgewickelter Wergpfropf, der in die Öffnung des Röhrchens herabgeschoben wurde, bis er diese genügend abschloß und ein Wackeln des Blütenstandes bei stärkerem Winde verhinderte. Diese Röhrchen wurden dann entweder eingegraben oder zwischen zusammengelegten Steinen eingeklemmt, wobei darauf geachtet wurde, daß der obere Teil der Blütenstandachse aufrecht zu stehen kam. Bei solchen in Gläsern steckenden Blütenständen verhielten sich alle Blütenbesucher geradeso wie bei solchen, die noch aus ihrer Zwiebel dem Boden entsproßen. Wenn auch der obere (abgeschmolzene) Rand des Gläschens im Sonnenschein für unser Auge immer einen kräftigen Glanzfleck zeigte, so kümmerten sich die Blumenfliegen und Bienen doch nie darum, sondern wendeten sich ohne Zögern sogleich den Blüten zu. Diese an Ort und Stelle in Wassergläschen gebrachten Blütenstände blieben auch bei sehr windigem Wetter und bei stärkster Sonnenbestrahlung den ganzen Tag über und auch noch länger vollständig turgeszent und behielten Duft und Farbe ohne erkennbare Veränderung. Ein derartig zugerichteter Blütenstand mit einem ihn besuchenden *Bombylius* ist in Bild 2 und 3 der Tafel 3 abgebildet.

Wachsen blühende *Muscari*-Pflanzen an Teilen des Versuchsplatzes, von denen ich die Insekten fernhalten wollte, beabsichtigte ich aber, sie bei späteren Versuchen allenfalls zu verwenden, dann machte ich diese unerwünschten Blütentrauben dadurch den Tieren unbemerkbar, daß ich über jede eine zylindrische, oben geschlossene leichte Hülse aus grauem oder graubraunem Papier (von etwa 5 cm Länge und 2 cm Durchmesser) stülpte. Trotz häufigster Verwendung solcher Papierkappen habe ich in keinem einzigen Falle eine Annäherung eines *Bombylius* oder eines anderen *Muscari*-Besuchers an so maskierte Blütenstände beobachtet. Solche verhüllte Blütentrauben sind im Hintergrunde des Bildes 1 und 2 der auf Tafel 5 abgebildeten Versuchsanordnung sichtbar. Alles Übrige an nicht brauchbaren Dingen wurde vom Versuchsplatze entfernt, Sträucher entsprechend zugeschnitten, störende kleinere Pflanzen fortgenommen und größere Steinblöcke weggetragen.

Zur leichteren Beobachtung anliegender Tiere und besonders für die Durchführung photographischer Aufnahmen wurde ein bestimmter Beobachtungsplatz gewählt und, von diesem aus gesehen, hinter die besonders in Betracht kommenden Objekte in entsprechender Entfernung ebene, helle Gesteinsstücke von ausreichender Größe gelegt, so daß für den Beschauer die an die Versuchspflanzen anliegenden Tiere in guten Umrissen sich dunkel vom lichten Hintergrunde abhoben. Auch bei der Herstellung der Lichtbilder, z. B. bei denen, die auf Tafel 4 wiedergegeben sind, waren solche die Deutlichkeit des Bildes fördernde Hintergrundsteine angewendet worden.

Bei der Auswahl des Versuchsplatzes mußte auch darauf geachtet werden, daß direktes Sonnenlicht und bewegte Luft stets freien Zutritt zu den Versuchsobjekten hatten, so daß sich in deren Nähe keine die Versuche störenden Schatten und Windwirbel bilden konnten. Die in Süddalmatien häufigen Ölgärten hatten sich als besonders günstig für Versuche erwiesen. Ihr Boden war meist über große Strecken vollkommen eben und mit spärlichem, niederem Gras bewachsen, zwischen dem die terra rossa und kleine Steine sichtbar waren. Gerade verlaufende, genügend geebnete, sandbestreute Wege innerhalb der Macechia (Bild 7 der Tafel 3) waren ebenfalls sehr geeignet, wenn an ihren Rändern zahlreiche *Muscari*-Pflanzen blühten. Manchmal habe ich auch vollständig freiliegende, mit niedrigem Pflanzenwuchs bedeckte steinlose Böschungen zu Versuchen verwendet, da diese einen guten Überblick selbst über größere Versuchsanordnungen gestatteten (Bild 6 der Tafel 3).

Die Anzahl der an einem Platze fliegenden Individuen von *Bombylius* konnte natürlich nicht ohneweiters nach den Bedürfnissen des Experimentators vermehrt werden. Da aber die Länge einer Versuchsdauer wesentlich von der Anzahl der auftretenden Besucher abhing, mußte ich doch nach Mitteln suchen, die gewünschten Tiere in größerer Zahl an den Versuchsplatz zu bekommen, wenn mir die ursprünglich vorhandene Anzahl zu gering schien. Nachdem ich die Lebensgewohnheiten des *Bombylius* genügend kennen gelernt hatte, gelang es mir bald, die Tiere nach Bedarf von einem für Versuche nicht geeigneten Platze, an welchem sie zahlreich flogen, auf einen mir besser zusagenden, früher von ihnen nicht besuchten Platz hinüberzuleiten. Dies konnte dadurch geschehen, daß ich, von dem ungeeigneten Orte ausgehend, eine möglichst gerade Allee von *Muscari*-Blütentrauben bis zum geplanten Versuchsplatze aufstellte. Hierzu bediente ich mich der in Wassergläschen gestellten Blütenstände, wobei ich sie unter Benützung allenfalls vorhandener, im Boden wurzelnder blühender Muskathyazinthen in Abständen von etwa 25—40 cm (je nach der Übersichtlichkeit des betreffenden Ortes) zu einer einheitlichen Reihe vereinigte. Das Ende einer solchen zu einem Versuchsobjekte führenden Allee ist in Fig. 15 wiedergegeben. (Die Flugbahn und Flugrichtung eines Tieres ist schema-

tisch eingetragen.) Auf diese Weise konnte ich die Versuchstiere auch dazu bringen, einen Weg von einer Seite einer kleinen dammartigen Bodenerhebung auf deren andere Seite hinüber zu meinem Versuchsplatze einzuschlagen. Später benützte ich mit gutem Erfolge auch Blätter indigoblauen Papierses im Format 6×9 cm als Wegmarkierung für den Flug der Tiere. Ich legte diese, mit ihrer Längsachse nach der einzuschlagenden Flugrichtung eingestellt, horizontal auf Steine oder niedere Macehisträucher. Aber in solchen Fällen wurden dazwischen immer noch einige *Muscari*-Blütenstände verwendet, so daß die farbigen Papiere nur Teile einer zum Versuchsplatz führenden Allee bildeten. Die Beachtung der Stellung der Längsachse geschah bei diesen blauen Papieren deshalb, weil die Tiere bei Flügen über längliche, am Boden liegende Farbpapierstücke oft ihre Körperachse im Darüberfliegen mit der Längsachse des Papierses parallel zu stellen schienen und dabei, wenn auch kurz, so doch merklich, ihre Flugrichtung dementsprechend abänderten. Durch solche Wegmarken aus Papier konnte ich oft am Ende der Blütezeit von *Muscari* eine Anzahl der zur Herstellung von Anflugsalleen verwendeten, jetzt nur mehr spärlich in der Macehia vorhandenen Blütenstände für andere Zwecke freibekommen oder ich war dadurch imstande, ohne Aufwendung von weiteren Blütenständen durch Einschaltung von Papieren eine derartige Allee etwas zu verlängern.

Wenn ich Versuchserfolge oder Anordnungen photographisch festhalten wollte, stellte ich häufig den Apparat auf ein für diese Zwecke angefertigtes *Stativ* von 5 cm Höhe. Mit dessen Hilfe wurden einige der beigegebenen Lichtbilder aufgenommen. Solche Bilder waren mir oft wegen der besseren Profilwirkung der Objekte besonders wünschenswert. *Stereographische* Aufnahmen der Versuchsplätze gestatteten dann auch noch nachträglich eine Überprüfung der räumlichen Verhältnisse der Umgebung der Versuchsobjekte.

II. Feststellung der optischen Fernwirkung der Blumen durch die Windmethode.

Um festzustellen, ob *Bombylius fuliginosus* durch optische oder chemische Fernwirkung der Blüten von *Muscari racemosum* veranlaßt wird, sich ihnen zuzuwenden, mußten im Experiment Vorkehrungen getroffen werden, die eine der beiden Einwirkungsmöglichkeiten auf das Tier ausschalteten, ohne die andere wesentlich zu beeinträchtigen. Das einfachste Mittel zu einem solchen Nachweis bietet die Natur selbst in den Luftströmungen, die sich im Freien als Winde uns bemerkbar machen. Ich bin dabei von folgender Überlegung ausgegangen. Dämpfe flüchtiger Substanzen vermögen sich nur langsam durch *Diffusion* innerhalb eines anderen Gases fortzubewegen. Wie *langsam* Duftstoffe

in Dampfform sich in unbewegter Luft fortpflanzen, soll durch ein Beispiel veranschaulicht werden. Wir machen hiezu folgende Annahme: Eine Blume sende an ihrer Oberfläche plötzlich einen Stoff ab, der von den Geruchsorganen einer bestimmten Insektenart wahrgenommen werden kann. Dieser Stoff beginne sofort an der Oberfläche gleichmäßig zu verdampfen und werde von der Pflanze in demselben Ausmaße immer wieder erneuert, als er sich an ihr verflüchtigt. Der Duftstoff wird sich dann in Gasform durch Diffusion sogleich nach allen Seiten ausbreiten. Nehmen wir weiter an, ein Insekt vermöge nur bei Konzentrationen, die größer sind als ein Hundertstel der an der Blume vorhandenen Konzentration des verdampften Duftstoffes, darauf motorisch zu reagieren (Reizschwelle), so würde diese Bewegungsreaktion 1 Sekunde nach dem ersten Auftreten des Dampfes der Duftsubstanz an der Blume in einer Entfernung von der Duftquelle eintreten können, die geringer ist als 1 cm; unter gleichen Umständen würde dasselbe Tier erst nach mehr als 100 Sekunden den Duft aus annähernd 10 cm Entfernung von der Blume wahrnehmen können.¹⁾

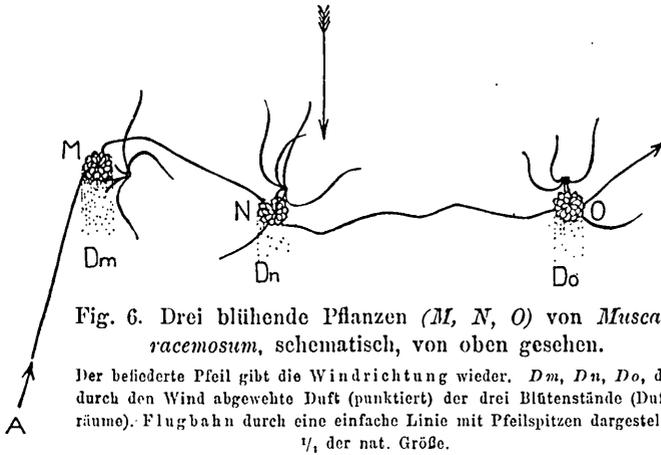
Derartig geringe Fortpflanzungsgeschwindigkeiten kommen gar nicht in Betracht im Vergleich zu jenen der atmosphärischen Luft, die wir als Winde bezeichnen.²⁾ Selbst bei den merklichen Winden ist deren Geschwindigkeit etwa annähernd um das Tausendfache größer als die größte Geschwindigkeit eines in ruhiger Umgebung diffundierenden Gases. Es ist dadurch klar, daß die in Dampfform von den Blumen ausströmenden Duftstoffe wohl mit den Winden sich fortbewegen können, daß sie aber gegen die Windrichtung oder senkrecht zu dieser keine Verbreitungsmöglichkeit besitzen. Wenn ein von einer Blume kommendes Insekt

¹⁾ Die Zahlengrundlagen zu diesem Beispiele wurden nach der Größenordnung der für Amylazetat bekannten Werte durch Herrn Prof. Dr. Wilhelm Schmidt (Hochschule für Bodenkultur in Wien) ermittelt und mir in liebenswürdigster Weise zur Verfügung gestellt.

²⁾ Die Geschwindigkeiten schwacher Luftbewegungen sind in der folgenden Tabelle, die ich R. Börnstein, Atmosphäre (Handwörterbuch der Naturwissenschaften, Bd. I, S. 579) entnehme, zusammengestellt.

Windstärke (Beaufort- skala)	Be- zeichnung	Geschwindigkeit (Meter in der Se- kunde)	Kennzeichen
0	Windstille	—	Vollkommene Windstille.
1	leiser Zug (sehr leicht)	1·7	Der Rauch steigt fast gerade empor.
2	leicht	3·1	Für das Gefühl eben bemerkbar.
3	schwach	4·8	Bewegt einen leichten Wimpel, auch die Blätter der Bäume.

mit dem Winde fliegend zur benachbarten Blüte sich begibt, wäre es möglich, daß das Tier vom Winde fortgetragen und dabei zufällig passiv in deren unmittelbare Nähe gebracht wird. Solche Fälle sind deshalb für unsere Zwecke nicht verwendbar. Bewegt sich aber ein solches Tier senkrecht zur Windrichtung von Blume zu Blume, so besteht keine Möglichkeit, daß die in der bewegten Luft abgetriebenen Düftstoffe auf das Insekt richtunggebend einwirken können.



Findet unter diesen Umständen das Tier trotzdem annähernd geraden Fluges die benachbarte Blume, so kann die Einstellung zu ihr aus der Ferne nur optisch erfolgt sein. Die schematische Zeichnung der Fig. 6 soll dies anschaulicher machen. Ein von *A* anfliegendes Tier, z. B. eine Honigbiene, die gegen den Wind zur Blume *M* kommt, konnte vielleicht durch den Duft auf diese aufmerksam geworden sein, als sie am Rande des von ihr ausgehenden Duftraumes *D_m* (der Duftraum ist durch Punktierung angedeutet) dahinflog. Für den Flug von *M* zur benachbarten Blume *N* kommt dies bei kräftig und gleichmäßig wehendem Winde (durch den befiederten Pfeil ist dessen Richtung angegeben) nicht mehr in Betracht. Die Blume *N* konnte von dem Insekt nur durch das von ihr zurückgeworfene Licht bemerkt worden sein. Das gleiche gilt für den Weiterflug zur Blume *O*. Ich habe in diesem Schema die Flugbahn zwischen *N* und *O* etwas wellig gezeichnet. Ich will damit andeuten, daß bei kräftigem Winde das fliegende Tier gezwungen ist, mit dem Winde zu kämpfen, da es durch ihn immer wieder von der eingeschlagenen Richtung abgelenkt wird. Diese etwas zackige Flugbahn bekommt man bei stärkerem Winde häufig dann zu sehen, wenn das Tier beim Fluge von Blume zu Blume verhältnismäßig große Wege zurücklegen muß.

Honigbienen, Schmetterlinge und Blumenfliegen sind an der bei schönem Wetter stets sehr windigen Küstenregion Süddalmatiens an das Fliegen bei kräftigen Luftbewegungen gewöhnt. So flogen an meinen Versuchsplätzen diese Tiere selbst dann noch wohlgezielt, wenn auch in leicht hin- und hergebogenen Bahnen, von Blume zu Blume, wenn diese beständig im Winde wackelten. Wer die Blütenbesucher unter solchen Schwierigkeiten erfolgreich tätig gesehen hat, wird wohl kaum auf die Vermutung kommen, daß sie sich dabei nach dem Blumendufte zurechtgefunden haben. Um aber darin ganz sicher zu gehen, habe ich in Hunderten von Fällen die Beziehung zwischen der Richtung des Windes und der des Anfluges zur Blume festzustellen versucht. An freien, ebenen Plätzen bedurfte es bei starken gleichmäßigen Winden keiner besonderen Hilfsmittel zum genaueren Nachweis der Windrichtung. Es genügten hiezu kleine Papierschnitzel oder Stücke zerrissener Pflanzenblätter, die man aus geeigneter Höhe ausstreute, um sich von Zeit zu Zeit von der weiteren Gleichmäßigkeit des Windes zu überzeugen. Aber trotzdem wird man auch in diesen Fällen gut tun, sich besserer Methoden zur Veranschaulichung der Windrichtung zu bedienen. Hierzu habe ich empfindliche Windfahnen verwendet, die ich in folgender einfacher Weise herstellte. Ein ausreichend kräftiger Draht wurde in der nebengezeichneten Weise galgen-

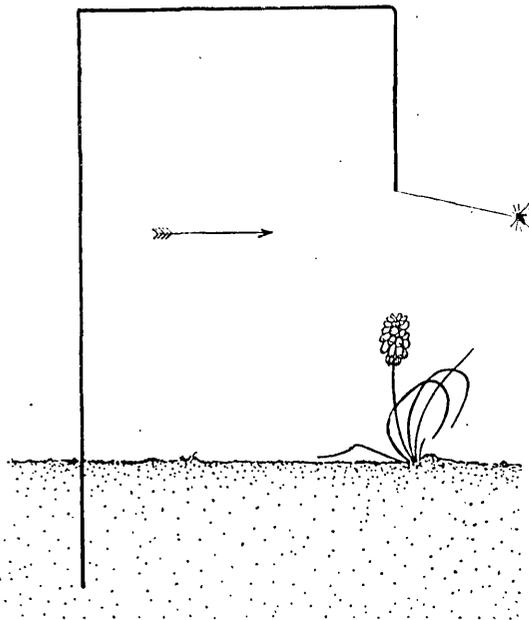


Fig. 7. Windfahne über einer blühenden Pflanze von *Muscari racemosum*.

Der Pfeil gibt die Windrichtung wieder. $\frac{1}{4}$ der nat. Größe.

förmig gebogen und an das kürzere Ende (am besten mit einer dickflüssigen Lösung von Schellack in Alkohol) ein etwa 10 cm langer Seidenkokonfaden angeklebt, an welchem ein kleiner leichter Vogelflaum oder noch besser ein großer sternförmiger Pappus einer Frucht von *Cirsium* oder *Carduus* befestigt war. Das Drahtgestell wurde hierauf so in die Erde gesteckt, daß das kürzere Ende mit dem Seidenfaden gerade über der Versuchspflanze zu stehen kam (Fig. 7). Da ein solcher Seidenfaden mit der daran hängenden Federkrone auch schon durch langsame Luftströmungen fast horizontal ge-

stellt wurde und bei gleichbleibender Bewegung auch weiter in dieser Stellung verblieb, so war es möglich, während der Anflüge der die Blume besuchenden Insekten stets Aufschluß über die gleichzeitige Windrichtung und Windstärke zu bekommen. Wurden die Versuche an mehreren, nahe beieinander stehenden Versuchspflanzen durchgeführt, dann genügte natürlich für alle Objekte eine einzige, an passender Stelle angebrachte Windfahne.

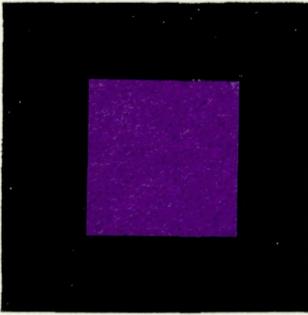
Berücksichtigte ich nun in der eben besprochenen Weise bei den Anflügen ¹⁾ des *Bombylius fuliginosus* auf Blütenstände von *Muscari racemosum* die herrschende Windrichtung, so stellte es sich dabei heraus, daß jener die Flüge zwischen den einzelnen Blumen ohne Rücksicht auf die Richtung der vorhandenen Luftbewegungen ausführte. Unter diesen Anflügen waren solche, bei denen eine Duftwirkung nicht in Betracht kam, sehr zahlreich und ebenso sicher gezielt wie jene, bei deren Zustandekommen der Duft einen Anteil haben konnte. Damit war die Tatsache festgestellt, daß zur Orientierung des *Bombylius* beim Fluge von Blume zu Blume die Mitwirkung des Duftes vollkommen unnötig ist. Das gleiche habe ich auch für Honigbienen und Hummeln nachweisen können.

Nachdem dadurch einwandfrei die optische Fernwirkung der *Muscari*-Blüten auf *Bombylius* erwiesen war, versuchte ich deren Bedeutung noch durch Experimente mit künstlichen Objekten etwas genauer zu umschreiben. Beim Auslegen verschiedener Papierstücke in der Nähe besuchter Blütenstände von *Muscari* zeigte es sich bald, daß *Bombylius*, von diesen Blumen kommend, sich nicht um graue, schwarze, gelbe, grüne, rote oder braune Papiere kümmerte, dagegen aber blaue und violette lebhaft anflog. Ich konnte nun auch in diesen Fällen mit Hilfe der Windmethode leicht nachweisen, daß solche farbige Objekte auf die Tiere eine optische Fernwirkung ausübten und daß eine Anlockung durch einen (allenfalls nur den Tieren bemerkbaren) Duft nicht in Betracht kam.

Mit Hilfe solcher farbiger Papiere, deren Wirkung auf *Bombylius* ich erprobt hatte, wollte ich nun Aufschlüsse über die Bedeutung

¹⁾ Ich verwende die Wörter „Anflug“ und „Besuch“ nicht als verschiedene Ausdrücke für denselben Begriff. Unter Anflug verstehe ich jede Annäherung eines fliegenden Tieres an eine Blume (bis in deren unmittelbare Nähe), ohne Rücksicht darauf, ob das Tier die Blüte dabei berührt oder nicht. Wenn sich aber ein Tier nach dem Anfluge noch an oder in einer Blüte irgendetwas zu schaffen macht und bei ihr länger oder kürzer verweilt, dann spreche ich vom Besuch der Blüte. Der Anflug ist somit eine der Voraussetzungen für den Besuch durch fliegende Tiere. Bei solchen Besuchen kann die Bestäubung vermittelt werden, doch gehört dieser für die Blüte wichtige Erfolg nicht zu meiner Fassung des Begriffes Besuch.

der Form und Größe der von ihm beachteten Objekte erhalten. Die Frage nach dem Wert der Farbe als solcher ließ ich zunächst unberührt. Ich wählte für die folgenden Versuche ein dunkel blauviolett-papier von glatter, aber nicht glänzender Oberfläche, von dem ich eine



Farbpapierprobe 1.

kleine Probe (Farbpapierprobe 1) hier beifüge. Es sei kurz als Blauviolett-papier bezeichnet. Der Farbton stimmte mit Blüten aus der Mitte eines Blütenstandes von *Muscari racemosum* recht gut überein. Da die Farbe dieser Papiere im Sonnenlichte bleicht, habe ich überdies zur dauernden Festlegung der farbigen Eigenschaften dieses von mir sehr viel verwendeten Versuchsobjektes eine sorgfältige spektrophotometrische Untersuchung¹⁾ ausgeführt, deren Ergebnis hier eingeschaltet sei.

Verglichen mit einem weißen Barytpapier ergab das vom Blauviolett-papier zurückgestrahlte Licht in den einzelnen Spektralbereichen bei den angegebenen Wellenlängen (λ) folgende Remissionskurve:²⁾

$\lambda =$	435	449	467	477	492	504	517	534	553	572	593	617	648	683
$\psi(\lambda_1) =$	0.737	0.771	0.569	0.553	0.457	0.414	0.367	0.316	0.350	0.338	0.326	0.376	0.419	0.647

Daraus berechnete ich für die drei Grundempfindungen³⁾ als Erregungsanteile:⁴⁾

$$\begin{aligned} \text{für Blau } b &= 0.574 \\ \text{„ Grün } g &= 0.368 \\ \text{„ Rot } r &= 0.389 \end{aligned}$$

Mit Hilfe des Newtonschen Farbendreiecks konnte daraus ermittelt werden:

¹⁾ Die Möglichkeit der Durchführung dieser Untersuchung verdanke ich dem Entgegenkommen des Herrn Hofrates Prof. Dr. Fr. Exner, Vorstandes des II. physikalischen Institutes der Universität Wien, der mir für solche Arbeiten bereitwilligst die Einrichtungen und Behelfe seines Institutes zur Verfügung stellte. Herr Prof. Dr. K. W. Fr. Kohlrausch (Wien) hatte die Freundlichkeit, mich praktisch in die dazu notwendigen Methoden einzuführen. Hinsichtlich der Methoden selbst sei auf dessen Beiträge zur Farbenlehre I, II und III (Physikal. Zeitschr., 21. Jahrg. [1920], S. 396—403, 423—426 und 473—477) verwiesen.

²⁾ F. W. Fr. Kohlrausch, a. a. O. S. 397.

³⁾ Ich schließe mich hier der Young-Helmholtz'schen Farbenlehre an, weil diese in physikalischer Hinsicht besser durchgearbeitet ist und leichter eine zahlenmäßige Erfassung gestattet als die Theorie von Hering.

⁴⁾ F. W. Fr. Kohlrausch, a. a. O. S. 398f.

Der Farbton¹⁾ F als die Komplementärfarbe zur Spektralfarbe
 $\lambda = 572 \mu\mu$,
 die Sättigung¹⁾ $S = 0.170$, sowie
 die Helligkeit²⁾ $H = 39.6$ (wobei die Helligkeit des Vergleichsweiß
 gleich 100 gesetzt wurde).

Zunächst schnitt ich aus dem Blauviolett Papier rechteckige Stücke von 6×10 cm Größe und legte sie höchstens 40 cm entfernt von Blütenständen des *Muscari racemosum* auf eine schräg ansteigende, von grünen Pflanzen bewachsene Böschung nieder, die von *Bombylius* sehr viel besucht wurde. Die Beschaffenheit des Versuchsortes ist aus Bild 6 der Tafel 3 zu ersehen. Ich verwendete diese Stücke des blauvioletten Papiere paarweise, bald mit aufrechtstehender, bald mit liegender Längsachse. *Bombylius* flog nach dem Besuche der an dem Orte sehr häufigen Traubenhyazinthen auch zu diesen Papieren, zuerst einem sich (gewöhnlich bis auf etwa 2 cm) nähernd,

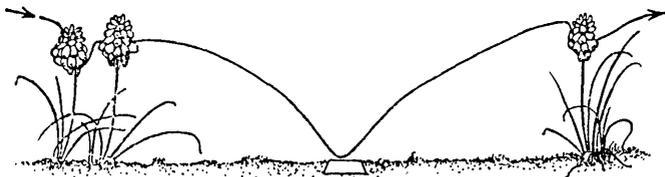


Fig. 8. Schematische Darstellung des Anfluges auf ein am Boden liegendes blauviolett gefärbtes Papier zwischen Besuchen von *Muscari*-Blütenständen.

$\frac{1}{3}$ der nat. Größe.

dann dem zweiten sich ebenso nahe zuwendend. Unmittelbar hernach besuchte er wieder weitere *Muscari*-Blütenstände. Wenn ein *Bombylius* in die Nähe des Papiere kam, wurde der schnelle Flug rasch verlangsamt, das Tier senkte sich dabei gleichzeitig gegen das Objekt herab und, meist ohne es zu berühren, flog es dann unter zunehmender Geschwindigkeit weiter (s. Schema Fig. 8). Manchmal kam es auch zu einer flüchtigen Berührung des Papiere durch das Insekt, sehr selten ließ es sich für einen Augenblick darauf nieder. Besonders betont sei, daß bei diesen und allen später beschriebenen Versuchen dieser Art immer darauf gesehen wurde, daß das Tier vorher eine Anzahl von *Muscari*-Trauben besucht hatte und daß es unmittelbar von einer solchen kommend gegen das betreffende Versuchs-

1) Kohlrausch, a. a. O. S. 400. Die Ermittlung des Farbtones nach der spektrophotometrischen Methode gibt für solche dunkle violette Papiere weniger genaue Zahlen als für helle Papiere einer satten Farbe, z. B. satt gelbe.

2) Derselbe a. a. O. S. 423 f.

o b j e k t a n f l o g. Da *Bombylius* an diesem Versuchsplatze außer sehr zahlreichen Blütenständen von *Muscari* nur ab und zu eine Blüte des *Geranium molle* besuchte, war diese Voraussetzung hier von selbst in den meisten Fällen gegeben. Diese sehr häufigen Flüge zu den blauviolettten Papieren führten die Tiere mit dem Winde, gegen diesen und auch s e n k r e c h t zur Windrichtung aus.

Derartige Versuche habe ich in der darauffolgenden Zeit noch mit a n d e r s g e f o r m t e n S t ü c k e n desselben Blauviolett-papieres aus-

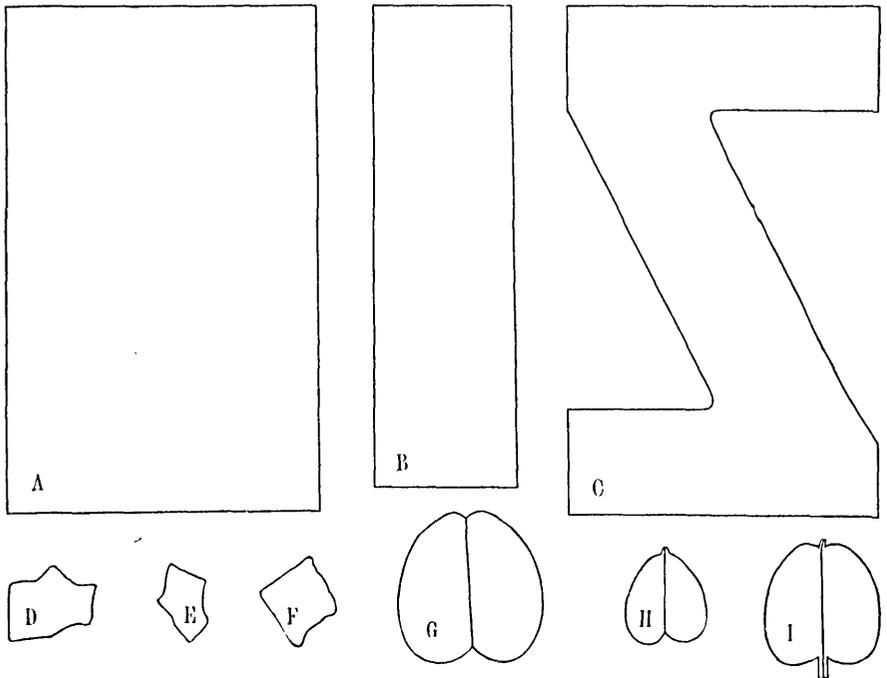


Fig. 9. Verschieden geformte Stücke aus blauvioletttem Papier, die vom *Bombylius* befliegen wurden.

G, H, I = Nachbildungen der Blättchen von *Psoralea*, aus demselben Papier geschnitten. $\frac{1}{2}$ der nat. Größe.

geführt. Ich habe die Gestalt und relative Größe der verwendeten Objekte in Fig. 9 wiedergegeben. Alle diese Papierstücke wurden von *Bombylius* nach den Besuchen von *Muscari* ohne Rücksicht auf die Windrichtung in der früher beschriebenen typischen Weise ganz nahe angefliegen und manchmal auch berührt.

Um dem *Bombylius* das Herausfinden der blauviolettten Papiergegenstände ganz besonders zu erschweren, habe ich noch folgendes getan: Da an dem Versuchsplatze sehr zahlreiche, noch nicht blühende Pflanzen der Leguminose *Psoralea bituminosa* L. vorhanden waren, deren kleeförmig geteilte Blätter (vgl. Taf. 3, Bild 6) einen wesentlichen Anteil am grünen Überzug des Geländes hatten, schnitt ich aus dem Blauviolett-

papier verschieden große Blättchen aus, die in Umriss und Maßen den *Psoralea*-Fiedern nachgebildet waren (Fig. 8 G, H, I); überdies habe ich sie in ihrer Symmetrielinie in demselben Winkel wie das Vorbild der Länge nach gebogen (leicht gefaltet). Solche Objekte wurden zwischen und auf natürliche *Psoralea*-Blätter gelegt. *Bombylius* hat sie ohneweiters aus dem Gewirr der gleichgeformten glatten, natürlichen Blätter herausgefunden, obgleich der Mensch nicht imstande war, auf einer mit Gelbscheibe hergestellten photographischen Aufnahme des mit den eben erwähnten Objekten zahlreichen versehenen Versuchsplatzes die nachgebildeten von den natürlichen zu unterscheiden. Auch hier wurde die Windmethode zur Kontrolle angewendet und dadurch die optische Fernwirkung festgestellt. Da die Flächen dieser blauviolettten Fiedern in ihrer Längsachse geknickt und überdies hinsichtlich ihrer Symmetrielinie ganz verschieden gelegt wurden, waren deren Flächenteile bald hell beleuchtet, bald weniger hell und oft beschattet von den benachbarten natürlichen Blättern, so daß es keinem Tiere möglich gewesen wäre, auf Grund der „farblosen Helligkeit“ die blauen Fiedern herauszusuchen. Dies zeigt auch die gleichzeitige Verwendung sonst gleichgestalteter dunkelgrauer (schwarzer) Fiedernachbildungen: sie wurden von keinem der Tiere beachtet! Anschließend daran sei erwähnt, daß sich niemals ein *Bombylius* einem grünen Blatte oder Stengel fliegend näherte, obgleich das Grün dieser verschiedenen Organe je nach der Pflanzenart und anderen Umständen hinsichtlich Farbenton und Helligkeit sehr schwankend war und auch deren Oberfläche je nach der Art und dem Grade der Behaarung einen ganz verschiedenen Eindruck machte. Dieser Überlegung folgend, kann man die physikalische Ursache der festgestellten optischen Fernwirkung hier nur in jener optischen Beschaffenheit suchen, die uns diese Objekte blauviolett erscheinen läßt. Dies sei hier nur nebenher erwähnt, da dieser Frage noch besondere Versuche gewidmet sein werden. Um den Tieren nicht nur flächenförmige Gebilde vorzulegen, habe ich für die Experimente noch Röhren aus Blauviolettpapier angefertigt, annähernd in der Größe kräftiger *Muscari*-Trauben, und sie auf Stäbchen in deren Nachbarschaft angebracht. Auch sie hatten die gleiche Anlockung zur Folge wie die früher verwendeten Objekte (Taf. 4, Bild 3).

Wenn meine Versuchstiere auch gewohnt waren, ihre Nahrung aus dreidimensionalen Gebilden zu holen, so hinderte sie diese „Erfahrung“ doch nicht, auch meine zweidimensionalen Versuchsgegenstände ebensosehr zu beachten und sich ihnen zu nähern. Selbst die vom *Muscari*-Profil ganz abweichenden Umrisslinien meiner Objekte und deren weit verschiedene Größen hielten die Wollschweben nicht von dem Anflug auf diese ab. Hinsichtlich Gestalt und Größe der honigspendenden Blumen

scheint also bei *Bombylius fuliginosus* innerhalb bestimmter Grenzen keine nennenswerte Erinnerung und dementsprechend keine das weitere Verhalten gegenüber anderen Objekten beeinflussende Bindung vorhanden zu sein. Ich habe ja auch an diesem Versuchsplatze immer wieder wahrgenommen, daß *Bombylius* nach dem Besuche zahlreicher *Muscari*-Blütentrauben eine ihm in den Weg kommende einzeln stehende Blüte von *Geranium* (vgl. hierzu Fig. 1, 2 und 3 der Tafel 2) gerade so rasch und sicher anflug und besuchte wie jene. Doch schien es mir, daß hinsichtlich der Annäherung bis zur nächsten Nähe doch die kleineren künstlichen Objekte, z. B. die in Bild 2 der Tafel 4 abgebildeten Schnitzel, für das Insekt wirksamer waren als die von mir verwendeten größten. Dies muß aber nicht notwendig mit der besseren Übereinstimmung mit der Größe der gewöhnlich besuchten Blumen, also mit dem Erinnerungsvermögen des Tieres zusammenhängen (Bindung an die Größe), sondern kann ebenso gut mit den (allerdings hier unbekannt) physikalischen Verhältnissen im Bau des betreffenden Facettenauges (Gesichtsfeldgröße bei Nahbetrachtung) in Beziehung gebracht werden. Mit Rücksicht auf die in der noch verfügbaren kurzen Zeit geplanten wichtigeren Versuche genügte mir aber hier die allgemeine, oben durch Sperrdruck wiedergegebene Feststellung, so daß ich eine zur engeren Umgrenzung des Größenproblems nötige, sehr zeitraubende Statistik unterlassen konnte.

Statt für die Ergebnisse der eben geschilderten Versuche Zahlenangaben zusammenzustellen, die im vorliegenden Falle doch nichts besagen, habe ich den größten Wert auf die genaueste Beobachtung der einzelnen sehr zahlreichen Fälle und deren Wiedergabe gelegt. Die Gewinnung von schematischen Bildern, die ganz genau das Verhalten des Tieres zeigen sollten, war ebenso die Absicht meiner Untersuchungen wie die Erzielung stereo-photographischer Aufnahmen im Augenblicke des Anfluges. Beides ist mir erfreulicherweise gelungen. Im Anschluß an die Textfiguren mögen jetzt die der Abhandlung beigegebenen Stereobilder kurz besprochen werden. Zur Aufnahme aus der Entfernung von etwa 120 cm verwendete ich eine kleine Stereokamera (Ica-Stereolette-Cupido) des Plattenformates 45×107 mm, die mit zwei Zeiss-Tessaren (F. 4.5, Brennweite 6 cm) versehen war. Die Bilder wurden von der Platte auf das Format der Tafel vergrößert. Ich empfehle, diese Bilder mit einem passenden Stereoskop zu betrachten, da man nur auf diese Weise (was ja der Zweck der stereoskopischen Aufnahme war) sehen kann, wie nahe die Versuchstiere den betreffenden Papieren gekommen waren und welche Richtung die Körperachse des *Bombylius* dabei hatte. Mit diesen beiden Mitteln läßt sich die Tatsache des Anfluges im photographischen Stereobilde einwandfrei erkennen, während das Einzelbild darüber nichts Sicheres auszusagen vermag.

III. Untersuchung der chemischen Fernwirkung der Blumen durch die Glasröhrchenmethode.

Während ich bei der früher geschilderten Methode die chemische Wirkung auf die Tiere zugunsten der optischen ausschaltete, wollte ich in der nun zu beschreibenden Glasröhrchenmethode den Duft in seiner allenfalls vorhandenen Wirkung nicht hindern, sondern die Stelle seiner Wirksamkeit von der des Lichtes, das von der Blume zurückstrahlt, trennen und beide dann nahe beieinander, sozusagen im Wettbewerb, an das Insekt herankommen lassen. Im Gegensatz zu dieser meiner Absicht habensichfrühere Untersucher, z. B. Andreae,¹⁾ vielfach bemüht, nur durch das Licht auf die Tiere einzuwirken und jedes Abströmen des Duftes gegen die Insekten durch Einhüllen der Blüten in durchsichtigen, möglichst gut abgeschlossenen Glasgefäßen vollständig unmöglich zu machen. Doch war bei derartigen Versuchen niemals die Sicherheit vorhanden, daß nicht beim Hantieren mit diesen Objekten Teile der duftenden Substanzen von den Blüten an die Außenseite des Glases gelangten und dort allenfalls ihre anlockende Wirkung ausübten. Auch die zum Abdichten der Glasgefäße verwendeten Mittel waren nicht genügend einwandfrei. Meine

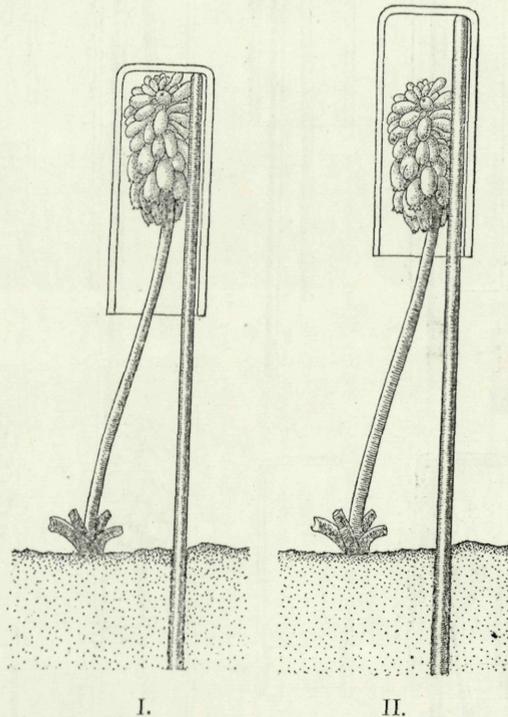


Fig. 10. Die Glasröhrchenmethode bei Blütenständen von *Muscari racemosum*.

Veränderung des Abstandes der Honigblüten vom unteren offenen Rande des Glasröhrchens. Die Abbildung I zeigt die von mir häufigsten angewendete Art der Durchführung des Versuches. Abbildung II ist auf S. 56 f. besprochen. $\frac{2}{3}$ der nat. Größe.

¹⁾ Andreae, E., Inwiefern werden Insekten durch Farbe und Duft der Blumen angezogen? (Beih. z. Bot. Zentralbl., Bd. XV, 1903.) In dieser Arbeit finden sich auch Anläufe zu der von mir erdachten und ausgearbeiteten Glasröhrchenmethode, doch fehlte die dazu nötige reine Durchführung nach dieser Richtung.

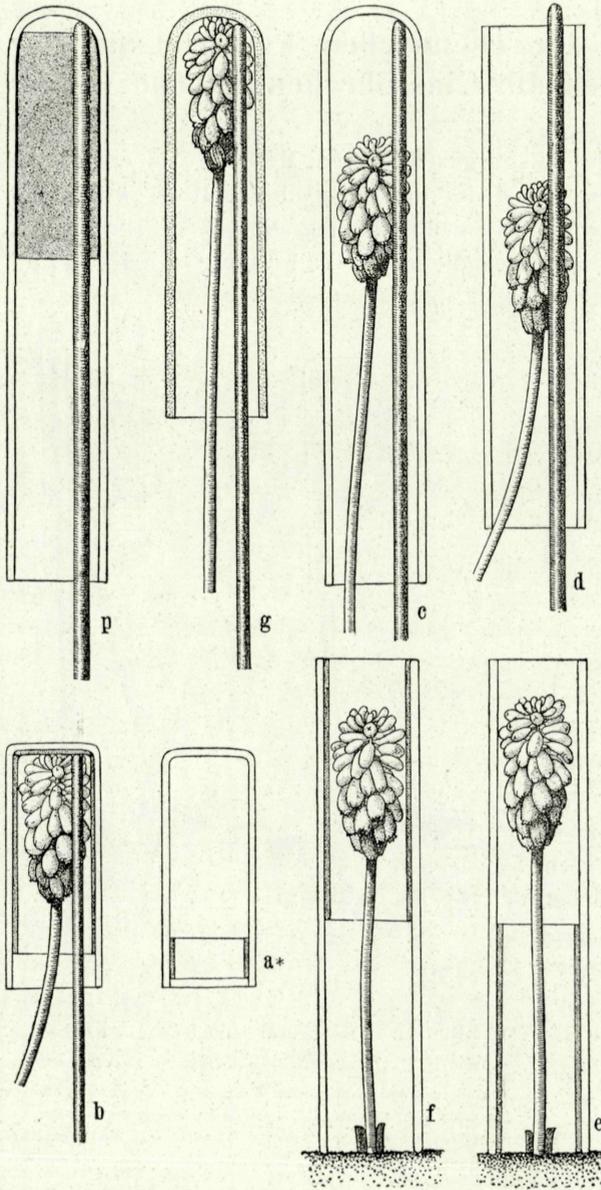


Fig. 11. Verschiedene Formen der Glasröhrchenmethode in ihrer Anwendung bei Blütenständen von *Muscari racemosum*.

b Glasröhrchen mit eingelegtem GelbfILTER (punktiert dargestellt) über einer Blütentraube; a* Röhrchen mit einem der Mündung benachbarten GelbfILTERring; c längliches Glasröhrchen, Blütentraube etwas von dessen Ende entfernt; d beiderseits offenes Röhrchen; e, f beiderseits offene, dem Erdboden aufgesetzte Röhrchen mit verschiedener Anbringung des GelbfILTERs (punktiert); g Röhrchen aus dunkelgelbem Glase; p Röhrchen mit eingelegtem Blauviolett-papier. Alles $\frac{2}{3}$ der nat. Größe.

Absicht habe ich dadurch zu verwirklichen gesucht, daß ich über einer einzelnen Blume als Umhüllung ein enges, einseitig offenes zylindrisches Glasröhrchen anbrachte, das an dem unverschlossenen Ende den Duft frei ausströmen ließ. Ich will alles Weitere bei der Beschreibung jenes Röhrchentypus auseinandersetzen, den ich am meisten bei meinen Versuchen verwendet habe. Er sei als Typus a bezeichnet (Fig. 10). Ein genügend dünnwandiges, farbloses Gläschen von 40 mm Länge und 15 mm lichter Weite wird, getragen von einem im Boden stekenden Eisendraht (von 15 cm Länge und 2 mm Dicke), einer Blütentraube von *Muscari racemosum* aufgesetzt. Das obere Ende des Röhrchens ist durch einen annähernd ebenen Boden abgeschlossen, das untere dagegen ist offen für den Eintritt des Blütenstandstieles und des Drahtes. Aus dieser Öffnung kann nun auch der von der Blüte ausgeschiedene Duft hervorströmen. Das Volumen der

Röhrenen wurde bei diesem Haupttypus absichtlich so klein gewählt, um dadurch die von den Blüten ausgehenden Dämpfe möglichst rasch ins Freie gelangen zu lassen und so eine an ihnen bei Stauungen allenfalls eintretende Veränderung zu verhindern. Der innere Durchmesser ist der Dicke der Blütentraube angepaßt, die überall dem Glase ziemlich nahe anliegt. Bei den Versuchen haben sich mitunter einzelne Teile der Innenfläche des Gläschens leicht mit Transpirationswasser beschlagen, das aber bei keinem der Experimente störend hervortrat und meistens beim Ausgleich der Temperatur schließlich wieder verschwand. Ein Teil des Versuchsplatzes, dessen sehr zahlreiche Blütenstände, teilweise mit Gläsern versehen, zur Beobachtung des Verhaltens des *Bombylius* vorbereitet waren, ist in Fig. 12 (S. 58) in vereinfachter Darstellung wiedergegeben. Dem eben beschriebenen Normaltypus der Röhrenanordnung entsprechen die fünf mit *a* bezeichneten Objekte. (Die anderen, auf diesem Platze gleichzeitig vorbereiteten Versuche werde ich später besprechen.) Dieser Platz befand sich in einem vollständig ebenen Ölgarten. Es standen dort unter den verschiedenen Ölbäumen viele blühende Traubenhyazinthen. Der gezeichnete lockere Bestand wurde wegen der gleichmäßigen Verteilung der Blütenstände zum Versuch ausgewählt. Die einzelnen Individuen des *Bombylius fuliginosus*, die sich dort sehr häufig aufhielten, mußten bei ihren Blütenbesuchen auf dem Wege von Blume zu Blume wiederholt auch an den mit Gläsern überdeckten Blütentrauben vorüberfliegen und es war nun Gelegenheit vorhanden, auf die im Versuche gestellten Fragen Antwort zu erhalten.

Wir wollen zunächst das Benehmen des *Bombylius* bei solchen Anordnungen betrachten und zu diesem Zwecke die Zeichnung der Flugbahn in Fig. 13 (S. 61) ansehen. Ein von links kommendes Tier fliegt zunächst auf das obere Ende des ersten Blütenstandes zu. An dem nichts bietenden sterilen Traubenteile herabgleitend, findet es rasch die offenen Honigblüten und entnimmt einigen von ihnen Nektar. Dann fliegt es, die anfängliche Flugrichtung beibehaltend (vgl. S. 39), wohlgezielt auf den gläserntragenden Blütenstand zu, zunächst das Glas vor den hellen sterilen Blüten anfliegend, dann an ihm bis zu den Honigblüten heruntergleitend und diese Zone etwas umkreisend, wendet es sich dem nächsten in der früheren Anflugsrichtung hervorwachsenden Blütenstande zu, ihn regelrecht besuchend und schließlich wieder verlassend. Wenn ein *Bombylius* eine von einem solchen Glasröhrenen des Typus *a* überdeckte *Muscari*-Blütentraube „honigsuchend“ umkreiste, kehrte er während dieser ganzen Bewegung den Kopf fortwährend den farbigen Teilen des Blütenstandes zu, wobei der Rüssel deutlich vorgestreckt sichtbar war und ein gutes Hilfsmittel für den Nachweis der Blickrichtung des Insektes abgab. In meinen Versuchen waren meistens die untersten, bereits ver-

blühten Honigblüten vom freien Gläschenrande nur etwa 10 bis 20 mm entfernt und trotzdem trat niemals eine Annäherung des Insektes an die den Duft entlassende Öffnung des Glasröhrchens ein. Wenn man seine Nase der Öffnung eines solchen Röhrchens näherte und langsam Luft einsog, konnte man leicht den vom Blütenstande ausgeschiede-

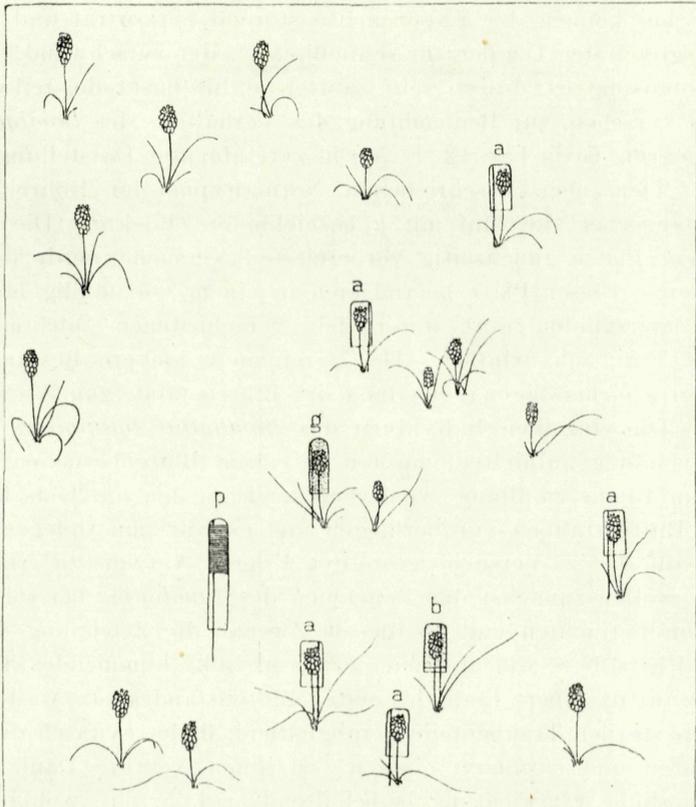


Fig. 12. Schematische Darstellung eines Versuches (in einem Ölgarten) mit verschiedenen Anwendungen der Glasröhrchenmethode bei *Muscari racemosum*.

Die Buchstaben entsprechen denen der Fig. 11 (S. 56) und den Zeichen der Versuchsprotokolle; *a* entspricht der Anwendung, die in Figur 10 (S. 55) dargestellt ist (Normaltypus).

nen Muskatduft wahrnehmen, aber für den *Bombylius* schien er nicht vorhanden zu sein.

Diese Röhrchenanwendung bot noch die Möglichkeit, den Abstand der untersten Honigblüten von der Gläschenöffnung dadurch beliebig zu verändern, daß ich den das Röhrchen tragenden Draht bei einem und demselben Blütenstande verschieden tief in den Boden einsteckte. Ich konnte durch langsames, vorsichtiges Herausziehen des Drahtes aus dem

Erdboden z. B. den Abstand zwischen den untersten Honigblüten und dem Gläschenrand auf die Hälfte verringern (Fig. 10 I, II, S. 55). Auch dann kümmerte sich *Bombylius* noch nicht um den Röhreneingang. Schließlich konnte ich durch noch weiteres Herausziehen des Drahtes die untersten verblühten Honigblüten auf die gleiche Höhe mit dem Glasrande bringen, so daß die noch duftenden Honigblüten (in diesem Zustande an ihren noch hellen, fast weißen Perigonzipfeln erkennbar) etwa 3 bis 5 mm über der Öffnung des Gläschens waren: selbst in diesem Falle machten die Wollschweber keinen Versuch, von unten her ins Gläschen einzudringen oder sich diesem von ferne mit einem der Röhrenöffnung zugewendeten Anfluge zu nähern, sondern kamen ebenfalls, wie in Fig. 13 gezeichnet, in der Richtung gegen die oberen Blüten an die glasumhüllte Blütentraube heran! Damit ist klar bewiesen, daß eine Fernwirkung des für uns so deutlich wahrnehmbaren Muskatduftes der Honigblüten auf *Bombylius* nicht vorhanden ist.

Die Anzahl der mit Röhrentypus *a* gemachten Versuche und ihr Ergebnis ist aus der auf nächster Seite folgenden Zusammenstellung zu entnehmen.

Aus dieser Tabelle sieht man, daß die Versuche sehr gut und sicher gelangen. Von den verzeichneten 163 Fällen wurde jeder für sich allein nach den früher wiedergegebenen Gesichtspunkten beobachtet und die Gesamtzahl dieser Einzelbeobachtungen hier angeführt. Zur kritischen Prüfung dieser Versuche seien noch einige Angaben gemacht, die mit ergänzenden Nebenversuchen zur Entkräftung allfälliger Einwände gegen meine Methode dienen mögen.

Bei allen Versuchen wurde darauf gesehen, daß die Glasröhren immer sorgfältig geputzt waren. Wenn aber trotzdem vielleicht manchmal ein Duftstoffteilchen auf die Außenseite des Gläschens gelangt sein sollte, so konnte es doch gegenüber dem von der Gesamtheit der Honigblüten im Röhrechen entwickelten und aus der Öffnung austretenden Dufte keine in Betracht kommende Wirkung ausüben. Dadurch, daß die gesamte Menge des vom Blütenstande ausgehenden Duftes durch die verhältnismäßig kleine Kreisöffnung des Röhrechens hervorkommen mußte, war die Sicherheit gegeben, daß dieser Gesamtduft unter allen Umständen die Herrschaft über allfällige Nebenwirkungen von unvermeidlichen Verschmutzungen hatte.

Eine weitere Beachtung verdiente folgender Einwand: Da *Bombylius* stets von oben her auf die den Blütentrauben aufsitzenden Glasröhren anflieg, konnte ihm vielleicht der an der gekrümmten Übergangsstelle von Seitenwand und Boden des Gläschens stets sichtbare glänzende Spiegelfleck angelockt haben. (Dieser Spiegelfleck war das Bild der Sonne, hervorgerufen durch die unregelmäßig konvexe Außenseite der Übergangsstelle.) Dem war einfach dadurch zu begegnen, daß ich das Spiegelbild der Sonne vom Bild der Blütentraube in der

Datum	Tageszeit und Witterung	Zahl der Anflüge von <i>Bombylius fuliginosus</i> auf die Längswand der die Blütentrauben einschließenden Glasröhrchen.		Bemerkungen zur Versuchsanordnung
		in der Höhe der Blüten	in der Höhe der Röhrchenöffnung, oder darunter	
3./IV.	Vormittag 10 ^h bis 11 ^h Nachmittag nach 12 ^h Starker Sonnenschein, windig	32	0	Ort u. Versuchsanordg. a. 3./IV., wie in Fig. 12 gezeichnet.
5./IV.	Vormittag 9 ^h bis 10 ^h 45' Sonnenschein, aber oft verschleiert, windig	19	0	An den späteren Versuchstagen etwas abgeändert. Zunächst 5 Röhrchen des Typus <i>a</i> aufgestellt, am 11./IV. aber deren 6.
10./IV.	Nachmittag 12 ^h 30' bis 2 ^h Sonnenschein, stark windig, kühl	17	0	Der Rand der Gläschenöffnung war von den unteren Honigblüten 10 bis 20 mm entfernt.
11./IV.	Nachmittag 12 ^h 30' bis 2 ^h 45' Warmes, für die Versuche günst. Wetter, Sonnenschein, windig	57	0	
13./IV.	Nachmittag 12 ^h 37' bis 3 ^h 20' Für die Versuche günstiges, warmes Wetter	38	0	Versuchsplatz wie bisher, aber nur 3 Röhrchen des <i>a</i> -Typus aufgestellt; die untersten noch Honig ausscheidenden Blüten waren von d. Gläschenöffnung nur 3 bis 5 mm entfernt.
Zusammen		163	0	

Art von *c* der Figur 11 trennte. In diesen Versuchen befliegen die Tiere stets das Röhrchen in der Höhe der Blüten, ohne den Spiegelfleck des geschlossenen Röhrchenendes zu beachten. (Vgl. auch Tafel 5, Bild 2.)

Vielleicht könnte noch jemand einwenden, daß in einem nur einseitig zumal nach unten offenen Glasröhrchen sich die Duftstoffe stauen könnten, so daß sie nicht in der für die chemische Anlockung nötigen Menge ins Freie gelangen. Einem solchen Übelstande wäre durch die Anordnung *d* der Figur 11 abgeholfen. Dabei konnte die Luft von oben nach unten (oder umgekehrt) das Röhrchen durchziehen und von einem der beiden Enden mit dem ganzen Duft beladen herausgelangen. Trotzdem hier jede Duftstauung ausgeschlossen war, flogen auch bei solchen Versuchen die Wollschweber nur gegen die Mitte des Röhrchens, also gegen das von den Blüten zurückgeworfene Licht an.

Wenn man das durch die Röhrenwand hindurchtretende Licht betrachtet, welches, von der Blütentraube zurückgeworfen, in unserem Auge das farbige Bild der Blüten bewirkt, so müssen wir bedenken, daß dabei nicht alle von der Oberfläche der Blume ausgehenden Strahlen durch das Glas hindurchgelassen werden. Es werden vor allem die sehr kurzwelligigen ultravioletten Strahlen von den gewöhnlichen Glassorten zum allergrößten Teile zurückgehalten, aber auch Strahlen anderer Wellenlänge in verschiedenem, wenn auch für unsere Zwecke belanglosem Maße. Jedenfalls zeigen aber diese Glasröhrenversuche, daß dieselben Strahlenarten, die für unser Auge die gewöhnliche Bildwirkung geben, die Blütenstände auch für die Facettenaugen des *Bombylius fuliginosus* ausreichend sichtbar erscheinen lassen. Die von Insekten vielfach wahrgenommenen ultravioletten Strahlen dürften hier wenig oder gar nicht in Betracht

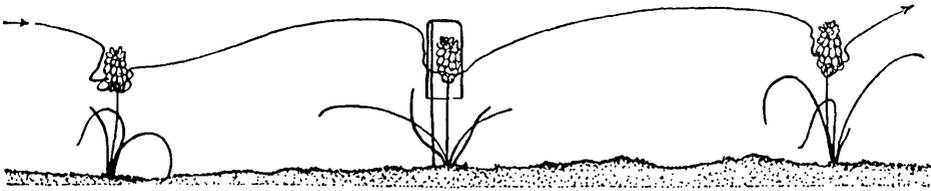


Fig. 13. Schematische Darstellung des Besuches zweier unverhüllter Blütenstände von *Muscari racemosum* und eines dazwischen erfolgten Anfluges auf eine (nach der Art a) von einem Gläschen umschlossene Blütentraube durch *Bombylius fuliginosus*.

kommen, da sie durch das Glas ja nur in geringer Menge hindurchgelangen konnten.

Weil jene Strahlenarten, welche uns Menschen die Blüten von *Muscari racemosum* farbig erscheinen lassen, vorwiegend der kurzwelligigen Hälfte des uns sichtbaren Teiles des Sonnenspektrums angehören, so war in meinen Versuchen dadurch die Möglichkeit gegeben, durch Verwendung von Röhren aus dunkelgelbem Glase (wie in Fig. 11 g abgebildet) das durch die Röhrenwandung heraustretende Licht jener Strahlen zu berauben, die uns die Blüten von *Muscari* vorwiegend blau erscheinen lassen. Eine *Muscari*-Blütentraube, die ich mit einem solchen gelben Glasröhren bedeckte, zeigte nun bei gleichgebliebener Verteilung der Umrisse und Schatten eine graubraune Farbe. Die Aufstellung am Versuchsplatze gibt Fig. 12 g wieder (S. 58). Wenn ich bei meinen Versuchen einen Blütenstand, der eben noch von *Bombylius* lebhaft besucht wurde, mit einem solchen Gelbglasröhren verhüllte, wurde er von den unmittelbar daran vorüberfliegenden Wollschwe-

bern nicht mehr beachtet. Hier war also die optische Fernwirkung in ihren für *Bombylius* maßgebenden Strahlenarten ohne Behinderung der Duftabgabe ausgeschaltet und die Anflüge blieben sogleich aus. Da aber bei der Verwendung solcher gelber Glasröhren das Bild der Blütentraube doch stark verdunkelt wurde und dadurch weniger deutlich sichtbar, habe ich bei einer Reihe von Versuchen zur Ausschaltung des kurzwelligeren Lichtes gelbe Celloidialfolien¹⁾ verwendet, mit denen ich die ganze Innenfläche der Röhren des Typus *a* bekleidete. Ich habe ein so vorbereitetes Röhren in Fig. 11 *b* abgebildet. (Das Gelbfilter ist durch Punktierung seiner Längsschnittfläche kenntlich gemacht.) Durch ein solches Filter betrachtet, erschien mir das Blauviolett der Blüten von *Muscari racemosum* als Grau mit einem schwachen orangefarbenen Ton. Die mit diesen *b*-Röhren bedeckten Blütentrauben waren um vieles besser sichtbar als die im zuvor besprochenen *g*-Röhren, da die photographischen Gelbfolien sehr gut durchsichtig waren. Man konnte auch aus einer Entfernung von einigen Metern ohneweiters den Umriß der von dem Filtergläschen umschlossenen *Muscari*-Blüten erkennen.

Zur Kritik dieser Röhrenversuche mit dem Gelbfilter sei hervorgehoben, daß zu diesen Experimenten Blütenstände ausgewählt wurden, die unmittelbar vor dem Bedecken mit dem Filter noch von *Bombylius* besucht worden waren. Auch wurden dieselben Blütenstände oft später wieder ohne Bedeckung oder mit *a*-Röhren bei weiteren Versuchen erfolgreich verwendet.

Zunächst wurde dieses Gelbfilterröhren *b* am 3. April in jener Anordnung benützt, die in Fig. 12 wiedergegeben ist, gleichzeitig mit diesem auch ein dunkelgelbes Glasröhren (*g*) über einem der Blütenstände. Obgleich ich an diesem Tage bei den benachbarten fünf *a*-Röhren 32 Anflüge des *Bombylius* erzielte, kam keiner auf die beiden Röhren *b* und *g* zustande. Die Wollschweber waren häufig bei den unmittelbar zunächst befindlichen Objekten tätig, doch bewirkten die gelb verhüllten Blütenstände keine Ablenkung der Flugbahn beim Vorüberfliegen. Einmal kam ein *Bombylius* sogar etwa 1 cm nahe am Röhren *b* vorüber, ohne sich diesem auch nur eine Spur zuzuwenden. Am 5. April ergab sich das gleiche Verhalten, indem ich bei Blütenständen mit *a*-Röhren 19 Anflüge feststellte, keinen dagegen bei *b*, trotzdem einmal ein Wollschweber 25 mm nahe daran vorüberflog (das Röhren *g* war diesmal nicht mehr verwendet worden). Am 10. April wurde das *b*-Röhren auf einem andern *Muscari*-Blütenstande verwendet, in einer Gruppe von drei solchen Pflanzen, die an jene der Fig. 12 unmittelbar

¹⁾ Ich benützte hierzu die photographischen Gelbfilter, welche die Agfa-Gesellschaft in Berlin in der Zeit vor dem Kriege ihren „Chromo-Isolar“-Platten beige packt hatte.

angrenzten. Obgleich damals 3 cm nahe ein mit einem *a*-Röhrchen bedeckter Blütenstand dreimal in der gewohnten Weise (wie z. B. in Fig. 13, S. 61) befliegen wurde, fand auch hier das Röhrchen *b* mit seiner Blütentraube keine Beachtung — bei 17 Anflügen auf die vorhandenen fünf mit *a*-Röhrchen bedeckten Blütenstände. Am 11. April wurde der letzte Versuch mit dem Gelbfilterröhrchen *b* gemacht, wobei in derselben Gruppe der drei *Muscari*-Pflanzen nun die mittlere mit dem Gelbfilterröhrchen überdeckt wurde. Diese Anordnung ist in Fig. 14 dargestellt, zugleich einer der an diesem Tage beobachteten Anflüge auf diese Gruppe. Die drei Pflanzen der Figur bildeten eine gerade Reihe, deren Glieder voneinander 3 cm Abstand hatten. Der in der Figur links gezeichnete Blütenstand trug diesmal ein farbloses Glasröhrchen (*a!*), die *Muscari*-Pflanze in der Mitte, deren Blütentraube am Tage vorher ein *a*-Röhrchen umschloß, erhielt das Filterröhrchen (*b*), wogegen die gerade

aufblühende kleine Pflanze (*n!*) rechts ohne Glasbedeckung blieb. Es war auch an diesem letzten Versuchstage kein Anflug auf das *b*-Röhrchen zu sehen, trotzdem die Gruppe der Fig. 14 wiederholt von *Bombylius* besucht wurde und die vorhandenen sechs *a*-Röhrchen 57 Anflüge erhielten. Diese Versuche ergaben somit, daß nach der Umhüllung mit geeigneten Gelbfiltern die Blütenstände von

Muscari racemosum nicht mehr imstande sind, irgendeine Wirkung auf *Bombylius fuliginosus* auszuüben, weder eine optische, noch eine chemische.

Von den Versuchen mit der Glasröhrchenmethode wurden die mit *a*- und *b*-Röhrchen an einer höhergelegenen Stelle der Gegend wiederholt, als auf den tiefer liegenden Versuchsplätzen *Muscari racemosum* zu verblühen begann. Ich wählte zu diesem Zwecke bei dem Wege, der sich am Hange des Berges Obostnik nach Westen zu hinzieht (nahe der Ortschaft Klinčič), eine von vielen Wollschweben beflogene Stelle aus, an der *Muscari racemosum* und *Cerastium litigiosum* im gleichen Ausmaße von *Bombylius fuliginosus* besucht wurden. Vor allem lag mir daran, die Anflüge der Tiere auf gläschentragende *Muscari*-Blütenstände stereophotographisch festzuhalten. Von den Aufnahmen des 29. April habe ich hier zwei als Beispiele wiedergegeben. Das Bild 1 der Tafel 5 zeigt einen von links her auf ein *a*-Röhrchen anfliegenden Wollschweber. Er wendet sich gerade dem oberen Teile des Blütenstandes zu, ohne die

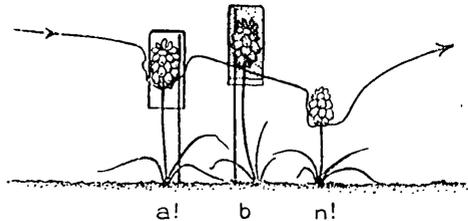


Fig. 14. Gruppe von Blütenständen des *Muscari racemosum*.

Blütenstand *a!* mit einem farblosen Gläschen verhüllt, *b* mit einem Gelbfilterröhrchen, *n!* eine eben aufblühende Blütentraube ohne Gläschen. Die eingezeichnete Flugbahn zeigt an dem Röhrchen *b* keine Ablenkung. (Versuch des 11. April, Protokoll s. S. 64 ff.)

Öffnung des Röhrehens beachtet zu haben.¹⁾ Um das rechts danebenstehende Gelbfiltrerröhren mit der von ihm umhüllten Blütentraube (vgl. S. 62) hat sich dieses Tier beim Vorüberfliegen ebensowenig gekümmert wie alle anderen, die an ihm vorbeikamen. Das Bild 2 derselben Tafel 5 gibt einen Wollschweber wieder, der bei einem vom Glase bedeckten Blütenstande gerade dorthin fliegt, wo sich, der Wand fast anliegend, die Blüten befanden; dem am oberen geschlossenen Ende vorhandenen spiegelnden Glanzfleck und der unten zwischen Steinen eingeklemmten Öffnung des Röhrehens, die dem Duft einen Ausgang gewährte, hat sich das Tier nicht genähert. Man sieht an diesem Bilde deutlich den vorgestreckten Rüssel.

Zur Ergänzung der von *Muscari racemosum* gewonnenen Tatsachen habe ich die Glasröhrenversuche auch mit den Blüten von *Cerastium liligosum* durchgeführt. Auch bei diesen Blüten zeigt es sich, daß *Bombylius fuliginosus* nicht durch den Duft, sondern optisch zu den Blüten gelenkt wird. Auch die kleine Hymenopterenart *Halictus morio* (F.) Lep.,²⁾ die häufig die *Cerastium*-Blüten besuchte, verhielt sich bei den Versuchen mit *a*-Röhren wie *Bombylius*. Eine Bedeckung der *Cerastium*-Blüte mit einem Gelbfiltrerröhren *b* schaltete diese Blüte sogleich von den Anflügen durch die Wollschweber aus.

Zu einer Beurteilung aller dieser Versuchsergebnisse ist es zunächst notwendig, eine Vorstellung von der Tätigkeit des *Bombylius fuliginosus* innerhalb eines Versuchsplatzes zu geben, wenn ein solches Tier gleichzeitig mehreren Versuchen ausgesetzt ist. Ich bringe als Beispiel hierfür das Versuchsprotokoll des 11. April. Zwischen den bereits besprochenen Versuchsobjekten war an diesem Tage auch der erst im folgenden Kapitel ausführlich besprochene Grautafelversuch aufgestellt, der aber der Vollständigkeit wegen trotzdem auch hier in der Protokollwiedergabe belassen wurde.

Protokoll der Versuche des 11. April.

Versuchplatz im Ölgarten. Schönes Wetter, Sonnenschein, windig.

Aufgestellt waren über Blütenständen von *Muscari racemosum*: 6 farblose Glasröhren des Typus *a* (der Figur 10) und 1 Glasröhren mit lichtgelbem

¹⁾ In diesem Stercobild ist der Umriß des die linke Blütentraube bedeckenden Glasröhrens in seinem unteren Teile nur undeutlich sichtbar, da sich das farblose Glas wenig von dem weißen Hintergrunde abhob; die Gestalt und Größe des Röhrens stimmte genau mit der des Gelbfiltrerröhrens überein, das sich über dem mittleren Blütenstande befindet. (Dieses Gelbfiltrerröhren erscheint auf dem photographischen Bilde deshalb so dunkel, weil die Aufnahme ohne eine vor dem Objektiv des Apparates angebrachte Gelscheibe gemacht wurde. Für mein Auge war das Gelbfiltrerröhren am Versuchsplatze sehr hell und so gut durchsichtig, daß ich die davon umschlossene Blütentraube von außen deutlich sehen konnte.)

²⁾ Die Bestimmung der Art wurde durch Herrn Dr. H. Maidl (Naturhist. Staatsmuseum Wien) ausgeführt, dem ich die Bestimmung zahlreicher Hymenopteren verdanke.

Filter Typus *b* (Figur 11 *b*), ferner der Grautafelversuch mit dem Blauviolett-papier. Die Grautafel wurde immer nach einigen an ihr beobachteten Anflügen wieder vom bisherigen Platze weg an einen benachbarten übertragen, wodurch erzielt wurde, daß ihre Stellung zum einfallenden Sonnenlicht und zu den benachbarten Blütenständen häufig wechselte. Die übrigen Versuchsobjekte blieben während des ganzen Nachmittags unverändert. Die Anordnung der röhren-tragenden Blütenstände war ähnlich der in Figur 12 (S. 58) gezeichneten.

In der folgenden Darstellung bedeutet: *n* einen Anflug des *Bombylius fuliginosus* auf einen unverhüllten Blütenstand von *Muscari*, ohne Rücksicht auf die Zahl der dabei besuchten Blüten; *a* einen Anflug auf eine Blütentraube, die mit einem Röhrechen des Typus *a* umhüllt war; *a!* und *n!* bedeuten die Objekte der in Figur 14 (S. 63) dargestellten Gruppe, der auch *b* angehörte. Der Anflug auf die Grautafel ist durch \square wiedergegeben. Die in einer Zeile ohne Trennung aneinander gereihten Zeichen bedeuten unmittelbar aufeinander folgende Besuche oder Anflüge durch das betreffende Tier; wenn das Tier dazwischen größere Flüge ausführte, deren Einzelheiten nicht verzeichnet wurden, sind Punkte eingeschaltet. Die Tiere kamen von verschiedenen Seiten an den Versuchsplatz heran und begannen sogleich ihre Tätigkeit an den ihnen zunächst gelegenen Objekten; sie sind im Protokoll in der Aufeinanderfolge ihres Auftretens fortlaufend beziffert.

Beginn der Beobachtung 1 Uhr 30 Minuten nachmittags.

Tier Nr. 1: *naan*;

Tier Nr. 2: *nn!* dann ohne *b* zu beachten zu *a! nnaan*;

Tier Nr. 3: *naanan . . . an . . . a . . . an*;

Tier Nr. 4: *n* \square *n*;

Tier Nr. 5: *a . . . na!* ohne *b* zu beachten zu *n! anannaan*,
dann flog das Tier gegen das Blauviolett-papier der Grautafel, kehrte
sich aber etwa 20 cm davon entfernt wieder ab;

Tier Nr. 6: *n* \square ;

Tier Nr. 7: *n* \square ;

Tier Nr. 8: (2 Uhr nachmittags): *na . . . a . . . a*;

Tier Nr. 9: *an*;

Tier Nr. 10: *naann*;

Tier Nr. 11: *n*, langsam fliegend zu \square ;

Tier Nr. 12: *naan*;

Tier Nr. 13: *an*, darauf an *b* ohne Ablenkung nahe vorbeifliegend;

Tier Nr. 14: *an*;

Tier Nr. 15: *nn* \square ;

Tier Nr. 16: *n* \square *nn*;

Tier Nr. 17 (2 Uhr 37 Min.): *an . . . a!* an *b* ohne es zu beachten
vorüber zu *n! an*;

Tier Nr. 18: *an*;

Tier Nr. 19: *an*;

Tier Nr. 20: *aan*;

Tier Nr. 21: *n* \square *nnnaan*;

Tier Nr. 22: *a!* an *b* ohne es zu beachten vorüber zu *n!*;

Tier Nr. 23: *aan*;

Tier Nr. 24: *naan*;

Tier Nr. 25: *a!* an *b* ohne Beachtung vorüber zu *n! aanan*;

Tier Nr. 26: *nnnn* \square *nnnnaa*;

Tier Nr. 27: *na!* (ohne *b* zu beachten);

- Tier Nr. 28: *n a a n*;
 Tier Nr. 29: *a n*;
 Tier Nr. 30: *n* □ sehr deutlich und langsam anfliegend, *n n*;
 Honigbiene (3 Uhr 7 Min.): *n a a n* (sehr langsam um *a* herumfliegend, mit dem Kopf dem unteren Teil des Blütenstandes zugewendet);
 Tier Nr. 31: *n n a a n!* ohne *b* zu beachten vorüber zu *a!* *n*;
 Tier Nr. 32: *a n*;
 Tier Nr. 33: *n a n*, dann Blüten von *Thymus longicaulis* besuchend;
 Tier Nr. 34: Dieses Tier flog hintereinander drei Blumen von *Bellis* an, setzte sich dann auf einen hellen Stein nieder und blieb dort längere Zeit sitzen; mittlerweile hatte sich das Innere der *a*-Röhrchen teilweise mit kleinen Wassertröpfchen beschlagen, was die Tiere aber nicht gestört hatte;
 Tier Nr. 35 (3 Uhr 15 Min.): *n n* □ langsam über dem Blauviolett-papiere „suchend“, *n*.

Ende der Beobachtung 3 Uhr 45 Min. nachmittags.

Um eine richtige Vorstellung von der physikalischen Wirkung des bei den Gläschen des Typus *b* verwendeten hellgelben Lichtfilters zu geben, bringe ich im folgenden das Ergebnis der mit ihm durchgeführten spektrophotometrischen Untersuchung. Das Filter wurde auf ein weißes Barytpapier aufgelegt und in der gleichen Weise wie früher das Blauviolett-papier (vgl. S. 50) in einzelnen Spektralbereichen geprüft, wobei als Vergleichsobjekt ein anderes Stück desselben Barytpapiers ohne Gelbfilter diente.

Die Remissionswerte sind für

$\lambda =$	435	449	467	477	492	504	517	534	553	572	593	617	618	683
$\psi(\lambda_1) =$	0.115	0.117	0.203	0.377	0.693	0.949	1.046	1.102	1.108	0.971	1.124	1.083	1.110	1.134

somit für die drei Grundempfindungen die Erregungsanteile:

$$\begin{aligned} \text{für Blau } b &= 0.230 \\ \text{„ Grün } g &= 1.032 \\ \text{„ Rot } r &= 0.993 \end{aligned}$$

daraus: der Farbton *F* entsprechend der Spektralfarbe $\lambda = 576$. (Die Farbe des Filters ist somit komplementär zur Farbe des bei meinen Versuchen vorwiegend verwendeten blauvioletten Papiers.)

$$\begin{aligned} \text{Ferner: die Sättigung } S &= 0.694, \\ \text{die Helligkeit } H &= 101.8. \end{aligned}$$

(Letztere kommt jedoch hier nicht in Betracht; ihre bedeutende Größe ist eine Folge des Spiegelglanzes der Gelbfolie.)

Ich will nun einige Einwände, die gegen meine Gelbfilterversuche gemacht werden könnten, überprüfen und sie soweit wie möglich durch die Ergebnisse von Nebenversuchen entkräften. Da die Wollschweber die mit den gelben Filterröhrchen bedeckten Blüten nicht beachteten,

könnte gesagt werden, daß vielleicht ein von dem Filter ausgehender, den Tieren unangenehmer Geruch sie von dem Anflug an die so bedeckten Pflanzenteile abhalten könnte. Wenn dies der Fall wäre, müßte man wohl bei der Genauigkeit der Flugbewegung des Tieres beim Vorüberfliegen eine vom Röhrechen weggerichtete Ablenkung der Flugbahn bemerken; davon sah ich aber nichts, die Flugbahnen wurden nur so weit von dem Gelbfilterröhrechen entfernt gehalten, als zu einem unbehinderten Vorüberfluge an diesem notwendig war. Überdies habe ich auch noch Versuche mit dem in Fig. 11 *a** (S. 56) abgebildeten Röhrechen gemacht. In einem farblosen Röhrechen des *a*-Typus war ganz nahe der Öffnung ein Streifen desselben Gelbfilters eingelegt, dessen Duft auch hier ablenkend wirken mußte, wenn der obige Einwand berechtigt wäre; aber selbst mit solchen Röhrechen erhielt ich genau die gleichen Anflüge wie mit den gewöhnlichen *a*-Röhrechen und dann ebenso leicht und sicher. Auch die Verwendung der Gelbfilter in der Anordnung von *e* und *f* der Fig. 11 ergab kein Abweichen vom bisherigen Verhalten. Hier waren die Filter in beiderseits offenen Röhrechen angebracht, die, aufrecht stehend, unten fest an den Erdboden angedrückt wurden. Beide Röhrechen wurden an zwei nahe beisammen stehenden blühenden Pflanzen, deren Achsen 4 cm voneinander entfernt waren, in der abgebildeten Weise aufgestellt. Ich erhielt

am 3. April: 2 Anflüge auf Röhrechen *e* (in der Höhe der Blüten), keinen auf *f*;
am 5. April: 11 Anflüge auf Röhrechen *e* (in der Höhe der Blüten), keinen auf *f*;

Dadurch ist gezeigt, daß ein solcher Einwand hinfällig ist. Vielleicht könnte noch jemand sagen, daß durch die Bedeckung mit dem hellgelben Filter doch eine für das Tier zu starke Verdunklung des Bildes der Blütentraube von *Muscari* eingetreten wäre. Daß derartige Abänderungen nicht in Betracht kommen, ersieht man daraus, daß *Bombylius* auch wiederholt nach einem im hellen Sonnenschein stehenden Blütenstande von *Muscari* einen solchen besuchte, der im Schatten stand und dadurch ebenfalls viel dunkler war als der im Sonnenschein befindliche. Ferner verhinderte die Wegnahme des hellen oberen Teiles des Blütenstandes ebenfalls nicht den Besuch des Blütenstandrestes durch den Wollschweber, obgleich dabei das Gesamtbild (trotz dem verhältnismäßig schlechten Bildsehen¹⁾ des Facettenauges) verändert und stark verdunkelt werden mußte. Schließlich wurde der frei im Sonnenlichte stehende Blütenstand von *Muscari* ebenso gut von der Schattenseite wie von der Lichtseite her befliegen, was auch bedeutende Unterschiede in der Helligkeit des Bildes je nach der Anflugsrichtung mit sich bringen mußte.

¹⁾ Vgl. darüber Forel, A., Das Sinnesleben der Insekten (München 1910), Seite 37.

Zur Erklärung des Verhaltens von *Bombylius* bei den Gelbfilterversuchen bleibt also nur die Annahme übrig, daß jene durch das Filter hervorgerufene Veränderung des von den *Muscari*-Blüten zurückgeworfenen Lichtes, die für unser Auge das Bild der Blütentraube in der erwähnten (mehr oder weniger orange getonten) grauen Beschaffenheit erscheinen ließ, die Nichtbeachtung durch *Bombylius fuliginosus* bewirkt hat. Auch der Mißerfolg mit *Cerastium*-Blüten, die von Gelbfilterröhrchen umhüllt waren, ist auf solche Weise zu erklären, nur daß bei diesen eine Verschiebung von Weiß zu reinem Gelb auftrat. Die Beziehung dieser Versuchsergebnisse zu anderen Versuchen und Beobachtungen wird später noch ausführlich untersucht werden.

IV. Versuche mit den von Frisch angewandten Methoden.

1. Die Grautafelmethode.

Um meine Wollschweber daraufhin zu untersuchen, ob sie sich, gleichzeitig grauen und farbigen Objekten gegenübergestellt, ebenso verhalten, wie dies Frisch¹⁾ für die Honigbienen nachgewiesen hat, habe ich die beiden wichtigsten von ihm verwendeten Versuchsbehelfe (in etwas veränderten Ausmaßen) auch meinen Versuchstieren vorgelegt. Da durch meine bisher mitgeteilten Versuche bei *Bombylius fuliginosus* der Besitz eines eigenen Farbenunterscheidungsvermögens bereits in hohem Grade wahrscheinlich gemacht wurde, wollte ich nun durch Anwendung der im folgenden beschriebenen Methoden zu einer Entscheidung darüber gelangen, ob den Wollschweben eine solche Fähigkeit zukommt oder nicht. Dieses Bemühen ist vor allem darum nötig, weil wir gerade in den Arten der Gattung *Bombylius* die für den Blütenbesuch am besten ausgestatteten Dipteren vor uns haben und deshalb mit dem erhofften Nachweis auch die strittig gewordene Frage nach der Bedeutung der Blumenfarben einer erneuten Lösung zuführen können.

Frisch hat zur Feststellung des Farbensehens der Honigbienen diese zunächst durch entsprechend lange Zeit auf einer bestimmten Farbe, z. B. auf einem blauen Papier, geflütert. Dann legte er den Bienen eine Anordnung vor, die aus einer größeren Anzahl photographisch erzeugter Papiere verschiedener Helligkeit und einem bestimmten farbigen Papier, in diesem Falle einem Blau,

¹⁾ Frisch, K. von, Der Farbensinn und Formensinn der Biene (Sonderabdruck aus den Zool. Jahrbüchern, Bd. 35), G. Fischer, Jena 1914.

bestand. (Das Ganze wurde zur Ausschaltung einer möglicherweise vorhandenen Duftwirkung der Papiere mit einer großen Glastafel bedeckt.) Die so vorbehandelten Honigbienen waren dann instande, das blaue Papier aus dieser Anordnung von verschiedenen grauen Papieren herauszufinden.¹⁾ Diese Versuchsanordnung will ich kurz als Grautafel bezeichnen, die damit ausgeführten Versuche als Grautafelversuche.

Ich verwendete ebenso wie F r i s c h 15 graue Papiere verschiedener Helligkeit, im Format 6×6 cm auf Kartontafeln aufgezogen. Diese grauen Papiere habe ich aus photographischem Lampenlichtpapier („Ridax“ matt, glatt) durch verschieden langes Belichten hergestellt. Ich will sie, von Weiß beginnend, in fortlaufender Reihenfolge beziffern. In der folgenden Tabelle gebe ich die photometrisch ermittelte Helligkeit wieder. Weiß ist als 100% angenommen und die übrigen Werte wurden auf dieses bezogen. Die Zehntel der angeführten Zahlen sind bereits ungenau und dementsprechend nur klein hinzugefügt.

Grau Nr.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Helligkeit	100·0	80·2	76·1	59·3	44·6	34·9	28·5	28·1	23·2	22·7	19·0	17·1	15·9	15·4	14·5

Innerhalb dieser grauen Papiere verwendete ich das vielfach von mir benützte Blauviolett-papier, dessen optische Werte ich auf S. 50 wiedergegeben habe. Hier ist hauptsächlich dessen Helligkeit von Bedeutung. Sie beträgt für das helladaptierte farben-tüchtige Menschenauge 39·6, während sie für dessen total farbenblinden Zustand zwischen der Helligkeit der grauen Papiere 22·7 und 28·1 (bei 24·0) liegt.

Diese 15 grauen Papiere und das Blauviolett-papier wurden zu einem Quadrat von 24 cm Seitenlänge aneinandergereiht, das in einen genau passenden flachen Pappendeckelrahmen von brauner Farbe (im äußeren Format von $37 \times 30·5$ cm) eingelegt wurde. Der Rahmen kam dann samt den Papieren auf eine gleich große pultartige Holztafel und über das Ganze wurde eine den erwähnten Ausmaßen genau entsprechende Spiegelglasplatte gelegt, die mit ihrem unteren Rande bei schräg aufgestelltem Unterlagsbrette auf einer daran befestigten, etwas vorspringenden Holzleiste (ähnlich wie bei einem Notenpulte) aufsaß. Bei Versuchen im Freien stellte ich diese Anordnung mit einer Neigung von 60 bis 80° auf, wobei sie durch dahinter gelegte große Steine in ihrer Lage erhalten wurde.

Während F r i s c h bei seinen Versuchen die Honigbienen vorher an die Futteraufnahme auf einer bestimmten Farbe gewöhnt und dadurch eine Bindung an diese erzielt hatte, ist ein solcher Eingriff in die Lebens-

¹⁾ F r i s c h, a. a. O. S. 23 bis 25, Taf. 1, Fig. 4.

gewohnheiten meiner frei und einzeln lebenden Versuchstiere natürlich nicht möglich gewesen. Doch besorgte dies die Natur an meiner Stelle in ausreichendem Maße, wie ich noch in einem eigenen Kapitel ausführlich zeigen werde. Da es mir aber nicht auf die Bindung an verschiedene, von mir gewählte Farben, sondern nur auf die allenfalls von der Natur besorgte Bindung an das Blauviolett der Traubenhyaazinthen ankam, so habe ich zu den Grautafelversuchen mit Rücksicht auf meine früher damit gemachten Erfahrungen wieder das Blauviolett-papier verwendet.

Zum Versuche wurde diese Grautafel nur an solchen Plätzen aufgestellt, wo sich die Wollschweber nahezu ausnahmslos ihren Nektar aus den Blütentrauben von *Muscari racemosum* holten. Dadurch war die Möglichkeit vorhanden, daß auch bei *Bombylius*, wenn er sich darin ebenso verhielt wie *Apis mellifica*, eine Bindung an das Blauviolett der genannten Blumen zustandekommen konnte. Es wurde ferner darauf gesehen, daß in der nächsten Nähe, unmittelbar vor der Grautafel, sich auch einige nektarspendende Muskathyazinthen befanden. Wenn dies nicht von Natur aus der Fall war, wurden dort einige abgeschnittene Blütenstände angebracht, die ich in der früher (S. 43) angegebenen Weise für Versuche vorbereitet hatte. Die Aufstellung von Blütenständen in der Form von Zuleitungsalleen (vgl. S. 44) erwies sich dabei von großem Vorteil. Eine solche Allee wurde auch bei den Grautafelversuchen, die den photographischen Aufnahmen zugrunde liegen, mit bestem Erfolg verwendet. Da die Grautafel stets mit einer Spiegelglasplatte bedeckt war, mußten noch bestimmte Vorkehrungen getroffen werden, um Mißerfolge auszuschließen, die durch die unrichtige Aufstellung der Anordnung im freien Sonnenschein bedingt sein konnten. Ich mußte darauf sehen, daß von jener Seite aus, von der ich die Anflüge mittels Anflugsalleen oder benachbarter eingewurzelter Objekte erzielen wollte, auf der Glastafel keine stark spiegelnden Flecken sichtbar wurden, welche die für den Besuch in Betracht kommenden Teile der unter ihr befindlichen Grauanordnung verdeckten. Wenn z. B. die räumliche Beziehung zwischen der Grautafel und dem ihr benachbarten Blütenstande der Anflugsallee eine solche war, daß, von diesem aus betrachtet, über dem Blauviolett-papier gerade das Spiegelbild der unverhüllten Sonne sichtbar wurde, so konnte ich von der Farbe des darunter befindlichen blauvioletten Papiere überhaupt nichts bemerken; war dagegen von dem genannten Blütenstand aus über dem farbigen Papier das Spiegelbild des freien Himmels zu sehen, so konnte ich das Blauviolett zwischen dem grauen Papier gut erkennen. Am besten hob sich das farbige Papier von seiner Umgebung dann ab, wenn gleichzeitig das Spiegelbild größerer dunklerer Gegenstände (ohne deutliche Einzelheiten) darauf sichtbar war.

Dadurch, daß die Grautafel immer in der Mitte eines reichlichen Bestandes blühender Traubenhyazinthen oder an einen solchen angrenzend aufgestellt wurde, war auch die Sicherheit vorhanden, daß die Tiere vor der Annäherung an die Versuchsanordnung unter meinen Augen eine Anzahl von *Muscari*-Blütentrauben besucht hatten und daß auch beim Abflug von der Grautafel das weitere Benehmen an solchen Blütenständen zu verfolgen war. Auch das gleichzeitige Aufstellen anderer Versuchsanordnungen auf demselben Versuchsplatze war zu einer solchen Kontrolle des Hauptversuches sehr geeignet, da man dabei das Benehmen eines und desselben Tieres oft nacheinander an verschiedenen Versuchsobjekten beobachten und dadurch die Versuchsergebnisse miteinander einwandfrei vergleichen konnte. Nur wurde dabei die Führung des Versuchsprotokolls wesentlich erschwert. Ein solches, die Erfolge mehrerer Versuchsanordnungen wiedergebendes Protokoll ist auf S. 64 ff. abgedruckt.

Wurde eine Grautafel mit dem Blauviolett-papier in der eben beschriebenen Weise den Wollschweben dargeboten, so erhielt ich wohlgezielte Anflüge auf das farbige Papier, aber keine auf die grauen Papiere. Hätten sich die Tiere manchmal auch um die nichtfarbigen Papiere gekümmert, so wäre eine statistische Verwertung der Anflüge notwendig gewesen. Diese Methode mußte z. B. Frisch bei seinen Versuchen mit den Honigbienen anwenden. Eine derartige Massenstatistik wäre aber bei meinen einzeln lebenden Tieren nur mit dem größten Aufwande an Zeit möglich gewesen. Das sehr sichere Verhalten der Tiere gegenüber der Grautafel enthub mich aber dieser Arbeit und ich konnte daher, was viel wichtiger ist, jedes einzelne Tier genauer verfolgen und sein Benehmen beim Versuch im Protokoll verzeichnen, zumal die Tiere meistens mit solchen Zwischenpausen herangesflogen kamen, daß ich mit dem Notieren des eben Beobachteten ohne Schwierigkeit vor dem Auftreten des nächsten Tieres fertig werden konnte. Dadurch war mir auch Gelegenheit gegeben, die Flugbahn des anfliegenden Wollschwebers genau zu studieren und, dadurch geschult, die Einzelbeobachtung desto kritischer durchzuführen.

Bombylius fuliginosus näherte sich, von einem benachbarten Blütenstande abfliegend, erst rasch, dann langsamer werdend, der farbigen Stelle der Grautafel und verweilte, ganz langsam fliegend oder im Fluge fast stehenbleibend, kurze Zeit über dem blauvioletten Papier, um dann wieder mit zunehmender Geschwindigkeit davonzufliegen; manchmal wurde der Flug bei der Verzögerung über dem farbigen Papier auch etwas nach der Seite S-förmig hin- und herbewegt, sodaß es schien, als ob der Wollschweber dort irgend etwas „suchte“ (Fig. 15). Wenn sich ein Tier überhaupt der Grautafel näherte, dann kam stets ein Anflug auf die farbige Stelle zustande und immer in der soeben beschriebenen Weise.

Ich will zunächst den am 11. April durchgeführten Versuch besprechen. Die Anordnung der einzelnen grauen Papiere und des blauviolettten Papiers auf der Grautafel sowie die damit erzielten Anflüge sind, um sie sogleich mit den von Frisch gemachten Angaben vergleichen zu können, hier in der von ihm angewendeten Tabellenform

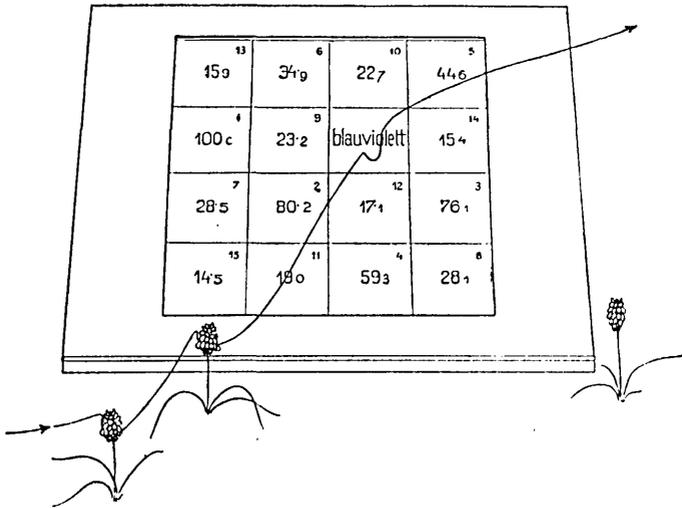


Fig. 15. Anflug des *Bombylius fuliginosus* (Tier Nr. 15 des Vers.-Prot. vom 11./IV.) auf das blauviolette Papier der Grautafelanordnung, nachdem er zuvor Blütenstände des *Muscari racemosum* besucht hatte.

Die Ziffern in der Mitte der Felder bedeuten die Helligkeiten der grauen Papiere, die kleinen Ziffern rechts oben die Nummern in der Reihenfolge der Helligkeiten entsprechend der Tabelle S. 69.

wiedergegeben. Dabei bedeuten aber, entsprechend meinen photometrischen Untersuchungen (S. 69), die den Graustufen beigefügten Nummern (Indices) andere Helligkeiten als die der Graupapiere in den Versuchen von Frisch (vgl. hierzu auch die Bezifferung in Fig. 15).

Grau ₁₃ 0	Grau ₆ 0	Grau ₁₀ 0	Grau ₅ 0
Grau ₁ 0	Grau ₉ 0	Blau- violett 10	Grau ₁₄ 0
Grau ₇ 0	Grau ₂ 0	Grau ₁₂ 0	Grau ₃ 0
Grau ₁₅ 0	Grau ₁₁ 0	Grau ₄ 0	Grau ₈ 0

Der besseren Verständlichkeit wegen seien aus dem auf S. 64 ff. gebrachten Protokoll des 11. April, das dieser Tabelle zugrunde liegt, die Flüge jener Versuchstiere, die sich der Grautafel zugewendet hatten, hier zusammengestellt und die in den ursprünglichen Aufzeichnungen vorhandenen Angaben über die Art des Anfluges beigefügt. Zwischen den einzelnen Anflügen wurde, wie bereits auf S. 64 er-

wähnt, der Aufstellungsplatz der Tafel wiederholt geändert, wobei aber die Anordnung auf der Grautafel selbst die gleiche blieb. Einer der Anflüge ist in Fig. 15. dargestellt.

Auszug aus dem Protokoll vom 11. April (vgl. S. 64 ff.).

Schönes Wetter, windig, Sonnenschein.

I. Versuchszeit 1 Uhr 30 Min. bis 2 Uhr nachmittags.

Tier Nr. 4: $n \square n$ (Anflug zur Grautafel von rechts unten, über dem blauvioletten Papier in der Luft stehenbleibend);

Tier Nr. 6: $n \square$ (Anflug von links unten, rasch fliegend);

Tier Nr. 7: $n \square$ (Anflug von links oben, sehr rasch fliegend).

II. Versuchszeit 2 Uhr bis 2 Uhr 37 Min.

Tier Nr. 11: $n \square$ (Anflug zur Grautafel von links unten, langsam fliegend, über dem blauvioletten Papier einige kleine Bewegungen ausführend);

Tier Nr. 15: $nn \square$ (Anflug von links unten, das Tier schien die Glas-tafel berührt zu haben, blieb ganz kurz nahe daran, über dem blauvioletten Papier sich im Fluge etwas hin und her bewegend; der Anflug ist in Figur 15 schematisch wiedergegeben);

Tier Nr. 16: $n \square nn$ (Anflug von links, langsam fliegend, sich fast auf das blauviolette Feld niederlassend, deutlich darüber in der Luft kurz verweilend).

III. Versuchszeit 2 Uhr 37 Min. bis 3 Uhr 7 Min.

Tier Nr. 21: $n \square nn \dot{n} a a n$ (Anflug zur Grautafel von links unten);

Tier Nr. 26: $nnnn \square n n n a a$ (Anflug von unten her etwas von links; das Tier näherte sich dem Blauviolett auf etwa 3 cm Nähe, gemessen in der Horizontalen);

Tier Nr. 30: $n \square nn$ (Anflug von links unten, langsam, sehr deutlich gezielt).

IV. Versuchszeit 3 Uhr 7 Min. bis 3 Uhr 45 Min.

Tier Nr. 35: $nn \square n$ (Anflug zur Grautafel von rechts oben, unter Aus-führung einer langsamen S-förmigen Bewegung über dem Blauviolett, wie suchend).

Man sieht aus den Angaben dieses Versuchsprotokolles, daß sich die Wollschweber, von verschiedenen Richtungen anfliegend, dem Blauviolett der Grautafel näherten, nachdem sie zuvor an Blütenständen von *Muscari racemosum* gesaugt (n des Protokolls) hatten. Diese Tiere flogen hernach manchmal wohlgezielt die unter den Glasröhren (a des Protokolls) befindlichen *Muscari*-Blütentrauben an. Der genau auf das Blauviolett der Grautafel gerichtete Flug kann nur durch optische Fernwirkung zustande gekommen sein; dem, wenn der Duft des blauvioletten Papieres die Tiere zur Grautafel herangelockt hätte, müßten die Flüge gegen den Rand der Glastafel gerichtet gewesen sein, da ja nur an dieser Stelle der Tafel der fragliche Duft den Wollschweben entgegengetreten sein

konnte — doch ist eine Annäherung eines Tieres an diesen Rand nie erfolgt.

Ich habe diesen Versuch am Nachmittag des 23. April auf einem andern Versuchsplatze wiederholt. Die Anordnung auf der Grautafel war abgeändert; sie ist aus der Fig. 16 zu entnehmen. Da an dem für die Aufstellung der Grautafel sonst geeigneten Platze zu wenig eingewurzelte blühende *Muscari*-Pflanzen vorhanden waren, habe ich zum Teil aus abgeschnittenen Blütenständen eine Anflugsallee hergestellt, deren Ende ich in die eben erwähnte Abbildung eingezeichnet habe. Von den an diesem Nachmittag bei windigem, sonnigem Wetter beobachteten Anflügen

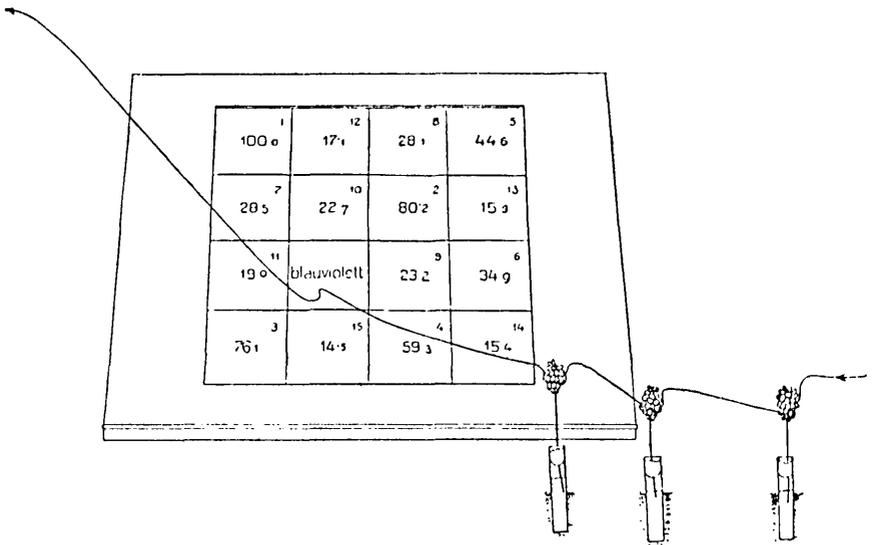


Fig. 16. Die Grautafelanordnung, welche bei den stereophotographischen Aufnahmen des Bildes 3 auf Tafel 5 und der Bilder der Tafel 6 verwendet wurde.

Bedeutung der Bezifferung der diesmal anders gruppierten grauen Papiere wie in Figur 15 (S. 72). Rechts vorne eine Anflugsallee aus abgeschnittenen, in Wasser gestellten Blütenständen von *Muscari racemosum* mit einer eingezeichneten Flugbahn des *Bombylius fuliginosus*.

auf das Blauviolett der Grautafel konnte ich sechs in stereophotographischen Aufnahmen festhalten, von denen vier auf der Tafel 5 und 6 zu sehen sind. Anflüge des *Bombylius* auf irgendeines der grauen Papiere kamen auch an diesem Tage nicht vor. (Nur eine Stubenfliege [*Musca*] hatte sich auf dem lichten Grau₃ [Helligkeit 76'1] niedergelassen und blieb dort längere Zeit, „sich sonnend“, sitzen.) Die Anflüge auf das Blauviolett erfolgten entweder von einer an der rechten Seite der Grautafel stehenden großen Gruppe blühender Muskathyazinthen über die Anflugsallee nach links zum farbigen Papier oder von den links dem Wege entlang blühenden *Muscari*-Pflanzen zum Blauviolett und dann über die Anflugsallee weiter

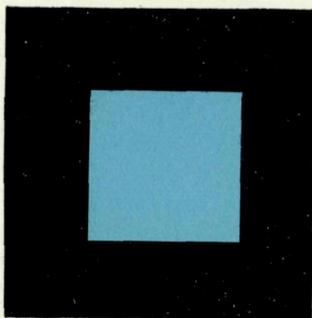
zur großen Gruppe rechts. Ein Anflug in der zuerst genannten Richtung ist in der Fig. 16 eingetragen.

Auch diese photographischen Aufnahmen wurden in der gleichen Weise ausgeführt, wie ich es früher auf Seite 45 beschrieben habe. Bei der Betrachtung im Stereoskop, die auch hier das Wesentliche ist, wird man sehen, wie nahe und wohlgezielt die Tiere an das Blauviolett (zweites Quadrat in der dritten Reihe der Anordnung) herangeflogen kamen. Da abgesehen vom Tiere selbst auch dessen Schlagschatten und Spiegelbild sichtbar ist, kann man überdies aus dem mehr oder weniger engen Beisammensein dieser drei vom Tier ausgehenden Bilder einen Schluß auf den Abstand des *Bombylius* von der Glasplatte ziehen.

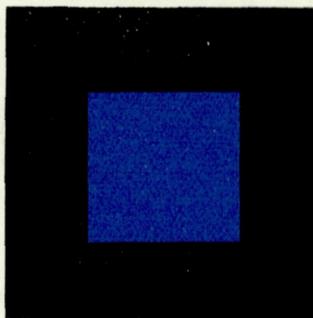
Die Grautafelversuche zeigen somit, daß *Bombylius fuliginosus* imstande ist, sogleich und ohne Irrtum das blauviolette Papier aus der Umgebung der verschiedenen grauen Papiere herauszufinden. Da infolge der Verwendung einer Glasplatte der Duft dabei keine Rolle spielen kann, so könnte man vermuten, daß vielleicht die Oberflächenbeschaffenheit des verwendeten farbigen Papiers eine solche ist, daß dadurch das Tier zu diesem sich von der Nachbarschaft unterscheidenden Papier besonders hingelenkt wird. Dies trifft aber deshalb nicht zu, weil das von mir gewählte blauviolette Papier eine ähnlich glatte (matte, nicht glänzende) Oberfläche besitzt wie die photographisch erzeugten grauen Papiere. Überdies wird niemand behaupten können, daß die Epidermisoberfläche der Perigone von *Muscari* mit ihren flach gewölbten, glatten, von feinen Wachskörnern bedeckten Außenwänden ihrer Zellen bei der in Betracht kommenden optischen Wirkung eine Ähnlichkeit mit der irgendwelcher Papiere haben kann; und trotzdem wurden beide aus optischen Gründen angefliegen. Überdies würde ein geringer Unterschied in der Oberflächenbeschaffenheit der aneinandergesetzten Papiere der Grautafel durch die Bedeckung mit einer ihnen anliegenden spiegelnden Glasplatte stark beeinträchtigt und ausgeglichen. Die Möglichkeit, daß *Bombylius fuliginosus* sich auf der Grautafel mit Hilfe der ihm entgegentretenden „farblosen Helligkeiten“ der dargebotenen Papiere zurechtfindet, ist auch nicht vorhanden. Die farblose Helligkeit des blauvioletten Papiers sollte dann jener entsprechen, die es für das Menschenauge in seinem total farbenblinden Zustande besitzt. Da aber diese einem Grau entspricht, dessen Helligkeit um 24'0 (zwischen Grau 22'7 und 28'1) liegt, bliebe es ganz unverständlich, warum *Bombylius* nicht öfters auch eines der an Helligkeit nahestehenden grauen Papiere anfliegt. Es muß somit dem *Bombylius fuliginosus* ein eigenes Farbenunterscheidungsvermögen zukommen, wobei die Unterscheidung dann nicht auf Grund der „farblosen Helligkeit“, sondern durch eine besondere Wirkung von Lichtern bestimmter Wellenlängen ermöglicht wird.

Wenn jemand vielleicht auf dem Standpunkte steht, daß sich die Tiere „mathematisch genau“ auf bestimmte Helligkeiten einstellen —

die Mathematik verlangt zwar eine ganz andere Genauigkeit als die, welche uns von der sinnesphysiologischen Einstellung der Tiere her bekannt geworden ist —, so könnte er allenfalls einwenden, daß wahrscheinlich keines der in der Grautafel verwendeten grauen Papiere dem farblosen Helligkeitswert des Blauviolett so nahekam, daß eine Verwechslung durch das Tier möglich gewesen wäre. Auch diesem Einwand kann ich mit dem Ergebnis eines Versuches entgegentreten. Ich verwendete in einem der Grautafelversuche statt des blauviolettten Papiere gleichzeitig zwei blaue Papiere von weit verschiedener Helligkeit. Ich stellte mir diese selbst her, indem ich dickes, weißes Schreibpapier mit einem blauen Teerfarbstoff (Methylenblau) verschieden stark färbte.



Farbpapierprobe 2.



Farbpapierprobe 3.

Ich füge hier von jedem der beiden Papiere eine Nachbildung bei. Die Prüfung der „farblosen Helligkeit“ ergab für mein Auge und das einer anderen Versuchsperson bei voller Dunkeladaptation und möglichst herabgeminderter Beleuchtungsstärke folgende Werte: Das Hellblau liegt zwischen Grau Nr. 3 (76·1) und Nr. 4 (59·3), aber weit näher ersterem; das Dunkelblau stimmt gut mit Grau Nr. 7 (28·5) überein. In der Versuchsanordnung lagen also hinsichtlich der farblosen Helligkeit zwischen dem Hellblau und Dunkelblau die Graupapiere Nr. 4, 5 und 6 (59·3, 44·6 und 34·9), die an „farbloser Helligkeit“ für unser Auge sehr deutlich von den beiden blauen Papieren verschieden waren.

Von diesen beiden blauen Papieren nahm ich je ein Stück im Formate 60×60 mm und fügte es zwischen den grauen Papieren in die Grautafel ein. Diese Anordnung wurde dann mit der Glastafel bedeckt und in der in Fig. 17 (S. 77) gezeichneten Weise dem *Bombylius fuliginosus* dargeboten. Etwa einen Meter links von der Versuchsanordnung befanden sich längs des vorüberziehenden Weges zahlreiche blühende Traubenhyaazinthen (in der Zeichnung nicht eingetragen), ferner rechts unmittelbar an der Grautafel eine größere Gruppe solcher Pflanzen, die den Wollschweben als Futterquelle dienten. Ein Teil der auf dem Versuchsplatze vorhandenen Blütentrauben, die meine Versuchstiere nach unerwünschten Richtungen hätten ablenken können, wurde mit leichten graubraunen

Papierhülsen bedeckt, so daß sie während des Versuches unbeachtet blieben (vgl. darüber S. 43). Beide blaue Papiereder Grautafel wurden von *Bombylius fuliginosus* beachtet, doch in ganz verschiedenem Maße. Während die Anflüge auf das dunkelblaue Papier in ihrer Deutlichkeit sich nicht von den Anflügen auf das blauviolette unterschieden, waren die Anflüge auf das hellblaue Papier weitaus weniger deutlich ausge-

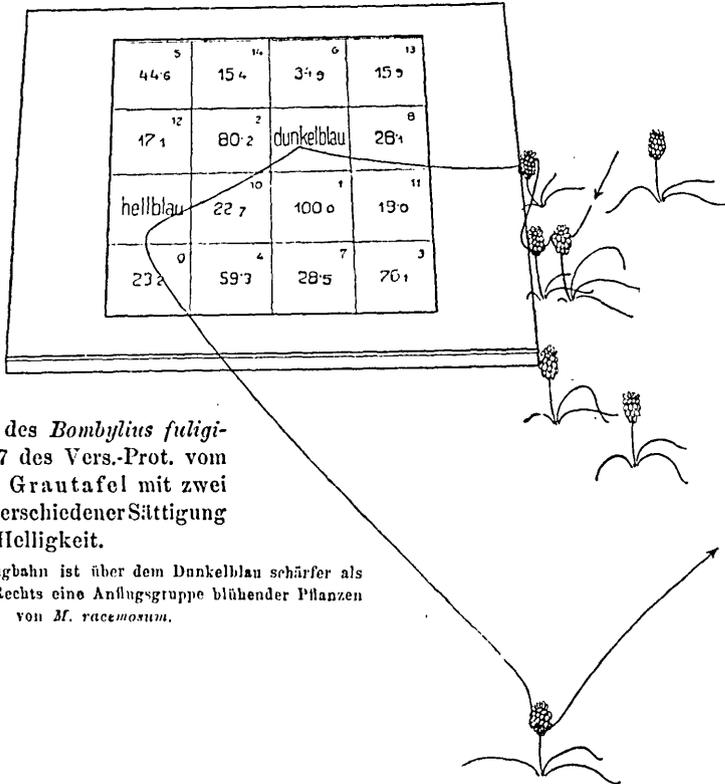


Fig. 17. Anflug des *Bombylius fuliginosus* (Tier Nr. 7 des Vers.-Prot. vom 17./IV.) auf eine Grautafel mit zwei blauen Papieren verschiedener Sättigung und Helligkeit.

Die Knickung der Flugbahn ist über dem Dunkelblau schärfer als über dem Hellblau. Rechts eine Anflugspur blühender Pflanzen von *M. racemosa*.

prägt. Beim Flug zum dunkelblauen Papier erfolgte rasch eine starke Verzögerung der Flugbewegung, während diese beim Flug auf das hellblaue Papier um vieles geringer ausfiel. Das kam auch dadurch zum Ausdruck, daß die Ablenkung der Flugbahn über dem dunkelblauen Papier sich in einer starken plötzlichen Knickung zeigte, während sie über dem blaßblauen Papier einen verhältnismäßig flachen Bogen machte. Es lassen sich deshalb die Anflüge nicht einfach ziffernmäßig wiedergeben, sondern nur dadurch, daß das Verhalten eines jeden von mir beobachteten Tieres gesondert kurz beschrieben wird. Als Beispiele für die Art der Flugbewegung ist eine Flugbahn in die Figur 17 eingetragen worden.

Protokoll des Grautafelversuches vom 17. April.

1 Uhr 30 Min. bis 3 Uhr 30 Min. nachmittags. Witterung: sehr klarer Sonnenschein, wenig Wind, aber verhältnismäßig kühl, da es in der Nacht vorher geregnet und gehagelt hatte. Die Häufigkeit der Flüge des *Bombylius fuliginosus* war etwas geringer als sonst.

- Tier Nr. 1: kam von drei benachbarten Blütenständen von *Muscari racemosum* und flog von der rechten unteren Ecke der Grautafel gegen das Dunkelblau und von dort nach rechts oben ab.
- Tier Nr. 2: kam von zwei benachbarten Blütenständen und flog von der rechten unteren Ecke der Grautafel zum Dunkelblau und dann von dort in der Richtung über das hellblaue Papier, ohne dieses besonders zu beachten, ab.
- Tier Nr. 3: beflog, von *Muscari* kommend, erst rasch das hellblaue, dann etwas länger verweilend das dunkelblaue Papier.
- Tier Nr. 4: flog von dem bei der Mitte der rechten Kante der Grautafel stehenden Blütenstand zum Dunkelblau, von dort nach einem scharfen Bogen gerade zum Hellblau weiterfliegend, auf diesem einen flacheren Bogen beschreibend und einem rechts vorne stehenden Blütenstand sich zuwendend.
- Tier Nr. 5: von *Muscari* kommend, beflog es das Dunkelblau und dann wieder *Muscari*-Blütenstände, um darauf zu saugen.
- Tier Nr. 6: von dem Blütenstand in der Mitte der rechten Grautafelkante kommend flog es in einem ungegliederten Bogen erst zum Dunkelblau, dann zum Hellblau und weiter geraden Fluges zu dem ganz vorne rechts stehenden Blütenstande.
- Tier Nr. 7: besuchte zwei Blütenstände der großen Gruppe, dann in ihr den in der Mitte der rechten Grautafelkante stehenden Blütenstand, von diesem zunächst in gut ausgeprägtem Fluge das Dunkelblau befliegend, dann in weniger typischem, aber doch deutlichem Anfluge das Hellblau, von diesem zu dem ganz vorne rechts stehenden Blütenstande. (Abgebildet in Figur 17, S. 77.)
- Tier Nr. 8: flog vom links stehenden Blütenstande kommend in flachem Bogen über das Hellblau auf das Dunkelblau und von dort (mit einer knieförmigen Biegung der Flugbahn) nach rechts unten zu Blütenständen von *Muscari*, von denen es mehrere besuchte.
- Tier Nr. 9: hatte auf zahlreichen Blütentrauben der rechts stehenden großen Gruppe gesaugt, flog dann, weitere Blütenstände besuchend, den Berghang empor, kehrte aber bald im Bogen um, überflog ein 1½ m hohes Gebüsch und kam senkrecht auf das dunkelblaue Feld herabgeflogen, bog über diesem rasch nach rechts um, besuchte die in der Mitte des rechten Randes der Grautafel stehende *Muscari*-Blütentraube und saugte dann auf anderen Blütenständen der großen Gruppe weiter.

Von keinem dieser Tiere wurde eines der grauen Felder befliegen. (Die beiden blauen Papiere wurden unmittelbar nach jedem Tier für eine Zeit bis zur Fertigstellung des betreffenden Protokollabschnittes mit dunklem Papier zugedeckt; trotzdem war die blaue Farbe gegen Ende des Versuches

schon an beiden Papieren beträchtlich ausgebleicht, da sie im Ganzen doch etwa eine Stunde dem direkten Sonnenlichte ausgesetzt waren. Ein Einfluß dieser Farbenveränderung auf das Benehmen der Versuchstiere war aber innerhalb der Zeit der Versuchsdauer nicht zu bemerken.)

Während der Darbietung der Grautafel wurde das Dunkelblau auch von einer Honigbiene deutlich angefliegen, ohne daß sie die grauen Papiere beachtete; vorher und nachher saugte sie an verschiedenen Muskathyazinthen des Versuchsplatzes.

Der Grautafelversuch des 17. April hat somit gezeigt, daß jenes der beiden Papiere, das die größere Menge des Farbstoffes enthielt, auf die von *Muscari* kommenden Wollschweber die stärkere Anziehung ausübt. Da *Bombylius fuliginosus* auf den höhergelegenen Standorten unmittelbar hintereinander weiße und dunkelblaue Blumen (und umgekehrt) zu besuchen pflegte, so wird man nicht fehlgehen, wenn man in dem vorliegenden Falle nicht die geringere Helligkeit, sondern die größere optische Sättigung des dunkelblauen Papiers als die physikalische Ursache der häufigeren und stärkeren Ablenkung der Flugbahn des *Bombylius* annimmt. Überdies entkräftet dieser Versuch den auf S. 75 f. erwähnten Einwand, da die beiden blauen Papiere nach ihren farblosen Helligkeiten an zwei einander nicht benachbarten Stellen der Reihe der benützten grauen Papiere einzuordnen wären und trotzdem kein Verwecheln der farbigen Quadrate mit einem in der Helligkeit dazwischenliegenden Grau zustande kam.

Es spricht somit auch diese Form des Grautafelversuches für die Annahme, daß von den Wollschweben die blauen Objekte auf Grund eines eigenen Farbenunterscheidungsvermögens als von den grauen verschieden erkannt werden und daß dadurch diesen Tieren ein Mittel zur Orientierung nach Lichtern, die sich aus Strahlen bestimmter Wellenlänge zusammensetzen, gegeben ist.

2. Die Grauröhrchenmethode.

Als Ergänzung und Überprüfung der Ergebnisse der Grautafelversuche habe ich noch einen Versuch mit Papieren in Glasröhrchen ausgeführt, der im Grunde, wenn auch nicht in der Ausführung, mit einem der Versuche von Frisch¹⁾ übereinstimmt. Dieser fütterte Honigbienen einige Zeit in der Höhlung von Glasgefäßen (Glasröhren), welche, den Bienen gut sichtbar, aber rings von Glaswänden umschlossen, gelbe oder blaue Pigmentpapiere (Hering-Papiere) enthielten. Solche Honigbienen waren dabei imstande, die Farbe, auf der sie gefüttert wur-

¹⁾ Frisch, K. von, Der Farbensinn und Formensinn der Biene, S. 25 bis 27 und Tafel 2, Fig. 6 und 7.

den, aus einer Reihe von Glasröhren mit verschiedenen hell grauen Papieren herauszufinden. Wie bei meinen Grautafelversuchen, so wurde auch bei dem von mir nach obigem Vorbilde angestellten Grauröhrenversuche die Bindung an die Versuchsfarbe durch die Umwelt des Tieres selbst besorgt. Diese Bindung konnte auch hier entsprechend der am Orte des Versuches vorhandenen wichtigsten Futterpflanze (*Muscari racemosum*) nur durch die blauviolette Farbe der Blumen bewirkt werden.

Zur Ausführung des Grauröhrenversuches bereitete ich mir 16 gleichartige Röhren aus genügend farblosem Glase vor. Diese hatten eine Länge von 90 mm und eine lichte Weite von 15 mm, das eine Ende war durch einen ebenen Boden abgeschlossen, das andere blieb offen. In eines der Röhren wurde ein 28 mm breiter Streifen des auch bei den vorigen Versuchen verwendeten blauvioletten Papiers in gerolltem Zustande bis zum geschlossenen Ende des Gläschens eingeschoben; die anderen Röhren erhielten je eines von 15 photographisch erzeugten grauen Papieren verschiedener Helligkeit (vgl. die folgende Tabelle), ebenfalls in einem Stück von 28 mm Breite. An einer flachen Stelle des

13. April, 2 ^h 45' bis 4 ^h 20' nachm., Sonnenschein, wenig Wind	Grau-Röhren									Blauviolett- Röhren	Grau-Röhren					
Helligkeit	27.8	17.5	11.0	24.4	36.2	11.9	27.7	12.4	63.3	21.0 (39%)	17.3	100.0	12.6	48.9	72.1	11.0
Erzielte Anflüge . .	0	0	0	0	0	0	0	0	0	11	0	0	0	0	0	0

früher schon bei Versuchen verwendeten Ölgartens wurden am 13. April zunächst 16 gerade kräftige Eisendrahtstücke (von je 15 cm Länge) in Abständen von 3 zu 3 cm nebeneinander so in den Boden eingesteckt, daß sie eine schwach gebogene Reihe bildeten, die gegen die Sonne zu leicht eingebuchtet war. Auf jedes dieser Drahtstücke wurde nun eines der vorbereiteten Röhren gegeben. Wie sonst bei meinen Glasröhrenversuchen blieben auch bei diesem die unteren Enden der Röhren ganz offen, so daß man einen dem Dufte folgenden Anflug durch seine Richtung gegen die Gläschenöffnung sogleich als solchen hätte erkennen müssen.

Die Versuchsanordnung mit den vor ihr befindlichen blühenden Pflanzen ist in Fig. 18 in vereinfachter Darstellung wiedergegeben. Unmittelbar vor der Röhrenreihe befand sich in der ersten Zeit des Versuches auch ein kleines blühendes Exemplar von *Thymus longicaulis*, dessen purpurrote Blüten ebenfalls gerne von *Bombylus fuliginosus* besucht wurden. Um 2^h 45' wurde diese Pflanze aber entfernt, damit in unmittelbarer Nähe der Röhrenreihe nur Traubenhyazinthen vorhanden waren. Etwas weiter nach vorne waren sechs blühende Stücke

von *Muscari racemosum*, von welchen zwei in der Blütenregion mit farblosen Glasröhrchen des *a*-Typus (Fig. 10, S. 55) überdeckt waren. Der glatte Pfeil gibt in der Zeichnung die Richtung der Sonnenstrahlen, der befiederte die durchschnittliche Windrichtung an. Anschließend an diese Gruppe waren im ganzen auf einer etwa 18 m² großen Fläche in sehr dünn mit niederen Pflanzen bedeckter terra rossa 40 teilweise schon verblühte Pflanzen von *Muscari racemosum* vorhanden. In der Mitte des Platzes, wo die Röhrchenreihe aufgestellt wurde, standen die blühenden Pflanzen etwa doppelt so dicht wie sonst an diesem Orte. Während der Versuchszeit von annähernd 1½ Stunden beobachtete ich 11 Anflüge auf das Röhrchen mit dem

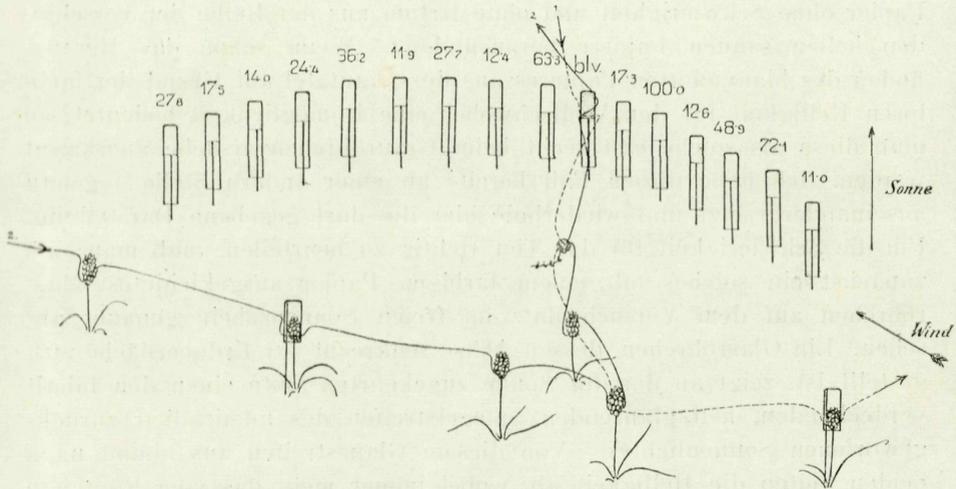


Fig. 18. Der Grauröhrchenversuch mit *Bombylius fuliginosus*.

Die Ziffern über den Röhrchenenden bedeuten die Helligkeit der darin eingeschlossenen grauen Papiere, *blv* das Röhrchen mit dem blauviolettten Papier. Zwei Flugbahnen (1, 2.) mit Anflug auf das Blauviolett-Röhrchen sind eingezeichnet, ebenso die Richtung des Sonnenlichtes und die durchschnittliche Windrichtung. Über zweien der Blütenstände des Vordergrundes befinden sich farblose Glasröhrchen (Typus *a* der Glasröhrchenmethode, Fig. 10, II).

blauviolettten Papier, dagegen keinen auf die Röhrchen mit den Graupapieren. Diese Anflüge geschahen ohne Rücksicht auf die Richtung des Windes. Dies geht auch aus den beiden in Fig. 18 eingezeichneten Flugbahnen hervor. Als drittes Beispiel für die Art des Anfluges sei noch folgendes kurz beschrieben: Ein Tier flog rückwärts hinter der Grauröhrchenreihe von deren linkem Ende bis zum ersten Drittel, dann zwischen den Röhrchen nach vorne und beflug das blauviolette Röhrchen, den unteren Rand des farbigen Streifens „genau betrachtend“, besuchte hierauf die drei gerade vor diesem stehenden *Muscari*-Blütenstände (der *Thymus* war bereits weggenommen), wendete sich nach links zu einem mit dem Gläschen bedeckten Blütenstande und verließ schließlich, von diesem abfliegend, die in der Figur wiedergegebene Gruppe. Der Anflug des Röhrchens mit dem blau-

violetten Papier geschah so wie die Anflüge bei den freien Blütenständen von *Muscari racemosum*: Die Tiere kamen zunächst gegen das obere Ende des blauvioletteten Teiles angefliegen, senkten sich, langsamer fliegend, von diesem zum unteren Rand des Papiers herab, umkreisten ihn schwebend, oft einige Male hintereinander im Fluge gegen das Glas hinstoßend und dann rasch abfliegend. Anflüge gegen die Öffnung des Gläschens kamen dabei nicht vor.

Wir müssen uns auch bei diesem Versuche wie bei den früheren die Frage vorlegen: Wie konnte *Bombylius fuliginosus* das farbige Papier ohne Schwierigkeit und ohne Irrtum aus der Reihe der verschiedenen hellen grauen Papiere herausfinden? Wenn schon das Herausfinden des blauvioletteten Papiers aus der Grautafel auf Grund der farblosen Helligkeit für den Wollschweber eine Unmöglichkeit bedeutet, so muß diese als solche erst recht beim Grauröhrenversuche anerkannt werden. Ich habe diesen Fall bereits an einer andern Stelle ¹⁾ genau auseinandergesetzt und wiederhole hier die dort gegebene Darstellung. Um die Schwierigkeit für das Tier richtig zu beurteilen, muß man sich zunächst ein solches mit einem farbigen Papier ausgekleidetes Glasröhren auf dem Versuchsplatz im freien Sonnenschein genauer ansehen. Ein Glasröhren, dessen Achse senkrecht zur Erdoberfläche aufgestellt ist, zeigt an der der Sonne zugekehrten Seite einen den Inhalt verdeckenden, hell glänzenden Spiegelstreifen des unmittelbar zurückgeworfenen Sonnenlichtes. Von diesem Glanzstreifen aus nimmt nach beiden Seiten die Helligkeit ab, wobei immer mehr das vom Röhren umschlossene Papier sichtbar wird, bis schließlich auf der der Sonne entgegengesetzten Seite des zylindrischen Röhrens die größte Dunkelheit erreicht wird. Dazu kommen aber noch ringsum zahlreiche Abänderungen der angegebenen Helligkeitsverteilung (und damit auch der Sättigung eines eingeschlossenen farbigen Papiers) durch verschiedene Reflexlichter von den in der Umgebung vorhandenen Gegenständen, von Bäumen, Wolken usw., die sich alle als deutlich abgegrenzte Streifen an dem Röhren zeigen. Diese überaus mannigfaltigen Licht- und Schattenstreifen machen es unmöglich, daß man schlechthin von dem „farblosen Helligkeitswert“ eines solchen im Freien aufgestellten, ein Papier enthaltenden Glasröhrens sprechen kann. An jedem einzelnen Röhren sind alle möglichen Abstufungen von „farblosen Helligkeiten“ vorhanden. Es wäre nun ganz unmöglich, daß *Bombylius fuliginosus* allein mit dem Hilfsmittel der farblosen Helligkeit unter solchen Umständen das blauviolette Röhren schon aus der Ferne von den ver-

¹⁾ Vgl. meinen Aufsatz „Gibt es eine Farbendressur der Insekten?“ in den „Naturwissenschaften“, 1919, Heft 24.

schiedenen grauen unterscheiden könnte. Wenn dagegen jenes Lichtgemisch, das uns als blauviolette Farbe erscheint, auch im Tiere außer der Helligkeit noch eine andere, von ihr verschiedene optische Empfindung auszulösen vermag, dann wird erst ein solches Verhalten, wie es uns der Versuch zeigte, verständlich. Was wir von einem solchen, bei *Bombylius* vorhandenen Farbenunterscheidungsvermögen zu halten haben, wird im letzten Kapitel dieser Arbeit auseinandergesetzt werden.

V. Die Nahwirkung der *Muscari*-Blüten auf *Bombylius fuliginosus*.

Während ich durch die bis jetzt geschilderten Versuche leicht genauen Aufschluß über die Fernwirkung der *Muscari*-Blütenstände auf ihren Hauptbesucher erhalten konnte, machte es mir große Schwierigkeiten, die Wirkung der Blüten auf das unmittelbar vor ihnen befindliche Tier festzustellen. Es war die Frage zu beantworten: Wie findet der Wollschweber, am Blütenstande von *Muscari racemosum* angelangt, die Eingänge der Honigblüten? Wir wissen ja aus der Darstellung auf S. 32, daß sich die Honigblüten von den honiglosen Endblüten der Traube für unsere Sinnesorgane, abgesehen von der Farbe, auch durch den Duft unterscheiden; überdies haben die Honigblüten unmittelbar nach dem Aufblühen eine verhältnismäßig große, von den fast rein weißen Perigonlappen umsäumte Eingangsöffnung, die in dieser Art weder die sterilen, noch die verblühten fertilen Perigone besitzen. Wir haben nun zu untersuchen, ob sich *Bombylius fuliginosus* eines dieser dem Menschen auffallenden Merkmale als Hilfsmittel beim Aufsuchen und Finden der Honigblüten bedient oder nicht. Bevor wir auf diese Frage näher eingehen, empfiehlt es sich, erst einen Aufschluß darüber zu gewinnen, ob die sterilen Blüten einen für das Zustandekommen des Besuches der Blütentraube notwendigen Bestandteil bilden oder ob sie dabei entbehrlich sind. Dies läßt sich sehr einfach dadurch entscheiden, daß man am Standorte bei einer Anzahl von Blütenständen den oberen, steril bleibenden Teil abschneidet. Gegenüber solchen schopflosen Blütenständen, die, gemischt mit unversehrten, in einem Bestande vorhanden sind, verhalten sich Wollschweber und Honigbienen ebenso wie bei vollständigen Blütentrauben. Dies ist wenigstens beim Anflug aus der Entfernung von einigen Dezimetern der Fall. Gerade das gleichbleibende Verhalten der Honigbienen ist hier von Bedeutung, da diese Tiere sich sonst als sehr empfindlich gegen Abänderungen einer ihnen gewohnten Umgebung zeigen. Auch die von mir versuchte Umkehrung der Blütentraube, bei der die sterilen und die fertilen Blüten ihren Platz vertauschten, machte

keinen wahrnehmbaren Eindruck auf *Bombylius*. Diesen Versuch stellte ich so an, daß ich eine Blütentraube knapp unter der letzten Honigblüte abschneide und die ganze Blütentraube mit einem Stück versilberten Kupferdrahtes in verkehrter Stellung auf der oben am Stengel entstandenen Schnittstelle befestigte (Fig. 19 A). Ich erhielt bei diesem Blütenstande in der Versuchszeit ($1\frac{1}{2}$ Stunden) 13 Anflüge durch *Bombylius fuliginosus*, darunter auch viele Besuche der Honigblüten. Schließlich führte ich zur Klarstellung dieser Sache noch einen weiteren Versuch aus. An fünf noch nicht verblühten Blütenständen wurde die Achse des oberen sterilen Teiles der Traube an der Stelle des Überganges zu den Honigblüten quer durchgeschnitten. Das basale Achsenstück des sterilen Traubenteiles wurde dann mit dem unteren Achsenstumpfe durch ein in

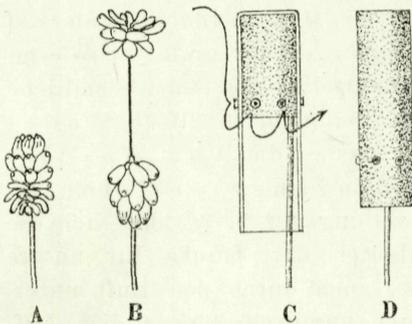


Fig. 19. Zu den Versuchen über die optische und chemische Nahwirkung der einzelnen Teile der Blütenstände von *Muscari racemosum* auf *Bombylius fuliginosus*.

diesen hineingestecktes, gegen 40 mm langes Stück dünnen versilberten Kupferdrahtes in der ursprünglichen Achsenrichtung verbunden, so daß ein Gebilde von der in Fig. 19 B abgebildeten Form entstand. Die Übergangsb Blüten zwischen den sterilen und fertilen wurden dabei teilweise weggenommen, damit der Farben- und Helligkeitsunterschied der beiden nun 30 mm entfernt übereinander stehenden Hälften der Blütentraube desto deutlicher hervortreten konnte. Die beim Zerteilen erzielten Querhälften der Trauben waren meistens ungleich groß, da bald die sterilen, bald die fertilen Blüten eines Blütenstandes an Zahl überwiegen (vgl. Tabelle S. 26). Gegenüber solchen unterteilten Blütentrauben verhielt sich der Wollschweber gerade so, als ob er bei jedem der beiden zusammengehörigen Stücke zwei übereinander befindliche, selbständige Blütentrauben vor sich gehabt hätte. So geschah auch der Anflug auf die untere Hälfte dieser zerteilten Trauben mit einem kurzen Endbogen von oben her wie bei unversehrten Blütentrauben. Das Versuchsergebnis zeigt die auf der gegenüberstehenden Seite abgedruckte Tabelle.

Der Unterschied in der Helligkeit und in der Sättigung der Farbe der beiden Querhälften der Blütentraube macht sich also in der Anzahl der erzielten Anflüge nicht deutlich bemerkbar. Vielleicht daß eine umfangreiche Statistik solcher Versuche ein Ergebnis zugunsten der einen oder der anderen Hälfte ergeben würde; sicherlich kann aber der Ausschlag nach einer Seite nicht sehr groß ausfallen. Dies ist um so weniger auffallend, als ich an einem albinotischen, rein weißen Blütenstande von

Beschaffenheit der Hälften des Blüten- standes	Anzahl der Versuchs- pflanzen	Zahl der Anflüge in 1½ Stunden				
		nur oben	erst oben, dann unten	erst unten, dann oben	nur unten	Zu- sammen
Steriler Teil der Traube kleiner als der fertile	3	2	4	11	15	32
Beide Teile gleich groß	1	3	3	0	3	9
Steriler Teil größer als der fertile	1	2	0	2	2	6
Summe . . .	5	7	7	13	20	47

M. racemosum, der zwischen gewöhnlichen blauen aufgetreten war, auch unmittelbar nach den Besuchen der normalen Blütentrauben Anflüge und Besuche durch *Bombylius fuliginosus* beobachtete, wobei diese Tiere sich ebenfalls nicht anders verhielten als sonst.

Die eben geschilderten Versuche zeigen also, daß *Bombylius fuliginosus* nicht imstande ist, die Honigblüten auf Grund ihrer dunkleren und satteren Perigonfarbe von den sterilen verlässlich zu unterscheiden. Es wäre aber möglich, daß das Tier vielleicht die weißen Ränder der noch funktionierenden Honigblüten beim Anfluge innerhalb ihrer dunkel blauvioletten Umgebung besonders beachtet und sie sich aus dieser dann optisch für das Festklammern der Vorderbeine und das Einführen des Rüssels heraussucht. Dies sicher nachzuweisen ist technisch sehr schwierig. Da sich keine am lebenden Objekt anzuwendende Methode finden ließ, habe ich Versuche mit leblosen Nachbildungen aller dafür in Betracht kommenden Teile durchgeführt. Allein diese Versuche hatten den Nachteil, daß die dafür hergestellten Objekte aus verschiedenen Materialien (Glas, Papier, Klebstoff) zusammengesetzt waren und dadurch die Kontrolle über die chemische Nahwirkung der einzelnen Bestandteile nicht sicher möglich war. Ich habe aber trotzdem solche Experimente ausgeführt, da man doch wenigstens einige Anhaltspunkte für weitere Untersuchungen daraus gewinnen kann. Zu diesem Zwecke wurde ein Glasröhrchen (ähnlich dem in Fig. 10, I, S. 55 abgebildeten) innen vom geschlossenen Ende bis etwa zur Gläschenmitte mit blauviolettem Papier ausgekleidet. Auf seiner Außenseite habe ich dann, wie aus Fig. 19 C zu erschen ist, sechs kleine weiße Papiernäpfchen mit frisch bereitetem Kleister angeklebt. Diese Näpfchen waren fast doppelt so groß wie die weiße Randeinfassung der natürlichen *Muscari*-Perigone und hatten innen in der Mitte ihres Bodens einen kreisrunden schwarzen Tuschefleck. Hierauf stellte ich dieses Röhrchen auf einem Drahte in einem Bestande blühender Traubenhyazinthen auf. Es wurde sogleich von den Wollschwebem beachtet und ebenso sicher angefliegen

wie früher das blauviolette des Grauröhrchenversuches. In $1\frac{1}{2}$ Stunden beobachtete ich elf Anflüge auf dieses Versuchsobjekt. *Bombylius fuliginosus* kam immer von oben her gegen das Gläschen angefliegen, senkte sich an der Längswand fliegend herunter, umkreiste teilweise den unteren Rand des von außen sichtbaren blauviolettten Papiers und stieß dabei deutlich mit ruckweisen Flugbewegungen gegen die aufgeklebten weißen Näpfchen vor. Ob dabei auch eine Berührung mit dem Rüssel erfolgte, ließ sich nicht beobachten. Ich konnte bei diesen elf Anflügen auf das Röhrechen 18 sichere Flugstöße (und einen unsicheren) gegen die Näpfchen feststellen. Die Flugbewegung ist schematisch auch in Fig. 19 C eingetragen. Ich wiederholte diesen Versuch in abgeänderter Form, indem ich Röhrechen aus dem gleichen blauviolettten Papier ohne Glasbedeckung verwendete (Fig. 19 D). Um an solchen Röhrechen allenfalls auftretende örtliche Duftwirkungen auszugleichen, wurden die Objekte zum Teil 24 Stunden lang zwischen zahlreichen duftenden Honigblüten von *Muscari racemosum* in einem geschlossenen Glasgefäße aufbewahrt, nachdem vorher auch noch ihr Innenraum mit solchen Honigblüten ausgefüllt worden war. Auch diese blauviolettten Papierröhrechen trugen einige Millimeter über ihrem unteren Rande die beschriebenen weißen Papiernäpfchen. Die Röhrechen wurden erst unmittelbar vor dem Versuche aus dem Glasgefäße mit den Honigblüten herausgenommen; die im Innern der Papierröhrechen vorhandenen Honigblüten verblieben auch während des Versuches dort. Bei diesen Röhrechen war der Boden der weißen Näpfchen und der darangrenzende Teil des blauen Papiers durchbohrt, so daß durch diese Löcher der von den Honigblüten ausgehende Duft herausgelangen konnte. Die Wollschweber zeigten aber auch bei diesen Röhrechen kein anderes Verhalten als bei den Gläschen mit den weißen Nachbildungen der Perigoneingänge. Es war deutlich zu beobachten, daß sich das Tier, im Fluge plötzlich vorstoßend, den weißen Teilen näherte, aber es kam auch hier nicht dazu, daß sich *Bombylius* an die Ränder der weißen Näpfchen anklammerte und ernstliche Saugversuche machte. Da *Bombylius* bei dieser Nachbildung der *Muscari*-Blütentraube die vorstoßenden Flugbewegungen, die auch sonst bei optisch nicht gegliederten Objekten zu sehen waren, nun wohlgezielt ausführte, so ist anzunehmen, daß die weißen Näpfchen dies optisch aus der Entfernung von etwa 5 bis 10 mm Entfernung bewirkt haben; an eine Duftwirkung der Näpfchen ist weniger zu denken, da selbst die Durchtränkung des ganzen Objektes mit dem Dufte der Honigblüten an der Art des Benehmens nichts änderte. Wirklich einwandfreie Versuche ließen sich aber nur so ausführen, daß man derartige Objekte aus Porzellan herstellen läßt, die entsprechend gefärbt und an ihrer Oberfläche gleichmäßig glasiert sind. Weil mir aber die Beschaffung solcher Objekte damals unmöglich war, mußte ich auf diese einzig richtige Art der Nachbildung leider verzichten. Da ich bei meinen Versuchen mit Honigbienen

feststellen konnte, wie wichtig das Auftreten des gewohnten Duftes (in entsprechender Konzentration) für das Zustandekommen des Niederlassens auf der Blume ist, wird man wohl auch bei den eben geschilderten *Muscari-Bombylius*-Versuchen das Ausbleiben des Anklammerns und das Fehlen der typischen Rüsselbewegungen wenigstens vorläufig als Hinweis auf nicht entsprechende örtliche Duftverhältnisse auffassen dürfen.

Um festzustellen, ob der Duft der Honigblüten beim Aufgesuchtwerden in Betracht kommt, gedachte ich, die Erscheinung zu benutzen, daß mit dem Verblühen und dem Braunwerden der Eingangslappen der Perigone auch gleichzeitig der Muskatduft rasch abnimmt und schließlich bald

verschwindet. Ich suchte mir zum Versuche sechs möglichst gleich große, annähernd 20 mm lange Blütentrauben aus, drei ganz verblühte und drei solche mit einer größeren Anzahl von noch funktionierenden Honigblüten.

Diese Blütenstände wurden erst unmittelbar vor dem Versuch abgeschnitten und in

Wasserröhrchen zwischen niedrigem Gras im Erdboden befestigt. Ich ordnete sie in einer geraden Allee an, deren Glieder 7 cm Abstand hatten. Fig. 20 gibt davon eine schematische Darstellung. Die Beschaffenheit der hierzu verwendeten Blütenstände wurde in allen nötigen Einzelheiten sofort nach der Beendigung des Versuches festgestellt und vermerkt. Sie sei zunächst der Beschreibung des Versuches vorausgeschickt.

Blütenstand Nr. 1: 14 sterile Blüten, davon 13 frisch, prall, lebhaft hellviolett, eine mittlere ganz zusammengeschrumpft, weich, dunkelblau;

13 Honigblüten, davon 4 mit noch offener Mündung, aber schon weichem Perigon, das starke Längsfurchen

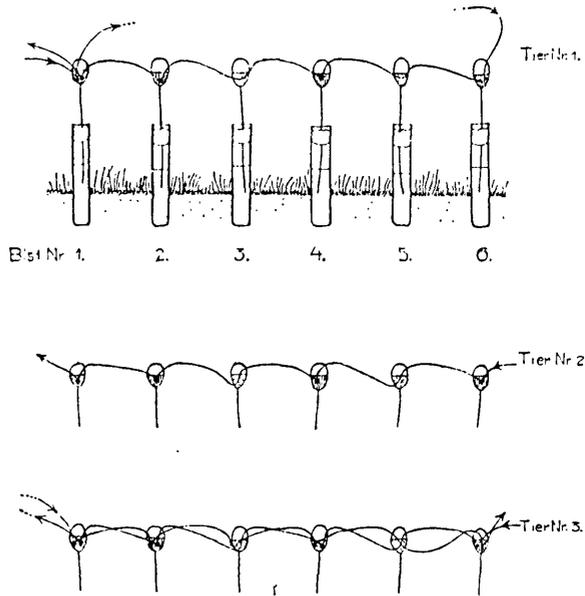


Fig. 20. Schematische Darstellung des Versuches zur Feststellung der chemischen Nahwirkung der Blüten von *Muscari racemosum* auf *Bombylius fuliginosus*.

hat, aber noch duftet, Mündungslappen vertrocknend, braun, die anderen 9 Blüten sind schon unten stark verschmälert, dunkelviolet, am Grunde purpurn, die Mündungen vertrocknet und geschlossen.

Blütenstand Nr. 2: 20 sehr frische, hell violettblaue, mehr eiförmige sterile Blüten, Mündungen geschlossen, etwas rotviolett;

5 sehr frische Honigblüten, eiförmig, glatt, 4 davon weit offen, pflaumenblau mit fast weißen, leicht bläulichen Eingangslappen, eine der Blüten sich eben öffnend, duftend.

Blütenstand Nr. 3: 23 sterile Blüten, davon zwei ganz winzig (unter 1 mm lang) etwas weich geworden, aber fast alle lebhaft hellviolett, nur zwei vertrocknende blau;

11 fertile Blüten, alle nach der Mündung verschmälert, Perigone dunkelviolet, am Grunde purpurn, nicht mehr duftend, Mündung aller geschlossen, vertrocknend, braun.

Blütenstand Nr. 4: 17 sterile Blüten, lebhaft hell violettblau mit rötlicher Mündung, alle geschlossen, eirund;

13 fertile Blüten, davon 10 noch geschlossen, die obersten 5 mehr hellviolett, die unteren, so wie die 3 offenen pflaumenblau, die Eingangslappen mittel-hellviolett. Blütenstand sehr frisch im Aussehen, duftend.

Blütenstand Nr. 5: 17 sterile Blüten, davon 3 winzig (unter 1 mm lang), alle lebhaft hellviolett, etwas weich;

8 fertile Blüten, alle stark verrunzelt, längsgefurcht, die untersten braun verfärbt, die anderen dunkel violett mit mehr purpurnem Grund, alle an der Spitze konisch eingezogen, ganz geruchlos, Mündung mit braunen Lappen, unregelmäßig länglich elliptisch.

Blütenstand Nr. 6: 18 sterile Blüten (davon eine unter 1 mm lang), sehr frisch, eiförmig, hell violettblau.

11 fertile Blüten, davon 3 noch geschlossen, 2 sich eben öffnend, 3 offen, 3 schon verblüht (bei zweien noch die Mündung etwas offen, alle mit den charakteristischen Merkmalen der verblühten Blüten), dunkelviolet, weich; bei den frisch offenen und den sich eben öffnenden ist die Farbe kräftig pflaumenblau, das Perigon glatt, duftend, die Mündungslappen sind zart violett mit weißen Rändern.

Das Benehmen von drei Wollschweben, die diese Anordnung suchten, ist im folgenden Versuchsprotokoll wiedergegeben.

Versuchsprotokoll vom 20. April.

Versuchsbeginn 12 Uhr 40 Min. nachmittags. Sonnenschein, stark windig. (Die im folgenden beschriebenen Flüge sind schematisch auch in Figur 20 eingezeichnet.)

- Tier Nr. 1: besucht zunächst Blütenstand Nr. 1 gründlich (es steckt, sich an den Blüten festhaltend, den Rüssel in mehrere hinein), begibt sich dann rasch zu einer *Geranium*-Blüte, befliegt hierauf schnell hintereinander Blütenstand Nr. 6 und Nr. 5 ohne Besuch, darauf Blütenstand Nr. 4 besuchend, Blütenstand Nr. 3 nur anfliegend, dann Blütenstand Nr. 2 und Nr. 1 besuchend.
- Tier Nr. 2: von anderen *Muscari*-Blüten kommend, besucht Blütenstand Nr. 6 sehr genau, umfliegt ohne Besuch Blütenstand Nr. 5, fliegt weiter zu Blütenstand Nr. 4, ihn gründlich besuchend, fliegt einige Male gegen Blütenstand Nr. 3, ohne ihn zu besuchen, weiter zu Blütenstand Nr. 2, dort lebhaft saugend, dann weiterfliegend zu Blütenstand Nr. 1, wo es ebenfalls an einigen Blüten Saugversuche macht.
- Tier Nr. 3: beginnt bei Blütenstand Nr. 6, ihn gründlich absaugend, befliegt dann einmal kurz Blütenstand Nr. 5, saugt darauf lange an Nr. 4, befliegt sehr kurz einmal Blütenstand Nr. 3, saugt lange bei Blütenstand Nr. 2, befliegt Nr. 1 und steckt in 3 Blüten den Rüssel hinein, sich normal an den Blüten festhaltend und schwirrend, fliegt weg auf einen etwa 20 cm entfernt liegenden Stein, setzt sich darauf, den Rücken der Sonne zugewendet; nachdem das Tier den Stein wieder verlassen hat, kommt es nochmals zur *Muscari*-Allee, von der linken Seite her: es besucht zunächst zwei Blüten von Blütenstand Nr. 1, dann befliegt es nacheinander die Blütenstände Nr. 2, 3, 4, 5 und 6, bei Nr. 2, 4 und 6 saugend, die übrigen nur kurz anfliegend. Darauf saugt es bei anderen Traubenhyazinthen einer benachbarten Gruppe weiter.
- Ergebnis: Die noch nicht verblühten Blütenstände Nr. 2, 4 und 6 wurden an verschiedenen Seiten sorgfältig nach Nektar abgesucht, die verblühten duftlosen Blütenstände Nr. 3 und 5 dagegen nur rasch und flüchtig angefliegen, die Tiere machten dabei keine Saugversuche, dagegen wurde der eben verblühte Blütenstand Nr. 1, an dem noch 4 duftende, offene, wenn auch verfärbte schlaaffe Perigone waren, geradeso beachtet und besucht wie die frischen, noch nicht verblühten Blüentrauben.

Am nächsten Tage wurde der Versuch bei gleicher Anordnung mit sechs anderen Blütenständen wiederholt. Es erhielten die 3 ganz verblühten nur rasche Anflüge ohne Saugversuche, die übrigen dagegen Anflüge und auch normale Besuche. An diesem Tage besuchten auch 3 Honigbienen, die bei verschiedenen Traubenhyazinthen gesammelt hatten, die Aufstellung, und sie verhielten sich geradeso wie *Bombylus fuliginosus*: sie besuchten die jungen Blütenstände gründlich und flogen an den verblühten wenn auch nahe, so doch mit verhältnismäßig geringer Ablenkung der Flugbahn vorüber. (Letzteres hat zum Teil darin seinen Grund, daß die Anflüge der Honigbiene mehr flach erfolgen, während *Bombylus* von oben an die Traube herankommt und zur „Beurteilung“ der Blüten erst den Flug senken muß.) Bei den zur Wiederholung des Versuches verwendeten verblühten Blüentrauben konnte ich diesmal einen sehr schwachen (den meisten anderen Menschen nicht mehr wahrnehmbaren) Rest des früheren Muskatduftes feststellen, der aber auf die Tiere keinen sichtbaren Einfluß mehr auszuüben schien, da sie sich an diesen Blüentrauben geradeso benahmen, wie bei solchen, die von einem eng anschließenden Glasröhrchen bedeckt waren (Glasröhrchenmethode).

Die Versuche mit alten und jungen Blütenständen von *Muscari racemosum* haben somit gezeigt, daß *Bombylius fuliginosus* (und auch *Apis mellifica*) nur an solchen Blütenständen Saugversuche macht, die auch für den mit normal funktionierendem Geruchsorgan begabten Menschen noch einen kräftigen Geruch erkennen lassen. Da zum Teil an den im Verblühen begriffenen, aber trotzdem noch besuchten Blüten die sonst vielleicht optisch wirkenden, fast weißen Ränder des Perigon-einganges schon braun verfärbt waren und andere Merkmale zum Erkennen noch funktionierender Honigblüten allem Anschein nach nicht in Betracht kommen, so dürfte in diesem Falle der auch dem Menschen wahrnehmbare Muskatduft, wenn er kräftig genug ist, für die Blütenbesucher die zu den Saugversuchen führenden Körperbewegungen auslösen. Wir hätten somit in diesem Dufte und vielleicht auch noch in zweiter Linie in dem hellen Perigonrande die Mittel zur chemischen und optischen Nahwirkung auf die Wollschweber zu sehen.

C. Die Stetigkeit des *Bombylius fuliginosus* im Besuche bestimmter Blüten und das Verhalten anderer *Bombylius*-Arten an denselben Blumen.

Bombylius fuliginosus zeigte bei seinen zahlreichen Blütenbesuchen, daß er während des Höhepunktes der Blütezeit von *Muscari racemosum* auf seinen Nahrungsflügen wohl durch weiße, purpurne, violette und blaue, nicht aber durch gelbe oder grüne Pflanzenteile in seiner Flugbahn abgelenkt und zu deren Besuch verleitet wurde. Dies ist um so auffallender, als gerade die rein gelben Blumen, z. B. die gelben Kompositenkörbchen, an Sättigung ihrer Farbe die meisten anders gefärbten Blumen weitaus übertreffen. Auch hinsichtlich der Helligkeit gehen sie allen, mit Ausnahme der weißen, voran. Im vorigen Abschnitte habe ich dem *Bombylius* ein eigenes Farbenunterscheidungsvermögen zugesprochen und ich will nun versuchen, aus der Beobachtung des Verhaltens des Wollschwebers gegenüber verschieden gefärbten Blumen des Versuchsgebietes ein Verständnis für die damit zusammenhängenden Erscheinungen zu gewinnen.

1. Die natürliche Bindung des *Bombylius fuliginosus* an blaue, purpurne und weiße Blumen.

a) Die am Standorte vorhandenen Blumen.

Wir wollen zunächst die Zusammensetzung der blühenden Umwelt des *Bombylius fuliginosus* an den tiefer (50 bis 150 m über dem Meere) gelegenen Standorten betrachten. An jenem Versuchsplatze, wo ich die Experimente mit den verschiedenen geformten Stücken des blauviolettten Papiere machte (vgl. S. 51), war stellenweise *Euphorbia helioscopia* L. die alles beherrschende Blütenpflanze. Die ausgedehnten Bestände dieser auch in Mitteleuropa sehr häufigen Wolfsmilchart bildeten oft große zusammenhängende Flächen, die einen derartig starken Duft entwickelten, daß man ihn in aufrechter Stellung beim Vorübergehen wahrnehmen konnte. Die Hochblätter der Blütenstände waren gegen deren Ende immer mehr zunehmend bräunlichgelb, mit langsamen Übergängen gegen das typische Grün der Laubblätter nach der Stengelbasis zu. Diese Blumen wurden sehr viel von der Schwebfliege *Eristalis tenax* L. besucht, einem Tier, das sich beim Besuch auf der Blume niederläßt und, mit dem Rüssel auf den nektarspendenden Teilen heruntippend, den darauf vorhandenen, nur wenig feuchten Zucker in sich aufzunehmen pflegt. Überdies verzehrt diese Fliege auch den ihr auf den Blüten dargebotenen Pollen. Innerhalb der *Euphorbia*-Bestände waren ab und zu blühende Pflanzen von *Geranium molle* L. mit purpurnen Blüten (Fig. 2 der Tafel 2), eine *Ornithogalum*-Art mit weißen, grün berandeten Perigonblättern (Taf. 1, Fig. 5), auch Kompositen mit gelben Köpfen (*Leontodon*) und angrenzend daran viele Blütenstände von *Muscari racemosum* (Taf. 1, Fig. 1). Den übrigen Teil des Bodens bedeckten zahlreiche grüne Blätter von Gräsern, Leguminosen (besonders die der *Psoralea bituminosa*), zwischen denen noch ab und zu die durch ihre hell graugrüne Färbung auffallenden, dicht behaarten Blattbüschel von *Cynoglossum officinale* L. (vgl. Bild 6 der Tafel 3) sich bemerkbar machten. An diesem Standorte sah ich, daß *Bombylius fuliginosus* die stark duftenden blühenden Bestände der *Euphorbia*, ohne sie zu beachten, überflog, ebenso wie die gelben Kompositen, dagegen auf *Geranium molle* und *Muscari racemosum* saugte und auch die *Ornithogalum*-Blüten manchmal anflug. Anflüge auf irgendwelche grüne Pflanzenteile habe ich weder an diesem Standorte, noch an den anderen Flugplätzen des *Bombylius fuliginosus* gesehen.

An einem andern Standorte derselben Höhenlage, dem früher oft genannten Ölgarten, wurde neben *Muscari racemosum* (L.) Lam. et DC.

nur *Thymus longicaulis* Presl¹⁾ (mit kleinen purpurnen Blüten, Taf. 2, Fig. 4) von den Wollschweben besucht. *Bellis*-Blütenstände (weiß, mit gelber Mitte) wurden manchmal angefliegen, ohne daß es zu einem Besuche kam, dagegen wurden die dort vorhandenen gelben Blüten von *Hippocrepis comosa* L. und *Helianthemum obscurum* Pers. (Taf. 2, Fig. 14) überhaupt nicht beachtet.

In höheren Lagen (250 m über dem Meere) blühte neben den Traubenhyaazinthen vor allem das von *Bombylius fuliginosus* sehr besuchte *Cerastium litigiosum* de Lens (Taf. 1, Fig. 4) in reicher Menge, ferner noch *Thymus longicaulis* Presl (Taf. 2, Fig. 4), *Geranium purpureum* Vill. (Taf. 2, Fig. 1), *G. columbinum* L. (Taf. 2, Fig. 3) und *G. molle* L. (Taf. 2, Fig. 2), welche alle von *B. fuliginosus* besucht wurden. Die weißblühende Cruciferen-Art *Thlaspi praecox* Wulf. (Taf. 1, Fig. 6, 7) wurde ebenfalls beachtet und erzielte kurze Besuche, ebenso die mit trüb blauviolettten Blüten ausgestattete *Veronica Jacquini* Baumg. (Taf. 1, Fig. 12). Auch die Blüten von *Aethionema saxatile* (L.) R. Br. (Taf. 1; Fig. 8) mit ihren blaß rosenroten, dunkelpurpurn geaderten Kronblättern wurden von dem Wollschweber aufgesucht. Nicht beachtet wurden auch hier die gelbblühenden Leguminosen *Lotus corniculatus* L. (Taf. 2, Fig. 7) und *Lathyrus aphaca* L. (Taf. 2, Fig. 8) sowie die Blüten von *Helianthemum obscurum* Pers. (Taf. 2, Fig. 14). Dagegen wurden die Blüten von *Cistus salvifolius* L. (weiß, mit gelber Mitte, Taf. 2, Fig. 15)²⁾ von dem Wollschweber öfters befliegen, ohne daß er sich bei ihnen länger aufhielt; die Blüten von *Cistus villosus* L. (purpurn, mit gelber Mitte, Taf. 2, Fig. 16) wurden ganz nahe angefliegen, vielleicht mit dem Rüssel berührt, doch geschah dies nur am Rande der Kronblätter, so daß kein Besuch zustandekommen konnte. Auch die hell purpurnen Hochblätter der dort vorhandenen Varietät von *Salvia horminum* L. (Taf. 1, Fig. 9) erhielten Anflüge.

Stellen wir die Blüten, die von *Bombylius fuliginosus* beachtet und dann meist auch besucht wurden, den von ihm nicht beachteten gegenüber, so sehen wir, daß sich diese beiden Gruppen von Blumen weder durch bestimmte Formmerkmale, noch durch eine bestimmte Helligkeit oder nach einem bestimmten Dufte der Blüten kennzeichnen lassen. Das einzige als Anhaltspunkt zur Unterscheidung der zwei Gruppen Verwendbare ist die Farbe: Die gelben Blumen wurden nicht beachtet, dagegen alle genannten nichtgelben an-

¹⁾ Die Bestimmung der Pflanzen meiner Versuche und Beobachtungen wurde gemeinsam mit meinem Kollegen, Herrn Privatdozenten Dr. E. Janchen (Wien), durchgeführt, dessen besondere Kenntnisse über die Arten der Balkanflora dabei von großem Werte waren.

²⁾ Siehe auch Anmerkung 1, S. 38.

geflogen. Ich konnte durch den Versuch feststellen, daß dieser Gruppenunterschied sich auch innerhalb der Teile bestimmter Blüten bemerkbar macht. Die Blüten von *Cistus salviifolius* werden, so lange sie am Strauche stehen, von dem Wollschweber nur flüchtig angeflogen. Wenn ich aber die frischen Kronblätter in kleine Stücke schnitt und diese auf dem Erdboden nahe bei besuchten Blüten, etwa bei *Cerastium*, niederlegte, dann wurden die rein weißen Kronblattstücke durch *Bombylius* ganz nahe befliegen, die rein gelben (von dem sattgelben „Pollenmal“ der Kronblattbasis stammenden) dagegen nicht beachtet.

b) Gelbe Blumen und Mohnrot im Gegensatz zu Purpur.

Ich will nun einige Versuche besprechen, welche uns das Verhalten des *Bombylius fuliginosus* gegenüber gelben und verschiedenen roten Blumen noch besser anschaulich machen werden. Ich stellte zunächst zwischen den sehr zahlreichen, von Wollschweben lebhaft besuchten Blüten eines *Cerastium*-Bestandes eine Anzahl bestimmt gefärbter Blumen (in Wassergläschen stehend) auf. Das Versuchsergebnis ist aus der folgenden Zusammenstellung, die auch weitere Angaben über die Versuchsobjekte enthält, zu entnehmen.

- | | |
|---|---|
| 1. Einige Sprosse von <i>Anagallis arvensis</i> L., deren ziegelrote Kronen halb geschlossen die Außenseite dem Beschauer zuekehrten. | Kein Anflug. |
| 2. Blütenzweige von <i>Vicia cordata</i> Wulf. mit Blüten, deren Fahnen und Schiffchen blaß rosenschwarz und deren Flügel dunkel kirschrot waren. (Vgl. die farbige Darstellung Figur 6 der Tafel 2.) | Sechs Anflüge auf die Blüten beobachtet, darunter ein Saugversuch. |
| 3. Blühende Zweige von <i>Lathyrus sphaericus</i> Retz. Blüte mit dunkel ziegelroter Fahne und ebenso gefärbten Flügeln, Schiffchen ockerfarbig. (Figur 9 der Tafel 2.) | Kein Anflug. |
| 4. Blühende Zweige von <i>Lathyrus aphaca</i> L., Kronblätter satt zitronengelb, die Fahne mit zarten grünen Adern. (Figur 8 der Tafel 2.) | Kein Anflug. |
| 5. Blütenzweige von <i>Scorpiurus subvillosus</i> L., Blüten mit dunkelgelben, etwas gegen Ockergelb neigenden Blumenblättern, im Aussehen den Blüten von <i>Lotus corniculatus</i> L. (Tafel 2, Figur 7) ziemlich ähnlich. | Ein Anflug auf eine der Blüten, ohne sie zu berühren. (Das Tier wendete sich nach der Annäherung wieder rasch von der Blüte weg.) |
| 6. Einige Kronblätter von <i>Cistus villosus</i> L. (Figur 16 der Tafel 2) frei zwischen den <i>Cerastium</i> -Pflanzen auf die rotbraune Erde hingelegt. | Öfter befliegen. (Anflüge nicht gezählt, die Kronblätter waren nur als Kontrollobjekte ausgelegt.) |

Das Ergebnis entspricht dem bisher beobachteten Verhalten. Während sich die Tiere sechsmal den purpurfarbigen Leguminosenblüten und auch öfters den ähnlich gefärbten *Cistus*-Blumenblättern (zum Teil bis zur Berührung) näherten, wurden die gelben und braunen zusammen nur einmal befliegen. Dieser Anflug auf die Blüte von *Scorpiurus* ist zugleich der einzige Anflug auf eine gelbe Blume, den ich in den Flugzeiten des *Bombylius fuliginosus* innerhalb zweier aufeinanderfolgender Jahre beobachtete. Er war deutlich und erfolgte raschen Fluges mit sogleich durchgeführter Abkehr von der Blüte. Dieser Flug ließ erkennen, daß *Bombylius fuliginosus* doch auch den Trieb haben kann, auf ein gelbes Objekt zuzuliegen. Das später zu schildernde Verhalten am Ende des dritten Jahres wird Gelegenheit geben, darauf noch einmal zurückzukommen (vgl. S. 103 f.).

In dem Ergebnis des eben beschriebenen Versuches fällt auf, daß die bei oberflächlicher Benennung meistens als „rot“ bezeichneten Blüten und Blütenteile von *Anagallis arvensis*, *Lathyrus sphaericus*, *Vicia cordata* und *Cistus villosus* eine sehr verschiedene Wirkung auf die Insekten zeigten. Der Farbton von *Anagallis arvensis* und *Lathyrus sphaericus* bildet den Übergang zu jenem roten Farbton, den die Kronblätter des wilden Mohns (*Papaver rhoeas*) besitzen. Dabei muß allerdings einschränkend gesagt werden, daß der Farbton auch bei dieser Art nicht immer der gleiche ist, da er vom satten Zinnoberrot (vgl. Taf. 2, Fig. 12) sogar bis gegen gelbrosa zu schwanken pflegt. Doch wollen wir hier nur die satten gelblichroten Blumenblätter (entsprechend der erwähnten Abbildung) im Auge behalten. Da aus meinen wiederholten Versuchen bekannt war, daß *Bombylius fuliginosus* die licht- bis dunkelpurpurroten Blumenblätter von *Cistus villosus* (Taf. 2, Fig. 16) anzuliegen pflegt, wenn sie ihm dargeboten werden, so wollte ich von meinen Versuchstieren erfahren, ob das Mohnrot für *Bombylius fuliginosus* in die Kategorie der von ihnen in dieser Zeit verschmähten gelben Blumen oder ob es zur Kategorie der blauen und weißen Blumen zu zählen ist. Für das normale menschliche Farbenempfinden sind ja beide vorwiegend rot: das Mohnrot ein gelbliches, das Cistrosenrot dagegen ein bläuliches Rot.¹⁾ Dies ist auch in meinen farbigen Abbildungen zum Ausdruck gebracht.

Um die physikalische Beschaffenheit des Lichtes, das vom typisch gefärbten Blumenblatt des roten Mohns zurückgestrahlt wird, in seinen für unsere Augen unmittelbar wahrnehmbaren Teilen kennen zu lernen, habe ich eine spektrophotometrische Messung vorgenommen. Ich ermittelte sie sowohl für den dunkleren, dem schwärzlichen „Pollenmal“ genäherten Basalteil (I der folgenden Tabelle) als auch für den helleren Rand (II) in der Mittellinie des Blattes.

1) Für den Rotgrünblinden ist das Mohnrot Gelb, das Cistrosenrot Blau, beide dunklem Grau nahestehend, also wenig gesättigt.

Die Remission betrug bei den einzelnen Wellenlängen:

$\lambda =$	435	449	467	477	492	504	517	534	553	572	593	617	648	683
$\psi(\lambda_1) =$	I 0.135	0.135	0.100	0.083	0.075	0.075	0.079	0.093	0.126	0.257	0.450	0.742	0.948	1.106
	II 0.249	0.233	0.160	0.131	0.108	0.116	0.122	0.152	0.241	0.404	0.684	0.905	1.040	1.070

Somit ergibt sich für die drei Grundempfindungen (vgl. S. 50) als Erregungsanteil:

für die dunklere, gesättigtere Kronblattstelle I:

Blau $b = 0.105$

Grün $g = 0.234$

Rot $r = 0.364$

daraus:

Farbton $F = 609$

Sättigung $S = 0.552$

Helligkeit $H = 30.8$

für die hellere, ungesättigtere (dem Rande näher liegende) Kronblattstelle II:

Blau $b = 0.183$

Grün $g = 0.340$

Rot $r = 0.489$

daraus:

Farbton $F = 608$

Sättigung $S = 0.457$

Helligkeit $H = 42.7$

Bezeichnet man die von den Spektrallichtern zwischen den Wellenlängen 760 und 647 erregten Farben als Rot, die zwischen 647 und 586 als Orange,¹⁾ so muß man die Farbe des Mohnblumenblattes als Orange benennen.

Zunächst stellte ich mit den genannten Objekten einige Vorversuche an. Bei vier auf den Boden gelegten Glasröhrchen, von denen zwei je ein Blumenblatt des Mohns, zwei dagegen je ein solches des *Cistus villosus* enthielten (wobei die Blumenblätter leicht eingerollt und so gelegt wurden, daß der andersfarbige Basalteil der Blumenblätter nicht sichtbar war), wurden nur die mit *Cistus*-Blumenblättern beflogen, nicht aber die Mohnröhrchen. Am 5. Mai wurde der eigentliche Versuch dieser Art gemacht. Die Vorbereitung und Aufstellung geschah wie bei der Grauröhrchenmethode (vgl. Fig. 18, S. 81), doch verwendete ich diesmal schmälere Röhrchen (90 mm Länge, 8 mm lichte Weite, farbloses Glas). Die Blumenblätter des Mohns und der purpurnen Cistrose wurden wie beim Vorversuch so zusammengelegt (gerollt), daß das Saftmal (Pollenmal) versteckt im Innern zu liegen kam und die Länge des so erhaltenen Röllchens 25 mm betrug. Diese Blumenblattröllchen wurden in die Röhrchen bis an deren flachen Boden hineingeschoben. Ich setzte die Röhrchen dann auf blanke Eisendröhte auf, die senkrecht in den rotbraunen Erdboden hineingesteckt waren. Die Anordnung wurde so getroffen, daß die vier Röhrchen mit den Blumenblättern in einer geraden Reihe (Abstand zwischen den einzelnen Röhrchen 20 bis 25 mm) senkrecht zur Hauptflugrichtung der Tiere in einem langgestreckten Bestand blühender Pflanzen von *Cerastium litigiosum* angebracht waren. Sie

¹⁾ Z. B. in Tigerstedt, Lehrbuch der Physiologie des Menschen, 8. Aufl., 2. Bd., S. 251.

teilten die Gesamtheit dieser Pflanzen in zwei Gruppen, so daß die Wollschweber, die von der einen Hälfte des Bestandes kamen, nur dann auf dem kürzesten Wege zur andern Hälfte gelangen konnten, wenn sie die Reihe der vier Röhrechen überflogen oder sich zwischen ihnen hindurch bewegten. Das Ergebnis des Versuches gibt das folgende Protokoll wieder.

Protokoll des Versuches vom 5. Mai.

Versuchsplatz: Graben beim Wege, der am Hange des Obostnik hinaufführt.

Der Nektarbedarf des *Bombylius fuliginosus* wurde hier fast nur durch *Cerastium litigiosum* gedeckt. (Schönes Wetter, Sonnenschein, Wind.) 4 Glasröhrechen, die in der Reihenfolge I, II, III, IV abwechselnd je ein Blumenblatt von *Cistus villosus* und *Papaver rhoeas* enthalten, auf ebenem Boden zwischen *Cerastium litigiosum*. Versuchszeit 2 Uhr 20 Min. bis 3 Uhr 30 Min. nachmittags.

- Tier Nr. 1: beflog *Cistus*-Röhrechen I von links nach rechts;
- Tier Nr. 2: beflog dasselbe *Cistus*-Röhrechen I von links nach rechts;
- Tier Nr. 3: beflog das *Cistus*-Röhrechen III von links nach rechts,
dann noch einmal in derselben Weise;
- Tier Nr. 4: beflog das *Cistus*-Röhrechen I schräg von rechts nach links;
- Tier Nr. 5: beflog das *Cistus*-Röhrechen III von rechts nach links;
- Tier Nr. 6: beflog das *Cistus*-Röhrechen III schräg von rechts nach links;

das ergibt 7 Anflüge auf die Röhrechen mit *Cistus*-Kronblättern durch 6 Tiere. Alle Anflüge waren wohl gezielt bis in die unmittelbare Nähe (wenige Millimeter Abstand); die Röhrechen wurden immer in der Höhe der darin befindlichen Blumenblätter, niemals am offenen unteren Rand beflogen. Die unter ganz gleichen Bedingungen aufgestellten Röhrechen mit *Papaver rhoeas* blieben gänzlich unbeachtet.

Nach dem Ergebnis des Versuches gehört somit das Mohnrot zur Kategorie der nicht beflogenen „roten“ Farbtöne, also zur Gruppe des *Lathyrus sphaericus* und der *Anagallis arvensis*. Ich habe später dieses Mohnrot durch Honigbienen überprüft. Es stellte sich dabei heraus, daß es ebenso wie das Rot der Blüten von *Punica granatum* (Granatapfel, Taf. 2, Fig. 13) zu den für die Bienen gelben Farben gehört. Es ist somit die Auffassung berechtigt, daß *Bombylius fuliginosus* jene Blumenfarben, die dem Menschen einen vorwiegend roten Eindruck machen, nicht ebenfalls als eine einheitliche Gruppe empfindet, sondern daß er ohne Rücksicht auf die Helligkeit die für uns gelb getonten von blau getonten unterscheidet und unter den beschriebenen Umständen nur letztere beachtet. Da diese Unterscheidung somit nach einem für uns zurücktretenden Teil der gesamten Empfindung gemacht wird, so ist damit zugleich gesagt, daß jene Empfindungskategorien, die wir als den allgemeinen Eindruck „rot“ bezeich-

nen, bei *Bombylius fuliginosus* nicht vorkommen können. Dabei ist natürlich vorausgesetzt, daß das Farbenunterscheidungsvermögen des Versuchstieres eine unserem Farbsehen wenigstens teilweise ähnliche Grundlage hat.

c) Das Verhalten bei *Muscari comosum*.

Wie weit diese Gebundenheit an blaue Objekte und die dadurch entstehende Starrheit im Blütenbesuch ging, sieht man in dem Verhalten des *Bombylius fuliginosus* gegenüber *Muscari comosum*. Der Blütenstand dieser Pflanze ist in Textfig. 1 n (S. 28) und in Fig. 3 der Tafel 1 abgebildet. Er unterscheidet sich von dem Typus des *Muscari racemosum* dadurch, daß die langgestielten unfruchtbaren Blüten einen lebhaft hellviolett gefärbten Schopf bilden und die Perigone der Honigblüten im ausgebildeten Zustand in ihren Basalteilen und an den freien Perigonzähnen eine hell schmutziggelbe Farbe besitzen, die an der dem Eingang zugekehrten Perigönhälfte in dunkles Sepiabraun übergeht. Während die Hauptachse des Blütenstandes zwischen den sterilen Blüten lebhaft violett ist, besitzt sie zwischen den schmutziggelben Stielen der Honigblüten eine mehr gelbgrüne Farbe. Die Tragblätter der einzelnen Blüten sind winzige farblose und deshalb nur schwer sichtbare Schüppchen, die etwas entfernt von der Blütenstielbasis der Traubenspindel aufsitzen. Solange die Honigblüten noch nicht geöffnet sind, zeigen sie eine trübe rotviolette Färbung. In diesem Zustande sind ihre Stiele nach oben gebogen; beim Beginn des Öffnens stehen sie meist rechtwinkelig von der Spindel ab und biegen sich noch etwas nach unten, um sich beim Aufblühen wieder in die rechtwinkelige Stellung zurückzugeben. Die anatomische Beschaffenheit der einzelnen Ausbildungsformen der Blüten von *Muscari comosum* ist, soweit es für die optische Beurteilung nötig war, in der auf der nächsten Seite stehenden Tabelle zusammengestellt.

Wenn man die dort angeführten Eigenschaften der verschiedenen Blüten von *Muscari comosum* mit denen von *Muscari racemosum* (siehe Tabelle S. 31) vergleicht, so erkennt man, daß diese Unterschiede nur relativ sind. Hinsichtlich der Farbe der Blüten kann man sagen, daß sich beide Arten im Grunde gleich verhalten, nur daß sich in der Epidermis der Honigblüten die weinrote Färbung des Zellsaftes bei *Muscari racemosum* viel später (erst beim Verblühen der Honigblüten) in eine gelbe umändert als bei *Muscari comosum*, wo diese Umfärbung schon vor dem Öffnen des Perigons beendet ist. Die sepia braune Farbe der dunkleren Stellen der Honigblüten des *Muscari comosum* kommt als Subtraktionsfarbe zustande. Das eintretende Licht wird in der sattgelben Epidermis und der darunter liegenden ganz oder teilweise blaßgelben Schichte zuerst des größeren Teiles der kurzwelligen Strahlen beraubt. Dann wird in den Zellen des Mesophylls und in

Beschaffenheit eines Blütenstandes, dessen unterste Honigblüten bereits geöffnet sind:

Blütenformen	Äußere Merkmale	Farbe des Zellsaftes			
		Äußere Epidermis	Zellageunter der äußeren Epidermis	Mesophyllzellen	Innere Epidermis
Sterile Blüten	Lang gestielt, lebhaft hellviolett; Perigone geschlossen oder fast geschlossen	hellblau	dunkel blauviolett	fast farblos (hellblau,) oder farblos	farblos
Fertile Blüten (Honigblüten)	Oberste, noch geschlossene Blüten kurz gestielt, purpurn (trüb purpurn)	blaß bläulich, fast farblos	satt weinrot	fast farblos (blaß purpurn)	fast farblos, blaß purpurn
	Blüten der mittleren Region kurz vor dem Öffnen schmutziggelb mit purpurner Mündungsgegend	satt gelb	weinrot	fast farblos (ganz schwach weinrot)	lichtgelb
	Seit kurzer Zeit geöffnete, noch nicht verblühte Blüten der unteren Region	Schmutziggelber Basalteil der Blüten Bräunlicher Apikalteil der offenen Blüten der unteren Region	satt gelb	satt gelb (etwas lichter als der Zellsaft der äußeren Epidermis)	fast farblos (gelblich)
	blühte Blüten der unteren Region	satt gelb	satt gelb (etwas lichter als der Zellsaft der äußeren Epidermis)	ein Teil der Zellen blaß gelblich, die anderen Zellen weinrot	kräftig gelb

den einzelnen allenfalls noch weinrot gebliebenen Zellen unter der Epidermis ein Teil der Strahlen verschiedener Wellenlänge absorbiert, worauf der Rest, bevor er an die innere Epidermis gelangt, an den von Luft erfüllten Interzellularräumen (Tapetum nach Exner) wieder gegen die äußere Epidermis zurückgeworfen wird. In dieser erleidet das Licht auf dem Rückwege abermals eine Einbuße an kurzwelligen Strahlen, nachdem es unterdessen auch den größten Teil der Intensität verloren hat. Es kann also nur ein lichtschwacher Rest von vorwiegend gelben und roten Strahlen von der Blüte zurück in unser Auge kommen und so den Eindruck der dunkel sepiabraunen Färbung hervorrufen. Schließlich ist

noch zu erwähnen, daß ein irgendwie für den Menschen bemerkenswerter Duft weder an den sterilen, noch an den fertilen Blüten vorhanden ist.

Muscari comosum kam am Beginn und im Höhepunkt der Blütezeit des *Muscari racemosum* auf meinen Versuchsplätzen noch nicht blühend vor. An manchen Stellen der Umgebung gelangten aber einige dieser langschöpfigen Traubenhyazinthen schon früher zur Blüte. Ich nahm solche vorausgeeilte Blütenstände, die schon zahlreiche offene Honigblüten hatten, und brachte sie, in Fläschchen mit Wasser gestellt, neben die Blütenstände von *Muscari racemosum* an meine gewöhnlichen Versuchsplätze. Die neuen Blütenstände wurden von *Bombylius fuliginosus* sogleich beachtet und es schien, daß der blauviolette Schopf des *Muscari comosum* auf diese Tiere genau die gleiche und ebenso starke Anlockung auszuüben vermag, wie eine ganze Blütentraube von *Muscari*

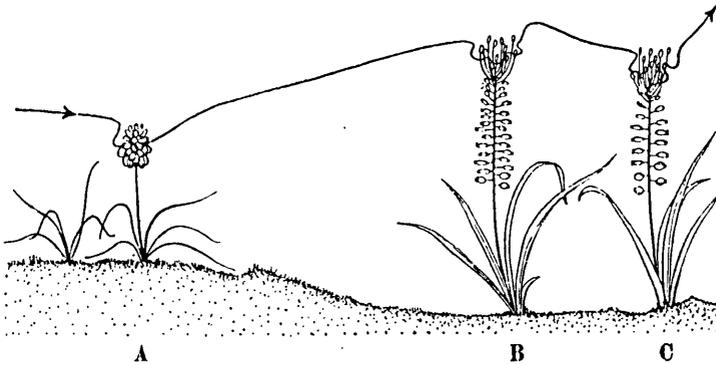


Fig. 21. Anflug eines *Bombylius fuliginosus* auf die sterilen Blütenbüschel von *Muscari comosum* (B, C) nach dem Besuche eines Blütenstandes von *Muscari racemosum* (A).

Das Tier beachtet die Honigblüten von *Muscari comosum* nicht. — $\frac{1}{2}$ der nat. Größe.

racemosum. *Bombylius fuliginosus* umflog den Schopf ringsum mit ganz nahen Anflügen und wiederholten Vorstößen gegen die honiglosen sterilen Blüten, beachtete aber die unmittelbar darunter befindlichen Honigblüten nicht (Fig. 21; Bild 5 der Tafel 3 sowie Stereobild 1 der Tafel 4). Ich habe diese Versuche an verschiedenen Tagen wiederholt und auf verschiedenen Plätzen, doch erzielte ich trotzdem überall und stets den gleichen Erfolg. Und dabei hatten die Honigblüten von *Muscari comosum* wirklich Nektar, was durch Honigbienen, die daran saugten, immer wieder gezeigt wurde. Dieses Benehmen des *Bombylius fuliginosus* sagt uns auch, daß von einem anlockenden Wert des „Honigduftes“ in diesem Falle keine Rede sein kann, denn ganz nahe „dufteten“ ja die Honigvorräte und trotzdem bemerkte sie der Wollschweber nicht. Dieses zunächst unverständliche Verhalten des Tieres wird uns aber sogleich klar, wenn wir uns den in der vorigen Tabelle (S. 98) wiedergegebenen optischen Aufbau der Perigonc noch einmal ansehen. Die Honig-

blüten befinden sich bei *Muscari comosum* in dem gleichen optischen Zustande wie ein Blütenstand von *Muscari racemosum*, der mit einem Gelbfilterröhrchen bedeckt ist und deshalb von *Bombylius fuliginosus* nicht beachtet wird (S. 62). Dieses Gelbfilter wird bei den eben aufgeblühten Honigblüten von *Muscari comosum* durch die über den blauvioletten Zellen liegende gelbgefärbte Epidermis gebildet. Da *Bombylius fuliginosus* alle reingelben und schmutziggelben Blüten nicht beachtete, mußte dieses Schicksal auch die Honigblüten von *Muscari comosum* treffen.

Die hier zusammentreffenden Tatsachen bilden auch eine neue Stütze für die Richtigkeit des Ergebnisses jener Versuche, die gezeigt haben, daß die Fernwirkung der Honigblüten von *Muscari racemosum* auf den Wollschweber keine chemische, sondern eine optische ist.

Zum Vergleich mit den eben erörterten Beobachtungen will ich hier anführen, daß ich an einem andern Standorte Süddalmatiens, in der Krivošije, das gleiche Verhalten bei Honigbienen sah, die gewohnt waren, ihren Honigbedarf aus den Blüten von *Echium vulgare* zu decken. Diese Blüten sind sehr honigreich, die Stöcke blühen wochenlang, und so hatten die Honigbienen Gelegenheit, sich mit bedeutender Festigkeit an die blaue Farbe der von ihnen besuchten Blüten zu binden. Diese Bindung geht auch bei der Honigbiene in manchen Fällen ins „Simlose“ — vom Standpunkte der Biene aus, wenn man sich als Mensch an deren Stelle denkt. Sobald ich in die nächste Nähe eines solchen von Honigbienen besuchten, reich blühenden *Echium*stöckes einige in Wasser stehende Blütenstände von dem in der Nähe meiner dortigen Versuchsplätze nicht vorhandenen *Muscari comosum* brachte, beachteten die Honigbienen beim Abflug von *Echium*blüten gewöhnlich auch die blauen Büschel der sterilen Blüten von *Muscari comosum*, näherten sich diesen, sie umkreisend, oft so sehr, daß sie mit den Beinen zwischen den dünnen, bogig nach oben gerichteten Teilen hängen blieben — aber trotzdem kümmerte sich keine um die unmittelbar darunter befindlichen offenen Honigblüten! Und das ist um so merkwürdiger, als in der Gegend, von welcher ich diese Blütenstände zu den Experimenten an meinen wenige Kilometer davon entfernten Versuchsplatz gebracht hatte, die Honigblüten von *Muscari comosum* von den Honigbienen außerordentlich lebhaft besucht wurden. Auch die Honigbienen haben also, da sie, bei *Echium* saugend, sich an Blau gebunden hatten, die mit dem natürlichen Gelbfilter der Epidermis bedeckten *comosum*-Honigblüten nicht beachtet. Dieses Verhalten der Honigbiene enthält den Schlüssel für das Verständnis des Benehmens von *Bombylius fuliginosus*. Doch werde ich darauf erst später genauer eingehen.

d) Das Verhalten bei *Bunias erucago*.

Nachdem ich festgestellt hatte, daß die gelben Blumen keine Wirkung auf *Bombylius fuliginosus* ausübten, habe ich mir zu einem weiteren Versuche eine satt gelb blühende Pflanze ausgewählt, deren Blüten einen sehr kräftigen Duft entwickeln. Es war dies die Crucifere *Bunias erucago* L. Eine solche Blüte ist in Fig. 10 der Tafel 2 dargestellt; eine Skizze davon auch in Textfig. 22. Die aus den grünlich-gelben Kelchen hervorragenden Kronblätterteile dieser Blüten sind gesättigt zitronengelb und bilden in ihrer Gesamtheit eine Scheibe oder einen flachen Trichter von etwa 10 mm Durchmesser. Der Duft ist für uns

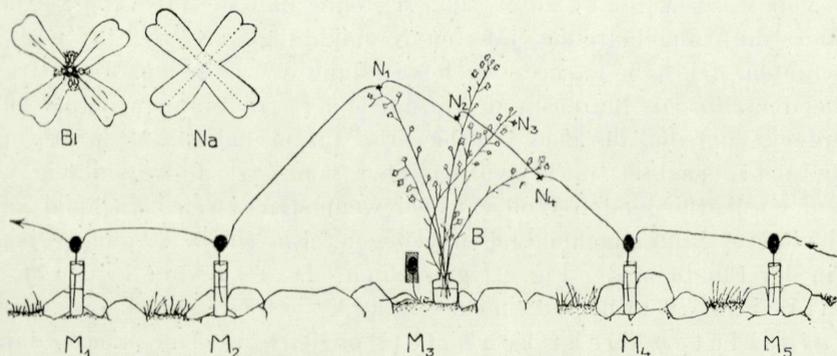


Fig. 22. Versuch mit Blüten von *Bunias erucago* und *Bombylius fuliginosus* in schematischer Darstellung.

B ein in Wasser stehender Strauß von *Bunias*-Blütenständen; Bl eine einzelne Blüte von oben gesehen (2 fach vergrößert), Na eine der von mir beim Versuch verwendeten Nachbildungen aus satt violetterm Papier, an den punktierten Linien gefaltet (2 fach vergrößert); N₁, N₂, N₃, N₄ die zwischen den Blüten von *Bunias* angebrachten Nachbildungen; M₁, M₂, M₄, M₅ Blütenstände von *Muscari racemosum* in mit Wasser versehenen Glasröhrchen als Anflugsallee aufgestellt; M₃ eine blühende Pflanze dieser Art, deren Blütenstand im Laufe des Versuches durch eine graue Papierhülse für *Bombylius* unsichtbar gemacht wurde. In die Darstellung der Versuchsanordnung ist eine der von mir beobachteten Flugbahnen des *Bombylius fuliginosus* eingezeichnet.

angenehm „süßlich“. Die Blüten sondern aus Nektarien,¹⁾ die am Grunde der Staubblätter liegen, reichlich Nektar ab, der am natürlichen Standorte von verschiedenen Hymenopteren (*Halictus Smeathmeanellus* K. und *Andrena parvula* K.) gleichmäßig ausgebeutet wurde. Diese kleinen Hymenopteren setzen sich auf die Kronblätter und zwingen sich dann mit dem Kopf und Vorderkörper zwischen den röhrig zusammenschließenden Perianthblättern und Staubfäden mit Gewalt bis zum Nektarium hinab, wobei sie infolge der Lage der Staubbeutel und Narben ohne weiteres Hinzutun die Bestäubung vermitteln. Ich stellte einen Strauß von *Bunias*-Blütenständen, der 30 besuchbare Blüten trug, zwischen den

¹⁾ Vgl. die Abbildung des Nektariums in: Bayer, August, Beiträge zur systematischen Gliederung der Crucifere, Beih. z. Bot. Zentralbl. 18 (1905), II, Abt., Taf. IV, Fig. 8 c und 8 d, und Taf. V, Fig. 8 c. (Auch in: Wettstein, R. v., Handbuch der systematischen Botanik, 2. Aufl., S. 579, Abb. 399, Fig. 2 a—c.)

Steinen des Karstbodens in einem Fläschchen mit Wasser so auf, wie es in Fig. 22 abgebildet ist. Dann befestigte ich an verschiedenen Stellen zwischen den gelben Blüten im ganzen vier einfache Blüthenachbildungen aus violetterm Papier, das ich zu diesem Zwecke mit Methylviolett gefärbt hatte. Die Farbe und Gestalt dieser Nachbildungen, die ich mit feinen versilberten Kupferdrähten auf heranreifenden Früchten befestigte, ist in Fig. 11 der Tafel 2 wiedergegeben.¹⁾ Der Strauß von *Bunias* befand sich annähernd in der Mitte einer nahezu geraden Anflugsallee von Blütenständen des *Muscari racemosum*, deren gegenseitige Abstände aus der schematischen Darstellung der Fig. 22 zu entnehmen sind. Es fanden sich sogleich die Wollschweber ein, sie flogen von Blütenstand zu Blütenstand, also von M_5 zu M_4 , dann zu M_3 und M_2 , ohne daß sie dabei die auf dem *Bunias*strauß angehefteten violetten Nachbildungen N_1 , N_2 , N_3 und N_4 beachteten. Ich habe nach dieser Feststellung den nahe am Blütenstrauß stehenden *Muscari*-Blütenstand M_3 mit einer graubraunen Papierhülle überdeckt, um ihn aus dem Wettbewerbe auszuschalten. M_3 wurde nun nicht mehr beachtet, dafür wurden aber von jetzt an regelmäßig von jedem vorüberfliegenden Wollschweber wenigstens zwei, manchmal auch drei violette Blüthenachbildungen besflogen. Ein solches Anflugsbeispiel ist in der Flugbahn der Fig. 22 gezeichnet. Dabei wurden die so zahlreich vorhandenen stark duftenden gelben *Bunias*blüten nicht beachtet, obgleich die Tiere knapp daran vorbei oder zwischen ihnen hindurch zu den violetten Papierblumen flogen! Die Wollschweber kamen derart nahe an die Papiernachbildungen heran, daß ich den Eindruck hatte, es sei dabei zu einer Berührung mit dem Rüssel gekommen. In der Versuchszeit (von 1 Uhr bis 3 Uhr nachmittags, Sonnenschein) habe ich an der Allee 11 Flüge von *Bombylius fuliginosus* beobachtet und alle diese führten zu einem ganz nahen Anflug auf die violetten Papierblumen, ohne Beachtung der natürlichen gelben Blumen.

Die gleichzeitig am Versuchsplatze vorhandenen kleinen Hymenopteren haben jedoch geradeso wie an natürlichen Standorte die Blüten von *Bunias* besucht, daneben aber auch die violetten Nachbildungen angeflogen. Der eben beschriebene Versuch zeigt also, daß selbst ein starker Duft bei sattgelber Farbe der Blumen nicht imstande war, die Farbsetigkeit der Wollschweber beim Besuch der Blüten zu beeinflussen, so daß dadurch ein für *Bombylius fuliginosus* „sinnloses“ Benehmen zustandekommt. Nebenbei zeigt dieser Versuch auch, daß innerhalb bestimmter Grenzen bei gleicher Farbe die größeren Objekte den kleineren vorgezogen wurden.

¹⁾ Die Wiedergabe des Farbtones ist gut gelungen, doch ist die Farbe im Dreifarbendruck viel zu dunkel (schwärzlich) geraten. Man muß sich somit das Original gesättigter und heller vorstellen.

e) Die Unstetigkeit des *Bombylius fuliginosus* (Ausnahmefälle).

Im darauffolgenden dritten Jahre habe ich *Bombylius fuliginosus* während des größten Teiles seiner Flugzeit nicht beobachten können, da ich damals in einer andern Gegend weilte. Als ich am Anfang des Monates Mai flüchtig Gelegenheit fand, den Ort meiner früheren Experimente zu besuchen, sah ich verhältnismäßig wenig Wollschweber, und zwar *Bombylius fuliginosus* und *Bombylius medius*, hauptsächlich auf dem noch reichlich blühenden *Cerastium litigiosum* de L e n s., da *Muscari racemosum* schon fast gänzlich verblüht war. Ich hatte auch in dieser Zeit Gelegenheit, die noch vorhandenen Wollschweber zu studieren, doch will ich hier die damals gemachten Beobachtungen nur so weit mitteilen, als sie für die vorliegende Frage von Bedeutung sind.

1. Ein *Bombylius fuliginosus* besuchte zwischen zahlreichen Blüten von *Cerastium litigiosum* auch *Aethionema saxatile* und *Thlaspi praecox*, beflog ohne Besuch eine Blüte von *Geranium columbinum*, darauf ein *Muscari racemosum*, dann beflog er eine sattgelbe Blüte einer *Ranunculus*art,¹⁾ ihr bis auf etwa 15 mm nahekommend. (Zwei Tage vorher hatte ich *Bombylius medius* zwischen Besuchen von *Cerastium* und *Muscari racemosum* die gleichen *Ranunculus*-blüten anfliegen gesehen, ohne daß dabei ein Besuch zu bemerken gewesen wäre.)

2. Ein anderer *Bombylius fuliginosus* besuchte eine solche gelbe *Ranunculus*blüte, dann *Cerastium*, hierauf wieder *Ranunculus*, eine Blüte kurz mit dem Rüssel berührend. Inzwischen wurde die Sonne von Wolken stark verdunkelt, das Tier setzte sich auf einen benachbarten Stein und schlug die Flügel zurück. Als die Sonne wieder hervorkam, flog der Wollschweber rasch auf, besuchte die Blüten dreier verschiedener Blütenstände von *Muscari racemosum*, dann einige *Cerastium*blüten, wieder *Muscari racemosum*, dann *Thlaspi praecox* und gleich darauf noch einmal einen Blütenstand von *Muscari racemosum*. Von diesem flog er weiter zu *Cerastium* und einem großen Blütenstand von *Muscari racemosum*, dann zu einer gelben *Ranunculus*blüte, sie kurz berührend; hierauf wendete er sich im Fluge über einige künstliche Versuchsobjekte, die ich hier übergehen kann, noch einmal *Cerastium* zu. Schließlich besuchte er noch *Muscari racemosum*, dann *Cerastium* und abermals *Muscari racemosum*.

¹⁾ Leider versäumte ich damals diese am Standorte nur ein einziges Mal beobachtete Art rechtzeitig zu sammeln, so daß ich heute nicht imstande bin, ihren Namen anzuführen. Es handelt sich um eine südliche Art mit schmal geschlitzten, verhältnismäßig steifen Blättern und satt gelben Blüten von der Größe und dem Aussehen der des *Ranunculus acer* L.

Von den gleichzeitig am Standorte vorhandenen kleinen Syrphiden wurde *Ranunculus* ebenfalls beachtet und flüchtig besucht. (Ende der Beobachtung 9 h 15' vm., leicht verschleierter Sonnenschein.)

Diese beiden Tiere und das im vorangegangenen Jahre beim Anflug auf eine *Scorpiurus*blüte beobachtete Tier (vgl. S. 93) sind die drei einzigen dieser Art, die ich bei gelben Blüten gesehen habe, obgleich zu Anflügen auf solche immer reichlich Gelegenheit vorhanden gewesen wäre. Hiezu muß ich hervorheben, daß es nicht an mir gelegen war, daß keine anderen Beobachtungen über den Besuch gelber Blumen zustande kamen. Ich hatte ja während der langen Flugzeit zweier aufeinanderfolgender Jahre fast täglich zahlreiche dieser Tiere im Freien beobachtet, sodaß die genannten Anflüge wirklich als Ausnahmen zu bewerten sind. Diese drei am Ende der Flugzeit beobachteten Ausnahmefälle zeigen also, daß unter Umständen auch gelbe Blüten imstande sind, den *Bombylius fuliginosus* zu sich zu lenken, und daß solche Anflüge auch zu einer Berührung der Blüte führen können.

Wir müssen uns nun die Frage vorlegen, warum *Bombylius fuliginosus* während des Höhepunktes seiner Flugzeit keine gelben Objekte beflog, wenn sie ihm auch unter noch so günstigen Umständen dargeboten wurden. Leider hatte ich keine Gelegenheit mehr, den Fall der Anflüge auf *Ranunculus*blüten zu studieren. Dabei wäre vielleicht eine unmittelbare Beantwortung der Frage möglich gewesen. Deshalb muß ich heute versuchen, auf einem Umwege aus anderen Beobachtungen einen Aufschluß über die Ursachen dieses Verhaltens zu bekommen. Einen Schlüssel dazu bietet uns *Bombylius medius*, dessen Benehmen im folgenden Abschnitt besprochen werden soll.

2. *Bombylius medius* und die Blumen.

a) Besuch von Pollenblumen.

Während *Bombylius fuliginosus* sich damit begnügte, den von den Blumen dargebotenen Nektar in sich aufzunehmen — ich habe ihn nie beim Pollenfressen beobachtet —, saugte *Bombylius medius* (vgl. S. 33, Fig. 2 b, und S. 35) den Nektar der Blüten und verschmähte dabei auch den Blütenstaub von Pollenblumen nicht. Dementsprechend fand ich im Darm des *Bombylius medius* reiche Mengen von Pollen verschiedener Arten. Das Tier verschluckte den Blütenstaub, ohne ihn zu zerquetschen. Die in seinem Darm vorhandenen Pollenkörner waren, wie mir schien, vollständig unversehrt, und wenn das Tier sich deren Inhalt zunutze machte, so konnte dies nur dadurch geschehen sein, daß einzelne Inhalts-

bestandteile durch die Haut der Pollenkörner hindurch in veränderter oder unveränderter Form ihren Übertritt in den Verdauungsapparat des Tieres gefunden haben. Manchmal mögen auch zufällig beim Nektarsaugen Pollenkörner mit hinein getrunken worden sein. Allein das Benehmen bei Pollenblumen zeigte klar, daß auch trockener Pollen von diesen Wollschweben gefressen wurde. Sehr schön konnte ich ein solches Verhalten wiederholt an den Blüten von *Cistus villosus* L. beobachten. *Bombylius medius* flog auf die Mitte der Blüte zu, näherte sich den Staubblättern, bis die Fersen aller sechs Beine diese berührten und begann, während die Flügel fortwährend weiterschwirrten, mit dem Rüssel die Antheren zu bearbeiten. Das Rüsselende bewegte sich an diesen auf und ab und nur selten stieß das Tier mit dem Rüssel zwischen die Staubfäden hinein. Diese Blüten, die nur geringfügige Spuren von Nektar ausscheiden, konnten dem Tier überhaupt nur Pollen bieten. Daß beim geschilderten Benehmen auch wirklich Pollen von *Cistus villosus* L. in das Tier hineingelangte, habe ich bei der Untersuchung des Darminhaltes bestätigt gefunden. Aber auch den Pollen von Kompositen (*Zacintha verrucosa* G ä r t n., *Reichardia picroides* (L.) R o t h., *Sonchus* sp., *Chrysanthemum cinerariifolium* (Trev.) Vis.) nahmen diese Tiere gerne in sich auf. Über den Staubblüten des *Cistus salvifolius* sah ich ebenfalls *Bombylius medius* sich schwebend aufhalten, wobei es schien, daß er auch von diesen Blütenstaub entnommen hat.

b) Besuch von Nektarblumen.

Der Nektar, welcher bei diesen Tieren trotz der Pollenaufnahme die Hauptnahrung bildet, wurde ihm von verschiedenen Blumen dargeboten. Gewöhnlich holte sich das Tier den Nektar von Blüten der *Salvia officinalis*, wo er in größeren Mengen leicht zugänglich war. Bei diesen Besuchen erwies sich *Bombylius medius* — vom Standpunkt der geschäftlich denkenden Blütenbiologie aus betrachtet — als „Honigdieb“, da er durch den Eingang der Blüten mit dem langen schmalen Rüssel bis zum Nektarium vordrang, ohne daß dabei der Schlagbaummechanismus in Tätigkeit versetzt und Blütenstaub auf den Besucher abgeladen wurde. Besonders gegen Ende des Monats Mai war *Salvia officinalis* die wichtigste Futterpflanze des *Bombylius medius*. Aber diese Pflanze, die sozusagen die Beherrscherin weiter Strecken der Karstgelände ist, konnte es sich gestatten, auch Gäste an ihren Blüten zu empfangen, die zu keiner Gegenleistung bereit waren. Die Bestäubungstätigkeit wurde ja doch in überreichem Maße durch die Honigbiene und *Chalicodoma muraria* Fabr. besorgt. Aber auch andere Blumen haben dem *Bombylius medius* Nektar dargeboten und dabei wurde vielfach die Bestäubung der betreffenden Blüten durch ihn bewirkt. Verschiedene purpurn blühende *Trifolium*arten sowie die nektarreichen, gelblichweißen

Blüten von *Lonicera implexa* Ait. wurden häufig besucht, wobei der Wollschweber den Rüssel tief in die Kronen hineinsteckte. Auch die gelben Blüten von *Brunella laciniata* L., ebenso die purpurnen von *Dorycnium hirsutum* (L.) Sér. und die blauviolettten Blütenstände von *Muscari racemosum* erhielten Besuche. Flüchtige Anflüge, die zu nichts führten, sah ich bei verschiedenen Blütenständen: bei den trüb blauviolettten Blüten von *Veronica Jacquini* Baumg. (Taf. 1, Fig. 12), den weißen Blütenständen von *Orlaya grandiflora* (L.) Hoffm., den purpurnen von *Polygala nicaeensis* Risso, *Vicia dasycarpa* Ten. (Taf. 2, Fig. 5) und *Carduus micropterus* Borb.¹⁾ und schließlich bei den sattgelben Blüten der auf S. 103 erwähnten *Ranunculus*art.

c) Besuch der Blütenstände von *Muscari comosum*.

An manchen Stellen jener Gegend, in welcher ich meine *Bombylius*-Untersuchungen durchführte, waren auf den südseitigen, schwach mit Sträuchern bestandenen Karsthängen in großer Zahl blühende Pflanzen von *Muscari comosum* vorhanden. Dazu waren außer den beiden *Cistus*-arten noch *Veronica* und purpurne Orchideen (*Orchis quadripunctata* Cyr.) in Blüte. An diesen Stellen besuchte *Bombylius medius* vor allem die Honigblüten von *Muscari comosum*, also jene Teile der Blütenstände, welche *Bombylius fuliginosus* bei allen Versuchen vollständig verschmäht hatte. Aus solchen Honigblüten pflegte *Bombylius medius* fast seinen ganzen Bedarf an Nektar zu decken. Wenn er an solchen Blumen saugte, so benahm er sich dabei geradeso wie *Bombylius fuliginosus* bei den Honigblüten von *Muscari racemosum*: er hielt sich mit den vorderen Beinen an den zurückgebogenen Perigonzipfeln fest und führte, während die Flügel weiterschwirrten, den Rüssel so tief wie möglich in die Blüte ein. Das Besondere aber lag dabei in der Art, wie sich *Bombylius medius* den *comosum*-Blütenständen näherte. Er kam zunächst geraden Fluges auf die blauviolettten bis rotviolettten Büschel der langgestielten sterilen Blüten zu, aus deren nächster Nähe senkte er sich dann im Fluge herab und begab sich zu den Honigblüten, wo er sogleich zu saugen begann. Diese Art der Annäherung ist in Fig. 23 schematisch dargestellt. Man vergleiche diese mit Fig. 21 auf S. 99. Der Beginn der Anflugbewegung stimmt mit dem bei *Bombylius fuliginosus* ganz überein, doch findet dieser nicht den Weg zu den Honigblüten, sondern fliegt von den sterilen Blüten unmittelbar weiter zu dem nächsten Objekt, dessen Farbe ihn unmittelbar anzieht.

Daß *Bombylius medius* den Weg zu den Blütenständen von *Mus-*

¹⁾ *Carduus micropterus* Borbas wird von L. Adamovič in seinem Buche: Die Pflanzenwelt Dalmatiens (Leipzig 1911; Taf. 10 und S. 34, 68, 102) als *Carduus chrysanthus* angeführt.

cari comosum durch deren optische Fernwirkung findet, habe ich durch die Windmethode festgestellt. Es bleibt noch zu untersuchen, wie das Tier von dem sterilen Blütenbüschel den Weg zu den Honigblüten findet. Man könnte zunächst daran denken, daß es der Duft sei, der die Tiere anlockt; dagegen spricht aber, daß in der stets bewegten Luft des erwähnten Standortes ein von den Honigblüten abgegebener Duft in den allermeisten Fällen mit dem Winde nach der Seite, also parallel zum Erdboden abgeweht wurde, während aber *Bombylius medius* nach dem Anflug der violetten sterilen Blüten einen meist zur Windrichtung senkrecht stehenden Weg von mehr als 5 cm Länge über die noch geschlossenen Honigblüten hinab zu den nächsten offenen Blüten zurückzulegen hatte. Dazu sei bemerkt, daß in allen den zahllosen Fällen,

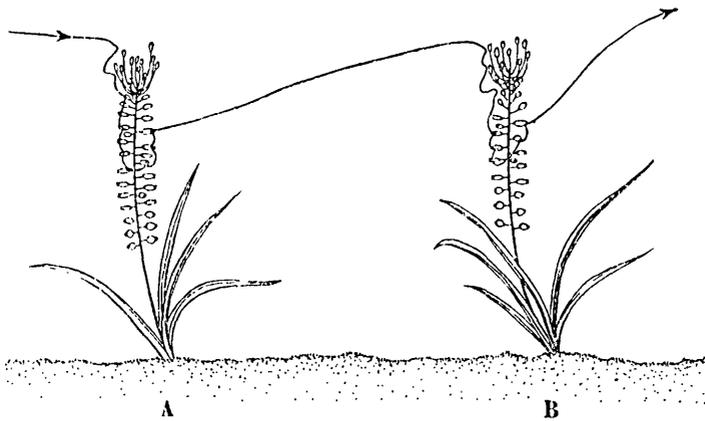


Fig. 23. Flugbahn des *Bombylius medius* beim Besuche der Blütenstände von *Muscari comosum*.

$\frac{1}{2}$ der nat. Größe.

wo ich den Anflug des *Bombylius medius* auf den violetten Schopf von *Muscari comosum* sah, das Tier auch den Weg herunter zu den Honigblüten fortsetzte. Würde aber der Duft dem Tier den Verbindungsweg zwischen den beiden Blütenformen weisen, dann müßte es öfters, wenn der Wind den Duft gerade nicht nach oben hinauf geweht hätte, nur die sterilen Blüten allein befliegen, ohne die Honigblüten zu beachten. Somit bleibt nur die Möglichkeit der Annahme, daß für den *Bombylius medius* die Verbindung zu den Honigblüten auf optischem Wege hergestellt wird, und dies ist ohne weiteres möglich, da ja *Bombylius medius* auch sonst ebenso violette wie gelbe Blumen zu besuchen pflegte. Derselbe Umstand also, welcher den *Bombylius fuliginosus* verhinderte, zu den Honigblüten zu gelangen, die gelbe Farbe der Epidermis, bewirkte bei *Bombylius me-*

dus gerade das Gegenteil: er führte ihn zu jenen. Durch diese Erkenntnis haben wir in *Muscari comosum* ein Beispiel gewonnen, das uns in der schönsten Weise einen Fall mit scharf getrennter optischer Fernwirkung und Nahwirkung zeigt. Die optische Fernwirkung auf *Bombylius medius* besorgt das lebhaft violett der sterilen Blüten und ihrer Stiele; die optische Nahwirkung geht jedoch von der gelben Farbe der Honigblüten selbst aus. Da aber die gelbe Farbe auf *Bombylius medius* (z. B. bei den sattgelben Kompositen) auch in die Ferne wirken kann, so zeigt uns dieser Fall weiter, daß im Wettbewerbe der von den verschiedenen Blüten eines *comosum*-Blütenstandes zurückgestrahlten farbigen Lichter das verhältnismäßig satte Violett gegenüber dem trüben, weitweniger gesättigten Gelb und Braun die größere Wirkung in die Ferne auszuüben vermag.

3. *Bombylius fulvescens* und sein Blütenbesuch.

Bombylius fulvescens fliegt zunächst noch gleichzeitig und an denselben Plätzen mit *Bombylius fuliginosus*, aber sehr bald nimmt dieser an Zahl ab und verschwindet gänzlich. Sozusagen als sein Vertreter ist mittlerweile der kleine gelbbraune Wollschweber *Bombylius fulvescens* aufgetreten, der in weit geringerer Zahl Ende Mai und Anfang Juni neben *Bombylius fuliginosus* die Blumen besuchte. Sehr gut sah ich das Benehmen des *Bombylius fulvescens* an den Blüten von *Salvia officinalis* L., die er häufig besuchte. Er ließ sich flügelstirrend auf dem Eingang der Blüte nieder, umklammerte mit den vier vorderen Beinen die beiden Seitenlappen der Unterlippe, legte die Hinterbeine irgendwie um den Mittellappen und führte den Rüssel soweit wie möglich gegen den Blütengrund ein. Bei kurzen Blüten erlangte er dabei den Nektar und der Rüssel wurde mehrmals hintereinander für verschieden lange Zeit durch den Haarkranz des Blütengrundes hineinsteckt. Während des Saugens schwirrten meist die Flügel weiter, nur manchmal setzten sie für kurze Zeit in ihrer Bewegung aus, ohne daß sie dabei in ihre Ruhelage gebracht wurden. Bei diesen Besuchen kam der Hebelmechanismus der Staubblätter niemals in Tätigkeit, da der Rüssel unterhalb der sterilen Antheren eingeführt wurde. Von *Bombylius fulvescens* wurden aber nicht nur die offenen Blüten von *Salvia officinalis*, sondern auch die noch geschlossenen angefliegen, wobei in diesem Falle auch eine Berührung der Kronaußenfläche mit dem Rüssel stattfinden konnte.

Neben Salbei pflegte *Bombylius fulvescens* auch andere Blüten zu besuchen: *Teucrium chamaedrys* L., *Satureja Juliana* L., *Trifolium dalmaticum* Vis. und *Aethionema saxatile* (L.) Br., ohne daß im Besuche dieser Blüten von weißer bis purpurner Farbe irgendeine Stetigkeit hinsichtlich der einzelnen Farben zu beobachten gewesen wäre. Daneben sah ich auch Anflüge auf Blüten von *Lonicera implexa* Ait. und *Polygala nicaeensis* Risso, die aber zu keinem Besuche führten. Dagegen zeigte sich bei *Bombylius fulvescens* eine ausgesprochene Stetigkeit negativer Art gegenüber den gelben Blumen: die am Standorte oft sehr häufigen gelben Blüten von *Genista silvestris* Scop. wurden von ihm nicht beachtet, die dazwischen spärlich stehenden andersfarbigen Blüten aber zum Besuch ausgewählt! So sah ich ein solches Tier zuerst zahlreiche Blüten des Salbei besuchen, dann die von *Teucrium chamaedrys*, darauf die noch nicht fruchtenden Blüten einer Pflanze von *Aethionema saxatile* und einige der winzigen purpurnen Blüten von *Satureja juliana*, während es die daneben in größerer Menge vorhandenen gelben Blütenstände des Ginsters unbeachtet ließ.

Nur einmal setzte sich *Bombylius fulvescens* auf gelben Blüten (*Trifolium campestre*) nieder, aber nicht, um sie zu besuchen, sondern um sich mit zurückgeklappten Flügeln darauf zu sonnen, nachdem er kurz zuvor in derselben Weise auf einem Stein und auf einer *Bromus*ähre gegessen hatte. Dieser Fall kommt somit bei der Bewertung der Blütenfarben nicht weiter in Betracht.

Ich habe *Bombylius fulvescens* nie beim Fressen von Blütenstaub gesehen, trotzdem fand ich im Darm eines Tieres zahlreiche, meist gleichartige Pollenkörner, deren Artzugehörigkeit ich leider nicht feststellen konnte. Es könnte sein, daß auch dieser Wollschweber manchmal Pollen in sich aufgenommen hat, es ist aber auch möglich, daß es sich in dem erwähnten Falle nur um jenen Pollen handelte, der beim Saugen zufällig in den Verdauungstrakt hineingelangt war. Auch dieser Blütenstaub war wie der im Darne des *Bombylius medius* anscheinend ganz unversehrt.

4. Zusammenfassender Vergleich und Bewertung des Verhaltens von *Bombylius fuliginosus* als natürliche Bindung.

In den Arten der Gattung *Bombylius* besitzen wir jene Dipteren, welche im Bau der Mundwerkzeuge innerhalb ihrer Ordnung nahezu jenen Grad von Differenzierung und Spezialisierung für den Blütenbesuch erreicht haben, der die Apiden unter den Hymenopteren auszeichnet. Wir dürfen deshalb beim Aufsuchen der Beziehungen der Gattung *Bombylius* zu den Blumen der Vermutung nachgehen, daß auch bei dieser Gattung möglicher-

weise durch oftmals wiederholte Besuche von Objekten bestimmter Farbe eine Bindung an diese eintreten könnte, geradeso wie dies für die Honigbienen bereits einwandfrei festgestellt wurde. Es ist in der Art des Lebens der Wollschweber begründet, daß wir mit ihnen nicht solche Fütterungsversuche anstellen können, wie sie mit Leichtigkeit bei Honigbienen durchgeführt werden konnten. Wir vermögen nur das eine zu tun, daß wir eine bestimmte Art von *Bombylius* herausgreifen und in einer bestimmten uns bekannten Umwelt in ihrem ganzen Verhalten beobachten und durch Einzelversuche prüfen, um dadurch Aufschluß darüber zu bekommen, wieweit die Gesamtheit der Blüten einer von den Wollschwebnern bewohnten Gegend das allgemeine Verhalten dieses Tieres gegenüber den Blumen beeinflussen kann.

Eine solche Sachlage, die zur Beantwortung dieser Frage geeignet schien, ergab sich für *Bombylius fuliginosus* im Klüstenkarste der Halbinsel Lustica, welche den südlichen Geländeteil am Eingange in die Bucht von Cattaro (Süddalmatien) bildet. Während der Flugzeit zweier aufeinanderfolgender Jahre habe ich *Bombylius fuliginosus* in ausgedehntem Maße studiert. Ich sah ihn an Blüten saugen, aber niemals habe ich ihn beim Pollenfressen gesehen. Diesen Umstand müssen wir hier festhalten. Es waren ja mancherlei Blumen (besonders gegen Ende seiner Flugzeit) vorhanden, die ihm geradeso Pollen dargeboten haben wie dem *Bombylius medius*, der sich dieser Pollenmassen auch zu seiner Ernährung bediente. Die in der Macchia reichlich vorhandenen Blüten von *Cistus salvifolius* und *Cistus villosus* gaben hiezu ja andauernd gute Gelegenheit, und doch hat *Bombylius fuliginosus* diese Blumen nur sehr flüchtig angefliegen und sich nicht an ihnen aufgehalten. Bei gelben Kompositen und *Helianthemum obscurum* habe ich überhaupt keinen Anflug beobachtet. Wir müssen also annehmen, daß *Bombylius fuliginosus* seinen Nahrungsbedarf ausschließlich mit dem Nektar der Blumen deckt und nicht den Trieb besitzt, sich hiezu auch des Pollens zu bedienen. Von dieser Feststellung ausgehend, müssen wir nun trachten, die Gemeinsamkeiten jener nektarführenden Blumen herauszufinden, die von *Bombylius fuliginosus* besucht wurden. Rufen wir uns das auf Seite 90 ff. Gesagte ins Gedächtnis zurück, so werden wir die auffallende Tatsache finden, daß sich unter den von ihm besuchten Blumen keine gelben befinden. Sonstige Gemeinsamkeiten in Farbe, Helligkeit und Duft sind bei den besuchten Blüten nicht vorhanden. Wir müssen uns fragen, warum die am Standorte häufigen hellgelben Blüten von Leguminosen (*Hippocrepis comosa*, *Lotus corniculatus* und *Lathyrus aphaca*) von dem Tiere nicht beachtet wurden. Dies ergibt sich daraus, daß die für ein Insekt in Betracht kommenden Blütenprodukte hier derartig fest von den Blumenblättern eingeschlossen sind, daß sie nur den dazu besonders befähigten Hymenopteren, nicht aber den Dipteren zugänglich sind. (Diese Blüten werden deshalb auch als

Hymenopterenblumen bezeichnet.) Und wenn ab und zu ein gelbes Köpfchen einer Komposite dem Tier entgegentritt, so könnte es ihm außer dem verschmähten Pollen nur tief verborgene geringfügige Mengen von Honig bieten, während doch *Bombylius* ähnlich wie die Schwärmer sich gerne an Blumen mit rasch zugänglichen reichlicheren Mengen von dünnflüssigem Nektar aufzuhalten pflegt. Und nun traf es sich, daß alle diese Blumen, die dem Tiere nichts bieten konnten, im ganzen oder an den in Betracht kommenden Teilen lebhaft gelb waren: die gelben Leguminosenblüten, die gelben Köpfchen der Ligulifloren, die gelben, weiß umrahmten Tubuliflorenkörbechen, die *Cistus*-Blüten mit ihrem mächtigen, sattgelben Androeceum auf weißem oder purpurnem Grunde und die im Ganzen lebhaft gelben Blüten von *Helianthemum obscurum*. Es ist deshalb klar, daß bei *Bombylius fuliginosus* keine „Vorliebe“ für gelbe oder teilweise lebhaft gelbe Blumen entstehen konnte. Das Gleiche gilt auch für *Bombylius fulvescens*, der auch die weitaus häufigeren gelben Ginsterblüten, die neben spärlicheren purpurbühenden Labiaten standen, nicht beachtete und nur diese besog und besuchte. Wir müssen uns nun fragen, ob wir diese „Vorliebe“ für die nicht gelben Blumen uns gerade an diesen Standorten und in dieser Zeit entstanden und nur vorübergehend wirksam denken müssen, oder ob es sich um einen Fall von „vererbtem Gedächtnis“ handelt, in dem die durch Generationen gleich wirkende Umwelt und die dadurch entstandene Erfahrung *Bombylius fuliginosus* in der Zeit meiner Untersuchungen an allen gelben Objekten achtlos vorübergehen ließ. Meine Beobachtungen sprechen für die zuerst genannte Möglichkeit, da ich am Ende der Flugzeit des *Bombylius fuliginosus* doch einige wenige Anflüge auf gelbe Blumen (vgl. S. 103), zum Teil mit Besuchen, festgestellt habe. Wir sind somit berechtigt, anzunehmen, daß *Bombylius fuliginosus*, wenn auch vielleicht in einem geringeren Grade als die Honigbiene, die Fähigkeit besitzt, sich vorübergehend an die Farben jener Blumen zu binden, die ihm eine ausreichende Menge leicht zugänglichen Nektars darbieten. Durch eine solche Bindung kann aber manchmal ein Erfahrungszustand eintreten, der das Tier auch an solchen Blumen achtlos vorüberfliegen läßt, die eine vollkommen geeignete Futterquelle wären. Dies trat bei den Honigblüten von *Muscari comosum* ein, die durch die gelbe Farbe der Epidermis ihre sonstigen für *Bombylius fuliginosus* brauchbaren Eigenschaften sozusagen geheimhielten.

Diese Bindung des *Bombylius fuliginosus* ist aber keine einfache Sache, denn man muß berücksichtigen, daß gleichmäßig beachtet wurden: weiße, hellblaue, dunkelblaue, hellviolette, dunkelviolette, hellpurpurne und dunkelpurpurne Blumen mit den dazwischenliegenden Übergängen. Dieses Verhalten zeigt uns, daß einerseits die hellsten Blumen, die für uns rein weißen, von *Bombylius fuliginosus* angefliegen wurden, andererseits aber auch die weniger hellen, wenn nur ihr Farbenton der Blaugruppe, den sogenannten „kalten Farben“, angehörte.

Da aber die von *Bombylius fuliginosus* nicht beachteten sattgelben Blumen ebenfalls sehr hell waren, jedoch weniger hell als die weißen, so zeigt uns dieses Verhalten an sich schon, daß das Tier die Blumen, die weniger hell waren als die für uns weißen, nur nach der Qualität (Zusammensetzung nach Lichtern bestimmter Wellenlänge) und nicht nach der Quantität (Intensität) des von ihnen zurückgeworfenen Lichtes unterschied und beachtete. Und damit ist auch schon gesagt, daß dieselbe physikalische Grundlage, die uns jene Blüten ohne Rücksicht auf die Menge des zurückgeworfenen Lichtes farbig erscheinen läßt, auch die Ursache des Farbenunterscheidungsvermögens des *Bombylius* sein muß. Wir sehen aber auch weiter aus dem Verhalten des *Bombylius fuliginosus*, daß die Bindung geradeso wie bei der Honigbiene außer auf die weiße nur auf die gelbe und blaue Gruppe möglich ist. Diese beiden Gruppen sind getrennt durch das Grün, das als die Farbe der für *Bombylius* ebenso wie für die Honigbiene vollständig belanglosen Pflanzenblätter von den genannten Tieren überhaupt nicht beachtet wird. Über die Bindungsmöglichkeiten an reines Rot braucht hier nicht gesprochen zu werden, da ein solches in der Natur nicht vorkam. Bei *Bombylius medius*, der sich ebenso des Pollens wie des Nektars zu seiner Ernährung bediente, konnte aber eine derartige Bindung an eine bestimmte Farbengruppe bei den am Flugorte vorhandenen Blüten nicht zustande kommen. Für ihn waren die gelben Blumen ebenfalls eine Quelle der Nahrung und dadurch konnte auch gleichzeitig eine Bindung an gelbe Blumen entstehen. Die Folge davon war aber, daß sich *Bombylius medius* dann gleichmäßig allen ihm entgegnetretenden Blumen der Karstflora zuwendete und aus ihnen bald Nektar, bald Pollen entnahm, auch in einem Fluge und unmittelbar hintereinander.¹⁾ Deshalb konnten ihm auch die Honigblüten von *Muscari comosum* nicht entgehen. Zunächst lockten ihn die blauvioletten Blüten des sterilen Schopfes von ferne an, und nachdem ihm dort nichts geboten wurde, bewegte er sich weiter zum nächsten farbigen Objekt,

¹⁾ Die in Mitteleuropa einheimischen Wollschweber pflegen entsprechend der Art der gleichzeitig vorhandenen Blumen meistens unstet zu sein. Sie verhalten sich gewöhnlich so, wie sich *B. medius* in Süddalmatien verhielt. Darüber findet man zahlreiche Angaben in den Werken von Hermann Müller (Alpenblumen, Befruchtung der Blumen durch Insekten). Diese Hinweise auf den Blütenbesuch der Wollschweber sind jedoch sehr kurz und enthalten keine Bemerkung über deren Farbstetigkeit. Dagegen konnte ich selbst an dem meist unsteten *B. major* in der Umgebung von Wien ebenfalls das Zustandekommen einer das Gelb ausschließenden Bindung an die Farbe der Blumen beobachten. Diese trat an solchen Flugplätzen ein, wo die von ihm sehr eifrig besuchte *Glechoma hederacea* L. (Lippenblütler mit violetten Blüten) in weit überwiegendem Maße unter anderen Blumen vorherrschte. Er verhielt sich dann so wie *B. fuliginosus* am Höhepunkt seiner Flugzeit.

und dieses waren eben die darunter befindlichen gelb und braun gefärbten Honigblüten.

Es scheint zunächst sicher zu sein, daß bei den weißen Blumen die große Helligkeit, also die Intensität des von ihnen zurückgeworfenen Lichtes, die Wollschweber anlockt. Doch ist es für mich nicht entschieden, daß es sich nur darum handelt. Es gab zu denken, daß mir nie Anflüge auf weiße Papiere gelangen, trotzdem ich weiße Objekte von der Größe der Blumen verwendete und diese auch auf dunklem, selbst schwarzem Grunde darbot. Es ist nicht unmöglich, daß das Blumenweiß für das Lichtempfinden des *Bombylius* zu den Lichtern der Blaugruppe zu rechnen ist, indem sich auf der Epidermis ja stets das blaue Himmelslicht spiegelte und dadurch auch oft für mein Auge einen bläulichen Ton hervorrief. Es wäre somit das Blumenweiß als ein sehr helles, wenn auch verhältnismäßig sehr ungesättigtes Blau aufzufassen, dessen Blaugehalt aber vielleicht wegen der großen Sättigung des blauen Himmelslichtes ¹⁾ noch immer eine ausreichende Farbenempfindung im *Bombylius* hervorrufen könnte. Auch ist zu erwähnen, daß die weißen Blumen, z. B. die *Cerastium*-Blüten, im hellsten Sonnenschein auf nahezu weißen Kalkfelsen, wo sie dem geblendeten menschlichen Auge kaum mehr deutlich sichtbar sind, für die Wollschweber noch unverändert wahrnehmbar zu sein scheinen. Vielleicht bewirkt auch die papillöse Epidermis der Blumenblätter im allgemeinen durch die Art ihrer Reflexion einen bestimmten besonderen Effekt im optischen oder physiologischen Apparat der Facettenaugen. Diese Möglichkeiten sind jedoch Gegenstand einer eigenen Untersuchung, die ich aus dem Rahmen der vorliegenden Arbeit ausgeschlossen habe.

D. Allgemeine Bemerkungen über das Farbsehen des *Bombylius fuliginosus* und das der Honigbiene.

Meine Versuche mit *Bombylius fuliginosus* haben ergeben, daß die Blumen durch optische Fernwirkung des von ihnen zurückgeworfenen Sonnenlichtes den für die Pollenübertragung tätigen Wollschweber anlocken. Der Duft spielt dabei keine Rolle. Damit ist ein wichtiger Teil der Frage nach den Mitteln, mit welchen diese Insekten den Weg zu

¹⁾ Vgl. Exner, F. und E., Die physikalischen Grundlagen der Blütenfärbungen. Sitz.-Ber. d. Wiener Akad. d. Wissensch., math.-nat. Kl., Bd. CXIX (1910), Abt. I, S. 236; ferner Exner, F., Zur Charakteristik der häßlichen und schönen Farben, Wiener Akad. XCI (1902), Abt. II a, S. 919.

den Blumen finden, erledigt. Aber noch bleibt das für den Biologen immer gleich anziehende Thema: die Frage nach der ökologischen Bedeutung der Blumenfarben, zum Abschluß zu bringen. Gerade um diese Frage dreht sich heute der Streit. Heß hat durch seine zahlreichen Arbeiten, die dem Lichtsinn der niederen Tiere gewidmet waren und sehr bemerkenswerte Ergebnisse gezeitigt hatten, der ganzen Behandlung der Frage einen mächtigen Anstoß gegeben, zumal er durch seine Untersuchungen zu einem Ergebnisse kam, das den Auffassungen der meisten Biologen widersprach. Wir müssen dabei eingestehen, daß diese Forscher der von Konrad Christian Sprengel aufgestellten und seither wenig veränderten Theorie von der ökologischen Bedeutung der Blumenfarben oft nur deshalb zustimmten, weil sie, wenn auch nicht genügend begründet, so doch bis heute noch nicht widerlegt schien und weil sich diese Auffassung bequem in die übrigen Anschauungen über die Wechselbeziehungen in der Natur einfügen ließ. Diese Theorie hatte seit ihrer Entstehung viel dazu beigetragen, daß unsere Kenntnisse über Blumen und Insekten vertieft wurden, sie hatte aber andererseits bei weniger kritisch veranlagten Forschern sehr viel unwissenschaftliche Arbeit hervorgebracht, die den Gang der Erkenntnisse weit mehr zurückgehalten als gefördert hat. Heß gebührt das Verdienst, in diese Angelegenheit neues wissenschaftliches Leben hineingebracht zu haben.¹⁾ Heß bezweifelt nicht, daß in vielen Fällen die Anlockung der die Blüten besuchenden Insekten auf optischem Wege, also durch optische Fernwirkung der Blumen geschieht. Doch hält er es für unmöglich, den Insekten ein dem menschlichen irgendwie vergleichbares Farbsehen zuzusprechen, weil die nach seiner Meinung unerläßliche Grundlage, die Übereinstimmung mit den Helligkeitswerten beim Menschen nach seinen Versuchsergebnissen nicht vorhanden ist. Ich bin zur Überzeugung gelangt, daß Heß den Begriff des Farbsehens viel zu eng nimmt. Es ist im wissenschaftlichen Denken nicht erforderlich, daß man nur dann von einem Farbsehen blütenbesuchender Insekten sprechen darf, wenn deren Lichtsinn in allen physiologischen Merkmalen mit dem des farbtüchtigen Menschen übereinstimmt. Es stimmt ja auch zum Beispiel die Verdauung im Darmsystem einer Schmetterlingsraupe nicht in allen physiologischen Merkmalen mit der Verdauungstätigkeit des Menschen überein, und trotzdem sprechen wir in beiden Fällen mit Recht von Verdauung. Dies gilt für die meisten Begriffe in der Physiologie, denn ohne eine gewisse Plastizität und Weite in der Begriffsbildung wäre nie eine Ordnung in den wissenschaftlichen Gebieten zustande gekommen. Frisch hat wohl aus demselben Grunde in seiner

¹⁾ In früherer Zeit hatten die Einwände von Bonnier, Plateau u. a. (vgl. darüber Frisch, K. v., Der Farbensinn und Formensinn der Biene) anregend auf dieses Forschungsgebiet gewirkt.

Erwiderung¹⁾ gegen Heß bemängelt, daß dieser nur ein Merkmal der totalen Farbenblindheit des Menschen im Lichtsinne der Insekten gefunden hat (nämlich die Gleichheit der Verteilung der Helligkeiten) und, darauf gestützt, die Ansicht vertritt, daß dadurch die vollständige Übereinstimmung zwischen dem Lichtsinn der total farbenblinden Menschen und dem der Insekten erwiesen sei. Zur Rechtfertigung gegen diesen Vorwurf sagt Heß in seiner letzten Arbeit,²⁾ daß er durch seine Versuche nicht ein Merkmal der totalen Farbenblindheit, sondern deren unzählige gefunden hat. Damit ist aber die Diskussion zwischen Heß und Frisch zu einem Wortstreit geworden, der auf diesem Wege zu keinem Ziel führen kann.

Wir tun also weiter gut daran, uns an die in den Versuchen gefundenen Tatsachen zu halten und hervorzuheben, daß auf Grund des unerläßlichen Vergleiches mit dem menschlichen Verhalten bei den Versuchen mit grauen und farbigen Objekten für die Honigbienen und Wollschweber bis heute keine andere Möglichkeit gedacht werden kann, als daß diese Tiere bestimmte, uns farbig erscheinende Objekte von der verschiedenen grauen Umgebung auf Grund eines eigenen, wenn auch von dem des Menschen vielfach verschiedenen Farbensehens herauszufinden vermögen. Statt des in den früheren Abschnitten dieser Arbeit verwendeten vorläufigen Ausdruckes „Farbenunterscheidungsvermögen“ können wir also mit ausreichender Berechtigung (mit der oben gemachten Einschränkung) den Ausdruck „Farbensehen“ verwenden, solange nicht Tatsachen vorliegen, welche die Ergebnisse der Bindung an die für uns gelben und ebenso an die für uns blauen Objekte in befriedigender Weise anders erklären. Die Versuche, die Heß in seiner interessanten Arbeit über den Lichtsinn der Krebse³⁾ gemacht hat, um mit Hilfe der Wirkung der für uns unsichtbaren kurzwelligen Lichtstrahlen die bisher als Farbensehen gedeuteten Erscheinungen zu erklären, scheinen mir für den vorliegenden Zweck noch keine eindeutige Grundlage zu geben, wenn vielleicht auch später für gewisse Fälle in ihren Ergebnissen ein Schlüssel für das Verständnis des Farbensehens der Insekten gefunden werden könnte.

Die dargelegte Auffassung, daß das Farbensehen der Honigbienen und Wollschweber nicht notwendig unmittelbar mit den bei den Menschen vorkommenden Typen des Farbensehens übereinstimmen muß, bekommt eine Stütze durch die phylogenetische Spekulation. Wir haben in den Honigbienen ebenso wie in den Wollschweben die an den Blumen-

¹⁾ Frisch, K. v., Zur Streitfrage nach dem Farbensinne der Bienen, Biol. Zentralblatt 1919, Bd. 39, S. 123 f.

²⁾ Heß, C. v., Beiträge zur Kenntnis des Lichtsinnes bei Wirbellosen. Pflügers Archiv 1920, Bd. 183, S. 167. Anm.

³⁾ Pflügers Archiv 1919, Bd. 174, S. 273 f.

besuch am weitesten angepaßten Gattungen ihrer Familien vor uns. Andererseits aber ist bei den „tiefer“ stehenden Gattungen ihrer Verwandtschaft eine so gut arbeitende optische Fernorientierung nach den Blumen nicht vorhanden und bei jenen Tieren, die wir als die am wenigsten veränderten Nachkommen ihrer gemeinsamen Vorfahren ansehen, überhaupt nicht erkennbar. Wir dürfen daher annehmen, daß das Farbensehen der Insekten und das der Wirbeltiere seit deren Abzweigung von den gemeinsamen Vorfahren sich unabhängig voneinander auf Grund einer für beide selbständigen Entwicklung der Sinnesorgane und des dazugehörigen Nervensystems ausgebildet hat. Wenn wir dazu noch den Bau des Empfangsapparates (Sinnesorgan) und den des dazugehörigen Zentralorgans der Insekten und der Wirbeltiere vergleichend betrachten, so wird sich in uns noch mehr die Auffassung festigen, daß so verschieden gebauten Organen auch eine teilweise voneinander verschiedene Ausbildung physiologisch gleicher Funktionen zukommen muß.

*

Somit kann ein Teil der von K. Chr. Sprengel begründeten Lehre von der ökologischen Bedeutung der Blumenfarben ohne Anstand auch in die heutige Blütenbiologie hinübergenommen werden. Als Einschränkung muß jedoch dabei hervorgehoben werden, daß die bisher genauer untersuchten Insekten: die Honigbienen und die Wollschweber, hinsichtlich der von uns als rein rot und blaugrün bezeichneten Objekte eine andere optische Empfindung besitzen dürften und daß diese beiden Farbengruppen keine anlockende Wirkung auf solche Tiere beim Nahrungsuchen ausüben vermögen.

Jedenfalls ist aber die Frage nach der Art des Farbsehens der Insekten und die der ökologischen Bedeutung der Einzelheiten in den Blumenfarben und Blumenzeichnungen heute noch nicht endgültig entschieden. Die vorliegende Arbeit bringt jedoch neue Beobachtungstatsachen, die dazu beitragen werden, diese Angelegenheit der Entscheidung näherzubringen.

Tafel-Erklärung.

Tafel 1.

(Farbige Bilder.)

- Fig. 1. Blütenstand von *Muscari racemosum* (L.) Lam. et DC. $\frac{4}{3}$ der nat. Größe.
„ 2. Verblühter Blütenstand derselben Art mit heranwachsenden Früchten.
 $\frac{4}{3}$ der nat. Größe.
„ 3. Abnorm lockerer Blütenstand (oberes Ende) von *Muscari comosum* (L.) Mill.,
der dadurch besonders deutlich den Aufbau des sterilen Endschofpes
erkennen läßt. $\frac{4}{3}$ der nat. Größe.
„ 4. Blüte von *Cerastium litigiosum* de Lens. $\frac{2}{1}$ der nat. Größe.
„ 5. Blüte von *Ornithogalum umbellatum* L. $\frac{4}{3}$ der nat. Größe.
„ 6. Stück des Blütenstandes von *Thlaspi praecox* Wulf. $\frac{4}{3}$ der nat. Größe.
„ 7. Eine Blüte von *Thlaspi praecox* Wulf. $\frac{10}{3}$ der nat. Größe.
„ 8. Blüte von *Aethionema saxatile* (L.) R. Br. $\frac{4}{1}$ der nat. Größe.
„ 9. Farbiges Sprossende des Blütenstandes von *Salvia horminum* L. (Varietät
mit rosenroten Hochblättern.) $\frac{4}{3}$ der nat. Größe.
„ 10. Eine Blüte derselben Pflanze. $\frac{4}{3}$ der nat. Größe.
„ 11. Blüte von *Cynoglossum officinale* L. $\frac{10}{3}$ der nat. Größe.
„ 12. Blüte von *Veronica Jacquinii* Baumg. $\frac{8}{3}$ der nat. Größe.

Tafel 2.

(Farbige Bilder.)

- Fig. 1. Blüte von *Geranium purpureum* Vill. $\frac{10}{3}$ der nat. Größe.
„ 2. Blüte von *Geranium molle* L. $\frac{8}{3}$ der nat. Größe.
„ 3. Blüte von *Geranium columbinum* L. $\frac{8}{3}$ der nat. Größe.
„ 4. Blüte (unausgebleicht) von *Thymus longicaulis* Presl. $\frac{8}{3}$ der nat. Größe.
„ 5. Blüte von *Vicia dasycarpa* Ten. $\frac{8}{3}$ der nat. Größe.
„ 6. Blüte von *Vicia cordata* Wulf. $\frac{10}{3}$ der nat. Größe.
„ 7. Blüte von *Lotus corniculatus* L. $\frac{2}{1}$ der nat. Größe.
„ 8. Blüte von *Lathyrus aphaca* L. $\frac{2}{1}$ der nat. Größe.
„ 9. Blüte von *Lathyrus sphaericus* Retz. $\frac{8}{3}$ der nat. Größe.
„ 10. Blüte von *Bunias crucago* L. $\frac{7}{3}$ der nat. Größe.
„ 11. Papiernachbildung für den *Bunias*-Versuch (vgl. S. 102). $\frac{7}{3}$ der nat. Größe.

- „ 12. Blumenblatt von *Papaver rhoeas* L. $\frac{2}{3}$ der nat. Größe.
- „ 13. Blüte von *Punica granatum* L. $\frac{2}{3}$ der nat. Größe.
- „ 14. Blüte von *Helianthemum obscurum* Pers. $\frac{1}{3}$ der nat. Größe.
- „ 15. Blumenblatt von *Cistus salvifolius* L. $\frac{4}{3}$ der nat. Größe.
- „ 16. Blumenblatt von *Cistus villosus* L. $\frac{4}{3}$ der nat. Größe.

Tafel 3.

(Lichtbilder.)

- Bild 1, 2 und 3. *Bombylius fuliginosus*, an Blüten des *Muscari racemosum* saugend, von verschiedenen Seiten gesehen. Die Blütenstände steckten mit ihren Stielen in Wassergläschen. (Etwas vergrößert.)
- „ 4. Anflug eines *Bombylius fuliginosus* gegen das obere Ende einer Blüten- traube von *Muscari racemosum*.
 - „ 5. Anflug eines *Bombylius fuliginosus* auf den sterilen Blütenschopf von *Muscari comosum*. (Vgl. Stereobild 1 der Tafel 4.)
 - „ 6. Vegetation des für die Versuche mit der Windmethode verwendeten Platzes: am rechten Rande blühendes *Muscari racemosum*, sonst Blätter von *Psoralea bituminosa*, *Hippocrepis comosa*, *Geranium molle*, *Cynoglossum officinale* und *Gramineen*; dazwischen gelegt Rechtecke blauvioletten Papiers, das untere von einem *Bombylius fuliginosus* befliegen, der sich bereits dem nächsten blauvioletten Rechtecke zuwendet.
 - „ 7. Weg durch die Macchia des Küstenkarstes. Am rechten Wegrande wuchsen zahlreiche blühende Pflanzen von *Muscari racemosum*, die von *Bombylius fuliginosus* dort sehr stark besucht wurden. An einen Stein angelehnt die Graufafel des Versuches vom 23. April, deren Wirkung auf das Tier in Stereobild 3 der Tafel 5 und in denen der Tafel 6 zu sehen ist.

Tafel 4.

(Stereobilder.)

- Bild 1. Flug des *Bombylius fuliginosus* von einem sterilen Blütenschopf von *Muscari comosum* zu einem benachbarten, wobei die Honigblüten nicht beachtet wurden. (Vgl. Figur 21, Seite 99.)
- „ 2. Ein von *Muscari racemosum* kommender *Bombylius fuliginosus* beim Anflug auf ein blauviolettes, auf einem Stein liegendes Stückchen Papier. (An der linken Ecke des Papierstückchens ist der Schlag- schatten des Tieres sichtbar.)
 - „ 3. Ein von *Muscari racemosum* kommender *Bombylius fuliginosus* beim Anflug auf einen aus demselben blauvioletten Papier hergestellten Zylinder, der dem Tier auf einem Stäbchen dargeboten wurde.

Tafel 5.

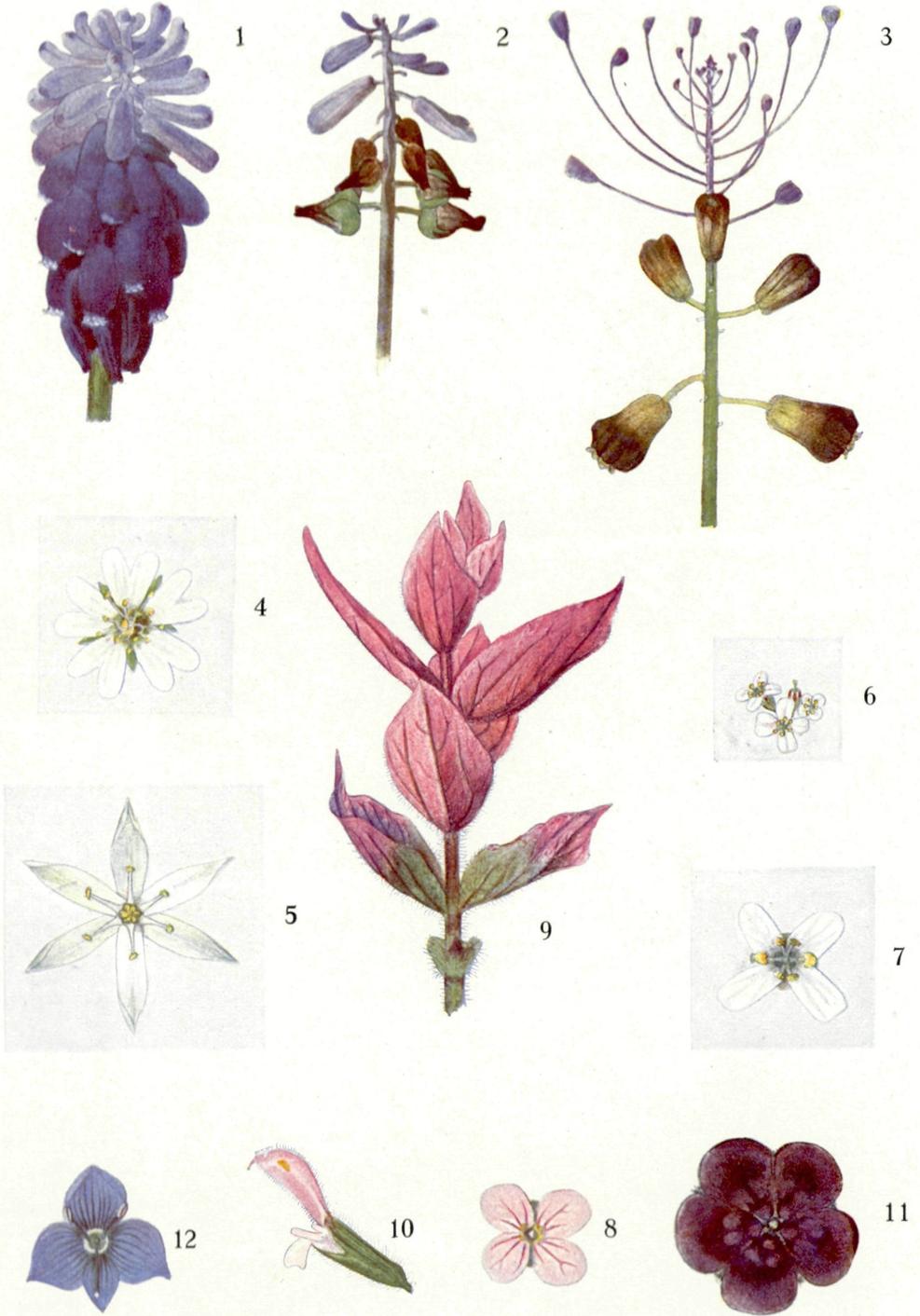
(Stereobilder.)

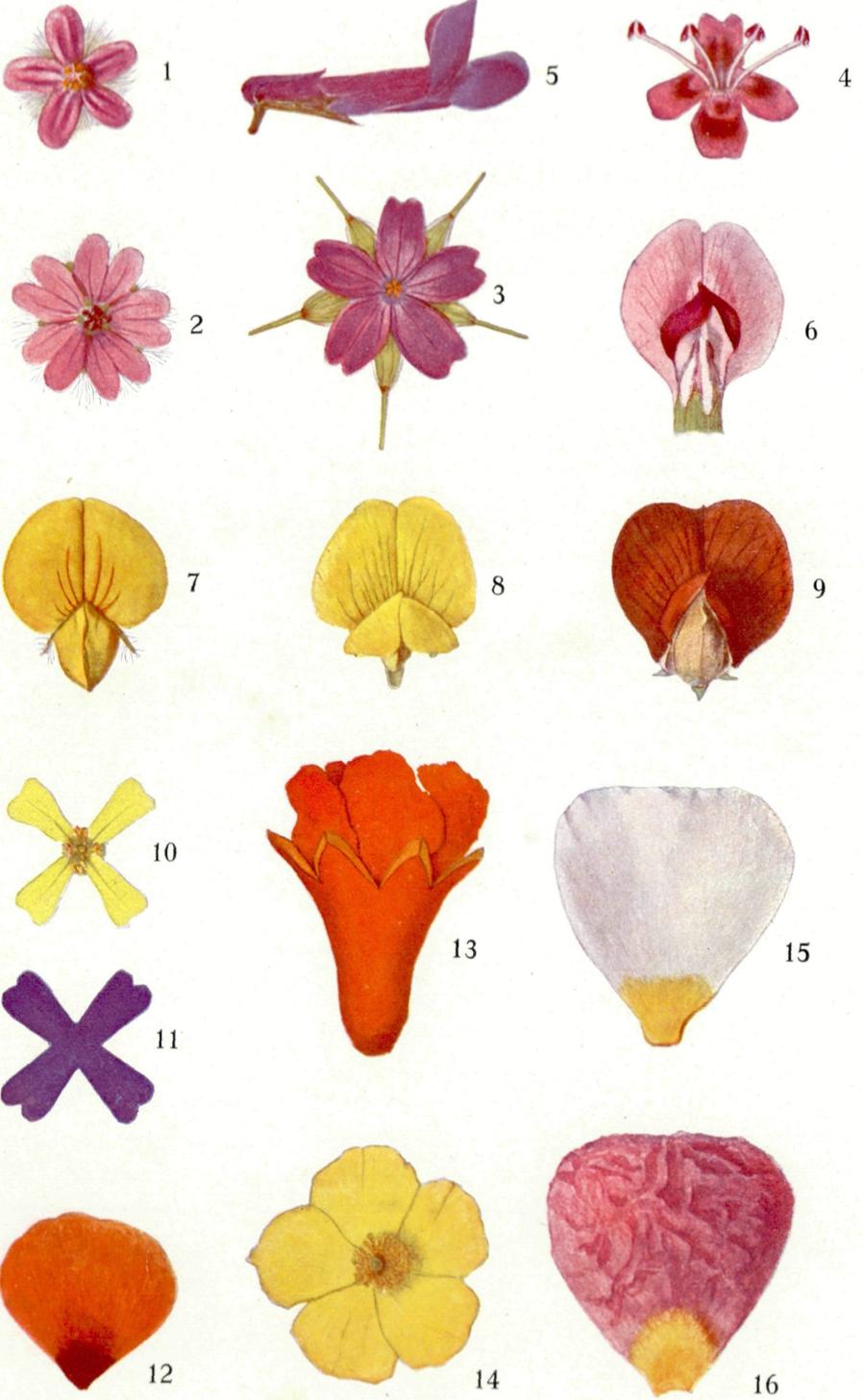
- Bild 1. Anwendung der Glasröhrenmethode bei Blütenständen von *Muscari racemosum*. Anflug eines *Bombylius fuliginosus* auf das geschlossene Ende des den linken Blütenstand bedeckenden Glasröhrens; der mittlere Blütenstand ist von einem unten offenen Gelbfilter-Glasröhren umschlossen, der rechte Blütenstand ist unverhüllt.
- „ 2. *Bombylius fuliginosus*, von einem freien Blütenstande des *Muscari racemosum* kommend, belliegt den mit einem Glasröhren überdeckten Blütenstand dieser Art in der gleichen Weise wie einen offenstehenden. (Im Hintergrunde links stehen zwei Blütentrauben, die durch graue Papierröhren den Anflügen der Wollschweber entzogen wurden.)
- „ 3. Grautafelversuch des 23. April. Ein von dem *Muscari racemosum* an der rechten unteren Ecke der Grautafel kommender *Bombylius fuliginosus* belliegt das blauviolette Papier der unter Glas befindlichen Grauanordnung. (Vgl. Textfigur 16, S. 74.)

Tafel 6.

(Stereobilder.)

- Bild 1 bis 3. Drei verschiedene Exemplare des *Bombylius fuliginosus* beim Anflug auf das blauviolette Quadrat innerhalb der Grautafelanordnung des 23. April. (Vgl. Textfigur 16, S. 74.) Die Anordnung war bei allen stereophotographisch wiedergegebenen Anflügen dieses Versuches unverändert geblieben.
-





Gemalt vom Verfasser.

Abhandl. d. Zool.-bot. Gesellschaft, Band XII.

Druck von Friedrich Jasper in Wien.



1



7



2



5



4



3



6

Knoll: Insekten und Blumen.

Tafel 4.



1



2



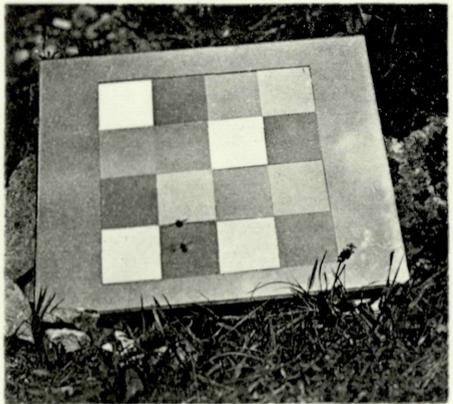
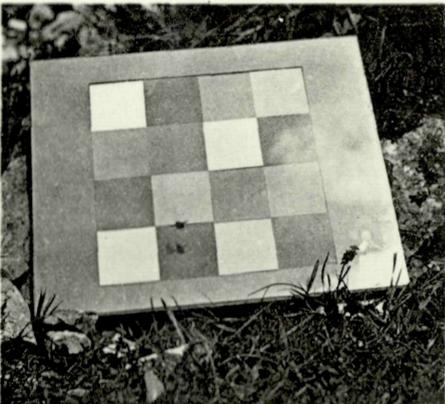
3



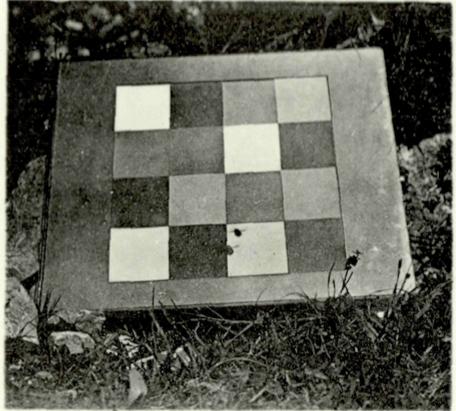
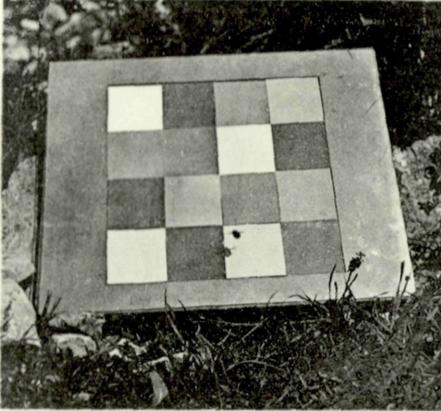
1



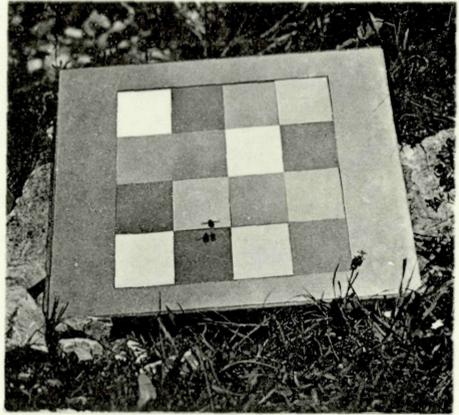
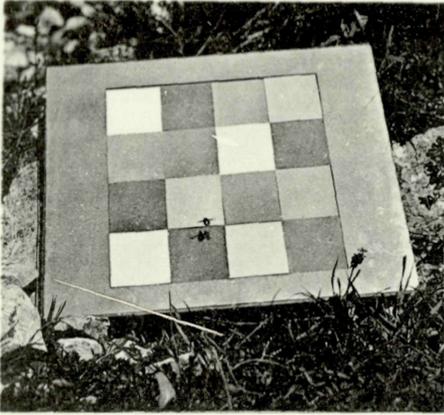
2



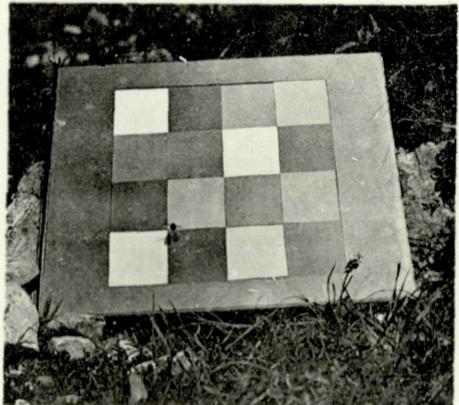
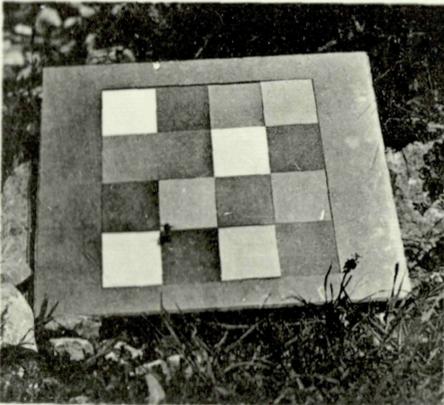
3



1



2



3