

Mit allen Sinnen – Wie Insekten ihre Welt erleben

With all Senses – How Insects Experience their World

KLAUS LUNAU

Zusammenfassung: Insekten unterscheiden sich in Körpergröße und Körperbau massiv von Säugetieren. Allein aufgrund der viel höheren Diversität – 6.500 Säugetern stehen weit mehr als 1.000.000 Insektenarten gegenüber – sind bereits mehr spezielle Anpassungen bei Insekten zu erwarten. Insekten sind mit allen Sinnesleistungen ausgestattet, die auch bei Säugetern zu erwarten sind – sie können riechen, schmecken, fühlen, hören und sehen. Darüber hinaus finden sich bei Insekten viele außergewöhnliche Sinnesleistungen im Vergleich zum Menschen wie die Wahrnehmung polarisierten Lichtes, Sehen von UV-Licht, Erzeugen und Hören von Ultraschall, dem Menschen unbekannte Geschmacksempfindungen für Wasser oder Riechen von Kohlenstoffdioxid. Zudem finden sich bei Insekten des Öfteren Sinnesorgane nicht nur am Kopf, sondern auch an anderen Körperteilen; einige Insekten haben Lichtsinnesorgane im Genitalbereich des Abdomens, können mit dem Ovipositor oder mit den Flügeln und Tarsen der Beine schmecken; auch Hörorgane kommen in allen Tagmata vor. Der Vergleich der Sinneswelt der Insekten mit der des Menschen erleichtert den Zugang zu der gewöhnlichen und ungewöhnlichen Sinneswelt der Insekten.

Schlüsselwörter: Insekten, Fühlen, Riechen, Schmecken, Hören, Sehen, Sinne

Summary: Insects and mammals differ largely in body size and morphology. The biodiversity of insects is much larger than that of mammals – less than 10,000 species of mammals are accompanied by more than 1,000,000 species of insects – and thus more specialized adaptation are expected in insects. Insects are equipped with all sensual capabilities that are found in mammals, they can smell, taste, feel, hear, and see. Beyond that, many insects have extraordinary sensual capabilities as compared to humans as for example the perception of polarized light, seeing in the ultraviolet, hearing ultrasound, sensations unknown to humans like tasting water, smelling carbon dioxide. Moreover, insects have their sense organs many a time not only at the head, but also at other body parts; some insects possess light sensory organs at the genital apparatus of the abdomen, can taste by means of taste sensory organs at the ovipositor, wings or tarsi of the legs; acoustic organs are found at all tagmata in insects. The comparison of sensual perception between insects and humans facilitates the approach towards the usual and unusual world of sensations in insects.

Keywords: Insects, tactile sense, taste, smell, auditory, vision, senses

1. Einleitung

Insekten zählen mit mehr als einer Million Arten (GRIMALDI & ENGEL 2005) zu den erfolgreichsten Organismengruppen in der Evolution. Säugetiere zum Vergleich kommen auf weniger als 6500 Arten (BURGIN et al. 2018). Trotz ihrer durch das Exoskelett limitierten Körpergröße ist selbst die Biomasse aller Insekten größer als die aller

Menschen und aller anderen Säugetiere auf der Welt zusammen (BAR-ON et al. 2018). In einem Beitrag im „The Guardian“ vom 14. Dezember 2017 betitelt ‚Über eine andere Dimension des Verlustes: über das große Insektensterben‘ zitierte JACOB MIKANOWSKI den wohl hochgeachteten Harvard-Entomologen und Begründer der Soziobiologie EDWARD O. WILSON mit den Worten: ‚Insekten sind 1.000mal länger auf

Mit allen Sinnen – Wie Insekten ihre Welt erleben

With all Senses – How Insects Experience their World

KLAUS LUNAU

Zusammenfassung: Insekten unterscheiden sich in Körpergröße und Körperbau massiv von Säugetieren. Allein aufgrund der viel höheren Diversität – 6.500 Säugetern stehen weit mehr als 1.000.000 Insektenarten gegenüber – sind bereits mehr spezielle Anpassungen bei Insekten zu erwarten. Insekten sind mit allen Sinnesleistungen ausgestattet, die auch bei Säugetern zu erwarten sind – sie können riechen, schmecken, fühlen, hören und sehen. Darüber hinaus finden sich bei Insekten viele außergewöhnliche Sinnesleistungen im Vergleich zum Menschen wie die Wahrnehmung polarisierten Lichtes, Sehen von UV-Licht, Erzeugen und Hören von Ultraschall, dem Menschen unbekannte Geschmacksempfindungen für Wasser oder Riechen von Kohlenstoffdioxid. Zudem finden sich bei Insekten des Öfteren Sinnesorgane nicht nur am Kopf, sondern auch an anderen Körperteilen; einige Insekten haben Lichtsinnesorgane im Genitalbereich des Abdomens, können mit dem Ovipositor oder mit den Flügeln und Tarsen der Beine schmecken; auch Hörorgane kommen in allen Tagmata vor. Der Vergleich der Sinneswelt der Insekten mit der des Menschen erleichtert den Zugang zu der gewöhnlichen und ungewöhnlichen Sinneswelt der Insekten.

Schlüsselwörter: Insekten, Fühlen, Riechen, Schmecken, Hören, Sehen, Sinne

Summary: Insects and mammals differ largely in body size and morphology. The biodiversity of insects is much larger than that of mammals – less than 10,000 species of mammals are accompanied by more than 1,000,000 species of insects – and thus more specialized adaptation are expected in insects. Insects are equipped with all sensual capabilities that are found in mammals, they can smell, taste, feel, hear, and see. Beyond that, many insects have extraordinary sensual capabilities as compared to humans as for example the perception of polarized light, seeing in the ultraviolet, hearing ultrasound, sensations unknown to humans like tasting water, smelling carbon dioxide. Moreover, insects have their sense organs many a time not only at the head, but also at other body parts; some insects possess light sensory organs at the genital apparatus of the abdomen, can taste by means of taste sensory organs at the ovipositor, wings or tarsi of the legs; acoustic organs are found at all tagmata in insects. The comparison of sensual perception between insects and humans facilitates the approach towards the usual and unusual world of sensations in insects.

Keywords: Insects, tactile sense, taste, smell, auditory, vision, senses

1. Einleitung

Insekten zählen mit mehr als einer Million Arten (GRIMALDI & ENGEL 2005) zu den erfolgreichsten Organismengruppen in der Evolution. Säugetiere zum Vergleich kommen auf weniger als 6500 Arten (BURGIN et al. 2018). Trotz ihrer durch das Exoskelett limitierten Körpergröße ist selbst die Biomasse aller Insekten größer als die aller

Menschen und aller anderen Säugetiere auf der Welt zusammen (BAR-ON et al. 2018). In einem Beitrag im „The Guardian“ vom 14. Dezember 2017 betitelt ‚Über eine andere Dimension des Verlustes: über das große Insektensterben‘ zitierte JACOB MIKANOWSKI den wohl hochgeachteten Harvard-Entomologen und Begründer der Soziobiologie EDWARD O. WILSON mit den Worten: ‚Insekten sind 1.000mal länger auf

der Erde als Menschen. In vielerlei Hinsicht haben sie die Welt erst geschaffen, in der wir leben. Sie halfen dabei, das Universum der Blütenpflanzen zu ermöglichen. Sie sind für terrestrische Nahrungsketten das, was Plankton für die Ozeane ist. Ohne Insekten und andere terrestrische Arthropoden würde die Menschheit nur wenige Monate überleben.⁶

Säugetiere und Insekten dominieren terrestrische Ökosysteme und erfahren daher prinzipiell ähnliche Umweltreize. Säuger und Insekten interagieren auch miteinander, wobei meist Säuger für parasitische Insekten den Wirt darstellen und Insekten für Säuger meist Beutetiere sind. Der letzte gemeinsame Vorfahre von Säugetieren und Insekten lebte vor vielen Hundert Millionen Jahren und gehört wohl zu den Urbilateria (PETERSON et al. 2008; DUNN et al. 2014). Regenwürmer sind eindeutig näher mit Insekten als mit Säugetieren verwandt, Seesterne sind dagegen näher mit Säugern als mit Insekten verwandt; Nesseltiere sind gleich nah mit Insekten als höchstentwickelte Urmundtiere (Protostomier) und Säugetieren als höchstentwickelte Neumundtiere (Deuterostomier) verwandt. Die äußeren Sinnesorgane von Vertebraten und Insekten wie Ohr, Nase und Augen sind nicht homolog, sondern unabhängig entstanden, während einige Komponenten von Sinneszellen wie beispielsweise das Sehpigment Rhodopsin bereits von einem gemeinsamen Vorfahren übernommen wurde. Das hat sogar zu einer wissenschaftlichen Kontroverse über die Homologie von Linsen- und Komplexaugen geführt (GEHRING 1996; GEHRING & IKEO 1999).

Vielfach sind Eigenschaften der Sinnesorgane bei Säugetieren und Insekten unabhängig entstanden und konvergent entwickelt. Im Bereich der chemischen Kommunikation gibt es analoge Eigenschaften von Insekten und Säugetieren bei den Odorant-bindenden, d.h. Duftstoff-bindenden Proteinen und bei der Verarbeitung der Erregung von

Duftreizen in Glomeruli, anatomisch abgegrenzten Neuropilen des Riechsystems (KAY & STOPFER 2006; HILDEBRAND 1996; FAN et al. 2011). Manche Merkmale sind einfach als Konvergenzen zu erkennen, dennoch verblüffen die Vielzahl und der Umfang konvergenter Eigenschaften bei den Sinnesleistungen von Insekten und Säugetieren. Ein Vergleich der Sinnesleistungen von Insekten und Säugetieren mit ihren konvergent entwickelten Sinnesorganen ist allemal interessant: Sind Insekten und Säuger zu ähnlichen Sinnesleistungen befähigt? Sind Insekten oder Säugetiere bei bestimmten Sinnesleistungen einander gleichwertig oder sind gar die Insekten überlegen? Diesen Fragen soll hier in einer Reihe von Fallstudien, an denen befreundete oder benachbarte Forscher oder ich selbst beteiligt waren, nachgegangen werden. Viele Angaben zu Sinnesleistungen von Insekten sind, wenn nicht anders zitiert, dem Lehrbuch von PETERS & DETTNER (2003) entnommen.

Trotz durchaus vergleichbarem Sinneserleben unterscheidet sich die Gefühlswelt von Insekten und Säugetieren oder gar dem Menschen deutlich. Eigene Beobachtungen etwa einer bestimmten Hummel, die mir während mehrwöchigen Untersuchungen der angeborenen Farbpräferenzen regelmäßig über viele Tage für einige Minuten in das Kopfhair flog und dort versuchte, Pollen zu sammeln, könnten durchaus den Schluss zulassen, dass dieses Individuum ein ganz besonderes wäre. Systematische Bemühungen, die Persönlichkeit von einzelnen Hummelindividuen festzustellen, indem das Neugierverhalten gegenüber Farbreizen über einen längeren Zeitraum untersucht wurde, erfüllten jedoch nicht die Kriterien, die an eine Persönlichkeit eines Individuums gestellt wurden, sondern ließen sich als plastisches, sich von Tag zu Tag veränderndes Verhalten einstufen (MÜLLER et al. 2010). Es ist stets wenig ratsam, sich vom eigenen Urteilsvermögen leiten zu lassen, um Tierverhalten zu verstehen. Das gilt für

das Verhalten von Wirbeltieren genauso wie für das von Insekten. Für uns Menschen ist unverständlich, warum ein Teichrohrsänger ein Kuckucksjunges weiterhin füttert, obwohl bereits die Größe anzeigt, dass es kein eigener Nachkomme sein kann, oder warum eine sozialparasitische Bläulingsraupe trotz deutlicher Gestaltsunterschiede von den Wirtsameisen allein aufgrund des Nestgeruchs akzeptiert wird.

2. Sehen

Insekten wie Säugetiere sind mit zwei Augen am Kopf ausgestattet. Während Säugetiere Linsenaugen besitzen, weisen Insekten Komplexaugen auf, die aus zahlreichen Ommatidien (Einzelaugen) bestehen. Jede der bis zu 20.000 Ommatidien besitzt eine eigene Retina aus in der Regel acht Fotorezeptorzellen. Bei Insekten wie Säugern kann häufig bereits von der Form und Größe der Augen auf die Lebensweise geschlossen werden (KAIB et al. 2003). Insekten weisen zusätzlich zu den Komplexaugen bis zu vier, meist jedoch nur drei Stirnaugen auf dem Kopf auf und ausnahmsweise Lichtsinnesorgane im Genitalbereich bei Faltern der Gattung *Papilio* (ARIKAWA 2001). Große, nach vorn gerichtete Augen mit großem Abstand weisen auf Prädatoren hin und finden sich bei Sandlaufkäfern, Gottesanbeterinnen und Libellen unter den Insekten und Primaten und hunde- und katzenartigen Raubtieren unter den Säugern. Auch bei den Stielaugenfliegen (Diopsidae), deren Augenabstand an die Körperlänge heranreichen kann, wurde daher zunächst eine räuberische Lebensweise vermutet, auf die auch die wie bei Mantiden mit Dornen besetzten, als Subchela ausgebildeten Vorderbeine hindeuteten. Die Stielaugenfliegen ernähren sich jedoch ausschließlich von pflanzlichem Material; vor allem die Männchen nutzen ihre Vorderbeine bei Kämpfen mit anderen Männchen um Weibchen. Interessanterweise drohen sie sich vorher mit gespreizten Vorderbeinen,

sodass die Augenstiele auch als ein Ersatz der Drohhaltung interpretiert werden können, denn beim Angriff müssen die Tiere ihre Drohhaltung aufgeben (BURKARDT et al. 1983). Forschungen an *Cyrtodiopsis whitei* ergaben, dass die Länge der Augenstiele ein wichtiges Signal bei der Balz und Partnerwahl ist (BURKARDT et al. 1994). Zudem weist diese Art einen besonderen genetischen Defekt in Form eines meiotic drive auf, eine Abweichung von der Spaltungsregel in der Meiose, die zu einer irregulären Verteilung der Chromosomen(-abschnitte) während der Meiose führt. Dieser genetische Fehler führt bei den Männchen zur Bildung unfruchtbarer männlicher Nachkommen (WILKINSON et al. 2006). Man vermutet, dass das für den meiotic drive verantwortliche Gen zufällig auf demselben Chromosom und nahe einem Gen für die Codierung der Augenstiellänge liegt, was dazu führt, dass Weibchen, die als Partner Männchen mit langen Augenstielen wählen, weniger häufig sterile, männliche Nachkommen haben (WILKINSON & SANCHEZ 2001). Die Augenstiellänge der Männchen ist bei diesen Arten viel größer als die der Weibchen. Hier zeigt sich, dass der Einfluss der sexuellen Selektion auf die Ausbildung von Sinnesorganen stärker sein kann als der Selektionsdruck, bestimmte Orientierungsleistungen zu erbringen. Interessanterweise sind Augenstiele bei Fliegen mehrfach unabhängig entstanden, wobei die Rolle der sexuellen Selektion noch weitgehend unerforscht ist (WILKINSON et al. 1998). Das Farbsehen bei Säugetieren und Insekten ist unterschiedlich entwickelt. Die Vorfahren der Säugetiere besaßen vier Farbrezeptortypen, je einen mit maximaler Empfindlichkeit im ultravioletten, blauen, grünen und roten Wellenlängenbereich. Viele Fische, Reptilien und Vögel sind in dieser Weise mit einem tetrachromatischen Farbsehen ausgestattet (LUNAU & MAIER 1995; OSORIO & VOROBYEV 2008). Man geht davon aus, dass in der Evolution die Säugetiere im Unterschied zu den Reptilien

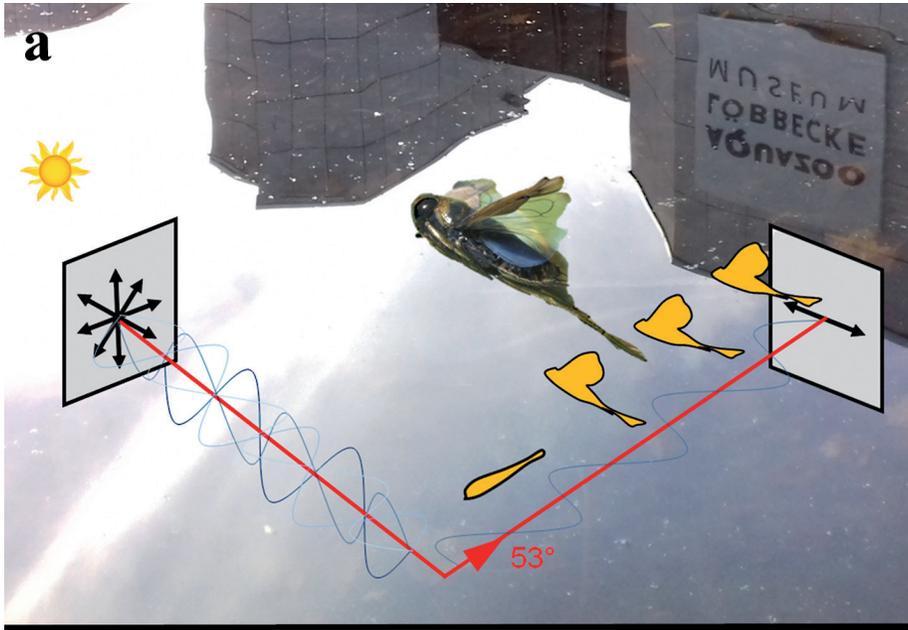
durch ihre Homoiothermie Vorteile bei einer nächtlichen Lebensweise besaßen, da sie bei kühleren Temperaturen in der Nacht ihre Aktivität nicht einschränken mussten. Dabei verloren die für das Farbsehen zuständigen Zapfen ihre Bedeutung im Vergleich zu den für das Dämmerungssehen verantwortlichen Stäbchen. Das führte wohl zu einer Reduktion der Anzahl der Zapfentypen auf zwei (blau und grün) und zu einem entsprechend verarmten Farbsehen, wie es noch heute bei den allermeisten Säugetieren vorliegt (JACOBS 2009). Lediglich die höheren Primaten haben unter dem Selektionsdruck des Früchtefressens das Farbsehen wieder verbessert. Da Früchte vormals von Vögeln und Reptilien verbreitet wurden, denen die Unterscheidung von unreifen, grünen und reifen, roten oder gelben Früchten möglich war, hatten fruchtefressende Primaten Vorteile, wenn sie ein Farbumscheidungsvermögen in diesem Bereich ausbildeten (JACOBS 2009; ONSTEIN et al. 2020). Eine Duplikation des Gens für die Ausbildung des Opsins für den Grünrezeptor und die nachfolgende Veränderung eines der beiden identischen Gene, die zu einer Verschiebung der Empfindlichkeit in den längerwelligen Rotbereich führte, verhalf fruchtefressenden Primaten der Alten Welt zu dieser Fähigkeit. Dagegen nutzen fruchtefressende Neuweltaffen mehrere Allele des Gens, das für den Grünrezeptor kodiert, in einer Weise, dass heterozygote Individuen trichromatisch sind. Da das Gen für den

Grünrezeptor auf dem X-Chromosom liegt, sind nur die heterozygoten Weibchen trichromatisch, während alle Männchen nur ein Allel besitzen können und daher dichromatisch sind (CARVALHO et al. 2017). Das verbesserte Farbsehen eröffnete auch neue Möglichkeiten in der innerartlichen Kommunikation, was die Ausbildung von farbigen Körpersignalen beispielsweise bei Dscheladas und Mandrills zeigt, aber auch für uns Menschen von Bedeutung ist, wie beispielsweise rote Lippen zeigen (WICKLER 1963).

Eine Konsequenz des menschlichen Farbsehens ist, dass wir Blütenfarben ganz anders wahrnehmen als Bienen (Abb. 1b, c) und die meisten anderen Bestäuber, an die sich die Blütenfarben als Locksignale richten, obwohl das Farbsehen bei Menschen und den meisten Insekten auf Trichromatizität, also drei beteiligten Farbrezeptortypen, beruht. Wesentliche Unterschiede zwischen dem Farbsehen von Bienen und dem des Menschen bestehen darin, dass Bienen empfindlich für ultraviolettes Licht, aber unempfindlich für rotes Licht sind (LUNAU & MAIER 1995). Das erstmals von KARL VON FRISCH nachgewiesene Farbsehen von Bienen beruhte auf der Unterscheidung eines blauen (farbigen) Farbplättchens von grauen Farbplättchen in 15 verschiedenen Abstufungen von Weiß bis Schwarz (VON FRISCH 1915; DYER et al. 2015). Das Farbsehen wurde definiert als die Fähigkeit, Objekte auf Grund ihrer Farbigkeit und

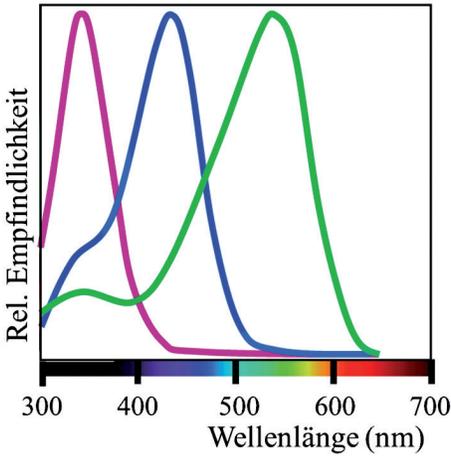
Abb. 1: Visuelle Orientierung von Insekten. **a** Gewässersuche des Rückenschwimmers *Notonecta glauca* mittels des von der Wasseroberfläche reflektierten, horizontal polarisierten Lichts mit Anflug, Aufsteilen in den Brewster-Winkel und Eintauchen. **b** Spektrale Empfindlichkeit der Fotorezeptoren der Honigbiene. **c** Spektrale Empfindlichkeit der Zapfen des Menschen. **d** Farbtonverschiebung bei der Falschfarbenfotografie in Bienensicht. **e** Farbfoto einer Hahnenfußblüte. **f** Falschfarbenfoto einer Hahnenfußblüte mit ultraviolettem bull's eye.

Fig. 1: Visual orientation in insects. **a** Detection of water pools by the common backswimmer *Notonecta glauca* by means of reflected, horizontally polarized light from the water surface via approach flight, steepening at the Brewster angle, and plunge reaction. **b** Spectral sensitivity of the photoreceptors of the honeybee. **c** Spectral sensitivity of the cones in humans. **d** Colour shift in false colour photography in bee view. **e** Colour photo of a buttercup flower. **f** False colour photo of a buttercup flower with ultraviolet bull's eye.



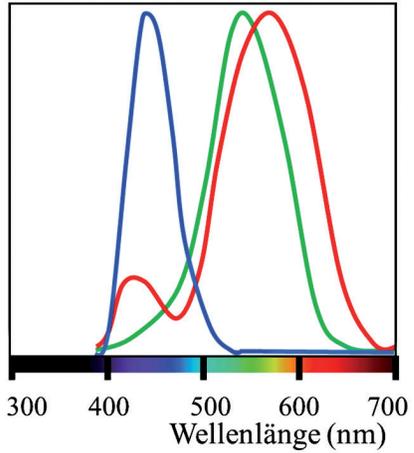
b

Biene



c

Mensch



d

Aufnahme

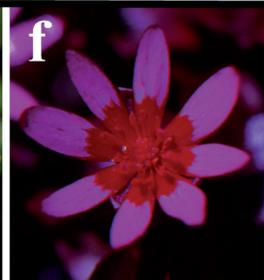


Darstellung



Wellenlängenbereich

UV blau grün rot



unabhängig von ihrer Helligkeit zu unterscheiden. Farbigkeit schließt Farbton und Farbsättigung ein; für beides sind Hummeln und Honigbienen empfindlich, wobei sie allerdings gesättigte Farben spontan bevorzugen und konditionierte Farben von anderen Farben nach dem Farbton unterschieden (LUNAU 1990; PAPIOREK et al. 2013). Ultraviolette Farbmuster von Blüten spielen für Bienen eine wichtige Rolle (VAN DER KOOI et al. 2019). Gelber Pollen ist UV-absorbierend und anhand seiner Farbe von Bienen und Schwebfliegen einfach zu lokalisieren (OSCHE 1979; LUNAU & WACHT 1997; LUNAU 2000a, b). Gelbe und UV-absorbierende Blütenmale imitieren die Pollenfarbe und führen die Bienen beim Landeanflug auf Blüten (LUNAU & WESTER 2017; WILMSEN et al. 2017). Auch gelbe Blüten besitzen solche gelben und UV-absorbierenden Blütenmale, die aber in der UV-reflektierenden Blütenkrone gut zu erkennen sind. Nach dem Zentrum der Dartscheibe wurden diese für den Menschen kaum oder gar nicht erkennbaren, für Bienen und andere UV-tüchtige Insekten aber gut sichtbaren Blütenmale treffend ultraviolettes Bull's eye genannt (Abb. 1e, f; LUNAU 2007). Die beste Methode, die Blütenfarben, wie Bienen sie sehen, zu bestimmen, sind reflexionsspektrofotometrische Messungen (VAN DER KOOI et al. 2019), die jedoch bei kleinen Strukturen wie Blütenmalen, Staubgefäßen oder gar Pollenkörnern wegen der benötigten Mindestgröße eines Messflecks und der unebenen Oberfläche nicht möglich sind. Traditionell hat man sich mit UV-Aufnahmen beholfen, um solche Kleinstrukturen von Blüten aus Bienensicht zu visualisieren. Während man aus einer Farbaufnahme und einer UV-Aufnahme derselben Blüte ein etwa vorhandenes UV-Muster auf diese Weise sehr gut erkennen kann, bereitet die Interpretation roter Blütenmale und Strukturen größere Schwierigkeiten, da Bienen rotblind sind und Rot außer in roten Strukturen auch in gelben, purpurnen

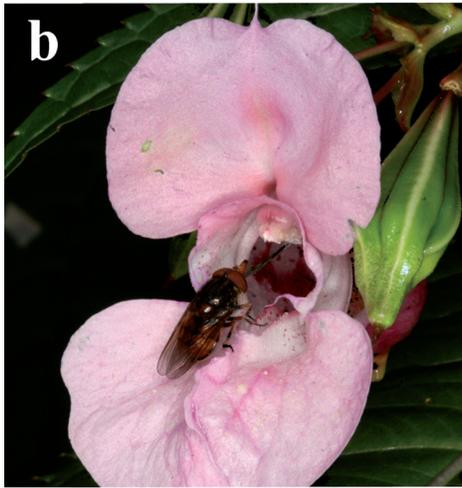
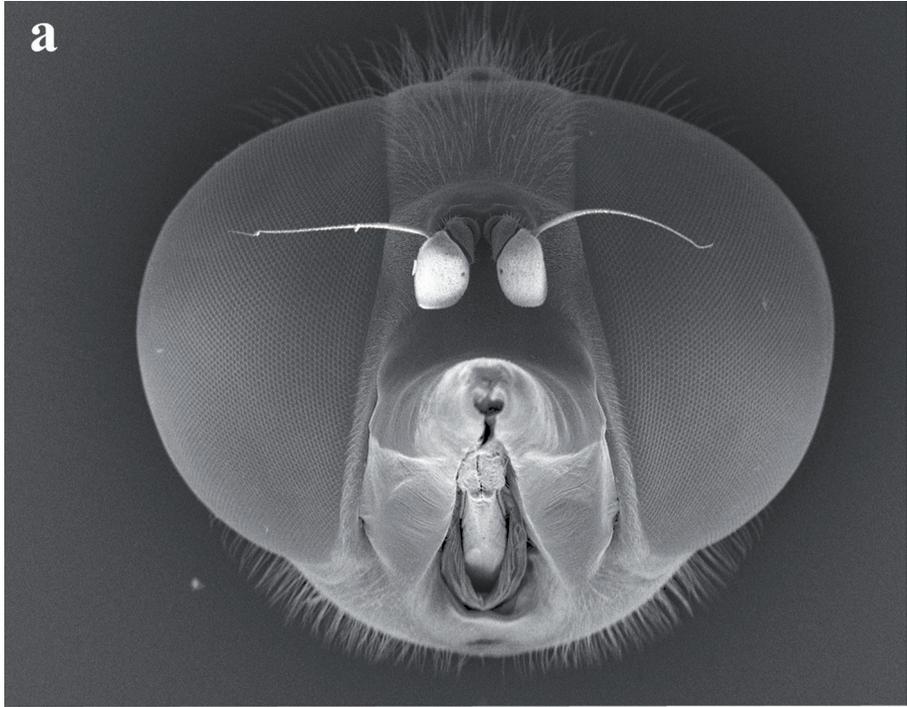
und weißen Farben enthalten ist. Denn während es möglich ist, in Gedanken ein Farbfoto mit einem UV-Foto zu überlagern, ist es schwierig, gleichzeitig den Rotanteil aus dem Farbfoto wegzudenken. Eine Falschfarbendarstellung von Blüten in Bienensicht löst dieses Problem. Für die Herstellung einer Falschfarbenaufnahme in Bienensicht werden eine Farbaufnahme und eine UV-Aufnahme mit einer speziellen UV-sensitiven Kamera gemacht und in ihre Komponenten – Blau, Grün, Rot – zerlegt und mit einem Bildbearbeitungsprogramm geschildert zusammengebaut, indem Ultraviolett als Blau, Blau als Grün, Grün als Rot dargestellt wird und Rot verworfen wird (LUNAU & VERHOEVEN 2017; VERHOEVEN et al. 2018; Abb. 1d). Diese UV-Muster spielen für den Landeanflug von Bienen auf Blüten eine herausragende Rolle, stellen sie doch den Ort des ersten Kontaktes der Antennenspitzen der Bienen mit der Blüte dar, dienen also als Landesignal (LUNAU et al. 1996; HEUSCHEN et al. 2006, WILMSEN et al. 2017).

Rhodopsinmoleküle sind membranständig; Fotorezeptoren können daher ihre Empfindlichkeit durch eine Vergrößerung der Membranoberfläche verbessern. Die unterschiedlichen Grundordnungen der die Sehpigmente bergenden Rezeptormembran bei Insekten und Säugetieren führt bei Insekten zu der Fähigkeit, polarisiertes Licht wahrzunehmen. Lichtquanten werden am häufigsten absorbiert, wenn die Schwingungsebene des Lichtes parallel zur Hauptachse der Rhodopsinmoleküle ausgerichtet ist. Bei Wirbeltieren sind die Membranen des lichtempfindlichen Teils zu Scheiben (discs) gefaltet, die senkrecht zum einfallenden Licht stehen und auf denen die Rhodopsinmoleküle in nicht geordneter Ausrichtung liegen, sodass die Fotorezeptoren nicht polarisationsempfindlich sind (CAMERON & PUGH 1991). Bei Insekten bilden Mikrovillissäume die lichtempfindlichen Teile der Fotorezeptoren, wobei durch die

Ausrichtung der schlauchartigen Mikrovilli mit den angelagerten Rhodopsinmolekülen eine natürliche Polarisationsempfindlichkeit (Dichroismus) entsteht. Insekten besitzen also primär dichroitische Fotorezeptoren, die auf die Schwingungsebene der einfallenden Lichtquanten reagieren und für linear polarisiertes Licht einer bestimmten Schwingungsrichtung empfindlicher sind. Die Wahrnehmung von Farben und Strukturen wird durch polarisiertes Licht verändert; daher sind bei den für das Farbsehen genutzten Farbrezeptoren der Insekten die Mikrovillissäume verdrillt, sodass die Polarisationsempfindlichkeit aufgehoben wird und das Farbsehen nicht mit dem Polarisationssehen überlagert wird.

Die Polarisationsempfindlichkeit der Fotorezeptoren kann jedoch zur Orientierung eingesetzt werden. Linear polarisiertes Licht entsteht beim Durchgang des Sonnenlichtes durch die Atmosphäre sowie nach Reflexion des Sonnenlichtes an glänzenden Oberflächen wie beispielsweise Wasser. Ommatidien, die sich auf die Wahrnehmung des Polarisationsmusters des Himmels spezialisiert haben, liegen bei Honigbienen am dorsalen Rand der Komplexaugen, sind nicht verdrillt, ausschließlich für ultraviolettes Licht empfindlich und durch die gleichsinnige Ausrichtung der membranständigen Rhodopsinmoleküle hoch polarisationsempfindlich (WEHNER et al. 1975). In jedem dieser spezialisierten Ommatidien liegen Rezeptoren mit orthogonal zueinander ausgerichteten Mikrovillissäumen, sodass das polarisierte Licht hellkeitsinvariabel wahrgenommen werden kann, wenn die Stärke der Erregungen der Rezeptoren mit den senkrecht zueinander ausgerichteten Mikrovillissäumen gegeneinander verrechnet wird (LABHARDT 1980). Der Rückenschwimmer *Notonecta glauca* und andere wasserlebende Insekten nutzen ihre Polarisationsempfindlichkeit zur Detektion von Wasserflächen (SCHWIND 1985). Im Flug stellen Rückenschwimmer ihren Körper so an, dass sie das horizontal

von Wasseroberflächen reflektierte Licht in einem zur Detektion nahezu optimalen Winkel sehen (Abb. 1a). Erkennen sie eine Wasseroberfläche, steilen sie den Anflugwinkel bis zum für die Detektion von linear polarisiertem Licht optimalen Brewster-Winkel auf und stürzen sich dann gegebenenfalls kopfüber ins Wasser, damit sie als überkompensierte Tiere nicht auf der Wasseroberfläche liegen bleiben, sondern eintauchen können (SCHWIND 1984). Das Polarisationssehen bleibt störanfällig: Flache Gewässer mit farbigem oder hellem Untergrund sind schwerer zu detektieren als Gewässer mit dunklem Untergrund, da hier die durch das polarisierte Licht erzeugte Erregung nicht durch die durch das Farbsignal beigemengte Erregung überlagert wird. Wasserlebende Insekten lassen sich daher optimal mit glänzenden, schwarzen Folien fangen, landen aber auch auf Gewächshausdächern, feuchten Teerstraßen und anderen glänzenden Oberflächen (SCHWIND 1989). Das räumliche Auflösungsvermögen bei Komplexaugen ist abhängig von der Anzahl der Ommatidien, bei Linsenaugen von der Anzahl der Fotorezeptoren. Libellen besitzen bis zu 20.000 Ommatidien, Menschen 6.000.000 Zapfen. Blütenbesuchende Insekten wie Hummeln, Honigbienen oder die Schwebfliege *Rhingia campestris* (Abb. 2a) besitzen mehr als 6.000 Ommatidien (eigene, unpublizierte Zählung). Schon daran lässt sich das um Größenordnungen schlechtere Auflösungsvermögen bei Insekten erkennen. Zudem erfassen die Komplexaugen mit ihrer geringeren Anzahl von Ommatidien einen größeren Blickwinkel. Nachts ist das räumliche Auflösungsvermögen von nachtaktiven Insekten noch geringer, da beim optischen Superpositionsauge Licht, das in ein bestimmtes Ommatidium fällt, Fotorezeptoren in mehreren bis vielen benachbarten Ommatidien reizen kann, da die optische Isolation der Ommatidien bei diesem Augentyp nicht vorhanden ist. Säugetiere haben mit den Stäbchen eigene



Fotorezeptoren für das Dämmerungssehen; beim Menschen sind das 120 Millionen Stäbchen; dennoch ist das räumliche Auflösungsvermögen in der Dämmerung geringer, weil viele Stäbchen ihre Erregung auf dasselbe nachgeschaltete Neuron projizieren (Konvergenz), ihr Durchmesser größer als der der Zapfen ist und weil der Bereich schärfsten Sehens, die Fovea centralis, nur Zapfen aufweist. Sowohl nachtaktive Insekten wie auch nachtaktive Säugetiere haben ein Tapetum entwickelt, eine Spiegelschicht hinter der Retina, die es ermöglicht, Lichtquanten, die nicht absorbiert wurden, zu reflektieren, sodass auf ihrem Rückweg aus dem Auge eine weitere Chance zur Lichtquantenabsorption besteht; solche Tiere haben leuchtende Augen, wenn sie mit einer starken Lichtquelle angestrahlt werden, wobei das Leuchten aus den nicht im Auge absorbierten Lichtquanten resultiert.

Sexualdimorph ausgebildete Augen sind ein Kennzeichen für eine visuell orientierte Partnersuche der Männchen. Dorsale Augenteile von Männchen sind häufig für die Partnerfindung optimiert, extrem beim Turbanauge einiger Eintagsfliegen (SIVARAMAKRISHNAN & VENKATARAMAN 1985; Abb. 6m). Zahlreiche weitere Faktoren wie Anzahl der Rezeptortypen, Konvergenz der Rezeptoreingänge, Durchmesser der Ommatidien bzw. Zapfen und bei Insekten der Ommatidiendivergenzwinkel beeinflussen das räumliche Auflösungsvermögen. Be-

reiche schärfsten Sehens im Säugetierauge weisen ausschließlich Zapfen und keine Stäbchen auf und besitzen daher für das Tageslichtsehen eine hohe räumliche Auflösung. Da auch Insekten häufig regional spezialisierte Augenteile besitzen, sollte das räumliche Auflösungsvermögen für bestimmte Insekten und bestimmte Orientierungsleistungen experimentell bestimmt werden. Die angeborene Rüsselreaktion der Schwebfliege *Eristalis tenax* auf die gelbe UV-absorbierende Pollenfarbe eignet sich für solch einen Test. Der Test ergab, dass Männchen wie Weibchen auf 0,2 mm große Blütenmale mit einem Rüsselreflex reagieren (RIEDEL & LUNAU 2015; Abb. 2e); das entspricht der Größe eines sehr großen Pollenkorns etwa von einer Kürbisblüte. Dieses Ergebnis zeigt, dass selbst angeborene, spontan ausgeführte Verhaltensweisen bei Insekten mit einem sehr hohen räumlichen Auflösungsvermögen verknüpft sein können. Mit absoluter oder differentieller Konditionierung ließen sich eventuell noch bessere Ergebnisse erzielen (DYER & CHITTKA 2004). Der optisch ausgelöste Rüsselreflex bei *Eristalis tenax* ist jedoch nicht konditionierbar, sodass sich diese Fliege einer weiteren Prüfung entzieht (LUNAU et al. 2018; NEIMANN et al. 2018). Das vorliegende Ergebnis macht jedoch verständlich, wie kleine bis sehr kleine Blütenmale das Verhalten von Schwebfliegen auf Blüten beeinflussen können, denn diese Schwebflie-

Abb. 2: Blütenbesuchende Schwebfliegen. **a** Rasterelektronenmikroskopische Aufnahme des Kopfes der Nasenfliege *Rhingia campestris*. **b** Nasenfliege beim Pollenfressen in einer Blüte des Drüsigen Springkrauts *Impatiens glandulifera*. **c** Nasenfliege beim Pollenfressen in einer Blüte der Sumpfschwertlilie *Iris pseudacorus*. **d** Nasenfliege beim Pollenfressen von der Narbe einer Nelke. **e** Naive und nicht trainierte Scheinbienen-Keilfleckschwebfliege *Eristalis tenax* zeigt einen Rüsselreflex auf ein sehr kleines gelbes Blütenmal im Attrappenversuch, sodass es von den aufgeklappten Labelle vollständig verdeckt wird; ein anderes Mal derselben Größe ist zu sehen.

Fig. 2: Flower-visiting hoverflies. **a** SEM picture of the head of a nosefly *Rhingia campestris*. **b** Nosefly eating pollen in a flower of the Himalayan balsam *Impatiens glandulifera*. **c** Nosefly eating pollen in a flower of the yellow flag *Iris pseudacorus*. **d** Nosefly eating pollen from the stigma of a carnation. **e** Naive and non-trained dronefly *Eristalis tenax* showing proboscis reflex towards a very small yellow floral guide in flower-dummy experiment such that the guide is completely covered by the spread labella; another floral guide of the same size is visible.

gen laufen auch zunächst auf diese gelben und UV-absorbierenden Blütenmale zu, bevor sie mit dem Vorstrecken des Rüssels darauf reagieren (DINKEL & LUNAU 2001). Vergleichende Untersuchungen an Fliegen, überwiegend Schwebfliegen, zeigten, dass der angeborene Rüsselreflex auf gelbe, UV-absorbierende Farben weitgehend auf die Gattung *Eristalis* beschränkt ist (STERNKE-HOFFMANN & LUNAU 2015).

Blütenpflanzen können die Auswahl ihrer Blütenbesucher und Bestäuber durch die Blütenfarbe beeinflussen. Bienen sind rotblind und bevorzugen gesättigte Farben bei der Wahl der zu besuchenden Blüten (LUNAU & MAIER 1995; Abb. 1b). Die meisten der von Kolibris bestäubten Blüten sind rot und absorbieren ultraviolettes Licht, sodass sie Bienen in einem ungesättigten Bienen-schwarz erscheinen. Die zweithäufigste Blütenfarbe der von Kolibris bestäubten Blüten ist ein UV-reflektierendes Weiß (PORSCH 1931), sodass Bienen sie in einem ungesättigten Bienenweiß sehen. Dass diese Farben von Vogelblumen als sensorische Filter gegen Bienen eingesetzt werden, unterstützen zahlreiche Beobachtungen, die Bienen als Nektarräuber und Pollendiebe dokumentieren, ohne dass diese Bienen beim Blütenbesuch die Blüten bestäuben. Wie diese floralen Filter zu einer Verringerung des Blütenbesuchs durch Bienen führen, zeigen Experimente. Bienenbestäubte rote Blüten in Südamerika reflektieren UV-Licht im Unterschied zu vogelbestäubten roten Blüten und bienenbestäubte weiße Blüten absorbieren UV-Licht im Unterschied zu vogelbestäubten weißen Blüten, sodass sie für die Bienen gesättigt Bienenblaugrün aussehen (LUNAU et al. 2011). In Spontanwahltests naiver Kolibris und Prachtbienen (Euglossinae), die in Käfigexperimenten durchgeführt wurden, zeigte sich eine Präferenz der Prachtbienen für rote, UV-reflektierende gegenüber roten, UV-absorbierenden Blütenattrappen sowie eine Präferenz für weiße, UV-absorbierende

gegenüber weißen, UV-reflektierenden Blütenattrappen, während Kolibris keinerlei Farbpräferenz zeigten (LUNAU et al. 2011). Inzwischen wurde diese sogenannte Bienen-Vermeidungs-Hypothese (bee-avoidance hypothesis) der Vogelblumen auch erfolgreich im Feld getestet an Farbmorphen des Kostwurz, *Costus arabicus*: Für Bienen weniger auffällig gefärbte, pinke Blüten werden gegenüber weißen Blüten weniger häufig von Bienen, nicht aber Kolibris besucht (BERGAMO et al. 2016). Der sensorische Ausschluss von Bienen über die Blütenfarbe von vogelbestäubten Blüten ließ sich auch in der Blütenpflanzengemeinschaft der Serra de Cipo, einer montanen Savanne in Brasilien, nachweisen (DE CAMARGO et al. 2019) und gilt wohl sogar weltweit (CHEN et al. 2020; LUNAU & GERTEN 2020). Interessanterweise gibt es auch gelbe, vogelbestäubte Blüten, die sich von gelben, bienenbestäubten Blüten farblich unterscheiden. Gelbe, vogelbestäubte Blüten sind komplett gelb und UV-absorbierend gefärbt, während bei den meisten gelben, bienenbestäubten Blüten lediglich die Blütenmale gelb und UV-absorbierend gefärbt sind, während der große Rest der gelben Blüten UV-Licht reflektiert. In diesen Fällen könnte das Fehlen eines Blütenmals für Bienen ein derart großes Hindernis beim zügigen Auffinden der Belohnung darstellen, dass sie diese Blüten meiden, während Vögel offenbar ohne die Führung durch anders gefärbte Blütenmale die Blüten erfolgreich nutzen können, wie Verhaltensversuche nahelegen (PAPIOREK et al. 2016).

Ähnliche sensorische Filter durch Blütenfarben liegen wohl auch bei südafrikanischen Blütenpflanzen wie der Pagoden-Lilie (*Whiteheadia bifolia*, Hyacinthaceae) und *Hyobanche*-Arten (Orobanchaceae) (WESTER 2011a, b), die von Elefantenspringrüsslern der Gattung *Elephantulus* bestäubt werden, vor, deren Blüten unscheinbar grün oder schwarz gefärbt, also wenig attraktiv für Bienen sind, was aber für die vorwiegend olfak-

torisch orientierten, aber mit Farbsehen ausgestatteten Elefantenspringrüssler ohne Bedeutung ist (WESTER 2011a, b; WESTER et al. 2019; THÜS et al. 2020).

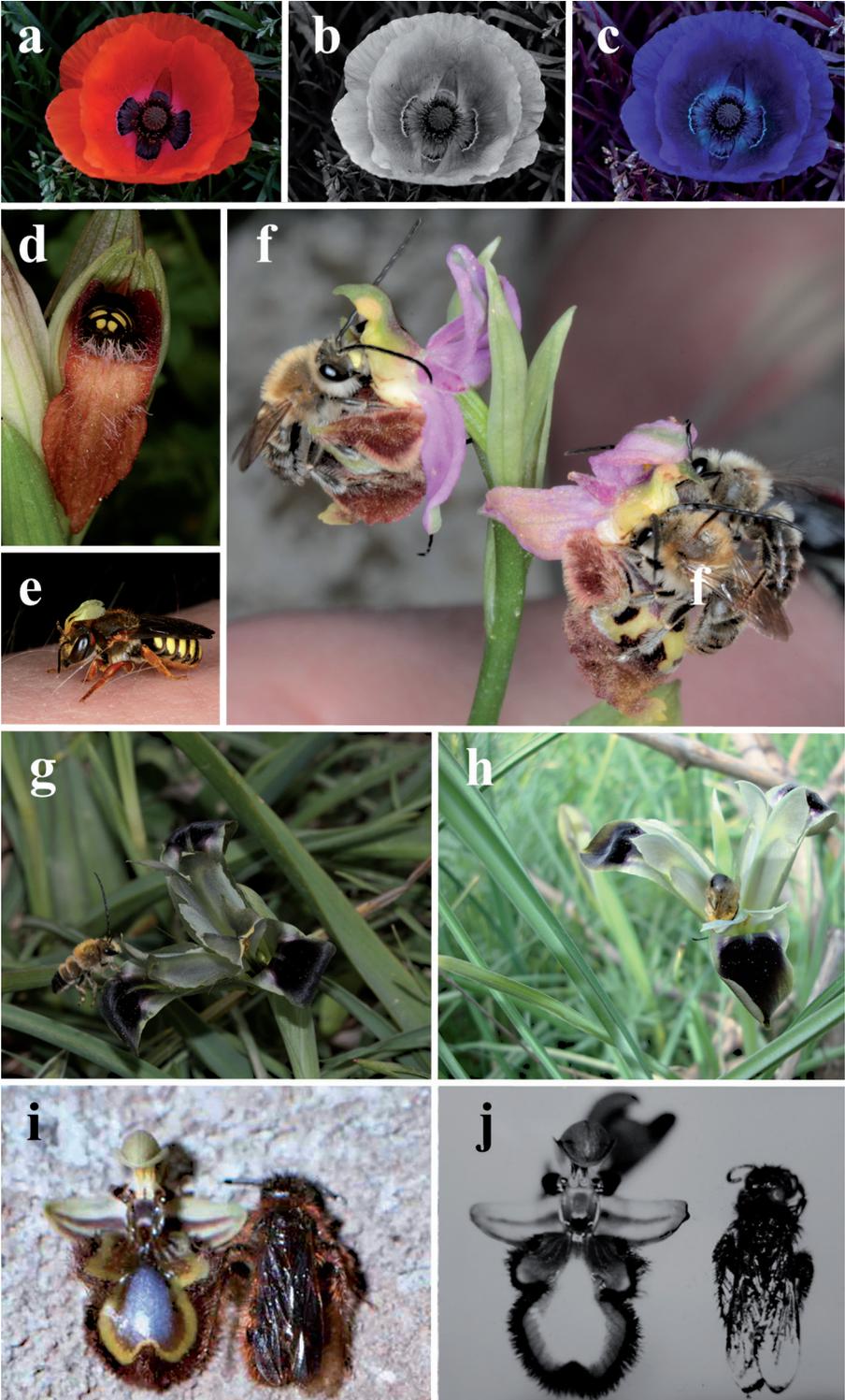
Obwohl unauffällig für Bienen, werden schwarze Blumen gelegentlich auch von Bienen bestäubt, wobei angenommen wird, dass diese Blüten ausnahmsweise Wärme als Belohnung anbieten und die dunkle Farbe zur rascheren Erwärmung der Blüten nach Sonnenaufgang beiträgt und somit darin übernachtenden Bienenmännchen einen Vorteil beim morgendlichen Beginn der Suche nach Weibchen verschafft. Schwertlilien der Gattung *Oncocyclus* (SAPIR et al. 2006; VERECKEN et al. 2013) besitzen ebenso wie die häufigen *Serapias*-Orchideen (Abb. 3d) sehr dunkle Blüten, in bzw. auf denen Bienenmännchen bestimmter Gattungen nächtigen und diese dabei bestäuben (Abb. 3e). Ein anderes Beispiel ist der sogar Nektar produzierende Hermesfinger *Hermodactylus tuberosus*, der tagsüber von zahlreichen Bienen zur Nektaraufnahme besucht, aber auch von Bienenmännchen gerne als Schlafplatz genutzt wird (LUNAU mtl. Mitteilung; Abb. 3g, h). Die dunklen Blüten von *Ophrys belene* wurden sogar als Imitation eines Schlafplatzes interpretiert, da diese wie ein dunkler Eingang zu einer Höhle aussehen (PAULUS & GACK 1993).

Manche Insekten sind durch die Farbigkeit ihrer Augen auffällig (Abb. 4a-d). In den meisten Fällen sieht man die Farben der Schirmpigmente, die einzelne Ommatidien optisch gegeneinander isolieren, durch eine durchsichtige Cornea wie etwa die roten Schirmpigmente bei der Schwarzbäuchigen Taufleie *Drosophila melanogaster*. Diese Farbe ist wichtig, denn im Unterschied zu Säugetieren werden bei Insekten gebleichte Sehpigmente, Metarhodopsine, erst durch die Absorption eines Lichtquants wieder aktiviert. Die roten Schirmpigmente von *D. melanogaster* transmittieren das zur Fotorekonversion einiger Metarhodopsine geeignete rote Licht, sodass die Empfindlichkeit

des Auges verbessert wird, indem rotes Licht nicht von den Schirmpigmenten absorbiert wird, sondern zwischen den Ommatidien wechseln kann (STAVENGA et al. 2017a). Bei einigen Insekten wie etwa einigen Kleinlibellen und Schwebfliegen (Abb. 4a) sind die Schirmpigmente dunkel und lediglich im distalen Bereich farbig, sodass die Augenfarbe sich in die Körperzeichnung einfügt.

Nur bei Fliegen gibt es farbige Augen, deren Augenfarbe auf einer farbigen Cornea beruht (KNÜTTEL & LUNAU 1997; LUNAU 2014). Besonders auffällig sind die Corneafarben bei Bremsen (Tabanidae), Bohrfliegen (Tephritidae) und Langbeinfliegen (Dolichopodidae) (LUNAU & KNÜTTEL 1995; Abb. 4b). Die Funktion der farbigen Hornhäute ist unbekannt. Es wurden verschiedene Hypothesen vorgeschlagen wie Tarnung, Balzsignal (bei der Regenbremse *Haematopota pluvialis* (Abb. 4c) ist das Corneafarbmuster sexualdimorph ausgebildet), Polarisationssehen, Ermöglichung des Farbsehens bei monochromatischen Tieren, wobei unterschiedliche Filter der Ommatidienhornhäute verschiedene spektrale Empfindlichkeiten in Zusammenarbeit mit einem einzigen Fotorezeptortyp erzeugen (STAVENGA 2002) und spektrales Tuning durch Veränderung der spektralen Empfindlichkeit der Fotorezeptoren durch die Filterwirkung der farbigen Cornealinsen (STAVENGA et al. 2017b) in Analogie zu Ritterfaltern, die Pigmentfilter im dioptrischen Apparat aufweisen (ARIKAWA et al. 1999).

Hier soll lediglich eine weitere Hypothese von mir vorgestellt werden, die unveröffentlichte Lichtbeugungshypothese. In normalen Appositions-Augen sind die Rhabdomere, die lichtempfindlichen Teile der Retinulazellen eines Ommatidiums, fusioniert und blicken als geschlossenes Rhabdom auf einen Objektpunkt. Fliegen besitzen neuronale Superpositionsaugen, bei denen die Rhabdomere eines jedem Ommatidiums nicht fusioniert sind und auf sieben verschiedene Objektpunkte gerichtet sind. Dazu zählen

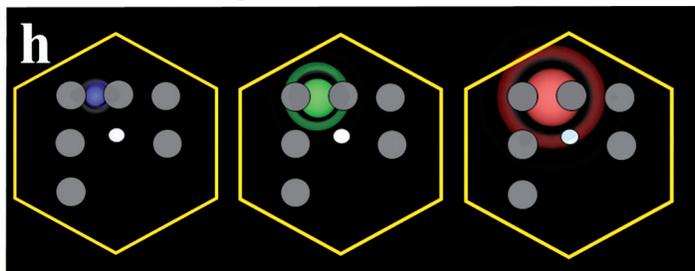
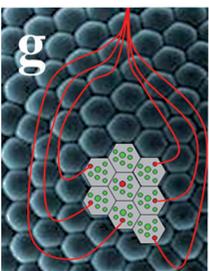
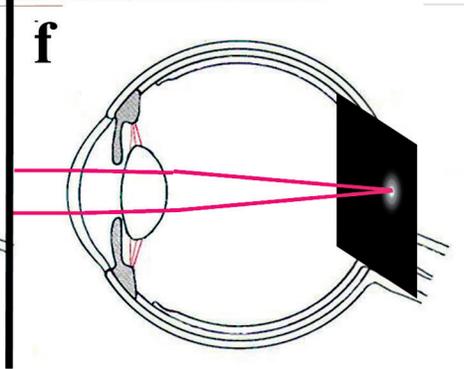
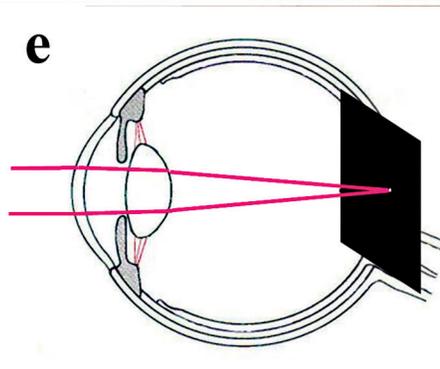
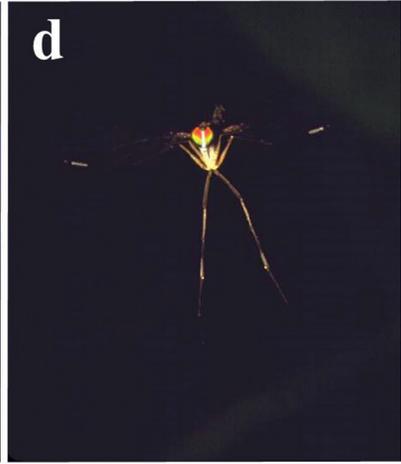
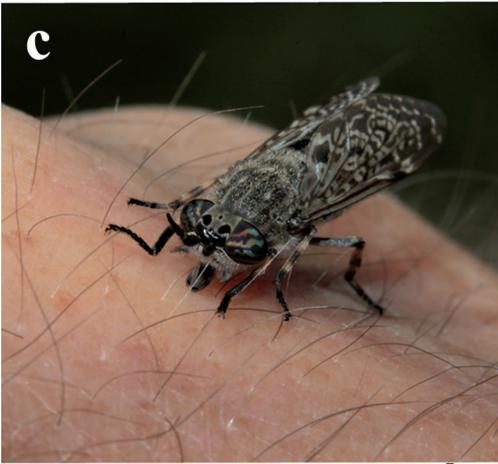
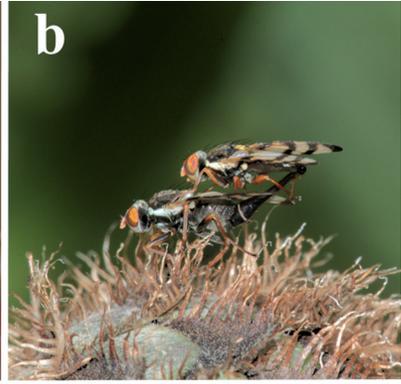


ein Tandem aus Farbrezeptoren (R7/8) und sechs grün-sensitive Retinulazellen (R1-6), die zusätzlich eine hohe Empfindlichkeit im ultravioletten Wellenlängenbereich besitzen durch UV-absorbierende Antennenpigmente. Diese Retinulazellen R1-6 benachbarter Ommatidien, die auf denselben Objekt-punkt gerichtet sind, werden neuronal superponiert, indem die Erregungen dieser sechs Retinulazellen auf eine sogenannte Cartridge gebündelt werden (KIRSCHFELD 1973). Dadurch wird das Auge sechsfach lichtstärker, was sowohl in der Dämmerung als auch bei der visuellen Flugkontrolle der als rasante Flieger bekannten Dipteren von Vorteil ist (LAND & NILSSON 2002) und auch das zeitliche Auflösungsvermögen verbessert. Das zeitliche Auflösungsvermögen ist für die visuelle Flugkontrolle wichtig und bei Fliegen mehr als zehnmals höher als beim Menschen, bei dem es bei ca. 20 Bildern pro Sekunde liegt. Einzig einige Bremsen erreichen Fluggeschwindigkeiten von 145 km/ Stunde und fliegen den Immelmann-Turn etwa nach der Entdeckung eines Weibchens in einiger Entfernung (WILKERSON & BUTLER 1984), wobei sie durch einen halben Überschlag die Flugrichtung umkehren und dann aus der Rückenlage mit einer halben Rolle wieder in die Normalfluglage kommen. Bei der neuronalen Superposition ist entschei-

dend, dass nur die visuelle Information der neuronal superponierten Retinulazellen verarbeitet werden, damit das räumliche Auflösungsvermögen erhalten bleibt. Die Ommatidiendurchmesser im Insektenauge sind gering, sodass punktförmige Lichtquellen nicht punktförmig auf Höhe der distalen Enden der Rhabdomere der Fotorezeptoren abgebildet werden, sondern in Form von Beugungsscheibchen (Airy discs; Abb. 4e, f) (LAND & NILSSON 2002). Allerdings sind die Beugungsscheibchen, die im Auge auf Höhe der distalen Rezeptorenden entstehen, unter Umständen größer als die Abstände der Retinulazellen desselben Ommatidiums. So kommt es dazu, dass Licht von einem Objekt-punkt auf zwei benachbarte Retinulazellen projiziert wird, die unterschiedlichen Cartridges zugeordnet sind (Abb. 4g). Dadurch wird das räumliche Auflösungsvermögen verschlechtert. Da die Größe der Beugungsscheibchen wellenlängenabhängig ist, kann das Filtern des roten und grünen Lichts durch die farbige Cornea den Anteil der korrekt zugeordneten Lichtquanten erhöhen. Die Beugungsscheibchen von ultraviolettem und blauem Licht sind kleiner, sodass die Energie allein von den zugehörigen Retinulazellen aufgefangen wird (Abb. 4h).

Honigbienen können mittels der Tanzsprache genaue Informationen über die Entfer-

Abb. 3: Blüten mit alternativen Belohnungen für Insekten. **a** Farbfoto einer Klatschmohnblüte (*Papaver rhoeas*). **b** UV-Foto einer Klatschmohnblüte. **c** Falschfarbenfoto einer Klatschmohnblüte. **d** Biene nächtigt in der Blüte einer *Serapias*-Orchidee. **e** Biene mit Pollinarien einer einer *Serapias*-Orchidee. **f** Pseudokopulationen von *Tetralonia berlandi*-Männchen auf *Ophrys heldreichii*. **g** Langhornbienenmännchen im Anflug auf eine Blüte des Hermesfingers *Hermodactylus tuberosus*. **h** Langhornbienenmännchen schlafend in einer Blüte des Hermesfingers *Hermodactylus tuberosus*. **i** Spiegelragwurz *Ophrys speculum* und ihr Vorbild, das Dolchwespenweibchen *Campsoscolia ciliata*. **j** UV-Foto einer Blüte der Spiegelragwurz *Ophrys speculum* und ihres Vorbildes, des Dolchwespenweibchens *Campsoscolia ciliata*. **Fig. 3:** Flowers with alternative rewards for insects. **a** Colour photo of the flower of red poppy (*Papaver rhoeas*). **b** UV-photo of the flower of red poppy. **c** False colour photo of the flower of red poppy. **d** Bee sleeping in a flower of a *Serapias* orchid. **e** Bee with pollinaria of a *Serapias* orchid. **f** Pseudocopulation of *Tetralonia berlandi* males on *Ophrys heldreichii*. **g** Long-horned bee male approaching a flower of snake's-head *Hermodactylus tuberosus*. **h** Long-horned bee male sleeping in a flower of snake's-head *Hermodactylus tuberosus*. **i** Mirror orchid *Ophrys speculum* and its model, the female scoliid wasp *Campsoscolia ciliata*. **j** UV-photo of the flower of the mirror orchid *Ophrys speculum* and its model, the female scoliid wasp *Campsoscolia ciliata*.



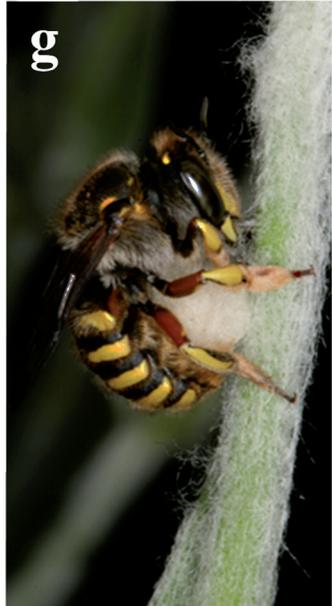
nung einer Futterquelle zum Stock kommunizieren über die Anzahl der Schwänzelläufe pro Zeiteinheit, wobei größere Entfernungen durch weniger Schwänzelläufe pro Zeiteinheit kodiert werden. Kopfzerbrechen bereiteten den Forschern Hypothesen zur Messung der Entfernungen durch die tanzenden Bienen. Liegt die Futterquelle bergaufwärts vom Stock oder gegen die Windrichtung, werden größere als die tatsächlichen Entfernungen angegeben (VON FRISCH 1965). Flugzeit, Zählung der Flügelschläge und Nektarverbrauch zur Entfernungsmessung wurden vorgeschlagen, die Messung des optischen Flusses wurde schließlich als der relevante Mechanismus gefunden. Die dabei am Ommatidienraster vorbeiziehenden optischen Umgebungselemente wirken wie ein Tachometer. Trainiert man Bienen etwa in einem Tunnel mit Streifenmuster, in der Mitte Zuckerwasser zu finden, so suchen die vortrainierten Bienen im Test bei engerem Streifenmuster, das einen intensiveren optischen Fluss erzeugt, vorzeitig nach der Futterquelle, während sie bei weiterem Streifenmuster nach der Tunnelmitte die Futterquelle vermuten (SRINIVASAN et al. 2000). Die Gewichtung

von Farbe, Entfernung zum Stock und Duftmarkierung einer Futterquelle kann bei Honigbienen und stachellosen Bienen im Vergleich unterschiedlich sein. Während für Honigbienen die Farbe der Futterquelle der wichtigste Parameter ist, sind für manche Arten der stachellosen Bienen die Duftmarken oder die Entfernung der Futterquelle zum Stock wichtigere Kriterien für die Wahl der Futterquelle (KOETHE et al. 2020)

Die Satellitenfliege *Miltogramma oestraceum* nutzt zur Wirtsfindung ihre hervorragende visuelle Orientierung. Sie folgt Bienen, etwa *Andrena*-Weibchen, auf dem Flug zum Nest (Abb. 5a), setzt sich dann in Nestnähe hin und wartet, bis das Weibchen das Nest besucht und wieder verlassen hat, um dann das Nest rückwärts laufend zu besuchen und im Nestinneren ein Ei zu legen (Abb. 5b; VERECKEN et al. 2006). Es kann am Nesteingang sogar zu Konflikten mit anderen Parasiten wie den kleptoparasitischen Wespenbienen der Gattung *Nomada* kommen (Abb. 5b). Manche Solitärbienen treiben daher enormen Aufwand, um ihre viele Monate in den Nestzellen ausharrenden Nachkommen vor Feuchtigkeit, Pilz- und Bakterienbefall und Parasiten zu schützen und nutzen daher

Abb. 4: Farbige Cornealinsen bei Fliegen. **a** Schwebfliege *Eristalinus taeniops* mit pigment-basiertem Streifenmuster auf den Komplexaugen. **b** Paarung der Bohrfliege *Urophora quadrijasciata* auf einer Flockenblume. **c** Regenbremse *Haematopota pluvialis* beim Blutsaugen auf der Hand des Autors. **d** Flugbalz des Männchens der Langbeinfliege *Sciapus platypterus* mit Präsentation der Tarsen der Mittelbeine aus der Position des Weibchens. **e** Linsenauge mit schematischer Darstellung einer punktförmigen Abbildung eines punktförmigen Objekts auf der Retina. **f** Linsenauge mit schematischer Darstellung einer Beugungsscheibe bei der Abbildung eines punktförmigen Objekts auf der Retina. **g** Neuronale Superposition der Erregung von sechs Retinulazellen sechs benachbarter Ommatidien im Komplexauge einer Fliege. **h** Beugungsscheibe von kurzwelligem blauem Licht, längerwelligem grünem Licht und langwelligem rotem Licht am apikalen Endes der Rhabdomeren eines Ommatidiums.

Fig. 4: Coloured cornea lenses in flies. **a** Hoverfly *Eristalinus taeniops* with pigment-based striped pattern on the compound eyes. **b** Mating of the tephritid fly *Urophora quadrijasciata* on a knapweed flower. **c** Common horsefly *Haematopota pluvialis* sucking blood from the hand of the author. **d** Courtship on the wing of the long-legged fly *Sciapus platypterus* displaying the tarsi of the middle leg viewed from the position of the female. **e** Lens eye with scheme of the point-shaped representation of a point-shaped object on the retina. **f** Lens eye with scheme of the Airy-disc representation of a point-shaped object on the retina. **g** Neural superposition of the excitation of six retinula cells from six neighbouring ommatidia in the compound eye of a fly. **h** Airy-disc of short-wave blue light, middle-wave green light, and long-wave red light at the apical end of the rhabdomeres in one ommatidium.



für den Nestbau Mörtel (Abb. 5c), Blattstücke (Abb. 5d) oder Pflanzenwolle (Abb. 5g), die sogar mit Pflanzenexudaten imprägniert wird (ELTZ et al. 2015).

3. Hören und Lauterzeugung

Insekten besitzen kein einheitliches Hörorgan wie Säugetiere mit dem Ohr. Insekten haben Tympanalorgane, also Trommelfelle, an unterschiedlichen Körperteilen entwickelt (KAIB et al. 2003). Feldheuschrecken besitzen Trommelfelle in den Vorderbeinen, Zikaden im Abdomen. Trommelfelle ermöglichen Hören, da der auf das Trommelfell auftreffende Schall durch seinen Schalldruck das Trommelfell verformt. Diese Verformung wird mittels spezieller Sinneszellen gemessen. Schaben haben spezialisierte Hörhaare entwickelt, die auf geringste Luftbewegung mit Auslenkung reagieren, die ebenfalls gemessen werden kann. Mücken haben ein Hörvermögen auf ganz anderer Basis entwickelt. Die Fühler der Männchen sind stark gefiedert und schwingen mit den durch die eintreffenden Schallwellen bewegten Luftmoleküle mit. Diese Auslenkungen des Pedicellus (zweites Fühlerglied) werden ebenfalls gemessen. In allen Fällen sind mechanorezeptive Sinneshaare, die in Skolopodialorganen zusammengefasst werden, an der Messung von Auslenkungen beteiligt. Skolopodialorgane können die Auslenkung

ganz normaler Borsten messen; diese Borsten können aber auch stark verkürzt oder sogar in den Körper eingelagert sein. Bündel von Sinnesborsten mit Skolopidien sind feine Messinstrumente, um Bewegungen zwischen Kopf und Thorax zu messen oder aber Auslenkungen von Trommelfellen oder des Pedicellus gegenüber dem Grundglied. Neben diesem Schalldruck- und Schallschnelle-Messprinzipen gibt es bei Laubheuschrecken und Grillen auch das Schalldruckdifferenz-Messprinzip, wobei die Trommelfelle in den Vorderbeinen von beiden Seiten beschallt werden. Während eine Seite des Trommelfells, die auch von außerhalb sichtbar ist, direkt dem eintreffenden Luftschall ausgesetzt ist, wird die andere Seite des Trommelfells über Tracheen von der anderen Körperseite beschallt.

Interessant ist der ökologische Kontext, in dem das Hörvermögen von Insekten eine Rolle spielt. Bei vielen Insekten sind neben dem Hörvermögen auch Organe zur Schallerzeugung ausgebildet. Bei Zikaden singen lediglich die Männchen mittels einer einzigartigen Cuticularplatte, die in hoher Frequenz durch einen sogenannten Trommelmuskel verformt wird und dabei manchmal an der menschlichen Schmerzgrenze hörbare Laute erzeugt. Bei Heuschrecken ist das Gesangsvermögen der Männchen mehrfach konvergent entstanden. Stridulierende Feldheuschrecken reiben eine Schrillette an

Abb. 5: Nestbiologie von Bienen. **a** Satellitenfliege *Miltogramma oestaceum* folgt einem Weibchen von *Andrena clarkella* im Flug zum Nesteingang. **b** Satellitenfliege und kleptoparasitische Wespenbiene der Art *Nomada latburiiana* am Nesteingang einer Wirtsbiene. **c** Mörtelbienenweibchen *Chalicodoma parientia* beim Nestbau. **d** Blattschneiderbiene *Megachile ericetorum* transportiert ein Blattstück zum Nest. **e** Männchen der Wollbiene *Anthidium manicatum* attackiert eine Erdhummelkönigin. Beachte die fünf Dornen am Hinterleibsende. **f** Paarung von Wollbienen an einer Wollziestblüte *Stachys byzantina*. **g** Weibchen der Wollbiene *Anthidium manicatum* sammelt Pflanzenwolle am Stängel des Wollziests.

Fig. 5: Nesting biology of bees. **a** Satellite fly *Miltogramma oestaceum* follows a homing female of *Andrena clarkella* towards the nest entrance. **b** Satellite fly and kleptoparasitic cuckoo bee of the species *Nomada latburiiana* at the nest entrance of a host bee. **c** Female *Chalicodoma parientia* building the nest wall. **d** Leaf-cutting bee *Megachile ericetorum* carries a piece of green leaf to the nest. **e** Male of wool carder bee *Anthidium manicatum* attacks a queen of a bumblebee. Note the five spines at the end of the abdomen. **f** Mating of wool carder bees on the flower the lamb's ear *Stachys byzantina*. **g** Female of wool carder bee *Anthidium manicatum* collects wool at the stem of a lamb's ear.

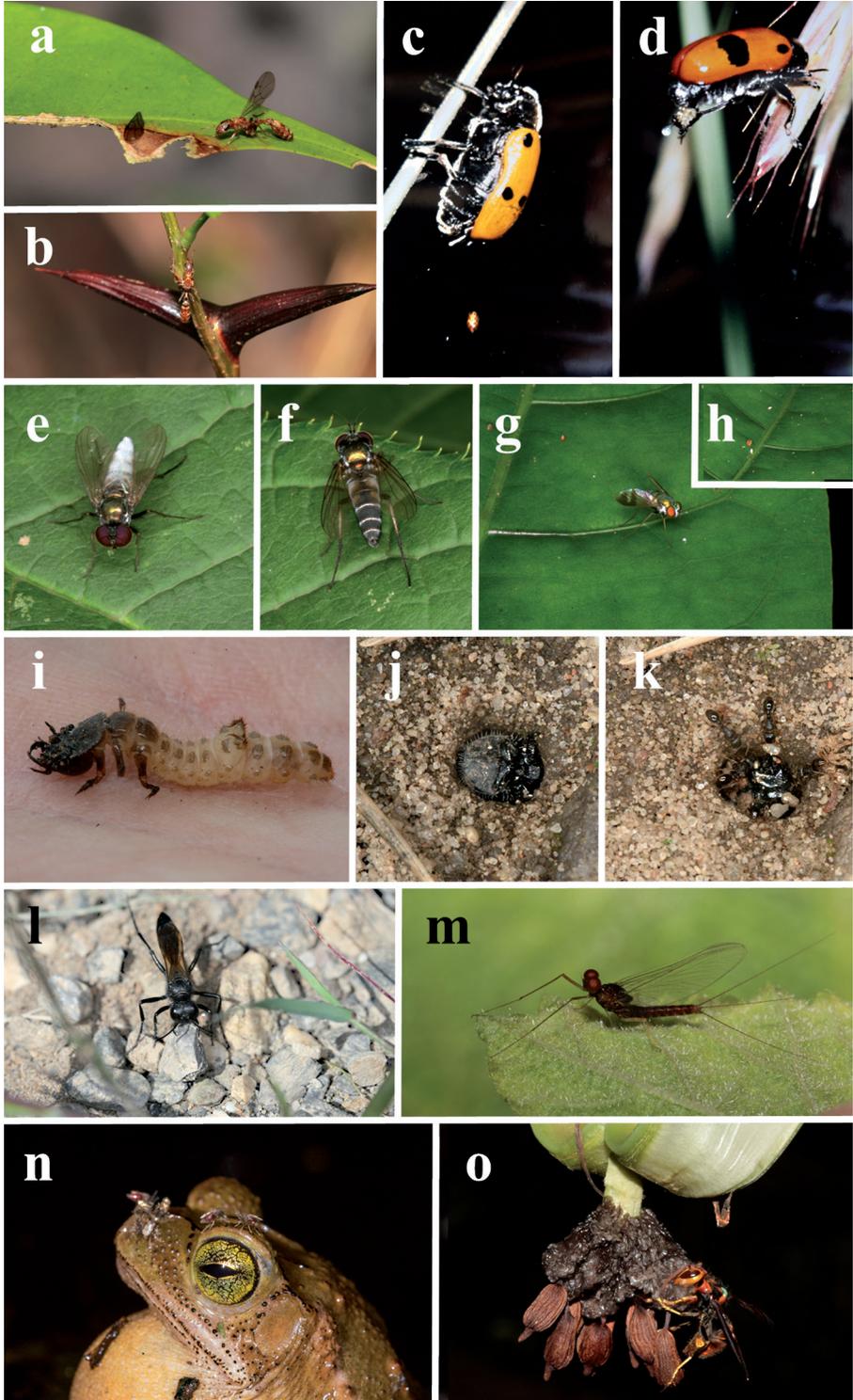
den Hinterbeinen gegen eine Schrillkante an den Vorderflügeln. Laubheuschrecken reiben die Vorderflügel gegeneinander, wobei die Schallabstrahlung durch einen sogenannten Spiegel verbessert wird. Grillen erzeugen in gleicher Weise Laute, jedoch sind hier Schrilleiste und Schrillkante gegenüber Laubheuschrecken auf vertauschten Flügeln angebracht. Auch Lauterzeugung durch Mandibelknirschen kommt bei Knarschrecken wie der Italienischen Schönschrecke (*Calliptamus italicus*) vor. Viele Käfer stridulieren zur Feindabwehr; wiederum vielfach konvergent ausgebildet sind die Strukturen, die zur Erzeugung der Stridulationslaute eingesetzt werden. Beim Lilienhähnchen und anderen Arten der Zirpkäfer (Cricocerinae) stridulieren beide Geschlechter mittels eines Zirporgans, das aus einer Reihe paralleler Kutikula-Rippen auf dem letzten sichtbaren Hinterleibstergit und Kutikulazähnen auf der Unterseite der Flügeldeckennaht besteht, wobei ein Hörvermögen nicht ausgebildet ist (SCHMITT 1994), sodass eine Stridulation zur Abwehr vermutet werden kann. Viele

Nachtfalter besitzen ein Hörvermögen, dass zur Wahrnehmung der Ortungslaute von jagenden Fledermäusen eingesetzt wird. Auffällig sind die Reaktionen nach dem Hören der Fledermausortungslaute: Viele Nachtfalter lassen sich fallen oder schießen gar zu Boden, um den Angriffen der Fledermäuse zu entkommen (ROEDER 1975; MILLER 1983).

Bei Stechmücken sind die Hörorgane sexualdimorph ausgebildet. Das Hörorgan der Männchen im Pedicellus der Fühler ist abgestimmt auf die Wahrnehmung des Flugtons der Weibchen, wobei der eigene Flugton und der Flugton anderer Männchen weniger gut gehört wird (BELTON 1994). Die oftmals in den Abendstunden über Landmarken stehenden Mückenschwärme bestehen nur aus Männchen; gelegentlich lösen sich ein oder mehrere Männchen aus dem Schwarm, um sich auf ein sich näherndes Weibchen zu stürzen. Manche parasitischen Fliegen sind in der Lage, ihre Wirtsarten an deren charakteristischen Balzlauten zu erkennen wie beispielsweise die blutsaugenden Froschmü-

Abb. 6: Besonderheiten bei Insekten. **a** Junge Königin einer *Pseudomyrmex*-Ameise bricht sich die Flügel ab. **b** Junge Königin einer *Pseudomyrmex*-Ameise am Nesteingang des Dorns einer Büffelhornakazie. **c** *Chytira quadripunctata* nach der Eiablage mit dem in ein Ameisennest fallenden Ei. **d** Ameisensackkäfer *Chytira quadripunctata* vor der Eiablage bei einem Angriff eines Eiparasiten. **e** Langbeinfliege der Gattung *Argyra* in Vorderansicht. **f** Langbeinfliege der Gattung *Argyra* in Rückansicht. **g** Langbeinfliege der Gattung *Condylostylus* auf einem Blatt. **h** Dieselbe Langbeinfliege ist nach Klappgeräusch des Spiegels der Kamera aus dem Bild geflogen. **i** Larve eines Sandlaufkäfers der Gattung *Cicindela* außerhalb seiner Röhre. **j** Larve eines Sandlaufkäfers der Gattung *Cicindela* in seiner Neströhre. **k** Larve eines Sandlaufkäfers der Gattung *Cicindela* wird von Ameisen angegriffen. **l** Wegwespe der Gattung *Podalonia* beim Werkzeuggebrauch: Stein als Hammer zum Nestverschluss. **m** Turbanaugen des Männchens einer Eintagsfliege. **n** Froschmücken (Corethrellidae) am Kopf eines Frosches in Costa Rica. **o** Vespichorie von *Vespa velutina* an *Stemona tuberosa* in Kunming (China).

Fig. 6: Particularities in insects. **a** Young queen of *Pseudomyrmex* ant breaks her wings. **b** Young queen of *Pseudomyrmex* ant at nest entrance of the thorn of a swollen-thorn acacia. **c** *Chytira quadripunctata* after egg-laying with the egg falling into an ant nest. **d** Four spotted leaf beetle *Chytira quadripunctata* is attacked by an egg parasitoid during egg-laying. **e** Long-legged fly of the genus *Argyra* in front view. **f** Long-legged fly of the genus *Argyra* in back view. **g** Long-legged fly of the genus *Condylostylus* sitting on a green leaf. **h** Same long-legged fly has escaped upon the sound of the mirror in a reflex camera. **i** Larva of a tiger beetle of the genus *Cicindela* outside of its tube. **j** Larva of a tiger beetle of the genus *Cicindela* attacked by ants. **l** Sphecid wasp of the genus *Podalonia* using a little stone as a hammer to close nest entrance. **m** Turban eyes of a male mayfly. **n** Corethrellid flies on the head of a frog in Costa Rica. **o** Vespichory of *Vespa velutina* at *Stemona tuberosa* in Kunming (China).



cken aus der Familie Corethrellidae (BERNAL et al. 2006; VIRGO et al. 2019; Abb. 6n).

Es gibt sogar Hinweise, dass Pflanzen, beispielsweise die Blüten von Nachtkerzen, die Nähe von Hummeln hören und darauf mit der Erhöhung der Konzentration des Nektars beginnen (VEITS et al. 2019). Allerdings werden diese Ergebnisse stark angezweifelt, da sowohl das Hören des Flugtons von Hummeln für Blüten bislang nicht gezeigt wurde als auch die natürliche Selektion dieser Eigenschaft über erhöhten Reproduktionserfolg kaum vorstellbar ist (PYKE et al. 2020).

4. Fühlen und taktile Reize

Die Fühler von Insekten sind – wie der Name sagt – mechanosensorische Sinnesorgane, die zum Tasten genutzt werden, wobei jede Auslenkung des Fühlers, etwa durch ein Hindernis oder durch den Wind, spürbar ist für das Insekt. Die Fühler tragen jedoch auch die Geruchssensillen und dienen daher der olfaktorischen Orientierung, wobei die einzelnen Geruchssensillen auch Mechanosensoren enthalten. Beim gegenseitigen Betasten mit den Fühlern, etwa dem Betrillern von Ameisen, entstehen daher kombinierte mechanische und geruchliche Reize und Wahrnehmungen.

Ein dem Innenohr der Säugetiere vergleichbares Gleichgewichtssinnesorgan ist bei Insekten unbekannt, Insekten besitzen jedoch Borstenfelder zwischen Kopf und Thorax und können damit die Beschleunigung des die Flügel tragenden Thorax gegenüber dem Kopf ebenso messen wie Abweichungen von der Gleichgewichtslage des Thorax gegenüber dem Kopf. Bei Dipteren ist das hintere Flügelpaar in Halteren umgewandelt, die als Drehbeschleunigungssinnesorgane eine wichtige Rolle bei der Flugsteuerung spielen (KAIB et al. 2003).

Die typische Beinhaltung von Insekten, bei der die Tarsen auf der Unterlage aufliegen und die Tibia senkrecht zur Unterlage aus-

gerichtet ist, hängt mit dem Subgenualorgan in der Tibia zusammen, das zur Messung von Vibrationen des Untergrundes (Substratschall) eingesetzt werden kann (KAIB et al. 2003). Die Kommunikation mittels Substratschall spielt etwa beim Schwänzeltanz der Honigbiene zur Kommunikation von Information über die Lage von Futterquellen an Stockgenossinnen eine Rolle. Im dunklen Stock erzeugen die Bienen beim Schwänzeltanz durch seitliches Schwänzeln des Hinterleibs und eingestreutes Flügelschwirren Vibrationen, die den Tanzboden in Schwingungen versetzen. Da der als Tanzboden genutzte Teil der Wabe weniger stark am Rahmen befestigt ist als andere Wabenteile, sind diese Schwingungen hier besonders intensiv (TAUTZ 1996). Insekten können auch Auslenkungen des Fühlers, die etwa beim Fliegen auftreten, zur Messung der Fluggeschwindigkeit nutzen. Die Rostrote Mauerbiene *Osmia bicornis* nutzt Vibrationssignale in der Balz. Die Thoraxvibrationen des auf dem Weibchen aufreitenden Männchens entscheiden über den Paarungserfolg, wobei auch die Herkunft der Bienen eine Rolle spielt (CONRAD & AYASSE 2015).

Thoraxvibrationen von Blütenbestäubern sind in mehrfacher Hinsicht interessant. Hummeln lassen sich durch Flügelschüttern auf Betriebstemperatur bringen; dabei werden die Flugmuskeln im Thorax bewegt, die Flügel aber nicht. Durch ihre dichte Beborstung und Gegenstromwärmetauscher bleibt die Wärme im Thorax erhalten. Hummeln sind dadurch in der Lage, höhere und damit kältere Gebirgstiele zu bewohnen, ihre Brut durch gezielte Abgabe der Körperwärme zu erwärmen und am Morgen früher zu Fouragierflügen aufzubrechen (HEINRICH 1979).

Ungewöhnlich ist das Verhalten mancher Hummeln und anderer Bienen, den Pollen mittels Thoraxvibrationen bei ausgekoppelten Flugmuskeln aus Blüten mit poriziden Antheren regelrecht herauszuschütteln; für

uns Menschen ist dieses Buzzing gut hörbar (BURKART et al. 2012). Für den Tomatenanbau unter Glas lohnt sich der Einsatz von Hummeln zur Bestäubung der Tomatenblüten; die Blüten sind zwar selbstbefruchtend, müssen aber geschüttelt werden, damit der Pollen von den Staubgefäßen auf die Narbe rieselt, was Hummeln allemal kostengünstiger als Gärtner erledigen. Bienen können Blüten der Nachtschattengewächse nicht anmerken, ob noch Pollen in den Staubgefäßen bevorratet wird, sondern müssen landen und probieren, Pollen herauszuschütteln, zum Vorteil der Pflanzen, die auf diese Weise mehrfach besucht und daher häufiger fremdbestäubt werden (BURKART et al. 2014). Es ist umstritten, inwieweit buzzende Bienen die Frequenz ihrer Vibrationen aktiv einstellen können (BURKHART et al. 2011; MORGAN et al. 2016). Viele Blütenpflanzen haben sich vollständig an Pollen buzzende Bienen angepasst, wie beispielsweise eine Studie zeigt, die die Bedeutung der Form der Öffnungspore des Staubgefäßes eines brasilianischen Schwarzmundgewächses für die Pollenplatzierung untersuchte. Die lang gestielte Pore stellt sicher, dass der herausgeschüttelte Pollen auf den Rücken der buzzenden Biene gelangt (KONZMANN et al. 2020).

5. Riechen und chemische Kommunikation

Der Nase als Riechorgan der Säugetiere stehen die Antennen als Riechorgane der Insekten gegenüber. Die Größe der Antennen erlaubt Rückschlüsse auf das Riechvermögen, da die Fiederung der Antennen ebenso wie die Zahl und Größe der Antennenglieder zur Unterbringung von Duftborsten dient, die Platz beansprucht. Im Falle von Schmetterlingen sind es tatsächlich lange Borsten mit vielen Öffnungen, durch die die Duftmoleküle zu den Odorant-bindenden Proteinen gelangen und schließlich mit ihnen zur Dendritenmembran, wo bereits

einzelne Duftmoleküle einen Nervenimpuls auslösen können. Im Fall von Bienen können die Borsten so reduziert sein, das lediglich plattenartige Riechplakoden mit zahlreichen Öffnungen zu den Riechzellen zu erkennen sind (KAIB et al. 2003).

Das Riechen von Insekten wurde zunächst intensiv am Seidenspinner *Bombyx mori* erforscht, da es gelang, aus den Duftdrüsen von 500.000 Weibchen das Sexualpheromon Bombykol zu isolieren und zu analysieren (BUTENANDT et al. 1959). Die Männchen besitzen stark gefiederte Antennen, während die flugunfähigen Weibchen einfache Antennen aufweisen. Die Männchen reagieren sehr empfindlich auf das Wahrnehmen des Sexualpheromons eines Weibchens mit Flügelschwirren und darauf folgendem Abflug zur Suche des Weibchens via positiver Anemotaxis, die sie der Quelle des mit dem Wind herangetragenen Duftstoffs näherbringt (KAISLING & PRIESNER 1970). Im Verhaltensversuch lässt sich die Duftwahrnehmung des Männchens schon bei sehr geringen Konzentrationen durch das Einsetzen des Flügelschwirrens nachweisen. Bei elektrophysiologischen Einzelzellableitungen einer einzelnen Duftrezeptorzelle werden jedoch mehr als hundertfach höhere Konzentrationen benötigt, um einen zusätzlichen Nervenimpuls zu den gelegentlich auftretenden Spontanentladungen nachweisen zu können. Dieser scheinbare Widerspruch klärt sich durch die neuronale Verarbeitung der Duftreize. Nach einer Schätzung reichen zusätzliche 300 durch Duft ausgelöste Aktionspotenziale zu den während der Integrationszeit von ca. 0,8 s gebildeten 1500 Spontanentladungen aus, um das Flügelschwirren auszulösen. Bei der Einzelzellableitung werden lediglich die Aktionspotenziale einer einzigen Duftrezeptorzelle von ca. 20.000 Duftrezeptorzellen registriert, sodass die Wahrscheinlichkeit, einen Duftimpuls der gerade abgeleiteten Duftrezeptorzelle zu registrieren, vergleichsweise gering ist (KAISLING 1997). Besonders

bei vielen weiteren Faltern sind die Antennen sexualdimorph ausgebildet, wobei den Männchen mit den größeren Antennen die gefährliche Aufgabe des Suchens und Findens einer Paarungspartnerin zugewiesen ist, während die Weibchen mit Sexualpheromonen locken. Manche Lassospinnen nutzen das aus, indem sie ein Lasso aus Spinnseide mit dem Sexualpheromon einer häufigen Nachtfalterart schwingen und damit nach Weibchen suchende Männchen abfangen, wobei ihnen durch Änderung der Duftstoffe sogar die Jagd auf zwei verschiedene Arten gelingt (HAYNES et al. 2002).

6. Schmecken

Anders als bei Säugetieren, wo das Schmecken auf die Zunge begrenzt ist, haben viele Insekten nicht nur Geschmacksborsten an den Mundwerkzeugen, sondern beispielsweise bei Fliegen auch an den Tarsen, am Ovipositor und gelegentlich an den Flügeln (KAIB et al. 2003). Anders als bei Duftsensillen werden die Geschmacksmoleküle durch einen permanenten Rezeptorlymphstrom von der der einzigen Pore an der Geschmackssensillenspitze zu den Dendritenmembranen der Geschmacksrezeptoren transportiert (HANSEN & HEUMANN 1971). Der Geschmackssinn von Insekten ist vergleichsweise wenig erforscht, spielt aber eine wichtige Rolle bei der Nahrungserkennung. Wie Pollen fressende und sammelnde Insekten Pollen detektieren, ist kaum bekannt (WILMSEN et al. 2015). Die blütenbesuchende Schwebfliege *Eristalis tenax* kann beispielsweise mit Geschmacksborsten am Labellum und solchen an den Tarsen die Zucker im Blütennektar schmecken und auch Pollen, wobei sie auf die im Pollenkitt häufig vorkommende Aminosäure Prolin reagiert. Für Fliegen ist das Schmecken von Zucker, Wasser und Salzen mittels eines jeweils eigenen Rezeptors beschrieben. Interessanterweise reagiert bei *E. tenax* der Salzrezeptor auf die Aminosäure Prolin und zwar vielfach

empfindlicher als auf Salze (WACHT et al. 1996). Es handelt sich also eigentlich um einen Prolinrezeptor. Während das Schmecken von Zuckern als Nektarinhaltsstoff bei Bienen lange bekannt ist, ist das Schmecken von Polleninhaltsstoffen unbekannt. Inhaltsstoffe im Pollenkorn sind ja gar nicht zugänglich für die Geschmacksborsten, sondern lediglich die Inhaltsstoffe im Pollenkitt, der bei tierbestäubten Blüten dem Pollenkorn aufgelagert ist. Kürzlich konnte bei der Dunklen Erdhummel *Bombus terrestris* nachgewiesen werden, dass die per Rüsselreflex konditionierten Tiere wässrige Lösungen von unpolaren Aminosäuren nicht von Wasser unterscheiden können, wohl aber Aminosäuren mit einer zusätzlichen polaren Gruppe, also nicht Prolin, wohl aber eine wässrige Lösung von Hydroxyprolin, einem weiteren häufigen Inhaltsstoff im Pollenkitt, von Wasser unterscheiden können (RUEDENAUER et al. 2019). Ob Hummeln tatsächlich Geschmackstoffe im Pollenkitt zur Identifikation von Pollen nutzen, ist unsicher, da Hummeln im Laborversuch beispielsweise auch chemisch völlig inertes Pulver aus Cellulose oder Glaskügelchen in Pollenkorngröße sammeln und ins Nest transportieren (KONZMANN & LUNAU 2013, 2014). Erst nach Zusatz von Bitterstoffen stellen Hummeln das Sammeln von Pollen ein, allerdings nicht sofort und nicht alle Individuen, was darauf hinweist, dass es eine gelegentliche Kontrolle von gesammelten Stoffen gibt (LUNAU et al. 2015). Dass dieses Verhalten auch in der Natur vorkommt, kann man Berichten entnehmen, die das Sammeln von Sägespänen in Schreinerereien oder von Samenschalenbröseln in Vogelfutterhäuschen durch Honigbienen beschreiben (TODD & BISHOP 1940).

7. Mimikry: Wie alle Sinne zusammenwirken

Anhand von Beispielen aus dem Bereich von Tarnung, Mimese und Mimikry lässt

sich das Zusammenwirken von Sinnesleistungen besonders gut aufzeigen. Bei der Nachahmung von Objekten wird zwischen Tarnung, Mimese und Mimikry unterschieden (LUNAU 2011). Bei Insekten finden sich zahlreiche Beispiele für alle drei Phänomene. Als Tarnung definiere ich die optische Nachahmung des Hintergrunds, wie sie für zahlreiche Nachfalter zum Schutz vor Prädatoren bekannt ist. Die damit verbundenen Sinnesleistungen beruhen auf dem Auffinden eines zur Tarnung geeigneten Hintergrunds. Verhaltensexperimente mit dem Großen Eichenspanner, *Hypomecis roboraria*, und einem weiteren Spanner, *Janakowskia fuscaria*, zeigten, dass die Falter nach dem Hinsetzen auf Baumborke ihre Position noch einmal ändern und danach besser getarnt sind (KANG et al. 2012). Raupen des Birkenspanners, *Biston betularia*, können ihre Körperfärbung ändern und nutzen dafür sogar einen Hautlichtsinn, um ihre Färbung an die des Untergrundes anzupassen, wie durch Experimente festgestellt wurde, in denen die erfolgreiche Tarnung von Tieren getestet wurde, deren Augen von einem undurchsichtigen Lack überzogen waren (EACOCK et al. 2019). Raubwanzen der Art *Reduvius personatus* kleben sich den Hintergrund in Form von Kleinstrukturen wie Sand aus der Umgebung auf den Körper und sind danach in derselben Umgebung optimal getarnt (Abb. 7a). Mimese beruht auf einer Nachahmung von für Prädatoren uninteressanten Objekten, etwa Laubblätter, welke Blätter, Vogelkot oder dürre Ästchen. Mimetische Insekten sind unter Umständen gut sichtbar, aber schwer als solche identifizierbar (Abb. 7b). Die Wirksamkeit von Mimese könnte durch eine gute Sichtbarkeit sogar verbessert werden, wie etwa bei Vogelkot imitierenden Ritterfalterraupen, die tagsüber deutlich sichtbar auf Blattoberflächen ruhen und nachts zum Fressen auf anderen Blättern aktiv werden.

Mimikry kann für alle Sinnesleistungen eine Rolle spielen, wobei Insekten in allen Rollen,

also als Vorbild, Nachahmer oder getäuschter Signalempfänger auftreten können. Am bekanntesten ist Schutzmimikry von Schwebfliegen, die Wespen, Honigbienen oder Hummeln imitieren (Abb. 7c-f). Die Detailgenauigkeit der Nachahmung bezieht sich in erster Linie auf Körpergröße und Farbmuster, kann aber viele Einzelheiten einschließen. Der Hornissen imitierende Hornissenglasflügler *Sesia apiformis* hat die Schuppen auf den für einen Schmetterling sehr schmalen Flügeln reduziert, die den längsgefalteten Flügeln der zu den Faltenwespen gehörenden Hornisse ähnlich sind, und auffällige Fühler, die auch denen einer Hornisse ähneln (Abb. 7d). Hornissenglasflügler und die Hornissenschwebfliege *Volucella zonaria* (Abb. 7e) weisen zudem braune Körperzeichnungselemente auf, die die Wespen imitierenden Schwebfliegen nicht haben. Die Hummelschwebfliege *Volucella bombylans* tritt sogar in mehreren Farbmorphen auf, die jeweils den Arbeiterinnen einer bestimmten Hummelart ähneln (LUNAU 2011). Dadurch wird eine regionale Anpassung an die jeweils vorkommenden Vorbilder möglich und gleichzeitig das Verhältnis der Häufigkeit von Vorbildern und Nachahmern verbessert, sodass die insektenfressenden Vögel als Signalempfänger mehr Chancen haben, auf ein Vorbild statt auf einen Nachahmer zu treffen, um dabei die Bedeutung des Farbmusters zu erlernen und künftig deren Träger meiden (EDMUNDS & READER 2014). Auch die Phänologie von Nachahmern und Vorbildern trägt dazu bei, das flügge Jungvögel zunächst häufiger auf Vorbilder treffen und erfahrene Vögel später häufiger auf Nachahmer. Den Hintergrund für diese aufschlussreichen Häufigkeitsverteilungen bildet die Tatsache, dass Vögel und andere Prädatoren die Bedeutung der Farbmuster erlernen müssen. Das kann sehr schnell und nachhaltig sein, wie Versuche mit naive Blauhähern und Schmetterlingen zeigen (BROWER 1958), bedeutet aber doch, dass es ungünstig für Nachahmer ist, wenn



ein Prädator zunächst gute Erfahrungen mit den ja sehr auffälligen und gut erkenn- und merkbaren Farbmustern macht.

Augenflecke (Ocelli), die sehr häufige Zeichnungsmuster auf den Raupen, Puppen und den Flügeln von Schmetterlingen (JANZEN et al. 2010; Abb. 7g, h) und auf anderen Tieren darstellen, wirken jedoch auch auf naive Tiere abschreckend und stellen somit ein seltenes Beispiel für ein angeborenermaßen gemiedenes Farbmuster dar. Vorbild sind hier die geöffneten Linsenaugen von Vögeln und anderen Prädatoren, deren dunkle Pupille, bunte Iris und konzentrischer Bau nachgeahmt wird (LUNAU 2011). Man nimmt an, dass ein Prädator, der beim Angriff auf ein Beutetier einen Augenfleck wahrnimmt, sich selbst einem Angriff gegenüber wähnt. Möglicherweise hilft dem Träger eines Augenflecks bereits ein kurzzeitiges Zögern des Prädators, damit die Chancen auf ein Entkommen des Beutetiers verbessert sind. Es gibt zwei Hypothesen zur Wirkungsweise der Augenflecke. Die Auffälligkeitshypothese nimmt an, dass konzentrische und kontrastreiche Farbmuster bereits durch ihre Auffälligkeit abschreckend wirken und beruht auf der nachgewiesenen abschreckenden Wirkung von augenunähnlichen dreieckigen oder rechteckigen Augenfleckenattrappen (STEVENS et al. 2008). Die Augenmimikry-Hypothese nimmt an, dass

die Ähnlichkeit der Augenflecke zu Linsenaugen zur Abschreckung führt (VALLIN et al. 2007).

Ein besonderes Detail vieler Augenflecke konnte zum vergleichenden Test beider Hypothesen genutzt werden. Viele Augenflecken weisen ein sehr kleines, weißes Zeichnungsmuster auf, der den im Linsenauge auf der Hornhaut zu beobachtenden Glanzfleck imitiert (Abb. 7g, h). Die Eigenschaft, dass diese Glanzflecke UV-Licht reflektieren, trägt zur Ähnlichkeit mit natürlichen Glanzlichtern bei, da es sich beim Glanz um eine Totalreflexion von Licht an einer Oberfläche handelt, die natürlich auch UV-Licht einschließt (BLUT et al. 2012). Diese Glanzflecken imitierenden Zeichnungsmuster bei Augenflecken liegen bei vielen Schmetterlingsarten so positioniert, dass sie den von der Sonne auf der Hornhaut erzeugten Glanz imitieren, also in Ruhehaltung des Schmetterlings im oberen Bereich des Augenflecks. Vergleicht man nun die Wirkung von Schmetterlingsattrappen, deren Glanzfleck so positioniert ist, dass er von der natürlich scheinenden Sonne erzeugt wurde, also im oberen Bereich des Augenflecks positioniert ist, mit der von Schmetterlingsattrappen, deren Glanzfleck so positioniert ist, als ob die Sonne unnatürlich von unten scheinen würde, also im unteren Bereich des Augenflecks positioniert

Abb. 7: Warnen, Tarnen, Täuschen. **a** Larve der Raubwanze *Reduvius personatus*, getarnt mit Partikeln aus der Umgebung, die auf der Kutikula aufgeklebt sind. **b** Als welkes Blatt getarnter Schmetterling (*Oxytenis* sp., Saturniidae) auf Barro Colorado Island. **c** Warnfarben der Hornisse *Vespa crabro*. **d** Hornissen imitierender Glasflügler *Sesia apiformis*. **e** Hornissen imitierende Schwebfliege *Volucella zonaria*. **f** Hornissen-ähnliche Große Lehmwespe *Delta unguiculata*. **g** Raupe des Mittleren Weinschwärmers *Deilephila elpenor* mit Augenflecken an dem bei Störung verdickten Vorderende. **h** Nymphalide *Citherias pireta* auf Barro Colorado Island mit transparenten Bereichen der Flügel, Augenfleck und roter Warnfarbe.

Fig. 7: Warning, camouflage, deception. **a** Larva of the predatory bug *Reduvius personatus*, camouflaged by particles from the surrounding glued to its cuticle. **b** Moth (*Oxytenis* sp., Saturniidae) camouflaged as dead leaf on Barro Colorado Island. **c** Warning colours of the common hornet *Vespa crabro*. **d** Hornet-mimicking sesiid moth *Sesia apiformis*. **e** Hornet-mimicking hoverfly *Volucella zonaria*. **f** Hornet-like potter wasp *Delta unguiculata*. **g** Caterpillar of the elephant hawkmoth *Deilephila elpenor* with eyespots at the front end thickened upon disturbance. **h** Nymphalid *Citherias pireta* on Barro Colorado Island with transparent areas of the wings, eyespots and red warning colour.

ist, so zeigt sich die geringfügig stärkere, aber regelmäßig nachzuweisende Wirkung für natürlich positionierte Glanzflecken. Unter der Annahme, dass beide Attrappen gleich auffällig, aber unterschiedlich augenähnlich sind, ergibt sich eine Bestätigung für die Augenmimikry-Hypothese (BLUT et al. 2012; BLUT & LUNAU 2013, 2015). Da es für den Prädator nur um eine Mahlzeit geht, für den Träger des Augenflecks jedoch um Leben und Tod, sind bereits kleine Vorteile für das Überleben immens wichtig. Die Raupen des Mittleren Weinschwärmers *Deilephila elpenor* können bei Störung den Vorderkörper verdicken und so die Augenflecke besser zur Geltung bringen und sehen dann für den Menschen einer Schlange ähnlicher. Die Augenflecke von Schwärmerraupen der Gattung *Eumorpha* sind durch Muskeln vermitteltes Blinken sogar besonders auffällig; da Schlangen nicht blinzeln, spricht dieses Verhalten gegen die Nachahmung eines Schlangenauges (HOSSIE et al. 2013). Dagegen fehlt allen Augenflecken von wasserlebenden Tieren der Glanzfleck vermutlich, weil auch die natürlichen Linsenaugen durch den höheren Brechungsindex von Wasser im Vergleich zu Luft kein Glanzlicht erzeugen (BLUT & LUNAU 2015).

Signalnormierung von Warnfarben durch wehrhafte Tiere (Müller'sche Mimikry) nutzt den Vorbildern und Nachahmern, indem sie seltener angegriffen werden, wobei der Unterschied zwischen Vorbildern und Nachahmern allenfalls im Zeitpunkt der Evolution besteht. Das schwarz-gelbe Streifenmuster als häufigste Warnfarbe tritt nicht nur bei Wespen (*Vespa*) und Feldwespen (*Polistes*), sondern auch bei anderen wehrhaften Tieren wie Bienen (z.B. *Anthidium manicatum*), und Gelbbauchunken auf. Die wehrhafte Große Töpferwespe *Delta unguiculata* besitzt eine Körperzeichnung wie eine Hornisse (Abb. 7c, f).

Insekten treten als Signalempfänger bei Sexualtäuschorchideen auf, deren Blüten neben dem Sexualpheromon unbegatteter

Weibchen einer Wespen- oder Bienenart auch optische Eigenschaften dieser Weibchen imitieren. Getäuscht werden die artgleichen Männchen, die die Unterlippen der Blüten wie Weibchen behandeln und sogar Pseudokopulationen durchführen (Abb. 3f; PAULUS 2019). Interessante Details verbessern die Täuschung der paarungsbereiten Männchen. Die Sexualtäuschorchideen blühen oft zu einem Zeitpunkt, zu dem die Männchen schon, noch nicht aber die Weibchen der bestäubenden Art geschlüpft sind. Die Nachahmung optischer Eigenschaften der Weibchen schließt auch den UV-Bereich ein sowie den Glanz, der durch die Flügel erzeugt wird (VIGNOLINI et al. 2012; Abb. 3f, i, j). Zudem ist dieser glänzende Bereich bei vielen Sexualtäuschorchideen der Gattung *Ophrys* in der Form sehr variabel, wie etwa bei *Ophrys heldreichii* (Abb. 3f) selbst zwischen den Blüten einer Pflanze. Verhaltensexperimente haben ergeben, dass Männchen nach dem Besuch einer Blüte die genaue Form des Zeichnungsmusters gelernt haben und Blütenattrappen mit gleichem Zeichnungsmuster seltener anfliegen, dagegen bereitwillig Blüten mit einem anderen Zeichnungsmuster besuchen (STEJSKAL et al. 2015).

Blütenpflanzen weisen nur selten glänzende Oberflächen auf; solche Bereiche können exponiert angebotener Nektar oder Bereiche mit Nektarmimikry sein (LUNAU et al. 2020). Eine Besonderheit sind die Blüten des Klatschmohns *Papaver rhoeas*, der außer der ungewöhnlichen, roten Blütenfarbe häufig auf jedem der vier Blütenblätter einen basalen, schwarzen Fleck mit einem weißen, UV-reflektierenden Rand aufweist. In Westeuropa reflektieren die roten Blütenblätter UV-Licht stark, sodass sie bestäubenden Bienen subjektiv bienenultraviolett erscheinen. Im ostmediterranen Bereich werden die Mohnblüten dagegen von Käfern bestäubt, die die Blüten als Rendezvousplätze nutzen. Diese Mohnblüten absorbieren UV-Licht, können aber von den für rotes Licht sensitiven und rote Farben präferierenden Käfern

gut erkannt werden (MARTÍNEZ-HARMS et al. 2012). Es bietet sich an, die schwarzen, weiß gerandeten Blütenmale als Käferimitationen zu interpretieren, die Partner suchenden Käfern vier bereits gelandete Exemplare vor-täuschen. Der schwarze Fleck wäre in dieser Sichtweise die Käferimitation, während der weiße Rand die in der Sonne glänzenden Kutikulapartien imitierten wie das Farbfoto, UV-Foto und das Falschfarbenfoto zeigen (Abb. 3a-c). Solche Käfer imitierenden Blütenmale sind auch bei anderen von Käfern bestäubten Blüten vorhanden und tragen damit offenbar zu einer Verbesserung des Bestäubungserfolgs bei (VAN KLEUNEN et al. 2007).

Während Sexualtäuschorchideen lediglich die Männchen einer einzigen Bienen- oder Wespenart anlocken und für die erfolgreiche Übertragung der Pollinien passgenaue Blüten entwickelt haben, werden andere Blüten von einem Spektrum getäuschter Insekten bestäubt wie etwa Aasfliegenblumen, die einem Aas ähneln, oder nektarlose Orchideen, die einer oder mehreren nektarführenden Blüten ähneln (LUNAU 2011). Bei ersterem spielt unzweifelhaft der Aasgeruch die wichtigste Rolle, aber auch die Blütenfärbung, die Leichenflecken ähnelt (CHEN et al. 2015). Hornissen sind neben anderen Wespen erstaunlicherweise Besucher kleiner, unscheinbarer, bräunlicher Blüten wie Sumpfstendelwurz (*Epipactis*) und Knotenwurz (*Scrophularia*). Für *Epipactis belleborine* konnte die Lockwirkung von den als green leaf volatiles bekannten Blattduftstoffen nachgewiesen werden, Duftstoffe, die Pflanzen nach Verletzung abgeben und die für die Wespen ein Indikator für ein pflanzenfresendes Beutetier sein könnten (BRODMANN et al. 2008). In Kunming (China) konnte ich neben dem Besuch von *Scrophularia*-Blüten auch den Abtransport von Samen von *Stemona tuberosa* beobachten, deren Elaiosomen von den Wespen offenbar mit Fleisch von Beutetieren verwechselt werden (CHEN et al. 2018). Die Wespen bissen die Elaiosomen

mit einem daran hängenden Samen ab und transportierten sie im Flug zu ihrem Nest; Verluste auf dem Transport sorgen wohl für die Samenverbreitung, ein Phänomen, das als Vespichorie bezeichnet wird (Abb. 60). Nicht immer sind die Rollen in Mimikrysystemen klar verteilt. Manche Spinnen etwa imitieren Ameisen (LUNAU 2011). Der Vorteil könnte darin liegen, einen Schutz vor Vögeln als Prädatoren zu erlangen (OLIVEIRA & SAZIMA 1984), als Wolf im Schafspelz Ameisen in der Nähe ihrer Nester zu jagen, ohne als Jäger erkannt zu werden (NELSON & JACKSON 2009), oder von zur Larvenverproviantierung Spinnen jagenden Wegwespen nicht entdeckt zu werden (EDMUNDS 1993). Ähnliches gilt für die Stabilimente, auffällige, dicht gesponnene, weiße Teile in den Netzen vieler Spinnen (LUNAU 2011). Sie könnten das Netz vor der Zerstörung durch Vögel schützen, durch Blütenmimikry bevorzugt blütenbesuchende Insekten anlocken oder der in gleicher Weise gefärbten Spinne zur Tarnung verhelfen. Für alle Hypothesen gibt es positive Nachweise. Sogar die Färbung von Krabbenspinnen, die auf Blüten nach Blütenbesuchern lauern, wurde wieder hinterfragt; es kommt nicht nur eine Tarnung auf der Blüte vor dem anfliegenden Insekt infrage, sondern auch eine Verbesserung der Attraktivität der Blüte für bestimmte Insekten und Beutetiere. Es existiert sogar Literatur, die darauf hinweist, solche Phänomene nicht zu sehr mit dem eigenen Blick, sondern vielmehr mit dem Auge des Betrachters, also mit der Sinnesausstattung des Signalempfängers, zu betrachten (CUT-HILL & BENNETT 1993).

8. Schönheit: unsere Sicht auf die Insekten

Schönheit ist ein Begriff, der nur selten in der wissenschaftlichen Literatur mit Insekten in Zusammenhang gebracht wird, obwohl die Faszination von Entomologen für die von ihnen untersuchten Insekten

bekannt und auch dokumentiert ist (EISNER 2003; HÖLLDOBLER et al. 2009). Ich bin da keine Ausnahme, obwohl der Titel von LUNAU (2009) „Entomologisches Kuriositätenkabinett – von Brillenträgern, Modellen, Hirschen, Stiergeburten und Anderen“ weniger eindeutig ist. Doch es gibt auch eine biologische Grundlage dadurch, dass den Insekten und anderen Tieren Farbenpracht, Symmetrieeigenschaften und andere Merkmale als Indikatoren bei der Partnerwahl dienen (GRAMMER et al. 2003). DARWIN (1871) hat explizit einen ästhetischen Sinn gefordert zur Verarbeitung von Balzsignalen bei der Partnerwahl und ist dabei wohl eher seinem eigenen Geschmack für Schönheit erlegen als die Bedeutung der Balzsignalstrukturen als ehrliche Indikatoren für die Qualität des Trägers zu durchschauen (PRUM 2012). Bei Vögeln wurde nachgewiesen, dass die Beschaffenheit und der Zustand des Gefieders als Indikator bei der Partnerwahl von Bedeutung sind als Indikatoren des Parasitenstatus (JOOP & VILCINSKAS 2016). Die Rote-Königin-Hypothese beschreibt die Bedeutung von Parasiten für die Evolution (MORRAN et al. 2011), indem sie Hinweise gibt, welche Eigenschaften eines potenziellen Partners einen Schutz der Nachkommen vor Parasiten gewähren können, etwa durch eine Resistenz oder durch Sinnesleistungen, die zur Abwehr oder Vermeidung von Parasitierung beitragen können. Namensgebend ist dabei die Rote Königin von Alice im Wunderland, die beim Laufen ohne voranzukommen der überraschten Alice erklärt, dass man im Wunderland doppelt so schnell laufen müsse als man kann, um voranzukommen. Übertragen bedeutet das für die Evolution von Organismen, dass sie zusätzliche Adaptationen entwickeln müssen außer der Kompensation von Anpassungen ihrer Parasiten, um erfolgreich bei der natürlichen Selektion zu sein. Entscheidungsfördernd können bei der Partnerwahl Farbeigenschaften des Gefieders (BENNETT et al. 1997) oder kleine Abweichungen von den Sym-

metrieeigenschaften sein, diese sogenannte fluktuierende Asymmetrie gilt als Anzeiger von Störungen in der Entwicklung (JAFFÉ & MORITZ 2010). Beispiele für Insekten sind selten, aber beispielsweise sind markierte Drohnen der Honigbiene, die an ihrem Stock gefangen wurden, signifikant weniger symmetrisch gebaut als Drohnen, die einen Drohnensammelplatz erreicht haben und dort gefangen wurden. Dabei wurde die Länge der beiden Flügel verglichen als Maß für die fluktuierende Asymmetrie.

Langbeinfliegen (Dolichopodiden) sind auffällige, oft metallisch gefärbte, meist räuberische Fliegen. Bemerkenswert sind vor allem sexualdimorph ausgebildete Strukturen, die die Männchen bei der Balz einsetzen, darunter winzige Verdickungen der Arista der Antennen, farbige Muster am Kopf, verdickte oder schwarz oder weiß gefärbte einzelne Tarsenglieder und weiße Spitzenflecken an den Flügeln (ZIMMER et al. 2003). Diese Balzstrukturen werden den Weibchen in geeigneter Weise im Flug oder im Stand präsentiert (LUNAU 1996; Abb. 4d, 6e, f). Bemerkenswert ist die geringe Größe dieser Strukturen, die bei vielen Arten kleiner als 0,1 mm im Durchmesser sind und doch entscheiden über den Ausgang von Auseinandersetzungen der Männchen oder ihrem Paarungserfolg (LUNAU 1992). Die optisch orientierten Fliegen müssen nicht nur ein sehr gutes räumliches Auflösungsvermögen besitzen, sondern auch schnell auf die präsentierten Signalstrukturen reagieren. In diesem Zusammenhang finde ich es interessant, dass manche Langbeinfliegen in den Tropen sich nur schwer mit einer Spiegelreflexkamera fotografieren lassen, da sie ihren Platz schon vor der Aufnahme womöglich als Reaktion auf den sich öffnenden Verschluss verlassen haben (Abb. 6g, h); Fotos gelingen meist nur bei intensiv mit Putzen beschäftigten Individuen, die offenbar mehr Zeit zum Abflug benötigen.

Manche Insektenschönheit oder schöne Verhaltensweise eines Insekts liegt vermut-

lich eher im Auge des Betrachters: Bei der Vielzahl lebender Insektenarten und ihrer höchst unterschiedlichen Biologie ist es nicht erstaunlich, dass Sinnesleistungen der meisten Arten unerforscht und unbekannt sind. Hinweise auf Sinnesleistungen bieten für Insektenforscher immer wieder Beobachtungen ungewöhnlicher Verhaltensweisen. Beispiele dafür sind die Ablage mit Kot mittels einer Kotpresse getarnter Eier von *Clytra quadripunctata* über Ameisennestern, sodass die dermaßen getarnten Eier im Ameisennest unbeachtet bleiben können (ERBER 1968). Für Eiparasiten bleibt da nur wenig Zeit zur Eiablage, bevor das Ei in eine Kothülle eingepackt ist (Abb. 6c, d). Die Nasenfliege *Rhingia campestris* ist ein eifriger Blütenbesucher (BARKEMEYER 1994) mit der erstaunlichen Fähigkeit, die „Kontaminierung“ des eigenen Körpers mit Pollen weitgehend vermeiden zu können. Die Fliegen agieren auf den Blüten bei der Nektar- und Pollensuche sehr vorsichtig, können etwa Pollen aus dem unter dem Dach der petaloiden Narbe liegenden Staubgefäß einer Sumpfschwertlilie (*Iris pseudacorus*) oder aus der Blüte eines Drüsigen Springkrauts (*Impatiens glandulifera*) via Überkopparbeit entnehmen (Abb. 2b, c), was von der kuriosen Beweglichkeit ihres langen, in Ruhe in das namengebende Nasenfutteral eingezogenen Rüssels zeugt. Nasenfliegen erlernen auch, die hängenden Blüten des Beinwells *Symphytum officinale* durch von Hummeln gebissene Löcher auszubeuten oder einzelne Pollenkörner von der Narbe von Blüten abzuernten, welches man als Antibestäuberverhalten bezeichnen könnte (Abb. 2d).

Insekten können ungewöhnliche Dinge bewegen: Mauerbienen transportieren mit ihren Mandibeln feuchten Sand zum Nestverschluss, auch mit den Mandibeln ausgeschnittene Stücke von Blüten- oder Laubblättern zum Nestbau oder gar Kiefernadeln, um die an eine geeignete Stelle mit der Mündung nach unten platzierten Schneckengehäuse, die ihrer Brut als Nest dienen, effektiv zu tarnen. Bienen können mit ihren

Hinterbeinen nicht nur Pollen, sondern auch Propolis, Öl, Harz oder Parfüm transportieren. Für den Transport von Duftstoffen sind die Hinterbeine bei Prachtbienenmännchen (Euglossinae) allerdings in spezielle Duftsammelbehälter umgewandelt (ELTZ et al. 1999). Die Prachtbienen nutzen als einzige Tiere die gesammelten Duftstoffe als artspezifische Sexualpheromone (ELTZ 2003). Die genetische Veränderung eines Gens, das für ein Odorant-bindendes Protein kodiert, konnte kürzlich für ein Schwesterartenpaar von Prachtbienen nachgewiesen werden (BRAND et al. 2020) und damit einen Beleg für die Entstehung eines ethologischen Isolationsmechanismus geben. Die Untersuchung von zwei Schwesterarten, *Euglossa viridissima* und *E. dilemma* (ELTZ et al. 2011), hat sogar Artbildung über die Erschließung neuer Duftstoffe aufgezeigt (BRAND et al. 2020).

Werkzeuggebrauch ist ein Verhalten, das man auch bei Insekten findet. Beispielsweise können Wegwespen nach der Verproviantierung ihres Nestes größere, gerade noch zwischen die geöffneten Mandibeln passende Steinchen als Hammer benutzen, um die zum Verschluss des Nesteingangs herbeigebrachten kleineren Steinchen festzustampfen (Abb. 6l). Auf einer Einzelbeobachtung beruht das Verhalten von Ameisen, die nach der Entdeckung einer in einer selbstgegrabenen Röhre lauenden Sandlaufkäferlarve begannen, mit ihren Mandibeln gesammelte Steinchen in die Röhre zu werfen (Abb. 6i-k).

Pseudomyrmex ferrugineus ist eine in den Dornen von Büffelhornakazien lebende Ameisenart. Schon die Akzeptanz von Dornen und dem in den Stängeln existierenden Hohlraum als Domatien ist erstaunlich (WARD 2017). Noch erstaunlicher ist der beobachtete Kampf zweier Königinnen auf dem Laufblatt einer Büffelhornakazie, der Abwurf der eigenen Flügel durch die Gewinnerin, bevor sie in den engen Eingang in einen Dorn zur Etablierung eines neuen Nestes schlüpfen kann (Abb. 6a, b).

Die Wollbiene *Anthidium manicatum* ist eine die gelb-schwarz gestreifte Warnfärbung der Wespen ausweisende Biene. Die Nutzung derselben Warnfärbung stellt eine Signalnormierung dar, die den Wespen und Wollbienen nutzt, da potenzielle Prädatoren weniger häufig die Bedeutung dieses Farbmusters lernen müssen, denn beide Protagonisten besitzen einen Giftstachel. Wollbienenweibchen paaren sich anders als viele andere Wildbienen mehrfach (LAMPERT et al. 2014). Für Wollbienenmännchen lohnt sich die Etablierung von Territorien, zu denen die Weibchen gerne kommen, um Nektar, Pollen oder Pflanzenwolle zu sammeln (Abb. 5g), ein Verhalten, dass man als Ressourcenverteilungspolygynie bezeichnen könnte. Eine Paarung mit dem Territorium besitzenden Männchen ist quasi die Eintrittskarte zum Besuch des Territoriums (Abb. 5f). Mit einem Beet aus Wollziest (*Stachys byzantina*), die alle drei begehrten Ressourcen bietet, schafft man sich die Gelegenheit, die interspezifische Revierverteidigung der Männchen zu beobachten. Wollbienenmännchen besitzen fünf stachelartige Fortsätze am Hinterleibsende, mit denen sie bei ihren Patrouillenflügen durch ihr Territorium alle Blütenbesucher in rasanten Angriffsfügen attackieren, sogar viel größere Hummeln (Abb. 5e). Beim Angriff schlägt die nach vorne gekrümmte Abdomenspitze zuerst am Gegner ein und kann im ungünstigen Fall die Hauptflügelader (Costa) brechen, was das Todesurteil für die Angegriffenen bedeutet (WIRTZ et al. 1988; NACHTIGALL 1997). Die Weibchen tragen die gesammelte Pflanzenwolle zum Nestbau ein; zusätzlich werden gesammelte Pflanzenexudate auf die Nestwolle aufgetragen zur Abwehr von Parasitoiden (ELTZ et al. 2015).

Danksagung

Ich möchte mich bei allen Mitarbeitern des Instituts für Sinnesökologie für Begleitung über viele Jahre bedanken, den Sekretärinnen Monika Haardt und Nicole Brand, den

Technischen Assistenten/innen Ellen Pogel, Maryam Masrouri und Oliver Krohn, den Wissenschaftlichen Assistenten/innen Martin Zimmer, Andreas Gumbert, Thomas Eltz, Robert Junker und Petra Wester, stellvertretend für die vielen Studenten/innen bei Sarah Gerten, geb. Papiorek, Sabine Konzmann, Sebastian Koethe und Kristina Buch und stellvertretend für Kooperationspartner bei Zong-Xin Ren (China) und Vinicius de Brito (Brasilien). Bei den Gutachtern möchte ich mich für kritische Bemerkungen und Anregungen bedanken.

Literatur

- ARIKAWA, K. (2001): Hindsight of Butterflies: The *Papilio* butterfly has light sensitivity in the genitalia, which appears to be crucial for reproductive behavior. *BioScience* 51: 219-225.
- ARIKAWA, K., SCHOLTEN, D., KINOSHITA, M., & STAVENGA, D.G. (1999): Tuning of photoreceptor spectral sensitivities by red and yellow pigments in the butterfly *Papilio xuthus*. *Zoological Science* 16: 17-24.
- BARKEMEYER, W. (1994): Untersuchung zum Vorkommen der Schwebfliegen in Niedersachsen und Bremen (Diptera: Syrphidae). *Naturschutz und Landschaftspflege in Niedersachsen*, Heft 31: 1-514.
- BAR-ON, Y.M., PHILLIPS, R., & MILO, R. (2018): The biomass distribution on earth. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 115: 6506-6511.
- BELTON, P. (1994): Attraction of male mosquitoes to sound. *Journal of the American Mosquito Control Association* 10: 297-301.
- BENNETT, A.T.D., CUTHILL, I.C., PARTRIDGE, J.C., & LUNAU, K. (1997): Ultraviolet plumage colours predict mating preferences in starlings. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 94: 8618-8621.
- BERGAMO, P.J., RECH, A.R., BRITO, V.L.G., & SAZIMA, M. (2016): Flower colour and visitation rates of *Costus arabicus* support the 'bee avoidance' hypothesis for red "reflecting hummingbird" pollinated flowers. *Functional Ecology* 30: 710-720.
- BERNAL, X.E., RAND, A.S., & RYAN, M.J. (2006): Acoustic preferences and localization per-

- formance of blood-sucking flies (*Corethrella* Coquillett) to túngara frog calls. *Behavioral Ecology* 17: 709-715.
- BLUT, C., & LUNAU, K. (2015): Effects of lepidopteran eyespot components on the deterrence of predatory birds. *Behaviour* 152: 1481-1505.
- BLUT, C., & LUNAU, K. (2013): Schreckwirkung als Detailarbeit – Das Glanzlicht im Augenfleck der Schmetterlinge (Insecta, Lepidoptera). *Entomologie heute* 25: 127-136.
- BLUT, C., WILBRANDT, J., FELS, D., GIRGEL, E.I., & LUNAU, K. (2012): The ‘sparkle’ in fake eyes – the protective effect of mimic eyespots in Lepidoptera. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 143: 231-244.
- BRAND, P., HINOJOSA-DÍAZ, I.A., AYALA, R., DAIGLE, M., YURRITA OBIOLS, C.L., ELTZ T., & RAMÍREZ, S.R. (2020): The evolution of sexual signaling is linked to odorant receptor tuning in perfume-collecting orchid bees. *Nature Communications* 11: 244.
- BRODMANN, J., TWELE, R., FRANCKE, W., HÖZLER, G., ZHANG, O.H., & AYASSE, M. (2008): Orchids mimic green-leaf volatiles to attract prey-hunting wasps for pollination. *Current Biology* 18: 740-744.
- BROWER, J.V.Z. (1958): Experimental studies of mimicry in some North American butterflies. Part 1. The monarch, *Danaus plexippus*, and viceroy, *Limenitis archippus archippus*. *Evolution* 12: 32-47.
- BURGIN, C.J., COLELLA, J.P., KAHN, P.L., & UPHAM, N.S. (2018): How many species of mammals are there? *Journal of Mammalogy* 99: 1-14.
- BURKART, A., SCHLINDWEIN, C., & LUNAU, K. (2011): Comparative bioacoustical studies on flight and buzzing of neotropical bees. *Pollination Ecology* 6: 118-124.
- BURKART, A., SCHLINDWEIN, C., & LUNAU, K. (2012): Auf Bienenjagd mit dem Smartphone - bioakustische Studien an pollensammelnden Bienen. *Entomologie heute* 24: 113-121.
- BURKART, A., SCHLINDWEIN, C., & LUNAU, K. (2014): Assessment of pollen reward and pollen availability in *Solanum stramonifolium* and *Solanum paniculatum* for buzz-pollinating carpenter bees. *Plant Biology* 16: 503-507.
- BURKHARDT, D., DE LA MOTTE, I., & LUNAU, K. (1994): Signalling fitness: Larger males sire more offspring. Studies of the stalk-eyed fly *Cyrtodiopsis whitei* (Diopsidae, Diptera). *Journal of Comparative Physiology A* 174: 61-64.
- BURKHARDT, D., & DE LA MOTTE, I. (1983): How stalk-eyed flies eye stalk-eyed flies: Observations and measurements of the eyes of *Cyrtodiopsis whitei* (Diopsidae, Diptera). *Journal of Comparative Physiology A* 151: 407-421.
- BUTENANDT, A., BECKMANN, R., STAMM, D., & HECKER, E. (1959): Über den Sexuallockstoff des Seidenspinners *Bombyx mori*. Reindarstellung und Konstitution. *Zeitschrift für Naturforschung* 14b: 283-284.
- CAMERON, D.A., & PUGH, E.N., Jr. (1991): Double cones as a basis for a new type of polarization vision in vertebrates. *Nature* 353: 161-164.
- CARVALHO, L.S., PESSOA, D.M.A., MOUNTFORD, J.K., DAVIES, W.I.L., & HUNT, D.M. (2017): The genetic and evolutionary drives behind primate color vision. *Frontiers in Ecology and Evolution* 5: 34.
- CHEN, G., MA, X.K., JÜRGENS, A., LU, J., LIU, E.-X., SUN, W.-B., & CAI, X.-H. (2015): Mimicking livor mortis: a well-known but unsubstantiated color profile in sapromyophily. *Journal of Chemical Ecology* 41: 808-815.
- CHEN, Z., NIU, Y., LIU, C.-Q., & SUN, H. (2020): Red flowers differ in shades between pollination systems and across continents. *Annals of Botany*: mcaa103.
- CHEN, G., WANG, Z.W., WEN, P., WEI, W., CHEN, Y., AI, H., & SUN, W.B. (2018): Hydrocarbons mediate seed dispersal: a new mechanism of vespicochory. *New Phytologist* 220: 714-725.
- CONRAD, T., & AYASSE, M. (2015): The role of vibrations in population divergence in the red mason bee, *Osmia bicornis*. *Current Biology* 25: 2819-2822.
- CUTHILL, I.C., & BENNETT, A.T.D. (1993): Mimicry and the eye of the beholder. *Proceedings of the Royal Society London, B* 253: 203-204.
- DARWIN, C. (1871): *The descent of man, and selection in relation to sex*. John Murray, London, UK.
- DE CAMARGO, M.G.G., LUNAU, K., BATALHA, M.A., BRINGS, S., DE BRITO, V.L.G., & MORELLATO, L.P.C. (2019): How flower colour signals allure bees and hummingbirds: a community-level test of the bee avoidance hypothesis. *New Phytologist* 222: 1112-1122.
- DINKEL, T., & LUNAU, K. (2001). How drone flies (*Eristalis tenax* L., Syrphidae, Diptera) use floral guides to locate food sources. *Journal of Insect Physiology* 47: 1111-1118.

- DUNN, C.W., GIRIBET, G., EDGEcombe, G.D., & HEJNOL, A. (2014): Animal phylogeny and its evolutionary implications. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 45: 371-395.
- DYER, A.G., & CHITKA, L. (2004): Fine colour discrimination requires differential conditioning in bumblebees. *Naturwissenschaften* 91: 224-227.
- DYER, A.G., GARCIA, J.E., SHRESTA, M., & LUNAU, K. (2015): Seeing in colour: A hundred years of studies on bee vision since the work of the Nobel laureate Karl von Frisch. *Proceedings Royal Society of Victoria* 127: 66-72.
- EACOCK, A., ROWLAND, H.M., VAN'T HOF, A.E., YUNG, C.J., EDMONDS, N., & SACCHERI, I.J. (2019): Adaptive colour change and background choice behaviour in peppered moth caterpillars is mediated by extraocular photoreception. *Communications Biology* 2: 286.
- EDMONDS, M. (1993): Does mimicry of ants reduce predation by wasps on salticid spiders? *Memoirs of the Queensland Museum* 33: 507-512.
- EDMONDS, M., & READER, T. (2014): Evidence for Batesian mimicry in a polymorphic hoverfly. *Evolution* 68: 827-839.
- EISNER, T. (2003): *For Love of Insects*. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge (Massachusetts).
- ELTZ, T. (2003): Duftakkumulation bei Prachtbienen (Euglossini): Mechanismen, Muster, offene Fragen. *Verhandlungen Westdeutscher Entomologentag 2002*: 11-30.
- ELTZ, T., FRITZSCH, F., JORGE RAMIREZ, J., ZIMMERMANN, Y., RAMÍREZ, S.R., QUEZADA-EUÁN, J.J.G., & BEMBÉ, B. (2011): Characterization of the orchid bee *Euglossa viridissima* (Apidae: Euglossini) and a novel cryptic sibling species, by morphological, chemical, and genetic characters. *Zoological Journal of the Linnean Society* 163: 1064-1076.
- ELTZ, T., KÜTTNER, J., LUNAU, K., & TOLLRIAN, R. (2015): Plant secretions prevent wasp parasitism in nests of wool-carder bees, with implications for the diversification of nesting materials in Megachilidae. *Frontiers in Ecology and Evolution* 2: 86.
- ELTZ, T., WHITTEN, W.M., ROUBIK, D.W., & LINSENMAIR, K.E. (1999): Fragrance collection, storage, and accumulation by individual male orchid bees. *Journal of Chemical Ecology* 25: 157-176.
- ERBER, D. (1968): Bau, Funktion und Bildung der Kotpresse mitteleuropäischer Clytrinen und Cryptocephalinen (Coleoptera, Chrysomelidae). *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere* 62: 245-306.
- FAN, J., FRANCIS, F., LIU, Y., CHEN, J., & CHENG, D.F. (2011): An overview of odorant-binding protein functions in insect peripheral olfactory reception. *Genetics and Molecular Research* 10: 3056-3069.
- FRISCH, K. VON (1915): Der Farbensinn und Formensinn der Biene. *Zoologische Jahrbücher, Abteilung für allgemeine Zoologie und Physiologie* 35: 1-182.
- FRISCH, K. VON (1965): *Tanzsprache und Orientierung der Bienen*. Springer, Berlin-Heidelberg-New York.
- GEHRING, W.J. (1996): The master control gene for morphogenesis and evolution of the eye. *Genes to Cells* 1: 11-15.
- GEHRING, W., & IKEO, K. (1999): Pax 6 master in eye morphogenesis and eye evolution. *Trends in Genetics* 15: 371-377.
- GRAMMER, K., FINK, B., MOLLER, A.P., & THORNHILL, R. (2003): Darwinian aesthetics: sexual selection and the biology of beauty. *Biological Reviews* 78: 385-407.
- GRIMALDI, D., & ENGEL, M.S. (1995): *Evolution of the Insects*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- HANSEN, K., & HEUMANN, H.G. (1971): Die Feinstruktur der tarsalen Schmeckhaare der Fliege *Phormia terraenovae* Rob.-Desv. *Zeitschrift für Zellforschung* 117: 419-42.
- HAYNES, K., GEMENO, C., YEARGAN, K. MILLAR, J.G., & JOHNSON, K.M. (2002): Aggressive chemical mimicry of moth pheromones by a bolas spider: how does this specialist predator attract more than one species of prey?. *Chemoecology* 12: 99-105.
- HEINRICH, B. (1979): *Bumblebee Economics*. Harvard University Press; Cambridge, Massachusetts, and London.
- HEUSCHEN, B., GUMBERT, A., & LUNAU, K. (2005): A generalised mimicry system involving angiosperm flower colour, pollen and bumblebees' innate colour preferences. *Plant Systematics and Evolution* 252: 121-137.
- HILDEBRAND, J.G. (1996): Olfactory control of behavior in moths: central processing of odor information and the functional significance of

- olfactory glomeruli. *Journal of Comparative Physiology A* 178: 5-19.
- HÖLDOBLER, B., WILSON, E.O., & NELSON, M.C. (2009): The superorganism: The beauty, elegance, and strangeness of insect societies. W.W. Norton, New York.
- HOSSIE, T.J., SHERRATT, T.N., JANZEN, D.H., & HALLWACHS, W. (2013): An eyespot that “blinks”: an open and shut case of eye mimicry in *Eumorphia* caterpillars (Lepidoptera: Sphingidae). *Journal of Natural History* 47: 2915-2926.
- JACOBS, G.H. (2009): Evolution of colour vision in mammals. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 364: 2957-2967.
- JAFFÉ, R., & MORITZ, R.F.A. (2010): Mating flights select for symmetry in honeybee drones (*Apis mellifera*). *Naturwissenschaften* 97: 337-343.
- JANZEN, D.H., HALLWACHS, W., & BURNS, J.M. (2010): A tropical horde of counterfeit predator eyes. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 107: 11659-11665.
- JONES, W. (2013): Olfactory carbon dioxide detection by insects and other animals. *Molecules and Cells* 35: 87-92.
- JOOP, G., & VILCINSKAS, A. (2016): Coevolution of parasitic fungi and insect hosts. *Zoology* 119: 350-358.
- KAIB, M., RÖMER, H., SCHARSTEIN, H., STABENTHEINER, A., & STOMMEL, G. (2003): Sinnesphysiologie, pp 281-344. In: DETTNER, K., & PETERS, W. (Hrsg.): *Lehrbuch der Entomologie*, 2. Auflage. Spektrum, Heidelberg.
- KAISLING, K.-E. (1997): Pheromone-controlled anemotaxis in moths, pp. 343-374. In: LEHRER, M. (Hrsg.): *Orientation and Communication in Arthropods*. Birkhäuser Verlag, Basel.
- KAISLING, K.-E., & PRIESNER, E. (1970): Die Riechschwelle des Seidenspinners. *Naturwissenschaften* 57: 23-28.
- KANG, C.K., MOON, J.Y., LEE, S.I., & JABLONSKI, P.G. (2012): Camouflage through an active choice of a resting spot and body orientation in moths. *Journal of Evolutionary Biology* 25: 1695-1702.
- KAY, L.M., & STOPFER, M. (2006): Information processing in the olfactory systems of insects and vertebrates. *Seminars in Cell and Developmental Biology* 17: 433-442.
- KIRSCHFELD, K. (1973): Das neurale Superpositionsauge, pp. 229-257. In: LINDAUER, M. (Hrsg.): *Orientierung der Tiere im Raum: Sinnes- und neurophysiologische Grundlagen*, 1. Internationales Symposium der Akademie der Wissenschaften und der Literatur zu Mainz 1972. Fischer, Stuttgart.
- KNÜTTEL, H., & LUNAU, K. (1997): Farbige Augen bei Insekten. *Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für allgemeine und angewandte Entomologie* 11: 587-590.
- KOETHE, S., FISCHBACH, V., BANYSCH, S., REINARTZ, L., HRNCIR, M., & LUNAU, K. (2020): A comparative study of food source selection in stingless bees and honeybees: scent marks, location or colour. *Frontiers in Plant Science* 11: 516.
- KONZMANN, S., & LUNAU, K. (2013): Pollen oder Nektar? Spezialisierung beim Sammelverhalten foragierender Hummeln (*Bombus terrestris*) im Labor. *Entomologie heute* 25: 137-145.
- KONZMANN, S., & LUNAU, K. (2014): Divergent rules for pollen and nectar foraging bumblebees – A laboratory study with artificial flowers offering diluted nectar substitute and pollen surrogate. *PLoS ONE* 9(3): e91900.
- KONZMANN, S., HILGENDORF, F., NIESTER, C., RECH, A.R., & LUNAU, K. (2020): Morphological specialisation of heterantherous *Rhynchanthera grandiflora* (Melastomataceae) accommodates pollinator diversity. *Plant Biology* 22: 583-590.
- LABHART, T. (1980): Specialized photoreceptors at the dorsal rim of the honeybee's compound eye: Polarizational and angular sensitivity. *Journal of Comparative Physiology* 141: 19-30.
- LAMPERT, K. P., PASTERNAK, V., BRAND, P., TOLLRIAN, R., LEESE, F., & ELTZ, T. (2014): ‘Late’ male sperm precedence in polyandrous wool-carder bees and the evolution of male resource defence in Hymenoptera. *Animal Behaviour* 90: 211-217.
- LAND, M.F., & NILSSON, D.-E. (2002): *Animal Eyes*. Oxford University Press; Oxford.
- LUNAU, K. (1990): Colour saturation triggers innate reactions to flower signals: Flower dummy experiments with bumblebees. *Journal of Comparative Physiology A* 166: 827-834.
- LUNAU, K. (1992): Mating behaviour in the long-legged fly *Poecilobothrus nobilitatus* L. (Diptera, Dolichopodidae): courtship behaviour, male signalling, and mating success. *Zoologische Beiträge* 34: 465-479.

- LUNAU, K. (1996): Das Balzverhalten von Langbeinfliegen (Dolichopodidae; Diptera). *Acta Albertina Ratisbonensia* 50: 49-73.
- LUNAU, K. (2000a): Blütenerkennung der Schwebfliege *Eristalis tenax*. *Verhandlungen Westdeutscher Entomologentag 1998*: 81-88.
- LUNAU, K. (2000b): The ecology and evolution of visual pollen signals. *Plant Systematics and Evolution* 222: 89-111.
- LUNAU, K. (2007): Stamens and mimic stamens as components of floral colour patterns. *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* 127: 13-41.
- LUNAU, K. (2009): Entomologisches Kuriositätenkabinett – von Brillenträgern, Modellen, Hirschen, Stiergeburten und Anderen. *Entomologie heute* 21: 21-47.
- LUNAU, K. (2011): Warnen, Tarnen, Täuschen. Mimikry und Nachahmung bei Pflanze, Tier und Mensch. *Wissenschaftliche Buchgesellschaft, Darmstadt*.
- LUNAU, K. (2014): Visual ecology of flies with particular reference to colour vision and colour preferences. *Journal of Comparative Physiology A* 200: 497-512.
- LUNAU, K., AN, L., DONDA, M., HOHMANN, M., SERMON, L., & STEGMANN, V. (2018): Limitations of learning in the proboscis reflex of the flower visiting syrphid fly *Eristalis tenax*. *PLoS ONE* 13(3): e0194167.
- LUNAU, K., & GERTEN, S. (2020): Selective attraction in bird-pollinated flowers. A commentary on: 'Red flowers differ in shades between pollination systems and across continents' *Annals of Botany* 126: mcaa144.
- LUNAU, K., & KNÜTTEL, H. (1995): Vision through coloured eyes. *Naturwissenschaften* 82: 432-434.
- LUNAU, K., & MAIER, E.J. (1995): Innate colour preferences of flower visitors. *Journal of Comparative Physiology A* 177: 1-19.
- LUNAU, K., PAPIOREK, S., ELTZ, T., & SAZIMA, M. (2011): Avoidance of achromatic colours by bees provides a private niche for hummingbirds. *Journal of Experimental Biology* 214: 1607-1612.
- LUNAU, K., PIOREK, V., KROHN, O., & PACINI, E. (2015): Just spines – Mechanical defence of malvaceous pollen against collection by corbiculate bees. *Apidologie* 46: 144-149.
- LUNAU, K., REN, Z.-X., FAN, X.-Q., TRUNTSCHKE, J., PYKE, G.H., & WANG, H. (2020): Nectar mimicry *Scientific Reports* 10: 7039
- LUNAU, K., & VERHOEVEN, C. (2017): Wie Bienen Blumen sehen – Falschfarbenaufnahmen von Blüten. *Biologie in unserer Zeit* 47: 120-127.
- LUNAU, K., & WACHT, S. (1997): Signalfunktion von Pollen. *Biologie in unserer Zeit* 27: 169-181.
- LUNAU, K., & WESTER, P. (2017): Mimicry and deception in pollination, pp. 259-279. In: BECARD, G. (Hrsg.): *Advances in Botanical Research*, Vol. 82, *How Plants Communicate with their Biotic Environment*. Academic Press, Amsterdam.
- MARTÍNEZ-HARMS, J., VOROBYEV, M., SCHORN, J., SHMIDA, A., KEASAR, T., HOMBERG, U., SCHMELING, F., & MENZEL, R. (2012): Evidence of red sensitive photoreceptors in *Pygopleurus israelitus* (Glaphyridae: Coleoptera) and its implications for beetle pollination in the south-east Mediterranean. *Journal of Comparative Physiology A* 198: 451-463.
- MILLER, L.A. (1983): How Insects Detect and Avoid Bats. In: HUBER, F., & MARKL, H. (Hrsg.): *Neuroethology and Behavioral Physiology*. Springer, Berlin & Heidelberg.
- MORGAN, T., WHITEHORN, P., LYE, G.C., & VALLEJO-MARÍN, M. (2016): Floral sonication is an innate behaviour in bumblebees that can be fine-tuned with experience in manipulating flowers. *Journal of Insect Behaviour* 29: 233-241.
- MORRAN, L.T., SCHMIDT, O.G., GELARDEN, I.A., PARRISH, R.C., & LIVELY, C.M. (2011): Running with the Red Queen: Host-parasite coevolution selects for biparental sex. *Science* 333: 216-218.
- MÜLLER, H., GROSSMANN, H., & CHITTKA, L. (2010): 'Personality' in bumblebees: individual consistency in responses to novel colours? *Animal Behaviour* 80: 1065-1074.
- NACHTIGALL, W. (1997): Territorial defence by male wool carder bees, *Anthidium septemdentatum* (Hymenoptera: Megachilidae), directed towards giant carpenter bees, *Xylocopa violacea* (Hymenoptera: Megachilidae). *Entomologia Generalis* 22: 119-127.
- NEIMANN, A., AN, L., ALGORA, H., & LUNAU, K. (2018): The yellow specialist: Colour preferences and colour learning of the hoverfly *Eristalis tenax*. *Entomologie heute* 30: 27-44.
- NELSON, X.J., & JACKSON, R.R. (2009): Aggressive use of Batesian mimicry by an ant-like jumping spider. *Biology Letters* 5: 755-757.

- OLIVEIRA, P.S., & SAZIMA, I. (1984): The adaptive bases of ant-mimicry in a neotropical aphantochilid spider (Araneae: Aphantochilidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 22: 145-155.
- ONSTEIN, R.E., VINK, D.N., VEEN, J., BARRATT, C.D., FLANTUA, S.G.A., WICH, S.A., & KISSLING, W.D. (2020): Palm fruit colours are linked to the broad-scale distribution and diversification of primate colour vision systems. *Proceedings of the Royal Society B, Biological Sciences* 287: 20192731.
- OSCHE, G. (1979): Zur Evolution optischer Signale bei Blütenpflanzen. *Biologie in unserer Zeit* 9: 161-170.
- OSORIO, D., & VOROBYEV, M. (2008): A review of the evolution of animal colour vision and visual communication signals. *Vision Research* 48: 2042-2051.
- PAPIOREK, S., JUNKER, R.R., ALVES-DOS-SANTOS, I., MELO, G.A.R., AMARAL-NETO, L.P., SAZIMA, M., WOLOWSKI, M., FREITAS, L., & LUNAU, K. (2016): Bees, birds and yellow flowers: Pollinator-dependent convergent evolution of UV-patterns. *Plant Biology* 18: 46-55.
- PAPIOREK, S., ROHDE, K., & LUNAU, K. (2013): Bees' subtle colour preferences: How bees respond to small changes in pigment concentration. *Naturwissenschaften* 100: 633-643.
- PAULUS, H.F. (2019): Speciation, pattern recognition and the maximization of pollination: general questions and answers given by the reproductive biology of the orchid genus *Ophrys*. *Journal of Comparative Physiology A* 205: 285-300.
- PAULUS, H.F., & GACK, C. (1993): Schlafplatzmimikry bei der mediterranen Orchidee *Ophrys helenae*. *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft* 86: 267.
- PETERS, W., & DETTNER, K. (2003): *Lehrbuch der Entomologie*. 2. Auflage. Spektrum Akademischer Verlag, München.
- PETERSON, K.J., COTTON, J.A., GEHLING, J.G., & PISANI, D. (2008): The Ediacaran emergence of bilaterians: congruence between the genetic and the geological fossil records. *Philosophical Transactions of the Royal Society B, Biological Sciences* 363: 1435-1443.
- PORSCH, O. (1931): Grellrot als Vogelblumenfarbe. *Biologia generalis* 2: 647-674.
- PRUM, R.O. (2012): Aesthetic evolution by mate choice: Darwin's really dangerous idea. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B, Biological Sciences* 367: 2253-2265.
- PYKE, G.H., REN, Z.-X., TRUNTSCHKE, J., LUNAU, K., & WANG, H. (2020): Changes in floral nectar are unlikely adaptive responses to pollinator flight sound. *Ecology Letters* (preview).
- RIEDEL, L., & LUNAU, K. (2015): Limitations of the innate proboscis reflex in *Eristalis tenax* L. (Diptera: Syrphidae) by the spatial resolution of the compound eye. *Entomologie heute* 27: 45-54.
- ROEDER, K.D. (1975): Neural factors and evitability in insect behavior. *Journal of Experimental Biology* 194: 75-88.
- RUEDENAUER, F.A., LEONHARDT, S.D., LUNAU, K., & SPAETHE, J. (2019): Bumblebees are able to perceive amino acids via chemotactile antennal stimulation. *Journal of Comparative Physiology A* 205: 321-331.
- SAPIR, Y., SHMIDA, A., & NE'EMAN, G. (2006): Morning floral heat as a reward to the pollinators of the *Oncocyclus* irises. *Oecologia* 147: 53-59.
- SCHMITT, M. (1994): Stridulation in leaf beetles (Coleoptera, Chrysomelidae), pp. 319-325. In: JOLIVET, P.H., COX, M.L., & PETITPIERRE, E. (Hrsg.): *Novel aspects of the biology of Chrysomelidae*. Series Entomologica, vol 50. Springer, Dordrecht.
- SCHWIND, R. (1984): The plunge reaction of the backswimmer *Notonecta glauca*. *Journal of Comparative Physiology* 155: 319-321.
- SCHWIND, R. (1985): Sehen unter und über Wasser, Sehen von Wasser: Das Sehsystem eines Wasserinsektes. *Naturwissenschaften* 72: 343-352.
- SCHWIND, R. (1989): A variety of insects are attracted to water by reflected polarized light. *Naturwissenschaften* 76: 377-378.
- SIVARAMAKRISHNAN, K.G., & VENKATARAMAN, K. (1985): Behavioural strategies of emergence, swarming, mating and imposition in mayflies. *Proceedings of the Indian Academy of Sciences* 94: 351-357.
- SRINIVASAN, M.V., ZHANG, S., ALTWEIN, M., & TAUTZ, J. (2000): Honeybee navigation: nature and calibration of the "odometer". *Science* 287: 851-853.
- STAVENGA, D.G. (2002): Colour in the eyes of insects. *Journal of Comparative Physiology A* 188: 337-348.
- STAVENGA, D. G., WEHLING, M. F., & BELUŠIĆ, G. (2017a). Functional interplay of visual,

- sensitizing and screening pigments in the eyes of *Drosophila* and other red-eyed dipteran flies. *Journal of Physiology* 595: 5481-5494.
- STAVENGA, D.G., MEGLIĆ, A., PIRIH, P., KOSHITAKA, H., ARIKAWA, K., WEHLING, M.F., & BELUŠIĆ, G. (2017b): Photoreceptor spectral tuning by colorful, multilayered facet lenses in long-legged fly eyes (Dolichopodidae). *Journal of Comparative Physiology A* 203: 23-33.
- STEJSKAL, K., STREINZER, M., DYER, A., PAULUS, H.F., & SPAETHE, J. (2015): Functional significance of labellum pattern variation in a sexually deceptive orchid (*Ophrys heldreichii*): Evidence of individual signature learning effects. *PLoS ONE* 10 (11): e0142971.
- STERNKE-HOFFMANN, R., & LUNAU, K. (2015): Vergleichende Untersuchungen des Rüsselreflexes bei blütenbesuchenden Fliegen. *Entomologie heute* 27: 55-71.
- STEVENS, M., HARDMAN, C.J., & STUBBINS, C.L. (2008): Conspicuousness, not eye mimicry, makes 'eyespot' effective antipredator signals. *Behavioral Ecology* 19: 525-531.
- TAUTZ, J. (1996): Honeybee waggle dance: recruitment success depends on the dance floor. *Journal of Experimental Biology* 199: 1375-1381.
- THÜS, P., LUNAU, K., & WESTER, P. (2020): Colour vision in sengis (Macroscelidea, Afrotheria, Mammalia): choice experiments indicate dichromatism. *Behaviour (im Druck)*.
- TODD, F.E., & BISHOP, R.K. (1940): Trapping honeybee-gathered pollen and factors affecting yields. *Journal of Economic Entomology* 33: 866-870.
- VALLIN, A., JAKOBSSON, S., & WIKLUND, C. (2007): 'An eye for an eye?' On the generality of the intimidating quality of eyespots in a butterfly and a hawkmoth. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 61: 1419-1424.
- VAN DER KOOI, C.J., DYER, A.G., KEVAN, P.G., & LUNAU, K. (2019): Functional significance of the optical properties of flowers for visual signalling. *Annals of Botany* 123: 263-276.
- VAN KLEUNEN, M., NÄNNI, I., DONALDSON, J.S., & MANNING, J.C. (2007): The role of beetle marks and flower colour on visitation by Monkey Beetles (Hopliini) in the Greater Cape Floral Region, South Africa. *Annals of Botany* 100: 1483-1489.
- VEITS, M., KHAIT, I., OBOLSKI, U., ZINGER, E., BOONMAN, A., GOLDSHTEIN, A., SABAN, K., SELTZER, R., BEN-DOR, U., ESTLEIN, P., KABAT, A., PERETZ, D., RATZERSDORFER, I., KRYLOV, S., CHAMOVITZ, D., SAPIR, Y., YOVEL, Y., & HADANY, L. (2019): Flowers respond to pollinator sound within minutes by increasing nectar sugar concentration. *Ecology Letters* 22: 1483-1492.
- VEREECKEN, N.J., DORCHIN, A., DAFNI, A., HÖTLING, S., SCHULZ, S., & WATTS, S. (2013): A pollinators' eye view of a shelter mimicry system. *Annals of Botany* 111: 1155-1165.
- VEREECKEN, N., TOFFIN, E., & MICHEZ, D. (2006): Observations relatives à la biologie et à la nidification de quelques abeilles sauvages psammophiles d'intérêts en Wallonie 2. Observations estivales et automnales. *Parcs et réserves* 61: 12-20.
- VERHOEVEN, C., REN, Z.X., & LUNAU, K. (2018): False colour photography: a novel digital approach to visualize the bee view of flowers. *Journal of Pollination Ecology* 23: 102-118.
- VIGNOLINI, S., DAVEY, M.P., BATEMAN, R.M., RUDALL, P.J., MOYROUD, E., TRAIT, J., MALMGREN, S., STEINER, U., & GLOVER, B.J. (2012): The mirror crack'd: both pigment and structure contribute to the glossy blue appearance of the mirror orchid, *Ophrys speculum*. *New Phytologist* 196: 1038-1047.
- VIRGO, J., RUPPERT, A., LAMPERT, K.P., GRAFE, T.U., & ELTZ, T. (2019): The sound of a blood meal: Acoustic ecology of frog-biting midges (*Corethrella*) in lowland Pacific Costa Rica. *Ethology* 125: 465-475.
- WACHT, S., LUNAU, K., & HANSEN, K. (1996): Optical and chemical stimuli control pollen feeding in the hoverfly *Eristalis tenax* L. (Syrphidae, Diptera). *Entomologia Experimentalis et Applicata* 80: 50-53.
- WARD, P.S. (2017): A review of the *Pseudomyrmex ferrugineus* and *Pseudomyrmex goeldii* species groups: acacia-ants and relatives (Hymenoptera: Formicidae). *Zootaxa* 4227 (4): 524-542.
- WEHNER, R., BERNARD, G.D., & GEIGER, E. (1975): Twisted and non-twisted rhabdoms and their significance for polarization detection in the bee. *Journal of Comparative Physiology* 104: 225-245.
- WESTER, P. (2011a): Klebrige Nascherei für Rüsselspringer: *Elephantulus edwardii* als Bestäuber von *Whiteheadia bifolia*. *Der Palmengarten* 75 (2): 122-125.
- WESTER, P. (2011b): Nectar feeding by the Cape rock elephant-shrew *Elephantulus*

- edwardii* (Macroscelidea) – a primarily insectivore pollinates the parasite *Hyobanthe atropurpurea* (Orobanchaceae). *Flora* 206: 997-1001.
- WESTER, P., JOHNSON, S.D., & PAUW, A. (2019): Scent chemistry is key in the evolutionary transition between insect and mammal pollination in African pineapple lilies. *New Phytologist* 222: 1624-1637.
- WICKLER, W. (1963): Die biologische Bedeutung auffallend farbiger, nackter Hautstellen und innerartliche Mimikry der Primaten. *Naturwissenschaften* 50: 481-482.
- WILKERSON, R.C., & BUTLER, J.F. (1984): The Immelman turn, a pursuit maneuver used by hovering male *Hybomitra hinei wrighti* (Diptera: Tabanidae). *Annals of the Entomological Society of America* 77: 293-295.
- WILKINSON, G.S., JOHNS, P.M., KELLEHER, E.S., MUSCEDERE, M.L., & LORSONG, A. (2006): Fitness effects of X chromosome drive in the stalk-eyed fly, *Cyrtodiopsis dalmanni*. *Journal of Evolutionary Biology* 19: 1851-1860.
- WILKINSON, G.S., PRESGRAVES, D.C., & CRYMES, L. (1998): Male eye span in stalk-eyed flies indicates genetic quality by meiotic drive suppression. *Nature* 391: 276-279.
- WILKINSON, G., & SANCHEZ, M. (2001): Sperm development, age and sex chromosome meiotic drive in the stalk-eyed fly, *Cyrtodiopsis whitei*. *Heredity* 87: 17-24.
- WILMSEN, S., GOTTLIEB, R., & LUNAU, K. (2015): Der komplizierte Weg zum Larvenfutter – Hummeln reagieren auf multimodale Stimuli von Pollen. *Entomologie heute* 27: 73-88.
- WILMSEN, S., GOTTLIEB, R., JUNKER, R.R., & LUNAU, K. (2017): Bumblebees require visual pollen stimuli to initiate and multimodal stimuli to complete a full behavioral sequence in close-range flower orientation. *Ecology and Evolution* 7: 1384-1393.
- WIRTZ, P., SZABADOS, H., PETHIG, H., & PLANT, J. (1988): An extreme case of interspecific territoriality: male *Anthidium manicatum* (Hymenoptera: Megachilidae) wound and kill intruders. *Ethology* 78: 159-167.
- ZIMMER, M., DIESTELHORST, O., & LUNAU, K. (2003): Courtship in long-legged flies (Diptera: Dolichopodidae): function and evolution of signals. *Behavioural Ecology* 14: 526-530.

Prof. Dr. Klaus Lunau
 Institut für Sinnesökologie
 Heinrich-Heine Universität Düsseldorf
 Universitätsstr.1
 D-40225 Düsseldorf
 E-Mail: Klaus.Lunau@hhu.de

der Erde als Menschen. In vielerlei Hinsicht haben sie die Welt erst geschaffen, in der wir leben. Sie halfen dabei, das Universum der Blütenpflanzen zu ermöglichen. Sie sind für terrestrische Nahrungsketten das, was Plankton für die Ozeane ist. Ohne Insekten und andere terrestrische Arthropoden würde die Menschheit nur wenige Monate überleben.⁶

Säugetiere und Insekten dominieren terrestrische Ökosysteme und erfahren daher prinzipiell ähnliche Umweltreize. Säuger und Insekten interagieren auch miteinander, wobei meist Säuger für parasitische Insekten den Wirt darstellen und Insekten für Säuger meist Beutetiere sind. Der letzte gemeinsame Vorfahre von Säugetieren und Insekten lebte vor vielen Hundert Millionen Jahren und gehört wohl zu den Urbilateria (PETERSON et al. 2008; DUNN et al. 2014). Regenwürmer sind eindeutig näher mit Insekten als mit Säugetieren verwandt, Seesterne sind dagegen näher mit Säugern als mit Insekten verwandt; Nesseltiere sind gleich nah mit Insekten als höchstentwickelte Urmundtiere (Protostomier) und Säugetieren als höchstentwickelte Neumundtiere (Deuterostomier) verwandt. Die äußeren Sinnesorgane von Vertebraten und Insekten wie Ohr, Nase und Augen sind nicht homolog, sondern unabhängig entstanden, während einige Komponenten von Sinneszellen wie beispielsweise das Sehpigment Rhodopsin bereits von einem gemeinsamen Vorfahren übernommen wurde. Das hat sogar zu einer wissenschaftlichen Kontroverse über die Homologie von Linsen- und Komplexaugen geführt (GEHRING 1996; GEHRING & IKEO 1999).

Vielfach sind Eigenschaften der Sinnesorgane bei Säugetieren und Insekten unabhängig entstanden und konvergent entwickelt. Im Bereich der chemischen Kommunikation gibt es analoge Eigenschaften von Insekten und Säugetieren bei den Odorant-bindenden, d.h. Duftstoff-bindenden Proteinen und bei der Verarbeitung der Erregung von

Duftreizen in Glomeruli, anatomisch abgegrenzten Neuropilen des Riechsystems (KAY & STOPFER 2006; HILDEBRAND 1996; FAN et al. 2011). Manche Merkmale sind einfach als Konvergenzen zu erkennen, dennoch verblüffen die Vielzahl und der Umfang konvergenter Eigenschaften bei den Sinnesleistungen von Insekten und Säugetieren. Ein Vergleich der Sinnesleistungen von Insekten und Säugetieren mit ihren konvergent entwickelten Sinnesorganen ist allemal interessant: Sind Insekten und Säuger zu ähnlichen Sinnesleistungen befähigt? Sind Insekten oder Säugetiere bei bestimmten Sinnesleistungen einander gleichwertig oder sind gar die Insekten überlegen? Diesen Fragen soll hier in einer Reihe von Fallstudien, an denen befreundete oder benachbarte Forscher oder ich selbst beteiligt waren, nachgegangen werden. Viele Angaben zu Sinnesleistungen von Insekten sind, wenn nicht anders zitiert, dem Lehrbuch von PETERS & DETTNER (2003) entnommen.

Trotz durchaus vergleichbarem Sinneserleben unterscheidet sich die Gefühlswelt von Insekten und Säugetieren oder gar dem Menschen deutlich. Eigene Beobachtungen etwa einer bestimmten Hummel, die mir während mehrwöchigen Untersuchungen der angeborenen Farbpräferenzen regelmäßig über viele Tage für einige Minuten in das Kopfhair flog und dort versuchte, Pollen zu sammeln, könnten durchaus den Schluss zulassen, dass dieses Individuum ein ganz besonderes wäre. Systematische Bemühungen, die Persönlichkeit von einzelnen Hummelindividuen festzustellen, indem das Neugierverhalten gegenüber Farbreizen über einen längeren Zeitraum untersucht wurde, erfüllten jedoch nicht die Kriterien, die an eine Persönlichkeit eines Individuums gestellt wurden, sondern ließen sich als plastisches, sich von Tag zu Tag veränderndes Verhalten einstufen (MÜLLER et al. 2010). Es ist stets wenig ratsam, sich vom eigenen Urteilsvermögen leiten zu lassen, um Tierverhalten zu verstehen. Das gilt für

das Verhalten von Wirbeltieren genauso wie für das von Insekten. Für uns Menschen ist unverständlich, warum ein Teichrohrsänger ein Kuckucksjunges weiterhin füttert, obwohl bereits die Größe anzeigt, dass es kein eigener Nachkomme sein kann, oder warum eine sozialparasitische Bläulingsraupe trotz deutlicher Gestaltsunterschiede von den Wirtsameisen allein aufgrund des Nestgeruchs akzeptiert wird.

2. Sehen

Insekten wie Säugetiere sind mit zwei Augen am Kopf ausgestattet. Während Säugetiere Linsenaugen besitzen, weisen Insekten Komplexaugen auf, die aus zahlreichen Ommatidien (Einzelaugen) bestehen. Jede der bis zu 20.000 Ommatidien besitzt eine eigene Retina aus in der Regel acht Fotorezeptorzellen. Bei Insekten wie Säugern kann häufig bereits von der Form und Größe der Augen auf die Lebensweise geschlossen werden (KAIB et al. 2003). Insekten weisen zusätzlich zu den Komplexaugen bis zu vier, meist jedoch nur drei Stirnaugen auf dem Kopf auf und ausnahmsweise Lichtsinnesorgane im Genitalbereich bei Faltern der Gattung *Papilio* (ARIKAWA 2001). Große, nach vorn gerichtete Augen mit großem Abstand weisen auf Prädatoren hin und finden sich bei Sandlaufkäfern, Gottesanbeterinnen und Libellen unter den Insekten und Primaten und hunde- und katzenartigen Raubtieren unter den Säugern. Auch bei den Stielaugenfliegen (Diopsidae), deren Augenabstand an die Körperlänge heranreichen kann, wurde daher zunächst eine räuberische Lebensweise vermutet, auf die auch die wie bei Mantiden mit Dornen besetzten, als Subchela ausgebildeten Vorderbeine hindeuteten. Die Stielaugenfliegen ernähren sich jedoch ausschließlich von pflanzlichem Material; vor allem die Männchen nutzen ihre Vorderbeine bei Kämpfen mit anderen Männchen um Weibchen. Interessanterweise drohen sie sich vorher mit gespreizten Vorderbeinen,

sodass die Augenstiele auch als ein Ersatz der Drohhaltung interpretiert werden können, denn beim Angriff müssen die Tiere ihre Drohhaltung aufgeben (BURKARDT et al. 1983). Forschungen an *Cyrtodiopsis whitei* ergaben, dass die Länge der Augenstiele ein wichtiges Signal bei der Balz und Partnerwahl ist (BURKARDT et al. 1994). Zudem weist diese Art einen besonderen genetischen Defekt in Form eines meiotic drive auf, eine Abweichung von der Spaltungsregel in der Meiose, die zu einer irregulären Verteilung der Chromosomen(-abschnitte) während der Meiose führt. Dieser genetische Fehler führt bei den Männchen zur Bildung unfruchtbarer männlicher Nachkommen (WILKINSON et al. 2006). Man vermutet, dass das für den meiotic drive verantwortliche Gen zufällig auf demselben Chromosom und nahe einem Gen für die Codierung der Augenstiellänge liegt, was dazu führt, dass Weibchen, die als Partner Männchen mit langen Augenstielen wählen, weniger häufig sterile, männliche Nachkommen haben (WILKINSON & SANCHEZ 2001). Die Augenstiellänge der Männchen ist bei diesen Arten viel größer als die der Weibchen. Hier zeigt sich, dass der Einfluss der sexuellen Selektion auf die Ausbildung von Sinnesorganen stärker sein kann als der Selektionsdruck, bestimmte Orientierungsleistungen zu erbringen. Interessanterweise sind Augenstiele bei Fliegen mehrfach unabhängig entstanden, wobei die Rolle der sexuellen Selektion noch weitgehend unerforscht ist (WILKINSON et al. 1998). Das Farbsehen bei Säugetieren und Insekten ist unterschiedlich entwickelt. Die Vorfahren der Säugetiere besaßen vier Farbrezeptortypen, je einen mit maximaler Empfindlichkeit im ultravioletten, blauen, grünen und roten Wellenlängenbereich. Viele Fische, Reptilien und Vögel sind in dieser Weise mit einem tetrachromatischen Farbsehen ausgestattet (LUNAU & MAIER 1995; OSORIO & VOROBYEV 2008). Man geht davon aus, dass in der Evolution die Säugetiere im Unterschied zu den Reptilien

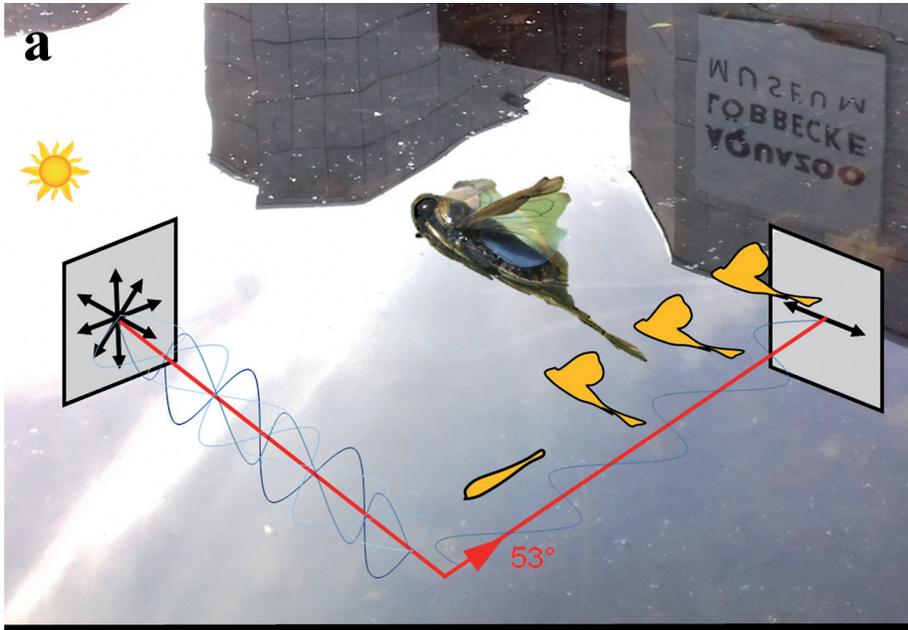
durch ihre Homoiothermie Vorteile bei einer nächtlichen Lebensweise besaßen, da sie bei kühleren Temperaturen in der Nacht ihre Aktivität nicht einschränken mussten. Dabei verloren die für das Farbsehen zuständigen Zapfen ihre Bedeutung im Vergleich zu den für das Dämmerungssehen verantwortlichen Stäbchen. Das führte wohl zu einer Reduktion der Anzahl der Zapfentypen auf zwei (blau und grün) und zu einem entsprechend verarmten Farbsehen, wie es noch heute bei den allermeisten Säugetieren vorliegt (JACOBS 2009). Lediglich die höheren Primaten haben unter dem Selektionsdruck des Früchtefressens das Farbsehen wieder verbessert. Da Früchte vormals von Vögeln und Reptilien verbreitet wurden, denen die Unterscheidung von unreifen, grünen und reifen, roten oder gelben Früchten möglich war, hatten fruchtefressende Primaten Vorteile, wenn sie ein Farbumscheidungsvermögen in diesem Bereich ausbildeten (JACOBS 2009; ONSTEIN et al. 2020). Eine Duplikation des Gens für die Ausbildung des Opsins für den Grünrezeptor und die nachfolgende Veränderung eines der beiden identischen Gene, die zu einer Verschiebung der Empfindlichkeit in den längerwelligen Rotbereich führte, verhalf fruchtefressenden Primaten der Alten Welt zu dieser Fähigkeit. Dagegen nutzen fruchtefressende Neuweltaffen mehrere Allele des Gens, das für den Grünrezeptor kodiert, in einer Weise, dass heterozygote Individuen trichromatisch sind. Da das Gen für den

Grünrezeptor auf dem X-Chromosom liegt, sind nur die heterozygoten Weibchen trichromatisch, während alle Männchen nur ein Allel besitzen können und daher dichromatisch sind (CARVALHO et al. 2017). Das verbesserte Farbsehen eröffnete auch neue Möglichkeiten in der innerartlichen Kommunikation, was die Ausbildung von farbigen Körpersignalen beispielsweise bei Dscheladas und Mandrills zeigt, aber auch für uns Menschen von Bedeutung ist, wie beispielsweise rote Lippen zeigen (WICKLER 1963).

Eine Konsequenz des menschlichen Farbsehens ist, dass wir Blütenfarben ganz anders wahrnehmen als Bienen (Abb. 1b, c) und die meisten anderen Bestäuber, an die sich die Blütenfarben als Locksignale richten, obwohl das Farbsehen bei Menschen und den meisten Insekten auf Trichromatizität, also drei beteiligten Farbrezeptortypen, beruht. Wesentliche Unterschiede zwischen dem Farbsehen von Bienen und dem des Menschen bestehen darin, dass Bienen empfindlich für ultraviolettes Licht, aber unempfindlich für rotes Licht sind (LUNAU & MAIER 1995). Das erstmals von KARL VON FRISCH nachgewiesene Farbsehen von Bienen beruhte auf der Unterscheidung eines blauen (farbigen) Farbplättchens von grauen Farbplättchen in 15 verschiedenen Abstufungen von Weiß bis Schwarz (VON FRISCH 1915; DYER et al. 2015). Das Farbsehen wurde definiert als die Fähigkeit, Objekte auf Grund ihrer Farbigkeit und

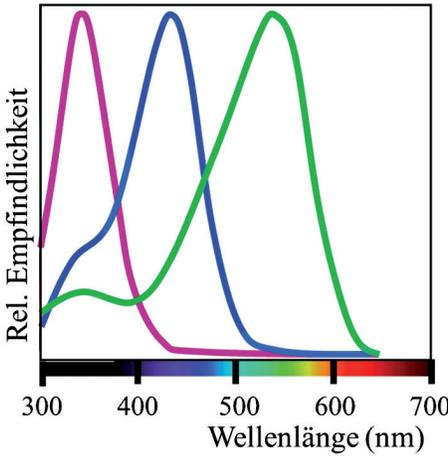
Abb. 1: Visuelle Orientierung von Insekten. **a** Gewässersuche des Rückenschwimmers *Notonecta glauca* mittels des von der Wasseroberfläche reflektierten, horizontal polarisierten Lichts mit Anflug, Aufsteilen in den Brewster-Winkel und Eintauchen. **b** Spektrale Empfindlichkeit der Fotorezeptoren der Honigbiene. **c** Spektrale Empfindlichkeit der Zapfen des Menschen. **d** Farbtonverschiebung bei der Falschfarbenfotografie in Bienensicht. **e** Farbfoto einer Hahnenfußblüte. **f** Falschfarbenfoto einer Hahnenfußblüte mit ultraviolettem bull's eye.

Fig. 1: Visual orientation in insects. **a** Detection of water pools by the common backswimmer *Notonecta glauca* by means of reflected, horizontally polarized light from the water surface via approach flight, steepening at the Brewster angle, and plunge reaction. **b** Spectral sensitivity of the photoreceptors of the honeybee. **c** Spectral sensitivity of the cones in humans. **d** Colour shift in false colour photography in bee view. **e** Colour photo of a buttercup flower. **f** False colour photo of a buttercup flower with ultraviolet bull's eye.



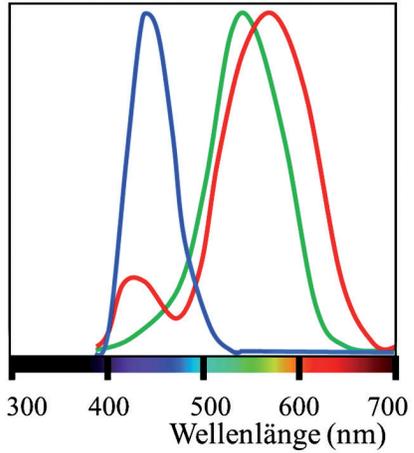
b

Biene



c

Mensch



d

Aufnahme

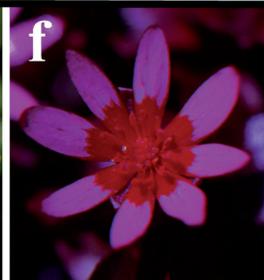


Darstellung



Wellenlängenbereich

UV blau grün rot



unabhängig von ihrer Helligkeit zu unterscheiden. Farbigkeit schließt Farbton und Farbsättigung ein; für beides sind Hummeln und Honigbienen empfindlich, wobei sie allerdings gesättigte Farben spontan bevorzugen und konditionierte Farben von anderen Farben nach dem Farbton unterschieden (LUNAU 1990; PAPIOREK et al. 2013). Ultraviolette Farbmuster von Blüten spielen für Bienen eine wichtige Rolle (VAN DER KOOI et al. 2019). Gelber Pollen ist UV-absorbierend und anhand seiner Farbe von Bienen und Schwebfliegen einfach zu lokalisieren (OSCHE 1979; LUNAU & WACHT 1997; LUNAU 2000a, b). Gelbe und UV-absorbierende Blütenmale imitieren die Pollenfarbe und führen die Bienen beim Landeanflug auf Blüten (LUNAU & WESTER 2017; WILMSEN et al. 2017). Auch gelbe Blüten besitzen solche gelben und UV-absorbierenden Blütenmale, die aber in der UV-reflektierenden Blütenkrone gut zu erkennen sind. Nach dem Zentrum der Dartscheibe wurden diese für den Menschen kaum oder gar nicht erkennbaren, für Bienen und andere UV-tüchtige Insekten aber gut sichtbaren Blütenmale treffend ultraviolettes Bull's eye genannt (Abb. 1e, f; LUNAU 2007). Die beste Methode, die Blütenfarben, wie Bienen sie sehen, zu bestimmen, sind reflexionsspektrofotometrische Messungen (VAN DER KOOI et al. 2019), die jedoch bei kleinen Strukturen wie Blütenmalen, Staubgefäßen oder gar Pollenkörnern wegen der benötigten Mindestgröße eines Messflecks und der unebenen Oberfläche nicht möglich sind. Traditionell hat man sich mit UV-Aufnahmen beholfen, um solche Kleinstrukturen von Blüten aus Bienensicht zu visualisieren. Während man aus einer Farbaufnahme und einer UV-Aufnahme derselben Blüte ein etwa vorhandenes UV-Muster auf diese Weise sehr gut erkennen kann, bereitet die Interpretation roter Blütenmale und Strukturen größere Schwierigkeiten, da Bienen rotblind sind und Rot außer in roten Strukturen auch in gelben, purpurnen

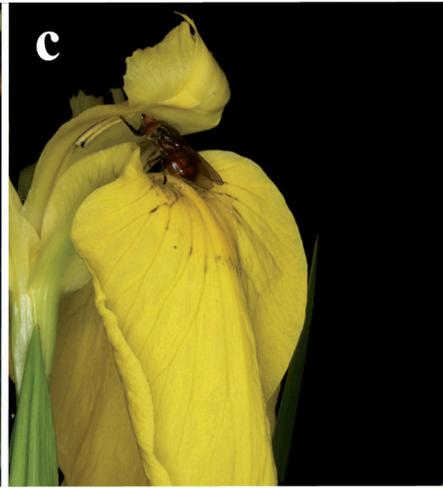
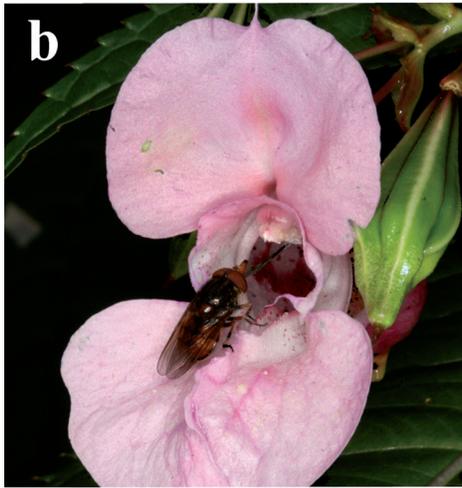
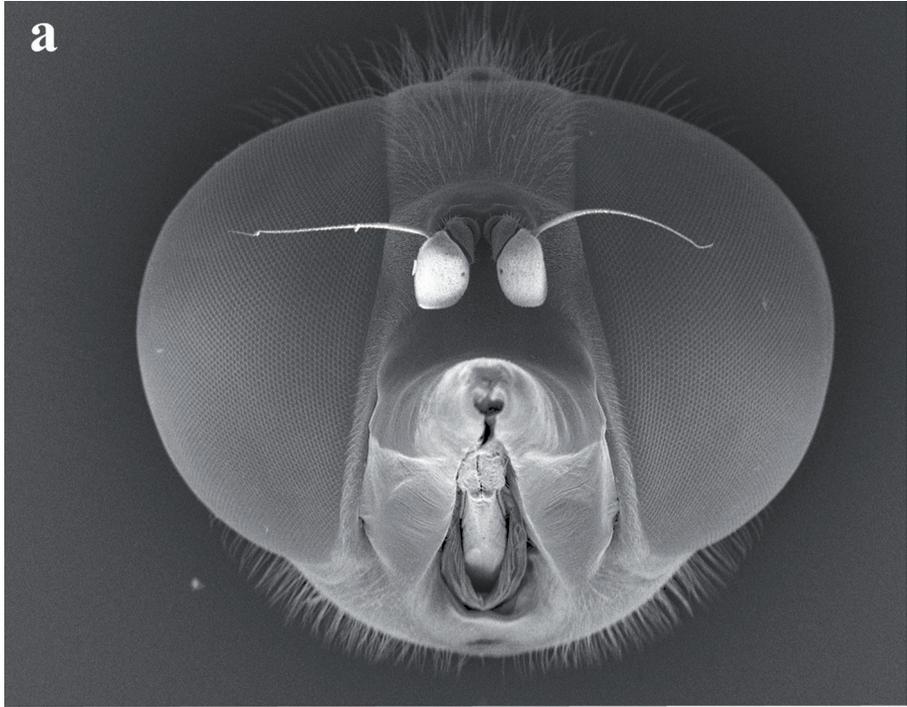
und weißen Farben enthalten ist. Denn während es möglich ist, in Gedanken ein Farbfoto mit einem UV-Foto zu überlagern, ist es schwierig, gleichzeitig den Rotanteil aus dem Farbfoto wegzudenken. Eine Falschfarbendarstellung von Blüten in Bienensicht löst dieses Problem. Für die Herstellung einer Falschfarbenaufnahme in Bienensicht werden eine Farbaufnahme und eine UV-Aufnahme mit einer speziellen UV-sensitiven Kamera gemacht und in ihre Komponenten – Blau, Grün, Rot – zerlegt und mit einem Bildbearbeitungsprogramm geschildert zusammengebaut, indem Ultraviolett als Blau, Blau als Grün, Grün als Rot dargestellt wird und Rot verworfen wird (LUNAU & VERHOEVEN 2017; VERHOEVEN et al. 2018; Abb. 1d). Diese UV-Muster spielen für den Landeanflug von Bienen auf Blüten eine herausragende Rolle, stellen sie doch den Ort des ersten Kontaktes der Antennenspitzen der Bienen mit der Blüte dar, dienen also als Landesignal (LUNAU et al. 1996; HEUSCHEN et al. 2006, WILMSEN et al. 2017).

Rhodopsinmoleküle sind membranständig; Fotorezeptoren können daher ihre Empfindlichkeit durch eine Vergrößerung der Membranoberfläche verbessern. Die unterschiedlichen Grundordnungen der die Sehpigmente bergenden Rezeptormembran bei Insekten und Säugetieren führt bei Insekten zu der Fähigkeit, polarisiertes Licht wahrzunehmen. Lichtquanten werden am häufigsten absorbiert, wenn die Schwingungsebene des Lichtes parallel zur Hauptachse der Rhodopsinmoleküle ausgerichtet ist. Bei Wirbeltieren sind die Membranen des lichtempfindlichen Teils zu Scheiben (discs) gefaltet, die senkrecht zum einfallenden Licht stehen und auf denen die Rhodopsinmoleküle in nicht geordneter Ausrichtung liegen, sodass die Fotorezeptoren nicht polarisationsempfindlich sind (CAMERON & PUGH 1991). Bei Insekten bilden Mikrovillissäume die lichtempfindlichen Teile der Fotorezeptoren, wobei durch die

Ausrichtung der schlauchartigen Mikrovilli mit den angelagerten Rhodopsinmolekülen eine natürliche Polarisationsempfindlichkeit (Dichroismus) entsteht. Insekten besitzen also primär dichroitische Fotorezeptoren, die auf die Schwingungsebene der einfallenden Lichtquanten reagieren und für linear polarisiertes Licht einer bestimmten Schwingungsrichtung empfindlicher sind. Die Wahrnehmung von Farben und Strukturen wird durch polarisiertes Licht verändert; daher sind bei den für das Farbsehen genutzten Farbrezeptoren der Insekten die Mikrovillissäume verdreht, sodass die Polarisationsempfindlichkeit aufgehoben wird und das Farbsehen nicht mit dem Polarisationssehen überlagert wird.

Die Polarisationsempfindlichkeit der Fotorezeptoren kann jedoch zur Orientierung eingesetzt werden. Linear polarisiertes Licht entsteht beim Durchgang des Sonnenlichtes durch die Atmosphäre sowie nach Reflexion des Sonnenlichtes an glänzenden Oberflächen wie beispielsweise Wasser. Ommatidien, die sich auf die Wahrnehmung des Polarisationsmusters des Himmels spezialisiert haben, liegen bei Honigbienen am dorsalen Rand der Komplexaugen, sind nicht verdreht, ausschließlich für ultraviolettes Licht empfindlich und durch die gleichsinnige Ausrichtung der membranständigen Rhodopsinmoleküle hoch polarisationsempfindlich (WEHNER et al. 1975). In jedem dieser spezialisierten Ommatidien liegen Rezeptoren mit orthogonal zueinander ausgerichteten Mikrovillissäumen, sodass das polarisierte Licht hellkeitsinvariabel wahrgenommen werden kann, wenn die Stärke der Erregungen der Rezeptoren mit den senkrecht zueinander ausgerichteten Mikrovillissäumen gegeneinander verrechnet wird (LABHARDT 1980). Der Rückenschwimmer *Notonecta glauca* und andere wasserlebende Insekten nutzen ihre Polarisationsempfindlichkeit zur Detektion von Wasserflächen (SCHWIND 1985). Im Flug stellen Rückenschwimmer ihren Körper so an, dass sie das horizontal

von Wasseroberflächen reflektierte Licht in einem zur Detektion nahezu optimalen Winkel sehen (Abb. 1a). Erkennen sie eine Wasseroberfläche, steilen sie den Anflugwinkel bis zum für die Detektion von linear polarisiertem Licht optimalen Brewster-Winkel auf und stürzen sich dann gegebenenfalls kopfüber ins Wasser, damit sie als überkompensierte Tiere nicht auf der Wasseroberfläche liegen bleiben, sondern eintauchen können (SCHWIND 1984). Das Polarisationssehen bleibt störanfällig: Flache Gewässer mit farbigem oder hellem Untergrund sind schwerer zu detektieren als Gewässer mit dunklem Untergrund, da hier die durch das polarisierte Licht erzeugte Erregung nicht durch die durch das Farbsignal beigemengte Erregung überlagert wird. Wasserlebende Insekten lassen sich daher optimal mit glänzenden, schwarzen Folien fangen, landen aber auch auf Gewächshausdächern, feuchten Teerstraßen und anderen glänzenden Oberflächen (SCHWIND 1989). Das räumliche Auflösungsvermögen bei Komplexaugen ist abhängig von der Anzahl der Ommatidien, bei Linsenaugen von der Anzahl der Fotorezeptoren. Libellen besitzen bis zu 20.000 Ommatidien, Menschen 6.000.000 Zapfen. Blütenbesuchende Insekten wie Hummeln, Honigbienen oder die Schwebfliege *Rhingia campestris* (Abb. 2a) besitzen mehr als 6.000 Ommatidien (eigene, unpublizierte Zählung). Schon daran lässt sich das um Größenordnungen schlechtere Auflösungsvermögen bei Insekten erkennen. Zudem erfassen die Komplexaugen mit ihrer geringeren Anzahl von Ommatidien einen größeren Blickwinkel. Nachts ist das räumliche Auflösungsvermögen von nachtaktiven Insekten noch geringer, da beim optischen Superpositionsauge Licht, das in ein bestimmtes Ommatidium fällt, Fotorezeptoren in mehreren bis vielen benachbarten Ommatidien reizen kann, da die optische Isolation der Ommatidien bei diesem Augentyp nicht vorhanden ist. Säugetiere haben mit den Stäbchen eigene



Fotorezeptoren für das Dämmerungssehen; beim Menschen sind das 120 Millionen Stäbchen; dennoch ist das räumliche Auflösungsvermögen in der Dämmerung geringer, weil viele Stäbchen ihre Erregung auf dasselbe nachgeschaltete Neuron projizieren (Konvergenz), ihr Durchmesser größer als der der Zapfen ist und weil der Bereich schärfsten Sehens, die Fovea centralis, nur Zapfen aufweist. Sowohl nachtaktive Insekten wie auch nachtaktive Säugetiere haben ein Tapetum entwickelt, eine Spiegelschicht hinter der Retina, die es ermöglicht, Lichtquanten, die nicht absorbiert wurden, zu reflektieren, sodass auf ihrem Rückweg aus dem Auge eine weitere Chance zur Lichtquantenabsorption besteht; solche Tiere haben leuchtende Augen, wenn sie mit einer starken Lichtquelle angestrahlt werden, wobei das Leuchten aus den nicht im Auge absorbierten Lichtquanten resultiert.

Sexualdimorph ausgebildete Augen sind ein Kennzeichen für eine visuell orientierte Partnersuche der Männchen. Dorsale Augenteile von Männchen sind häufig für die Partnerfindung optimiert, extrem beim Turbanauge einiger Eintagsfliegen (SIVARAMAKRISHNAN & VENKATARAMAN 1985; Abb. 6m). Zahlreiche weitere Faktoren wie Anzahl der Rezeptortypen, Konvergenz der Rezeptoreingänge, Durchmesser der Ommatidien bzw. Zapfen und bei Insekten der Ommatidiendivergenzwinkel beeinflussen das räumliche Auflösungsvermögen. Be-

reiche schärfsten Sehens im Säugetierauge weisen ausschließlich Zapfen und keine Stäbchen auf und besitzen daher für das Tageslichtsehen eine hohe räumliche Auflösung. Da auch Insekten häufig regional spezialisierte Augenteile besitzen, sollte das räumliche Auflösungsvermögen für bestimmte Insekten und bestimmte Orientierungsleistungen experimentell bestimmt werden. Die angeborene Rüsselreaktion der Schwebfliege *Eristalis tenax* auf die gelbe UV-absorbierende Pollenfarbe eignet sich für solch einen Test. Der Test ergab, dass Männchen wie Weibchen auf 0,2 mm große Blütenmale mit einem Rüsselreflex reagieren (RIEDEL & LUNAU 2015; Abb. 2e); das entspricht der Größe eines sehr großen Pollenkorns etwa von einer Kürbisblüte. Dieses Ergebnis zeigt, dass selbst angeborene, spontan ausgeführte Verhaltensweisen bei Insekten mit einem sehr hohen räumlichen Auflösungsvermögen verknüpft sein können. Mit absoluter oder differentieller Konditionierung ließen sich eventuell noch bessere Ergebnisse erzielen (DYER & CHITTKA 2004). Der optisch ausgelöste Rüsselreflex bei *Eristalis tenax* ist jedoch nicht konditionierbar, sodass sich diese Fliege einer weiteren Prüfung entzieht (LUNAU et al. 2018; NEIMANN et al. 2018). Das vorliegende Ergebnis macht jedoch verständlich, wie kleine bis sehr kleine Blütenmale das Verhalten von Schwebfliegen auf Blüten beeinflussen können, denn diese Schwebflie-

Abb. 2: Blütenbesuchende Schwebfliegen. **a** Rasterelektronenmikroskopische Aufnahme des Kopfes der Nasenfliege *Rhingia campestis*. **b** Nasenfliege beim Pollenfressen in einer Blüte des Drüsigen Springkrauts *Impatiens glandulifera*. **c** Nasenfliege beim Pollenfressen in einer Blüte der Sumpfschwertlilie *Iris pseudacorus*. **d** Nasenfliege beim Pollenfressen von der Narbe einer Nelke. **e** Naive und nicht trainierte Scheinbienen-Keilfleckschwebfliege *Eristalis tenax* zeigt einen Rüsselreflex auf ein sehr kleines gelbes Blütenmal im Attrappenversuch, sodass es von den aufgeklappten Labelle vollständig verdeckt wird; ein anderes Mal derselben Größe ist zu sehen.

Fig. 2: Flower-visiting hoverflies. **a** SEM picture of the head of a nosefly *Rhingia campestis*. **b** Nosefly eating pollen in a flower of the Himalayan balsam *Impatiens glandulifera*. **c** Nosefly eating pollen in a flower of the yellow flag *Iris pseudacorus*. **d** Nosefly eating pollen from the stigma of a carnation. **e** Naive and non-trained dronefly *Eristalis tenax* showing proboscis reflex towards a very small yellow floral guide in flower-dummy experiment such that the guide is completely covered by the spread labella; another floral guide of the same size is visible.

gen laufen auch zunächst auf diese gelben und UV-absorbierenden Blütenmale zu, bevor sie mit dem Vorstrecken des Rüssels darauf reagieren (DINKEL & LUNAU 2001). Vergleichende Untersuchungen an Fliegen, überwiegend Schwebfliegen, zeigten, dass der angeborene Rüsselreflex auf gelbe, UV-absorbierende Farben weitgehend auf die Gattung *Eristalis* beschränkt ist (STERNKE-HOFFMANN & LUNAU 2015).

Blütenpflanzen können die Auswahl ihrer Blütenbesucher und Bestäuber durch die Blütenfarbe beeinflussen. Bienen sind rotblind und bevorzugen gesättigte Farben bei der Wahl der zu besuchenden Blüten (LUNAU & MAIER 1995; Abb. 1b). Die meisten der von Kolibris bestäubten Blüten sind rot und absorbieren ultraviolettes Licht, sodass sie Bienen in einem ungesättigten Bienen-schwarz erscheinen. Die zweithäufigste Blütenfarbe der von Kolibris bestäubten Blüten ist ein UV-reflektierendes Weiß (PORSCH 1931), sodass Bienen sie in einem ungesättigten Bienenweiß sehen. Dass diese Farben von Vogelblumen als sensorische Filter gegen Bienen eingesetzt werden, unterstützen zahlreiche Beobachtungen, die Bienen als Nektarräuber und Pollendiebe dokumentieren, ohne dass diese Bienen beim Blütenbesuch die Blüten bestäuben. Wie diese floralen Filter zu einer Verringerung des Blütenbesuchs durch Bienen führen, zeigen Experimente. Bienenbestäubte rote Blüten in Südamerika reflektieren UV-Licht im Unterschied zu vogelbestäubten roten Blüten und bienenbestäubte weiße Blüten absorbieren UV-Licht im Unterschied zu vogelbestäubten weißen Blüten, sodass sie für die Bienen gesättigt Bienenblaugrün aussehen (LUNAU et al. 2011). In Spontanwahltests naiver Kolibris und Prachtbienen (Euglossinae), die in Käfigexperimenten durchgeführt wurden, zeigte sich eine Präferenz der Prachtbienen für rote, UV-reflektierende gegenüber roten, UV-absorbierenden Blütenattrappen sowie eine Präferenz für weiße, UV-absorbierende

gegenüber weißen, UV-reflektierenden Blütenattrappen, während Kolibris keinerlei Farbpräferenz zeigten (LUNAU et al. 2011). Inzwischen wurde diese sogenannte Bienen-Vermeidungs-Hypothese (bee-avoidance hypothesis) der Vogelblumen auch erfolgreich im Feld getestet an Farbmorphen des Kostwurz, *Costus arabicus*: Für Bienen weniger auffällig gefärbte, pinke Blüten werden gegenüber weißen Blüten weniger häufig von Bienen, nicht aber Kolibris besucht (BERGAMO et al. 2016). Der sensorische Ausschluss von Bienen über die Blütenfarbe von vogelbestäubten Blüten ließ sich auch in der Blütenpflanzengemeinschaft der Serra de Cipo, einer montanen Savanne in Brasilien, nachweisen (DE CAMARGO et al. 2019) und gilt wohl sogar weltweit (CHEN et al. 2020; LUNAU & GERTEN 2020). Interessanterweise gibt es auch gelbe, vogelbestäubte Blüten, die sich von gelben, bienenbestäubten Blüten farblich unterscheiden. Gelbe, vogelbestäubte Blüten sind komplett gelb und UV-absorbierend gefärbt, während bei den meisten gelben, bienenbestäubten Blüten lediglich die Blütenmale gelb und UV-absorbierend gefärbt sind, während der große Rest der gelben Blüten UV-Licht reflektiert. In diesen Fällen könnte das Fehlen eines Blütenmals für Bienen ein derart großes Hindernis beim zügigen Auffinden der Belohnung darstellen, dass sie diese Blüten meiden, während Vögel offenbar ohne die Führung durch anders gefärbte Blütenmale die Blüten erfolgreich nutzen können, wie Verhaltensversuche nahelegen (PAPIOREK et al. 2016).

Ähnliche sensorische Filter durch Blütenfarben liegen wohl auch bei südafrikanischen Blütenpflanzen wie der Pagoden-Lilie (*Whiteheadia bifolia*, Hyacinthaceae) und *Hyobanche*-Arten (Orobanchaceae) (WESTER 2011a, b), die von Elefantenspringrüsslern der Gattung *Elephantulus* bestäubt werden, vor, deren Blüten unscheinbar grün oder schwarz gefärbt, also wenig attraktiv für Bienen sind, was aber für die vorwiegend olfak-

torisch orientierten, aber mit Farbsehen ausgestatteten Elefantenspringrüssler ohne Bedeutung ist (WESTER 2011a, b; WESTER et al. 2019; THÜS et al. 2020).

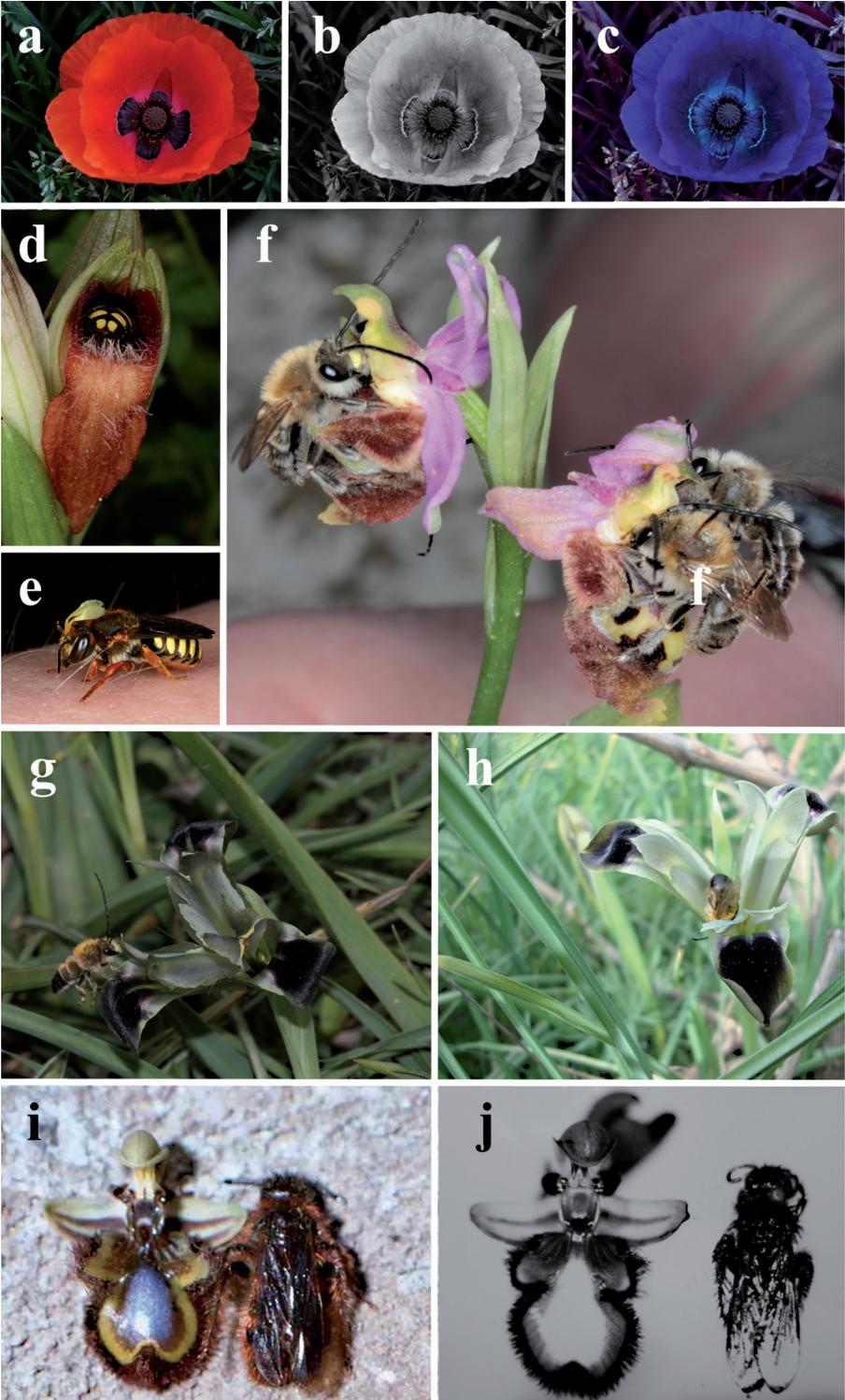
Obwohl unauffällig für Bienen, werden schwarze Blumen gelegentlich auch von Bienen bestäubt, wobei angenommen wird, dass diese Blüten ausnahmsweise Wärme als Belohnung anbieten und die dunkle Farbe zur rascheren Erwärmung der Blüten nach Sonnenaufgang beiträgt und somit darin übernachtenden Bienenmännchen einen Vorteil beim morgendlichen Beginn der Suche nach Weibchen verschafft. Schwertlilien der Gattung *Oncocyclus* (SAPIR et al. 2006; VERECKEN et al. 2013) besitzen ebenso wie die häufigen *Serapias*-Orchideen (Abb. 3d) sehr dunkle Blüten, in bzw. auf denen Bienenmännchen bestimmter Gattungen nächtigen und diese dabei bestäuben (Abb. 3e). Ein anderes Beispiel ist der sogar Nektar produzierende Hermesfinger *Hermodactylus tuberosus*, der tagsüber von zahlreichen Bienen zur Nektaraufnahme besucht, aber auch von Bienenmännchen gerne als Schlafplatz genutzt wird (LUNAU mdl. Mitteilung; Abb. 3g, h). Die dunklen Blüten von *Ophrys belene* wurden sogar als Imitation eines Schlafplatzes interpretiert, da diese wie ein dunkler Eingang zu einer Höhle aussehen (PAULUS & GACK 1993).

Manche Insekten sind durch die Farbigkeit ihrer Augen auffällig (Abb. 4a-d). In den meisten Fällen sieht man die Farben der Schirmpigmente, die einzelne Ommatidien optisch gegeneinander isolieren, durch eine durchsichtige Cornea wie etwa die roten Schirmpigmente bei der Schwarzbäuchigen Taufleie *Drosophila melanogaster*. Diese Farbe ist wichtig, denn im Unterschied zu Säugetieren werden bei Insekten gebleichte Sehpigmente, Metarhodopsine, erst durch die Absorption eines Lichtquants wieder aktiviert. Die roten Schirmpigmente von *D. melanogaster* transmittieren das zur Fotorekonversion einiger Metarhodopsine geeignete rote Licht, sodass die Empfindlichkeit

des Auges verbessert wird, indem rotes Licht nicht von den Schirmpigmenten absorbiert wird, sondern zwischen den Ommatidien wechseln kann (STAVENGA et al. 2017a). Bei einigen Insekten wie etwa einigen Kleinlibellen und Schwebfliegen (Abb. 4a) sind die Schirmpigmente dunkel und lediglich im distalen Bereich farbig, sodass die Augenfarbe sich in die Körperzeichnung einfügt.

Nur bei Fliegen gibt es farbige Augen, deren Augenfarbe auf einer farbigen Cornea beruht (KNÜTTEL & LUNAU 1997; LUNAU 2014). Besonders auffällig sind die Corneafarben bei Bremsen (Tabanidae), Bohrfliegen (Tephritidae) und Langbeinfliegen (Dolichopodidae) (LUNAU & KNÜTTEL 1995; Abb. 4b). Die Funktion der farbigen Hornhäute ist unbekannt. Es wurden verschiedene Hypothesen vorgeschlagen wie Tarnung, Balzsignal (bei der Regenbremse *Haematopota pluvialis* (Abb. 4c) ist das Corneafarbmuster sexualdimorph ausgebildet), Polarisationssehen, Ermöglichung des Farbsehens bei monochromatischen Tieren, wobei unterschiedliche Filter der Ommatidienhornhäute verschiedene spektrale Empfindlichkeiten in Zusammenarbeit mit einem einzigen Fotorezeptortyp erzeugen (STAVENGA 2002) und spektrales Tuning durch Veränderung der spektralen Empfindlichkeit der Fotorezeptoren durch die Filterwirkung der farbigen Cornealinsen (STAVENGA et al. 2017b) in Analogie zu Ritterfaltern, die Pigmentfilter im dioptrischen Apparat aufweisen (ARIKAWA et al. 1999).

Hier soll lediglich eine weitere Hypothese von mir vorgestellt werden, die unveröffentlichte Lichtbeugungshypothese. In normalen Appositions-Augen sind die Rhabdomere, die lichtempfindlichen Teile der Retinulazellen eines Ommatidiums, fusioniert und blicken als geschlossenes Rhabdom auf einen Objektpunkt. Fliegen besitzen neuronale Superpositionsaugen, bei denen die Rhabdomere eines jedem Ommatidiums nicht fusioniert sind und auf sieben verschiedene Objektpunkte gerichtet sind. Dazu zählen

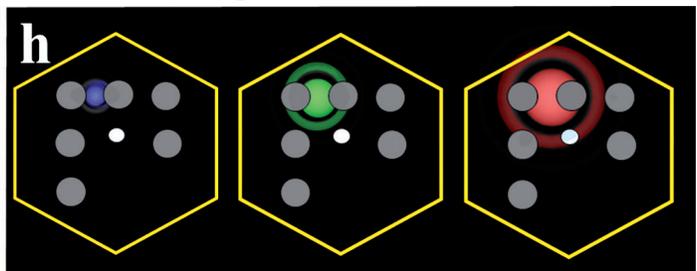
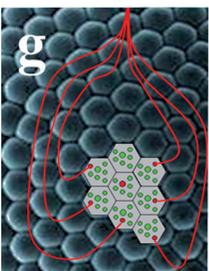
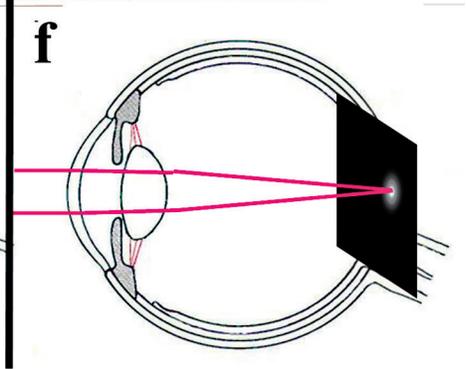
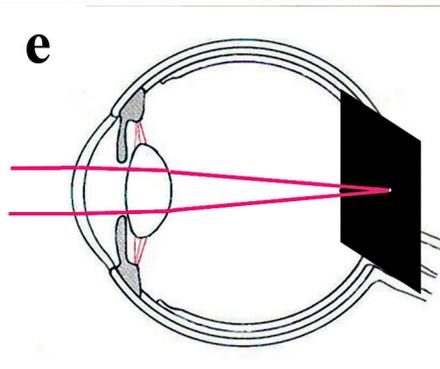
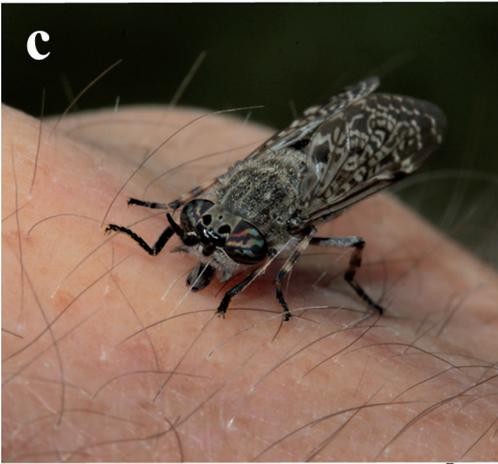
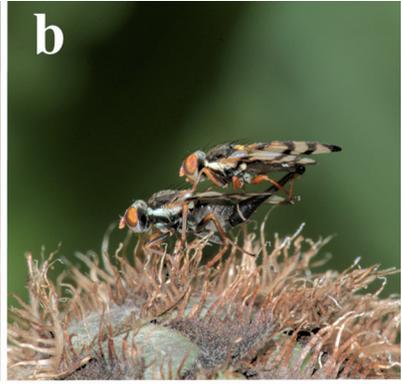


ein Tandem aus Farbrezeptoren (R7/8) und sechs grün-sensitive Retinulazellen (R1-6), die zusätzlich eine hohe Empfindlichkeit im ultravioletten Wellenlängenbereich besitzen durch UV-absorbierende Antennenpigmente. Diese Retinulazellen R1-6 benachbarter Ommatidien, die auf denselben Objekt-punkt gerichtet sind, werden neuronal superponiert, indem die Erregungen dieser sechs Retinulazellen auf eine sogenannte Cartridge gebündelt werden (KIRSCHFELD 1973). Dadurch wird das Auge sechsfach lichtstärker, was sowohl in der Dämmerung als auch bei der visuellen Flugkontrolle der als rasante Flieger bekannten Dipteren von Vorteil ist (LAND & NILSSON 2002) und auch das zeitliche Auflösungsvermögen verbessert. Das zeitliche Auflösungsvermögen ist für die visuelle Flugkontrolle wichtig und bei Fliegen mehr als zehnmals höher als beim Menschen, bei dem es bei ca. 20 Bildern pro Sekunde liegt. Einzig einige Bremsen erreichen Fluggeschwindigkeiten von 145 km/ Stunde und fliegen den Immelmann-Turn etwa nach der Entdeckung eines Weibchens in einiger Entfernung (WILKERSON & BUTLER 1984), wobei sie durch einen halben Überschlag die Flugrichtung umkehren und dann aus der Rückenlage mit einer halben Rolle wieder in die Normalfluglage kommen. Bei der neuronalen Superposition ist entschei-

dend, dass nur die visuelle Information der neuronal superponierten Retinulazellen verarbeitet werden, damit das räumliche Auflösungsvermögen erhalten bleibt. Die Ommatidiendurchmesser im Insektenauge sind gering, sodass punktförmige Lichtquellen nicht punktförmig auf Höhe der distalen Enden der Rhabdomere der Fotorezeptoren abgebildet werden, sondern in Form von Beugungsscheibchen (Airy discs; Abb. 4e, f) (LAND & NILSSON 2002). Allerdings sind die Beugungsscheibchen, die im Auge auf Höhe der distalen Rezeptorenden entstehen, unter Umständen größer als die Abstände der Retinulazellen desselben Ommatidiums. So kommt es dazu, dass Licht von einem Objekt-punkt auf zwei benachbarte Retinulazellen projiziert wird, die unterschiedlichen Cartridges zugeordnet sind (Abb. 4g). Dadurch wird das räumliche Auflösungsvermögen verschlechtert. Da die Größe der Beugungsscheibchen wellenlängenabhängig ist, kann das Filtern des roten und grünen Lichts durch die farbige Cornea den Anteil der korrekt zugeordneten Lichtquanten erhöhen. Die Beugungsscheibchen von ultraviolettem und blauem Licht sind kleiner, sodass die Energie allein von den zugehörigen Retinulazellen aufgefangen wird (Abb. 4h).

Honigbienen können mittels der Tanzsprache genaue Informationen über die Entfer-

Abb. 3: Blüten mit alternativen Belohnungen für Insekten. **a** Farbfoto einer Klatschmohnblüte (*Papaver rhoeas*). **b** UV-Foto einer Klatschmohnblüte. **c** Falschfarbenfoto einer Klatschmohnblüte. **d** Biene nächtigt in der Blüte einer *Serapias*-Orchidee. **e** Biene mit Pollinarien einer einer *Serapias*-Orchidee. **f** Pseudokopulationen von *Tetralonia berlandi*-Männchen auf *Ophrys heldreichii*. **g** Langhornbienenmännchen im Anflug auf eine Blüte des Hermesfingers *Hermodactylus tuberosus*. **h** Langhornbienenmännchen schlafend in einer Blüte des Hermesfingers *Hermodactylus tuberosus*. **i** Spiegelragwurz *Ophrys speculum* und ihr Vorbild, das Dolchwespenweibchen *Campsoscolia ciliata*. **j** UV-Foto einer Blüte der Spiegelragwurz *Ophrys speculum* und ihres Vorbildes, des Dolchwespenweibchens *Campsoscolia ciliata*. **Fig. 3:** Flowers with alternative rewards for insects. **a** Colour photo of the flower of red poppy (*Papaver rhoeas*). **b** UV-photo of the flower of red poppy. **c** False colour photo of the flower of red poppy. **d** Bee sleeping in a flower of a *Serapias* orchid. **e** Bee with pollinaria of a *Serapias* orchid. **f** Pseudocopulation of *Tetralonia berlandi* males on *Ophrys heldreichii*. **g** Long-horned bee male approaching a flower of snake's-head *Hermodactylus tuberosus*. **h** Long-horned bee male sleeping in a flower of snake's-head *Hermodactylus tuberosus*. **i** Mirror orchid *Ophrys speculum* and its model, the female scoliid wasp *Campsoscolia ciliata*. **j** UV-photo of the flower of the mirror orchid *Ophrys speculum* and its model, the female scoliid wasp *Campsoscolia ciliata*.



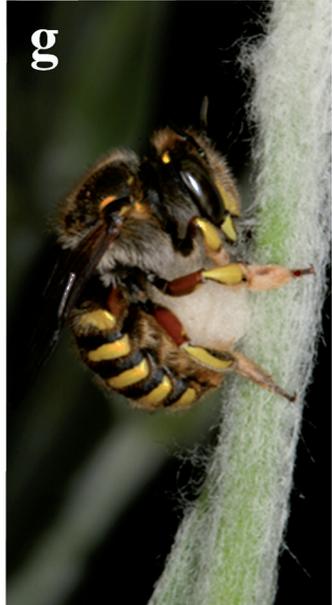
nung einer Futterquelle zum Stock kommunizieren über die Anzahl der Schwänzelläufe pro Zeiteinheit, wobei größere Entfernungen durch weniger Schwänzelläufe pro Zeiteinheit kodiert werden. Kopfzerbrechen bereiteten den Forschern Hypothesen zur Messung der Entfernungen durch die tanzenden Bienen. Liegt die Futterquelle bergaufwärts vom Stock oder gegen die Windrichtung, werden größere als die tatsächlichen Entfernungen angegeben (VON FRISCH 1965). Flugzeit, Zählung der Flügelschläge und Nektarverbrauch zur Entfernungsmessung wurden vorgeschlagen, die Messung des optischen Flusses wurde schließlich als der relevante Mechanismus gefunden. Die dabei am Ommatidienraster vorbeiziehenden optischen Umgebungselemente wirken wie ein Tachometer. Trainiert man Bienen etwa in einem Tunnel mit Streifenmuster, in der Mitte Zuckerwasser zu finden, so suchen die vortrainierten Bienen im Test bei engerem Streifenmuster, das einen intensiveren optischen Fluss erzeugt, vorzeitig nach der Futterquelle, während sie bei weiterem Streifenmuster nach der Tunnelmitte die Futterquelle vermuten (SRINIVASAN et al. 2000). Die Gewichtung

von Farbe, Entfernung zum Stock und Duftmarkierung einer Futterquelle kann bei Honigbienen und stachellosen Bienen im Vergleich unterschiedlich sein. Während für Honigbienen die Farbe der Futterquelle der wichtigste Parameter ist, sind für manche Arten der stachellosen Bienen die Duftmarken oder die Entfernung der Futterquelle zum Stock wichtigere Kriterien für die Wahl der Futterquelle (KOETHE et al. 2020)

Die Satellitenfliege *Miltogramma oestraceum* nutzt zur Wirtsfindung ihre hervorragende visuelle Orientierung. Sie folgt Bienen, etwa *Andrena*-Weibchen, auf dem Flug zum Nest (Abb. 5a), setzt sich dann in Nestnähe hin und wartet, bis das Weibchen das Nest besucht und wieder verlassen hat, um dann das Nest rückwärts laufend zu besuchen und im Nestinneren ein Ei zu legen (Abb. 5b; VERECKEN et al. 2006). Es kann am Nesteingang sogar zu Konflikten mit anderen Parasiten wie den kleptoparasitischen Wespenbienen der Gattung *Nomada* kommen (Abb. 5b). Manche Solitärbienen treiben daher enormen Aufwand, um ihre viele Monate in den Nestzellen ausharrenden Nachkommen vor Feuchtigkeit, Pilz- und Bakterienbefall und Parasiten zu schützen und nutzen daher

Abb. 4: Farbige Cornealinsen bei Fliegen. **a** Schwebfliege *Eristalinus taeniops* mit pigment-basiertem Streifenmuster auf den Komplexaugen. **b** Paarung der Bohrfliege *Urophora quadrijasciata* auf einer Flockenblume. **c** Regenbremse *Haematopota pluvialis* beim Blutsaugen auf der Hand des Autors. **d** Flugbalz des Männchens der Langbeinfliege *Sciapus platypterus* mit Präsentation der Tarsen der Mittelbeine aus der Position des Weibchens. **e** Linsenauge mit schematischer Darstellung einer punktförmigen Abbildung eines punktförmigen Objekts auf der Retina. **f** Linsenauge mit schematischer Darstellung einer Beugungsscheibe bei der Abbildung eines punktförmigen Objekts auf der Retina. **g** Neuronale Superposition der Erregung von sechs Retinulazellen sechs benachbarter Ommatidien im Komplexauge einer Fliege. **h** Beugungsscheibe von kurzwelligem blauem Licht, längerwelligem grünem Licht und langwelligem rotem Licht am apikalen Endes der Rhabdomeren eines Ommatidiums.

Fig. 4: Coloured cornea lenses in flies. **a** Hoverfly *Eristalinus taeniops* with pigment-based striped pattern on the compound eyes. **b** Mating of the tephritid fly *Urophora quadrijasciata* on a knapweed flower. **c** Common horsefly *Haematopota pluvialis* sucking blood from the hand of the author. **d** Courtship on the wing of the long-legged fly *Sciapus platypterus* displaying the tarsi of the middle leg viewed from the position of the female. **e** Lens eye with scheme of the point-shaped representation of a point-shaped object on the retina. **f** Lens eye with scheme of the Airy-disc representation of a point-shaped object on the retina. **g** Neural superposition of the excitation of six retinula cells from six neighbouring ommatidia in the compound eye of a fly. **h** Airy-disc of short-wave blue light, middle-wave green light, and long-wave red light at the apical end of the rhabdomeres in one ommatidium.



für den Nestbau Mörtel (Abb. 5c), Blattstücke (Abb. 5d) oder Pflanzenwolle (Abb. 5g), die sogar mit Pflanzenexudaten imprägniert wird (ELTZ et al. 2015).

3. Hören und Lauterzeugung

Insekten besitzen kein einheitliches Hörorgan wie Säugetiere mit dem Ohr. Insekten haben Tympanalorgane, also Trommelfelle, an unterschiedlichen Körperteilen entwickelt (KAIB et al. 2003). Feldheuschrecken besitzen Trommelfelle in den Vorderbeinen, Zikaden im Abdomen. Trommelfelle ermöglichen Hören, da der auf das Trommelfell auftreffende Schall durch seinen Schalldruck das Trommelfell verformt. Diese Verformung wird mittels spezieller Sinneszellen gemessen. Schaben haben spezialisierte Hörhaare entwickelt, die auf geringste Luftbewegung mit Auslenkung reagieren, die ebenfalls gemessen werden kann. Mücken haben ein Hörvermögen auf ganz anderer Basis entwickelt. Die Fühler der Männchen sind stark gefiedert und schwingen mit den durch die eintreffenden Schallwellen bewegten Luftmoleküle mit. Diese Auslenkungen des Pedicellus (zweites Fühlerglied) werden ebenfalls gemessen. In allen Fällen sind mechanorezeptive Sinneshaare, die in Skolopodialorganen zusammengefasst werden, an der Messung von Auslenkungen beteiligt. Skolopodialorgane können die Auslenkung

ganz normaler Borsten messen; diese Borsten können aber auch stark verkürzt oder sogar in den Körper eingelagert sein. Bündel von Sinnesborsten mit Skolopidien sind feine Messinstrumente, um Bewegungen zwischen Kopf und Thorax zu messen oder aber Auslenkungen von Trommelfellen oder des Pedicellus gegenüber dem Grundglied. Neben diesem Schalldruck- und Schallschnelle-Messprinzipen gibt es bei Laubheuschrecken und Grillen auch das Schalldruckdifferenz-Messprinzip, wobei die Trommelfelle in den Vorderbeinen von beiden Seiten beschallt werden. Während eine Seite des Trommelfells, die auch von außerhalb sichtbar ist, direkt dem eintreffenden Luftschall ausgesetzt ist, wird die andere Seite des Trommelfells über Tracheen von der anderen Körperseite beschallt.

Interessant ist der ökologische Kontext, in dem das Hörvermögen von Insekten eine Rolle spielt. Bei vielen Insekten sind neben dem Hörvermögen auch Organe zur Schallerzeugung ausgebildet. Bei Zikaden singen lediglich die Männchen mittels einer einzigartigen Cuticularplatte, die in hoher Frequenz durch einen sogenannten Trommelmuskel verformt wird und dabei manchmal an der menschlichen Schmerzgrenze hörbare Laute erzeugt. Bei Heuschrecken ist das Gesangsvermögen der Männchen mehrfach konvergent entstanden. Stridulierende Feldheuschrecken reiben eine Schrillette an

Abb. 5: Nestbiologie von Bienen. **a** Satellitenfliege *MiltoGRAMMA oestaceum* folgt einem Weibchen von *Andrena clarkella* im Flug zum Nesteingang. **b** Satellitenfliege und kleptoparasitische Wespenbiene der Art *Nomada latburiiana* am Nesteingang einer Wirtsbiene. **c** Mörtelbienenweibchen *Chalicodoma parientia* beim Nestbau. **d** Blattschneiderbiene *Megachile ericetorum* transportiert ein Blattstück zum Nest. **e** Männchen der Wollbiene *Anthidium manicatum* attackiert eine Erdhummelkönigin. Beachte die fünf Dornen am Hinterleibsende. **f** Paarung von Wollbienen an einer Wollziestblüte *Stachys byzantina*. **g** Weibchen der Wollbiene *Anthidium manicatum* sammelt Pflanzenwolle am Stängel des Wollziests.

Fig. 5: Nesting biology of bees. **a** Satellite fly *MiltoGRAMMA oestaceum* follows a homing female of *Andrena clarkella* towards the nest entrance. **b** Satellite fly and kleptoparasitic cuckoo bee of the species *Nomada latburiiana* at the nest entrance of a host bee. **c** Female *Chalicodoma parientia* building the nest wall. **d** Leaf-cutting bee *Megachile ericetorum* carries a piece of green leaf to the nest. **e** Male of wool carder bee *Anthidium manicatum* attacks a queen of a bumblebee. Note the five spines at the end of the abdomen. **f** Mating of wool carder bees on the flower the lamb's ear *Stachys byzantina*. **g** Female of wool carder bee *Anthidium manicatum* collects wool at the stem of a lamb's ear.

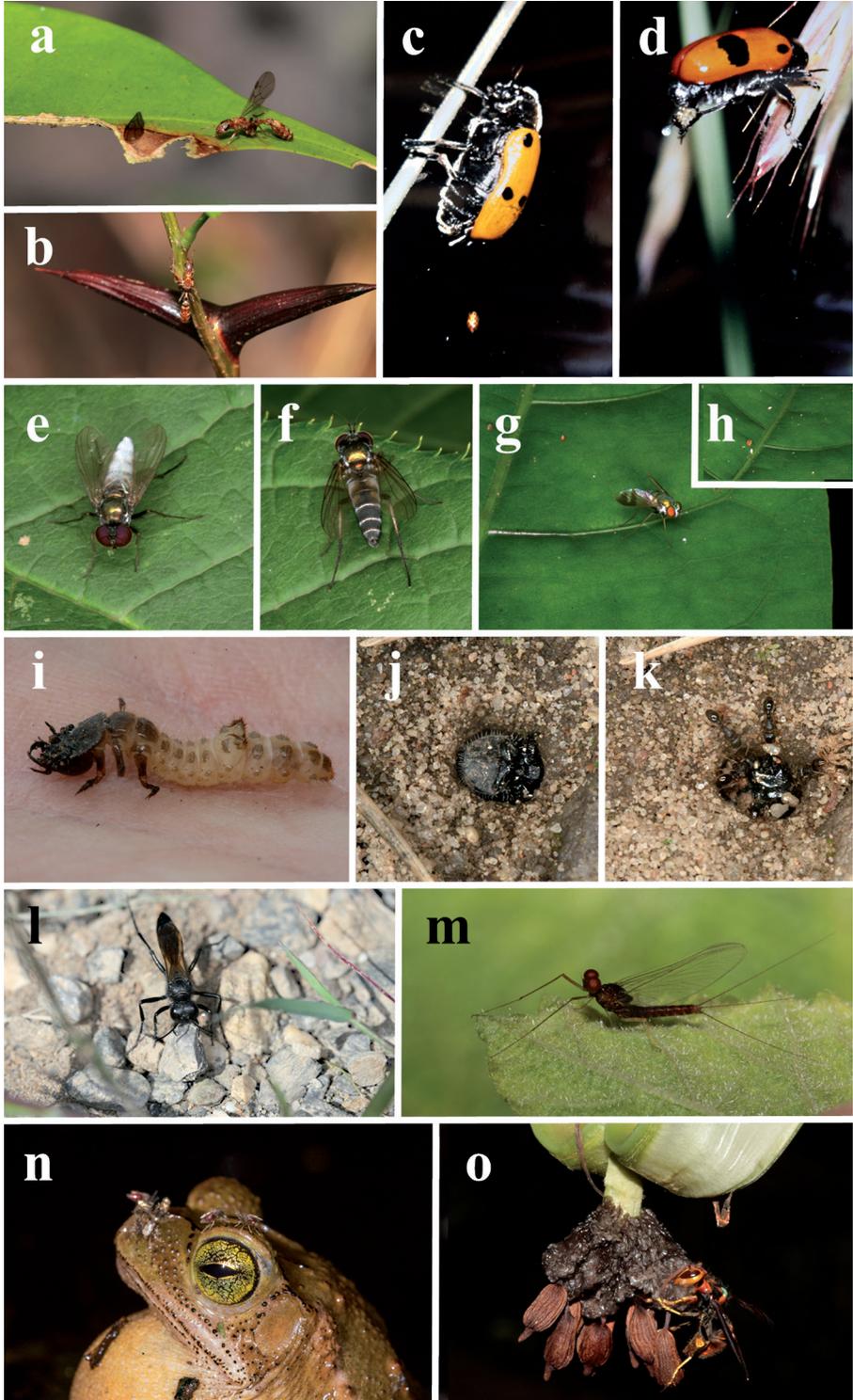
den Hinterbeinen gegen eine Schrillkante an den Vorderflügeln. Laubheuschrecken reiben die Vorderflügel gegeneinander, wobei die Schallabstrahlung durch einen sogenannten Spiegel verbessert wird. Grillen erzeugen in gleicher Weise Laute, jedoch sind hier Schrilleiste und Schrillkante gegenüber Laubheuschrecken auf vertauschten Flügeln angebracht. Auch Lauterzeugung durch Mandibelknirschen kommt bei Knarschrecken wie der Italienischen Schönschrecke (*Calliptamus italicus*) vor. Viele Käfer stridulieren zur Feindabwehr; wiederum vielfach konvergent ausgebildet sind die Strukturen, die zur Erzeugung der Stridulationslaute eingesetzt werden. Beim Lilienhähnchen und anderen Arten der Zirpkäfer (Cricocerinae) stridulieren beide Geschlechter mittels eines Zirporgans, das aus einer Reihe paralleler Kutikula-Rippen auf dem letzten sichtbaren Hinterleibstergit und Kutikulazähnen auf der Unterseite der Flügeldeckennaht besteht, wobei ein Hörvermögen nicht ausgebildet ist (SCHMITT 1994), sodass eine Stridulation zur Abwehr vermutet werden kann. Viele

Nachtfalter besitzen ein Hörvermögen, dass zur Wahrnehmung der Ortungslaute von jagenden Fledermäusen eingesetzt wird. Auffällig sind die Reaktionen nach dem Hören der Fledermausortungslaute: Viele Nachtfalter lassen sich fallen oder schießen gar zu Boden, um den Angriffen der Fledermäuse zu entkommen (ROEDER 1975; MILLER 1983).

Bei Stechmücken sind die Hörorgane sexualdimorph ausgebildet. Das Hörorgan der Männchen im Pedicellus der Fühler ist abgestimmt auf die Wahrnehmung des Flugtons der Weibchen, wobei der eigene Flugton und der Flugton anderer Männchen weniger gut gehört wird (BELTON 1994). Die oftmals in den Abendstunden über Landmarken stehenden Mückenschwärme bestehen nur aus Männchen; gelegentlich lösen sich ein oder mehrere Männchen aus dem Schwarm, um sich auf ein sich näherndes Weibchen zu stürzen. Manche parasitischen Fliegen sind in der Lage, ihre Wirtsarten an deren charakteristischen Balzlauten zu erkennen wie beispielsweise die blutsaugenden Froschmü-

Abb. 6: Besonderheiten bei Insekten. **a** Junge Königin einer *Pseudomyrmex*-Ameise bricht sich die Flügel ab. **b** Junge Königin einer *Pseudomyrmex*-Ameise am Nesteingang des Dorns einer Büffelhornakazie. **c** *Chytra quadripunctata* nach der Eiablage mit dem in ein Ameisennest fallenden Ei. **d** Ameisensackkäfer *Chytra quadripunctata* vor der Eiablage bei einem Angriff eines Eiparasiten. **e** Langbeinfliege der Gattung *Argyra* in Vorderansicht. **f** Langbeinfliege der Gattung *Argyra* in Rückansicht. **g** Langbeinfliege der Gattung *Condylostylus* auf einem Blatt. **h** Dieselbe Langbeinfliege ist nach Klappgeräusch des Spiegels der Kamera aus dem Bild geflogen. **i** Larve eines Sandlaufkäfers der Gattung *Cicindela* außerhalb seiner Röhre. **j** Larve eines Sandlaufkäfers der Gattung *Cicindela* in seiner Neströhre. **k** Larve eines Sandlaufkäfers der Gattung *Cicindela* wird von Ameisen angegriffen. **l** Wegwespe der Gattung *Podalonia* beim Werkzeuggebrauch: Stein als Hammer zum Nestverschluss. **m** Turbanaugen des Männchens einer Eintagsfliege. **n** Froschmücken (Corethrellidae) am Kopf eines Frosches in Costa Rica. **o** Vespichorie von *Vespa velutina* an *Stemona tuberosa* in Kunming (China).

Fig. 6: Particularities in insects. **a** Young queen of *Pseudomyrmex* ant breaks her wings. **b** Young queen of *Pseudomyrmex* ant at nest entrance of the thorn of a swollen-thorn acacia. **c** *Chytra quadripunctata* after egg-laying with the egg falling into an ant nest. **d** Four spotted leaf beetle *Chytra quadripunctata* is attacked by an egg parasitoid during egg-laying. **e** Long-legged fly of the genus *Argyra* in front view. **f** Long-legged fly of the genus *Argyra* in back view. **g** Long-legged fly of the genus *Condylostylus* sitting on a green leaf. **h** Same long-legged fly has escaped upon the sound of the mirror in a reflex camera. **i** Larva of a tiger beetle of the genus *Cicindela* outside of its tube. **j** Larva of a tiger beetle of the genus *Cicindela* in of its tube. **k** Larva of a tiger beetle of the genus *Cicindela* attacked by ants. **l** Sphecid wasp of the genus *Podalonia* using a little stone as a hammer to close nest entrance. **m** Turban eyes of a male mayfly. **n** Corethrellid flies on the head of a frog in Costa Rica. **o** Vespichory of *Vespa velutina* at *Stemona tuberosa* in Kunming (China).



cken aus der Familie Corethrellidae (BERNAL et al. 2006; VIRGO et al. 2019; Abb. 6n).

Es gibt sogar Hinweise, dass Pflanzen, beispielsweise die Blüten von Nachtkerzen, die Nähe von Hummeln hören und darauf mit der Erhöhung der Konzentration des Nektars beginnen (VEITS et al. 2019). Allerdings werden diese Ergebnisse stark angezweifelt, da sowohl das Hören des Flugtons von Hummeln für Blüten bislang nicht gezeigt wurde als auch die natürliche Selektion dieser Eigenschaft über erhöhten Reproduktionserfolg kaum vorstellbar ist (PYKE et al. 2020).

4. Fühlen und taktile Reize

Die Fühler von Insekten sind – wie der Name sagt – mechanosensorische Sinnesorgane, die zum Tasten genutzt werden, wobei jede Auslenkung des Fühlers, etwa durch ein Hindernis oder durch den Wind, spürbar ist für das Insekt. Die Fühler tragen jedoch auch die Geruchssensillen und dienen daher der olfaktorischen Orientierung, wobei die einzelnen Geruchssensillen auch Mechanosensoren enthalten. Beim gegenseitigen Betasten mit den Fühlern, etwa dem Betrillern von Ameisen, entstehen daher kombinierte mechanische und geruchliche Reize und Wahrnehmungen.

Ein dem Innenohr der Säugetiere vergleichbares Gleichgewichtssinnesorgan ist bei Insekten unbekannt, Insekten besitzen jedoch Borstenfelder zwischen Kopf und Thorax und können damit die Beschleunigung des die Flügel tragenden Thorax gegenüber dem Kopf ebenso messen wie Abweichungen von der Gleichgewichtslage des Thorax gegenüber dem Kopf. Bei Dipteren ist das hintere Flügelpaar in Halteren umgewandelt, die als Drehbeschleunigungssinnesorgane eine wichtige Rolle bei der Flugsteuerung spielen (KAIB et al. 2003).

Die typische Beinhaltung von Insekten, bei der die Tarsen auf der Unterlage aufliegen und die Tibia senkrecht zur Unterlage aus-

gerichtet ist, hängt mit dem Subgenuorgan in der Tibia zusammen, das zur Messung von Vibrationen des Untergrundes (Substratschall) eingesetzt werden kann (KAIB et al. 2003). Die Kommunikation mittels Substratschall spielt etwa beim Schwänzeltanz der Honigbiene zur Kommunikation von Information über die Lage von Futterquellen an Stockgenossinnen eine Rolle. Im dunklen Stock erzeugen die Bienen beim Schwänzeltanz durch seitliches Schwänzeln des Hinterleibs und eingestreutes Flügelschwirren Vibrationen, die den Tanzboden in Schwingungen versetzen. Da der als Tanzboden genutzte Teil der Wabe weniger stark am Rahmen befestigt ist als andere Wabenteile, sind diese Schwingungen hier besonders intensiv (TAUTZ 1996). Insekten können auch Auslenkungen des Fühlers, die etwa beim Fliegen auftreten, zur Messung der Fluggeschwindigkeit nutzen. Die Rostrote Mauerbiene *Osmia bicornis* nutzt Vibrationssignale in der Balz. Die Thoraxvibrationen des auf dem Weibchen aufreitenden Männchens entscheiden über den Paarungserfolg, wobei auch die Herkunft der Bienen eine Rolle spielt (CONRAD & AYASSE 2015).

Thoraxvibrationen von Blütenbestäubern sind in mehrfacher Hinsicht interessant. Hummeln lassen sich durch Flügelschütteln auf Betriebstemperatur bringen; dabei werden die Flugmuskeln im Thorax bewegt, die Flügel aber nicht. Durch ihre dichte Beborstung und Gegenstromwärmetauscher bleibt die Wärme im Thorax erhalten. Hummeln sind dadurch in der Lage, höhere und damit kältere Gebirgstiele zu bewohnen, ihre Brut durch gezielte Abgabe der Körperwärme zu erwärmen und am Morgen früher zu Fouragierflügen aufzubrechen (HEINRICH 1979).

Ungewöhnlich ist das Verhalten mancher Hummeln und anderer Bienen, den Pollen mittels Thoraxvibrationen bei ausgekoppelten Flugmuskeln aus Blüten mit poriziden Antheren regelrecht herauszuschütteln; für

uns Menschen ist dieses Buzzing gut hörbar (BURKART et al. 2012). Für den Tomatenanbau unter Glas lohnt sich der Einsatz von Hummeln zur Bestäubung der Tomatenblüten; die Blüten sind zwar selbstbefruchtend, müssen aber geschüttelt werden, damit der Pollen von den Staubgefäßen auf die Narbe rieselt, was Hummeln allemal kostengünstiger als Gärtner erledigen. Bienen können Blüten der Nachtschattengewächse nicht anmerken, ob noch Pollen in den Staubgefäßen bevorratet wird, sondern müssen landen und probieren, Pollen herauszuschütteln, zum Vorteil der Pflanzen, die auf diese Weise mehrfach besucht und daher häufiger fremdbestäubt werden (BURKART et al. 2014). Es ist umstritten, inwieweit buzzende Bienen die Frequenz ihrer Vibrationen aktiv einstellen können (BURKHART et al. 2011; MORGAN et al. 2016). Viele Blütenpflanzen haben sich vollständig an Pollen buzzende Bienen angepasst, wie beispielsweise eine Studie zeigt, die die Bedeutung der Form der Öffnungspore des Staubgefäßes eines brasilianischen Schwarzmundgewächses für die Pollenplatzierung untersuchte. Die lang gestielte Pore stellt sicher, dass der herausgeschüttelte Pollen auf den Rücken der buzzenden Biene gelangt (KONZMANN et al. 2020).

5. Riechen und chemische Kommunikation

Der Nase als Riechorgan der Säugetiere stehen die Antennen als Riechorgane der Insekten gegenüber. Die Größe der Antennen erlaubt Rückschlüsse auf das Riechvermögen, da die Fiederung der Antennen ebenso wie die Zahl und Größe der Antennenglieder zur Unterbringung von Duftborsten dient, die Platz beansprucht. Im Falle von Schmetterlingen sind es tatsächlich lange Borsten mit vielen Öffnungen, durch die die Duftmoleküle zu den Odorant-bindenden Proteinen gelangen und schließlich mit ihnen zur Dendritenmembran, wo bereits

einzelne Duftmoleküle einen Nervenimpuls auslösen können. Im Fall von Bienen können die Borsten so reduziert sein, dass lediglich plattenartige Riechplakoden mit zahlreichen Öffnungen zu den Riechzellen zu erkennen sind (KAIB et al. 2003).

Das Riechen von Insekten wurde zunächst intensiv am Seidenspinner *Bombyx mori* erforscht, da es gelang, aus den Duftdrüsen von 500.000 Weibchen das Sexualpheromon Bombykol zu isolieren und zu analysieren (BUTENANDT et al. 1959). Die Männchen besitzen stark gefiederte Antennen, während die flugunfähigen Weibchen einfache Antennen aufweisen. Die Männchen reagieren sehr empfindlich auf das Wahrnehmen des Sexualpheromons eines Weibchens mit Flügelschwirren und darauf folgendem Abflug zur Suche des Weibchens via positiver Anemotaxis, die sie der Quelle des mit dem Wind herangetragenen Duftstoffs näherbringt (KAISLING & PRIESNER 1970). Im Verhaltensversuch lässt sich die Duftwahrnehmung des Männchens schon bei sehr geringen Konzentrationen durch das Einsetzen des Flügelschwirrens nachweisen. Bei elektrophysiologischen Einzelzellableitungen einer einzelnen Duftrezeptorzelle werden jedoch mehr als hundertfach höhere Konzentrationen benötigt, um einen zusätzlichen Nervenimpuls zu den gelegentlich auftretenden Spontanentladungen nachweisen zu können. Dieser scheinbare Widerspruch klärt sich durch die neuronale Verarbeitung der Duftreize. Nach einer Schätzung reichen zusätzliche 300 durch Duft ausgelöste Aktionspotenziale zu den während der Integrationszeit von ca. 0,8 s gebildeten 1500 Spontanentladungen aus, um das Flügelschwirren auszulösen. Bei der Einzelzellableitung werden lediglich die Aktionspotenziale einer einzigen Duftrezeptorzelle von ca. 20.000 Duftrezeptorzellen registriert, sodass die Wahrscheinlichkeit, einen Duftimpuls der gerade abgeleiteten Duftrezeptorzelle zu registrieren, vergleichsweise gering ist (KAISLING 1997). Besonders

bei vielen weiteren Faltern sind die Antennen sexualdimorph ausgebildet, wobei den Männchen mit den größeren Antennen die gefährliche Aufgabe des Suchens und Findens einer Paarungspartnerin zugewiesen ist, während die Weibchen mit Sexualpheromonen locken. Manche Lassospinnen nutzen das aus, indem sie ein Lasso aus Spinnseide mit dem Sexualpheromon einer häufigen Nachtfalterart schwingen und damit nach Weibchen suchende Männchen abfangen, wobei ihnen durch Änderung der Duftstoffe sogar die Jagd auf zwei verschiedene Arten gelingt (HAYNES et al. 2002).

6. Schmecken

Anders als bei Säugetieren, wo das Schmecken auf die Zunge begrenzt ist, haben viele Insekten nicht nur Geschmacksborsten an den Mundwerkzeugen, sondern beispielsweise bei Fliegen auch an den Tarsen, am Ovipositor und gelegentlich an den Flügeln (KAIB et al. 2003). Anders als bei Duftsensillen werden die Geschmacksmoleküle durch einen permanenten Rezeptorlymphstrom von der der einzigen Pore an der Geschmackssensillenspitze zu den Dendritenmembranen der Geschmacksrezeptoren transportiert (HANSEN & HEUMANN 1971). Der Geschmackssinn von Insekten ist vergleichsweise wenig erforscht, spielt aber eine wichtige Rolle bei der Nahrungserkennung. Wie Pollen fressende und sammelnde Insekten Pollen detektieren, ist kaum bekannt (WILMSEN et al. 2015). Die blütenbesuchende Schwebfliege *Eristalis tenax* kann beispielsweise mit Geschmacksborsten am Labellum und solchen an den Tarsen die Zucker im Blütennektar schmecken und auch Pollen, wobei sie auf die im Pollenkitt häufig vorkommende Aminosäure Prolin reagiert. Für Fliegen ist das Schmecken von Zucker, Wasser und Salzen mittels eines jeweils eigenen Rezeptors beschrieben. Interessanterweise reagiert bei *E. tenax* der Salzrezeptor auf die Aminosäure Prolin und zwar vielfach

empfindlicher als auf Salze (WACHT et al. 1996). Es handelt sich also eigentlich um einen Prolinrezeptor. Während das Schmecken von Zuckern als Nektarinhaltsstoff bei Bienen lange bekannt ist, ist das Schmecken von Polleninhaltsstoffen unbekannt. Inhaltsstoffe im Pollenkorn sind ja gar nicht zugänglich für die Geschmacksborsten, sondern lediglich die Inhaltsstoffe im Pollenkitt, der bei tierbestäubten Blüten dem Pollenkorn aufgelagert ist. Kürzlich konnte bei der Dunklen Erdhummel *Bombus terrestris* nachgewiesen werden, dass die per Rüsselreflex konditionierten Tiere wässrige Lösungen von unpolaren Aminosäuren nicht von Wasser unterscheiden können, wohl aber Aminosäuren mit einer zusätzlichen polaren Gruppe, also nicht Prolin, wohl aber eine wässrige Lösung von Hydroxyprolin, einem weiteren häufigen Inhaltsstoff im Pollenkitt, von Wasser unterscheiden können (RUEDENAUER et al. 2019). Ob Hummeln tatsächlich Geschmackstoffe im Pollenkitt zur Identifikation von Pollen nutzen, ist unsicher, da Hummeln im Laborversuch beispielsweise auch chemisch völlig inertes Pulver aus Cellulose oder Glaskügelchen in Pollenkorngroße sammeln und ins Nest transportieren (KONZMANN & LUNAU 2013, 2014). Erst nach Zusatz von Bitterstoffen stellen Hummeln das Sammeln von Pollen ein, allerdings nicht sofort und nicht alle Individuen, was darauf hinweist, dass es eine gelegentliche Kontrolle von gesammelten Stoffen gibt (LUNAU et al. 2015). Dass dieses Verhalten auch in der Natur vorkommt, kann man Berichten entnehmen, die das Sammeln von Sägespänen in Schreinerereien oder von Samenschalenbröseln in Vogelfutterhäuschen durch Honigbienen beschreiben (TODD & BISHOP 1940).

7. Mimikry: Wie alle Sinne zusammenwirken

Anhand von Beispielen aus dem Bereich von Tarnung, Mimese und Mimikry lässt

sich das Zusammenwirken von Sinnesleistungen besonders gut aufzeigen. Bei der Nachahmung von Objekten wird zwischen Tarnung, Mimese und Mimikry unterschieden (LUNAU 2011). Bei Insekten finden sich zahlreiche Beispiele für alle drei Phänomene. Als Tarnung definiere ich die optische Nachahmung des Hintergrundes, wie sie für zahlreiche Nachfalter zum Schutz vor Prädatoren bekannt ist. Die damit verbundenen Sinnesleistungen beruhen auf dem Auffinden eines zur Tarnung geeigneten Hintergrunds. Verhaltensexperimente mit dem Großen Eichenspanner, *Hypomecis roboraria*, und einem weiteren Spanner, *Janakowskia fuscaria*, zeigten, dass die Falter nach dem Hinsetzen auf Baumborke ihre Position noch einmal ändern und danach besser getarnt sind (KANG et al. 2012). Raupen des Birkenspanners, *Biston betularia*, können ihre Körperfärbung ändern und nutzen dafür sogar einen Hautlichtsinn, um ihre Färbung an die des Untergrundes anzupassen, wie durch Experimente festgestellt wurde, in denen die erfolgreiche Tarnung von Tieren getestet wurde, deren Augen von einem undurchsichtigen Lack überzogen waren (EACOCK et al. 2019). Raubwanzen der Art *Reduvius personatus* kleben sich den Hintergrund in Form von Kleinstrukturen wie Sand aus der Umgebung auf den Körper und sind danach in derselben Umgebung optimal getarnt (Abb. 7a). Mimese beruht auf einer Nachahmung von für Prädatoren uninteressanten Objekten, etwa Laubblätter, welke Blätter, Vogelkot oder dürre Ästchen. Mimetische Insekten sind unter Umständen gut sichtbar, aber schwer als solche identifizierbar (Abb. 7b). Die Wirksamkeit von Mimese könnte durch eine gute Sichtbarkeit sogar verbessert werden, wie etwa bei Vogelkot imitierenden Ritterfalterraupen, die tagsüber deutlich sichtbar auf Blattoberflächen ruhen und nachts zum Fressen auf anderen Blättern aktiv werden.

Mimikry kann für alle Sinnesleistungen eine Rolle spielen, wobei Insekten in allen Rollen,

also als Vorbild, Nachahmer oder getäuschter Signalempfänger auftreten können. Am bekanntesten ist Schutzmimikry von Schwebfliegen, die Wespen, Honigbienen oder Hummeln imitieren (Abb. 7c-f). Die Detailgenauigkeit der Nachahmung bezieht sich in erster Linie auf Körpergröße und Farbmuster, kann aber viele Einzelheiten einschließen. Der Hornissen imitierende Hornissenglasflügler *Sesia apiformis* hat die Schuppen auf den für einen Schmetterling sehr schmalen Flügeln reduziert, die den längsgefalteten Flügeln der zu den Faltenwespen gehörenden Hornisse ähnlich sind, und auffällige Fühler, die auch denen einer Hornisse ähneln (Abb. 7d). Hornissenglasflügler und die Hornissenschwebfliege *Volucella zonaria* (Abb. 7e) weisen zudem braune Körperzeichnungselemente auf, die die Wespen imitierenden Schwebfliegen nicht haben. Die Hummelschwebfliege *Volucella bombylans* tritt sogar in mehreren Farbmorphen auf, die jeweils den Arbeiterinnen einer bestimmten Hummelart ähneln (LUNAU 2011). Dadurch wird eine regionale Anpassung an die jeweils vorkommenden Vorbilder möglich und gleichzeitig das Verhältnis der Häufigkeit von Vorbildern und Nachahmern verbessert, sodass die insektenfressenden Vögel als Signalempfänger mehr Chancen haben, auf ein Vorbild statt auf einen Nachahmer zu treffen, um dabei die Bedeutung des Farbmusters zu erlernen und künftig deren Träger meiden (EDMUNDS & READER 2014). Auch die Phänologie von Nachahmern und Vorbildern trägt dazu bei, das flügge Jungvögel zunächst häufiger auf Vorbilder treffen und erfahrene Vögel später häufiger auf Nachahmer. Den Hintergrund für diese aufschlussreichen Häufigkeitsverteilungen bildet die Tatsache, dass Vögel und andere Prädatoren die Bedeutung der Farbmuster erlernen müssen. Das kann sehr schnell und nachhaltig sein, wie Versuche mit naive Blauhähern und Schmetterlingen zeigen (BROWER 1958), bedeutet aber doch, dass es ungünstig für Nachahmer ist, wenn



ein Prädator zunächst gute Erfahrungen mit den ja sehr auffälligen und gut erkenn- und merkbaren Farbmustern macht.

Augenflecke (Ocelli), die sehr häufige Zeichnungsmuster auf den Raupen, Puppen und den Flügeln von Schmetterlingen (JANZEN et al. 2010; Abb. 7g, h) und auf anderen Tieren darstellen, wirken jedoch auch auf naive Tiere abschreckend und stellen somit ein seltenes Beispiel für ein angeborenermaßen gemiedenes Farbmuster dar. Vorbild sind hier die geöffneten Linsenaugen von Vögeln und anderen Prädatoren, deren dunkle Pupille, bunte Iris und konzentrischer Bau nachgeahmt wird (LUNAU 2011). Man nimmt an, dass ein Prädator, der beim Angriff auf ein Beutetier einen Augenfleck wahrnimmt, sich selbst einem Angriff gegenüber wähnt. Möglicherweise hilft dem Träger eines Augenflecks bereits ein kurzzeitiges Zögern des Prädators, damit die Chancen auf ein Entkommen des Beutetiers verbessert sind. Es gibt zwei Hypothesen zur Wirkungsweise der Augenflecke. Die Auffälligkeitshypothese nimmt an, dass konzentrische und kontrastreiche Farbmuster bereits durch ihre Auffälligkeit abschreckend wirken und beruht auf der nachgewiesenen abschreckenden Wirkung von augenunähnlichen dreieckigen oder rechteckigen Augenfleckenattrappen (STEVENS et al. 2008). Die Augenmimikry-Hypothese nimmt an, dass

die Ähnlichkeit der Augenflecke zu Linsenaugen zur Abschreckung führt (VALLIN et al. 2007).

Ein besonderes Detail vieler Augenflecke konnte zum vergleichenden Test beider Hypothesen genutzt werden. Viele Augenflecken weisen ein sehr kleines, weißes Zeichnungsmuster auf, der den im Linsenauge auf der Hornhaut zu beobachtenden Glanzfleck imitiert (Abb. 7g, h). Die Eigenschaft, dass diese Glanzflecke UV-Licht reflektieren, trägt zur Ähnlichkeit mit natürlichen Glanzlichtern bei, da es sich beim Glanz um eine Totalreflexion von Licht an einer Oberfläche handelt, die natürlich auch UV-Licht einschließt (BLUT et al. 2012). Diese Glanzflecken imitierenden Zeichnungsmuster bei Augenflecken liegen bei vielen Schmetterlingsarten so positioniert, dass sie den von der Sonne auf der Hornhaut erzeugten Glanz imitieren, also in Ruhehaltung des Schmetterlings im oberen Bereich des Augenflecks. Vergleicht man nun die Wirkung von Schmetterlingsattrappen, deren Glanzfleck so positioniert ist, dass er von der natürlich scheinenden Sonne erzeugt wurde, also im oberen Bereich des Augenflecks positioniert ist, mit der von Schmetterlingsattrappen, deren Glanzfleck so positioniert ist, als ob die Sonne unnatürlich von unten scheinen würde, also im unteren Bereich des Augenflecks positioniert

Abb. 7: Warnen, Tarnen, Täuschen. **a** Larve der Raubwanze *Reduvius personatus*, getarnt mit Partikeln aus der Umgebung, die auf der Kutikula aufgeklebt sind. **b** Als welkes Blatt getarnter Schmetterling (*Oxytenis* sp., Saturniidae) auf Barro Colorado Island. **c** Warnfarben der Hornisse *Vespa crabro*. **d** Hornissen imitierender Glasflügler *Sesia apiformis*. **e** Hornissen imitierende Schwebfliege *Volucella zonaria*. **f** Hornissen-ähnliche Große Lehmwespe *Delta unguiculata*. **g** Raupe des Mittleren Weinschwärmers *Deilephila elpenor* mit Augenflecken an dem bei Störung verdickten Vorderende. **h** Nymphalide *Citherias pireta* auf Barro Colorado Island mit transparenten Bereichen der Flügel, Augenfleck und roter Warnfarbe.

Fig. 7: Warning, camouflage, deception. **a** Larva of the predatory bug *Reduvius personatus*, camouflaged by particles from the surrounding glued to its cuticle. **b** Moth (*Oxytenis* sp., Saturniidae) camouflaged as dead leaf on Barro Colorado Island. **c** Warning colours of the common hornet *Vespa crabro*. **d** Hornet-mimicking sesiid moth *Sesia apiformis*. **e** Hornet-mimicking hoverfly *Volucella zonaria*. **f** Hornet-like potter wasp *Delta unguiculata*. **g** Caterpillar of the elephant hawkmoth *Deilephila elpenor* with eyespots at the front end thickened upon disturbance. **h** Nymphalid *Citherias pireta* on Barro Colorado Island with transparent areas of the wings, eyespots and red warning colour.

ist, so zeigt sich die geringfügig stärkere, aber regelmäßig nachzuweisende Wirkung für natürlich positionierte Glanzflecken. Unter der Annahme, dass beide Attrappen gleich auffällig, aber unterschiedlich augenähnlich sind, ergibt sich eine Bestätigung für die Augenmimikry-Hypothese (BLUT et al. 2012; BLUT & LUNAU 2013, 2015). Da es für den Prädator nur um eine Mahlzeit geht, für den Träger des Augenflecks jedoch um Leben und Tod, sind bereits kleine Vorteile für das Überleben immens wichtig. Die Raupen des Mittleren Weinschwärmers *Deilephila elpenor* können bei Störung den Vorderkörper verdicken und so die Augenflecke besser zur Geltung bringen und sehen dann für den Menschen einer Schlange ähnlicher. Die Augenflecke von Schwärmerraupen der Gattung *Eumorpha* sind durch Muskeln vermitteltes Blinken sogar besonders auffällig; da Schlangen nicht blinzeln, spricht dieses Verhalten gegen die Nachahmung eines Schlangenauges (HOSSIE et al. 2013). Dagegen fehlt allen Augenflecken von wasserlebenden Tieren der Glanzfleck vermutlich, weil auch die natürlichen Linsenaugen durch den höheren Brechungsindex von Wasser im Vergleich zu Luft kein Glanzlicht erzeugen (BLUT & LUNAU 2015).

Signalnormierung von Warnfarben durch wehrhafte Tiere (Müller'sche Mimikry) nutzt den Vorbildern und Nachahmern, indem sie seltener angegriffen werden, wobei der Unterschied zwischen Vorbildern und Nachahmern allenfalls im Zeitpunkt der Evolution besteht. Das schwarz-gelbe Streifenmuster als häufigste Warnfarbe tritt nicht nur bei Wespen (*Vespa*) und Feldwespen (*Polistes*), sondern auch bei anderen wehrhaften Tieren wie Bienen (z.B. *Anthidium manicatum*), und Gelbbauchunken auf. Die wehrhafte Große Töpferwespe *Delta unguiculata* besitzt eine Körperzeichnung wie eine Hornisse (Abb. 7c, f).

Insekten treten als Signalempfänger bei Sexualtäuschorchideen auf, deren Blüten neben dem Sexualpheromon unbegatteter

Weibchen einer Wespen- oder Bienenart auch optische Eigenschaften dieser Weibchen imitieren. Getäuscht werden die artgleichen Männchen, die die Unterlippen der Blüten wie Weibchen behandeln und sogar Pseudokopulationen durchführen (Abb. 3f; PAULUS 2019). Interessante Details verbessern die Täuschung der paarungsbereiten Männchen. Die Sexualtäuschorchideen blühen oft zu einem Zeitpunkt, zu dem die Männchen schon, noch nicht aber die Weibchen der bestäubenden Art geschlüpft sind. Die Nachahmung optischer Eigenschaften der Weibchen schließt auch den UV-Bereich ein sowie den Glanz, der durch die Flügel erzeugt wird (VIGNOLINI et al. 2012; Abb. 3f, i, j). Zudem ist dieser glänzende Bereich bei vielen Sexualtäuschorchideen der Gattung *Ophrys* in der Form sehr variabel, wie etwa bei *Ophrys heldreichii* (Abb. 3f) selbst zwischen den Blüten einer Pflanze. Verhaltensexperimente haben ergeben, dass Männchen nach dem Besuch einer Blüte die genaue Form des Zeichnungsmusters gelernt haben und Blütenattrappen mit gleichem Zeichnungsmuster seltener anfliegen, dagegen bereitwillig Blüten mit einem anderen Zeichnungsmuster besuchen (STEJSKAL et al. 2015).

Blütenpflanzen weisen nur selten glänzende Oberflächen auf; solche Bereiche können exponiert angebotener Nektar oder Bereiche mit Nektarmimikry sein (LUNAU et al. 2020). Eine Besonderheit sind die Blüten des Klatschmohns *Papaver rhoeas*, der außer der ungewöhnlichen, roten Blütenfarbe häufig auf jedem der vier Blütenblätter einen basalen, schwarzen Fleck mit einem weißen, UV-reflektierenden Rand aufweist. In Westeuropa reflektieren die roten Blütenblätter UV-Licht stark, sodass sie bestäubenden Bienen subjektiv bienenultraviolett erscheinen. Im ostmediterranen Bereich werden die Mohnblüten dagegen von Käfern bestäubt, die die Blüten als Rendezvousplätze nutzen. Diese Mohnblüten absorbieren UV-Licht, können aber von den für rotes Licht sensitiven und rote Farben präferierenden Käfern

gut erkannt werden (MARTÍNEZ-HARMS et al. 2012). Es bietet sich an, die schwarzen, weiß gerandeten Blütenmale als Käferimitationen zu interpretieren, die Partner suchenden Käfern vier bereits gelandete Exemplare vor-täuschen. Der schwarze Fleck wäre in dieser Sichtweise die Käferimitation, während der weiße Rand die in der Sonne glänzenden Kutikulapartien imitierten wie das Farbfoto, UV-Foto und das Falschfarbenfoto zeigen (Abb. 3a-c). Solche Käfer imitierenden Blütenmale sind auch bei anderen von Käfern bestäubten Blüten vorhanden und tragen damit offenbar zu einer Verbesserung des Bestäubungserfolgs bei (VAN KLEUNEN et al. 2007).

Während Sexualtäuschorchideen lediglich die Männchen einer einzigen Bienen- oder Wespenart anlocken und für die erfolgreiche Übertragung der Pollinien passgenaue Blüten entwickelt haben, werden andere Blüten von einem Spektrum getäuschter Insekten bestäubt wie etwa Aasfliegenblumen, die einem Aas ähneln, oder nektarlose Orchideen, die einer oder mehreren nektarführenden Blüten ähneln (LUNAU 2011). Bei ersterem spielt unzweifelhaft der Aasgeruch die wichtigste Rolle, aber auch die Blütenfärbung, die Leichenflecken ähnelt (CHEN et al. 2015). Hornissen sind neben anderen Wespen erstaunlicherweise Besucher kleiner, unscheinbarer, bräunlicher Blüten wie Sumpfstendelwurz (*Epipactis*) und Knotenwurz (*Scrophularia*). Für *Epipactis belleborine* konnte die Lockwirkung von den als green leaf volatiles bekannten Blattduftstoffen nachgewiesen werden, Duftstoffe, die Pflanzen nach Verletzung abgeben und die für die Wespen ein Indikator für ein pflanzenfresendes Beutetier sein könnten (BRODMANN et al. 2008). In Kunming (China) konnte ich neben dem Besuch von *Scrophularia*-Blüten auch den Abtransport von Samen von *Stemona tuberosa* beobachten, deren Elaiosomen von den Wespen offenbar mit Fleisch von Beutetieren verwechselt werden (CHEN et al. 2018). Die Wespen bissen die Elaiosomen

mit einem daran hängenden Samen ab und transportierten sie im Flug zu ihrem Nest; Verluste auf dem Transport sorgen wohl für die Samenverbreitung, ein Phänomen, das als Vespichorie bezeichnet wird (Abb. 60). Nicht immer sind die Rollen in Mimikrysystemen klar verteilt. Manche Spinnen etwa imitieren Ameisen (LUNAU 2011). Der Vorteil könnte darin liegen, einen Schutz vor Vögeln als Prädatoren zu erlangen (OLIVEIRA & SAZIMA 1984), als Wolf im Schafspelz Ameisen in der Nähe ihrer Nester zu jagen, ohne als Jäger erkannt zu werden (NELSON & JACKSON 2009), oder von zur Larvenverproviantierung Spinnen jagenden Wegwespen nicht entdeckt zu werden (EDMUNDS 1993). Ähnliches gilt für die Stabilimente, auffällige, dicht gesponnene, weiße Teile in den Netzen vieler Spinnen (LUNAU 2011). Sie könnten das Netz vor der Zerstörung durch Vögel schützen, durch Blütenmimikry bevorzugt blütenbesuchende Insekten anlocken oder der in gleicher Weise gefärbten Spinne zur Tarnung verhelfen. Für alle Hypothesen gibt es positive Nachweise. Sogar die Färbung von Krabbenspinnen, die auf Blüten nach Blütenbesuchern lauern, wurde wieder hinterfragt; es kommt nicht nur eine Tarnung auf der Blüte vor dem anfliegenden Insekt infrage, sondern auch eine Verbesserung der Attraktivität der Blüte für bestimmte Insekten und Beutetiere. Es existiert sogar Literatur, die darauf hinweist, solche Phänomene nicht zu sehr mit dem eigenen Blick, sondern vielmehr mit dem Auge des Betrachters, also mit der Sinnesausstattung des Signalempfängers, zu betrachten (CUT-HILL & BENNETT 1993).

8. Schönheit: unsere Sicht auf die Insekten

Schönheit ist ein Begriff, der nur selten in der wissenschaftlichen Literatur mit Insekten in Zusammenhang gebracht wird, obwohl die Faszination von Entomologen für die von ihnen untersuchten Insekten

bekannt und auch dokumentiert ist (EISNER 2003; HÖLDOBLER et al. 2009). Ich bin da keine Ausnahme, obwohl der Titel von LUNAU (2009) „Entomologisches Kuriositätenkabinett – von Brillenträgern, Modellen, Hirschen, Stiergeburten und Anderen“ weniger eindeutig ist. Doch es gibt auch eine biologische Grundlage dadurch, dass den Insekten und anderen Tieren Farbenpracht, Symmetrieeigenschaften und andere Merkmale als Indikatoren bei der Partnerwahl dienen (GRAMMER et al. 2003). DARWIN (1871) hat explizit einen ästhetischen Sinn gefordert zur Verarbeitung von Balzsignalen bei der Partnerwahl und ist dabei wohl eher seinem eigenen Geschmack für Schönheit erlegen als die Bedeutung der Balzsignalstrukturen als ehrliche Indikatoren für die Qualität des Trägers zu durchschauen (PRUM 2012). Bei Vögeln wurde nachgewiesen, dass die Beschaffenheit und der Zustand des Gefieders als Indikator bei der Partnerwahl von Bedeutung sind als Indikatoren des Parasitenstatus (JOOP & VILCINSKAS 2016). Die Rote-Königin-Hypothese beschreibt die Bedeutung von Parasiten für die Evolution (MORRAN et al. 2011), indem sie Hinweise gibt, welche Eigenschaften eines potenziellen Partners einen Schutz der Nachkommen vor Parasiten gewähren können, etwa durch eine Resistenz oder durch Sinnesleistungen, die zur Abwehr oder Vermeidung von Parasitierung beitragen können. Namensgebend ist dabei die Rote Königin von Alice im Wunderland, die beim Laufen ohne voranzukommen der überraschten Alice erklärt, dass man im Wunderland doppelt so schnell laufen müsse als man kann, um voranzukommen. Übertragen bedeutet das für die Evolution von Organismen, dass sie zusätzliche Adaptationen entwickeln müssen außer der Kompensation von Anpassungen ihrer Parasiten, um erfolgreich bei der natürlichen Selektion zu sein. Entscheidungsfördernd können bei der Partnerwahl Farbeigenschaften des Gefieders (BENNETT et al. 1997) oder kleine Abweichungen von den Sym-

metrieeigenschaften sein, diese sogenannte fluktuierende Asymmetrie gilt als Anzeiger von Störungen in der Entwicklung (JAFFÉ & MORITZ 2010). Beispiele für Insekten sind selten, aber beispielsweise sind markierte Drohnen der Honigbiene, die an ihrem Stock gefangen wurden, signifikant weniger symmetrisch gebaut als Drohnen, die einen Drohnensammelplatz erreicht haben und dort gefangen wurden. Dabei wurde die Länge der beiden Flügel verglichen als Maß für die fluktuierende Asymmetrie.

Langbeinfliegen (Dolichopodiden) sind auffällige, oft metallisch gefärbte, meist räuberische Fliegen. Bemerkenswert sind vor allem sexualdimorph ausgebildete Strukturen, die die Männchen bei der Balz einsetzen, darunter winzige Verdickungen der Arista der Antennen, farbige Muster am Kopf, verdickte oder schwarz oder weiß gefärbte einzelne Tarsenglieder und weiße Spitzenflecken an den Flügeln (ZIMMER et al. 2003). Diese Balzstrukturen werden den Weibchen in geeigneter Weise im Flug oder im Stand präsentiert (LUNAU 1996; Abb. 4d, 6e, f). Bemerkenswert ist die geringe Größe dieser Strukturen, die bei vielen Arten kleiner als 0,1 mm im Durchmesser sind und doch entscheiden über den Ausgang von Auseinandersetzungen der Männchen oder ihrem Paarungserfolg (LUNAU 1992). Die optisch orientierten Fliegen müssen nicht nur ein sehr gutes räumliches Auflösungsvermögen besitzen, sondern auch schnell auf die präsentierten Signalstrukturen reagieren. In diesem Zusammenhang finde ich es interessant, dass manche Langbeinfliegen in den Tropen sich nur schwer mit einer Spiegelreflexkamera fotografieren lassen, da sie ihren Platz schon vor der Aufnahme womöglich als Reaktion auf den sich öffnenden Verschluss verlassen haben (Abb. 6g, h); Fotos gelingen meist nur bei intensiv mit Putzen beschäftigten Individuen, die offenbar mehr Zeit zum Abflug benötigen.

Manche Insektenschönheit oder schöne Verhaltensweise eines Insekts liegt vermut-

lich eher im Auge des Betrachters: Bei der Vielzahl lebender Insektenarten und ihrer höchst unterschiedlichen Biologie ist es nicht erstaunlich, dass Sinnesleistungen der meisten Arten unerforscht und unbekannt sind. Hinweise auf Sinnesleistungen bieten für Insektenforscher immer wieder Beobachtungen ungewöhnlicher Verhaltensweisen. Beispiele dafür sind die Ablage mit Kot mittels einer Kotpresse getarnter Eier von *Clytra quadripunctata* über Ameisennestern, sodass die dermaßen getarnten Eier im Ameisennest unbeachtet bleiben können (ERBER 1968). Für Eiparasiten bleibt da nur wenig Zeit zur Eiablage, bevor das Ei in eine Kothülle eingepackt ist (Abb. 6c, d). Die Nasenfliege *Rhingia campestris* ist ein eifriger Blütenbesucher (BARKEMEYER 1994) mit der erstaunlichen Fähigkeit, die „Kontaminierung“ des eigenen Körpers mit Pollen weitgehend vermeiden zu können. Die Fliegen agieren auf den Blüten bei der Nektar- und Pollensuche sehr vorsichtig, können etwa Pollen aus dem unter dem Dach der petaloiden Narbe liegenden Staubgefäß einer Sumpfschwertlilie (*Iris pseudacorus*) oder aus der Blüte eines Drüsigen Springkrauts (*Impatiens glandulifera*) via Überkopfarbeit entnehmen (Abb. 2b, c), was von der kuriosen Beweglichkeit ihres langen, in Ruhe in das namengebende Nasenfutteral eingezogenen Rüssels zeugt. Nasenfliegen erlernen auch, die hängenden Blüten des Beinwells *Symphytum officinale* durch von Hummeln gebissene Löcher auszubeuten oder einzelne Pollenkörner von der Narbe von Blüten abzuernten, welches man als Antibestäuberverhalten bezeichnen könnte (Abb. 2d).

Insekten können ungewöhnliche Dinge bewegen: Mauerbienen transportieren mit ihren Mandibeln feuchten Sand zum Nestverschluss, auch mit den Mandibeln ausgeschnittene Stücke von Blüten- oder Laubblättern zum Nestbau oder gar Kiefernadeln, um die an eine geeignete Stelle mit der Mündung nach unten platzierten Schneckengehäuse, die ihrer Brut als Nest dienen, effektiv zu tarnen. Bienen können mit ihren

Hinterbeinen nicht nur Pollen, sondern auch Propolis, Öl, Harz oder Parfüm transportieren. Für den Transport von Duftstoffen sind die Hinterbeine bei Prachtbienenmännchen (Euglossinae) allerdings in spezielle Duftsammelbehälter umgewandelt (ELTZ et al. 1999). Die Prachtbienen nutzen als einzige Tiere die gesammelten Duftstoffe als artspezifische Sexualpheromone (ELTZ 2003). Die genetische Veränderung eines Gens, das für ein Odorant-bindendes Protein kodiert, konnte kürzlich für ein Schwesterartenpaar von Prachtbienen nachgewiesen werden (BRAND et al. 2020) und damit einen Beleg für die Entstehung eines ethologischen Isolationsmechanismus geben. Die Untersuchung von zwei Schwesterarten, *Euglossa viridissima* und *E. dilemma* (ELTZ et al. 2011), hat sogar Artbildung über die Erschließung neuer Duftstoffe aufgezeigt (BRAND et al. 2020).

Werkzeuggebrauch ist ein Verhalten, das man auch bei Insekten findet. Beispielsweise können Wegwespen nach der Verproviantierung ihres Nestes größere, gerade noch zwischen die geöffneten Mandibeln passende Steinchen als Hammer benutzen, um die zum Verschluss des Nesteingangs herbeigebrachten kleineren Steinchen festzustampfen (Abb. 6l). Auf einer Einzelbeobachtung beruht das Verhalten von Ameisen, die nach der Entdeckung einer in einer selbstgegrabenen Röhre lauenden Sandlaufkäferlarve begannen, mit ihren Mandibeln gesammelte Steinchen in die Röhre zu werfen (Abb. 6i-k).

Pseudomyrmex ferrugineus ist eine in den Dornen von Büffelhornakazien lebende Ameisenart. Schon die Akzeptanz von Dornen und dem in den Stängeln existierenden Hohlraum als Domatien ist erstaunlich (WARD 2017). Noch erstaunlicher ist der beobachtete Kampf zweier Königinnen auf dem Laufblatt einer Büffelhornakazie, der Abwurf der eigenen Flügel durch die Gewinnerin, bevor sie in den engen Eingang in einen Dorn zur Etablierung eines neuen Nestes schlüpfen kann (Abb. 6a, b).

Die Wollbiene *Anthidium manicatum* ist eine die gelb-schwarz gestreifte Warnfärbung der Wespen ausweisende Biene. Die Nutzung derselben Warnfärbung stellt eine Signalnormierung dar, die den Wespen und Wollbienen nutzt, da potenzielle Prädatoren weniger häufig die Bedeutung dieses Farbmusters lernen müssen, denn beide Protagonisten besitzen einen Giftstachel. Wollbienenweibchen paaren sich anders als viele andere Wildbienen mehrfach (LAMPERT et al. 2014). Für Wollbienenmännchen lohnt sich die Etablierung von Territorien, zu denen die Weibchen gerne kommen, um Nektar, Pollen oder Pflanzenwolle zu sammeln (Abb. 5g), ein Verhalten, dass man als Ressourcenverteilungspolygynie bezeichnen könnte. Eine Paarung mit dem Territorium besitzenden Männchen ist quasi die Eintrittskarte zum Besuch des Territoriums (Abb. 5f). Mit einem Beet aus Wollziest (*Stachys byzantina*), die alle drei begehrten Ressourcen bietet, schafft man sich die Gelegenheit, die interspezifische Revierverteidigung der Männchen zu beobachten. Wollbienenmännchen besitzen fünf stachelartige Fortsätze am Hinterleibsende, mit denen sie bei ihren Patrouillenflügen durch ihr Territorium alle Blütenbesucher in rasanten Angriffsfügen attackieren, sogar viel größere Hummeln (Abb. 5e). Beim Angriff schlägt die nach vorne gekrümmte Abdomenspitze zuerst am Gegner ein und kann im ungünstigen Fall die Hauptflügelader (Costa) brechen, was das Todesurteil für die Angegriffenen bedeutet (WIRTZ et al. 1988; NACHTIGALL 1997). Die Weibchen tragen die gesammelte Pflanzenwolle zum Nestbau ein; zusätzlich werden gesammelte Pflanzenexudate auf die Nestwolle aufgetragen zur Abwehr von Parasitoiden (ELTZ et al. 2015).

Danksagung

Ich möchte mich bei allen Mitarbeitern des Instituts für Sinnesökologie für Begleitung über viele Jahre bedanken, den Sekretärinnen Monika Haardt und Nicole Brand, den

Technischen Assistenten/innen Ellen Pogel, Maryam Masrouri und Oliver Krohn, den Wissenschaftlichen Assistenten/innen Martin Zimmer, Andreas Gumbert, Thomas Eltz, Robert Junker und Petra Wester, stellvertretend für die vielen Studenten/innen bei Sarah Gerten, geb. Papiorek, Sabine Konzmann, Sebastian Koethe und Kristina Buch und stellvertretend für Kooperationspartner bei Zong-Xin Ren (China) und Vinicius de Brito (Brasilien). Bei den Gutachtern möchte ich mich für kritische Bemerkungen und Anregungen bedanken.

Literatur

- ARIKAWA, K. (2001): Hindsight of Butterflies: The *Papilio* butterfly has light sensitivity in the genitalia, which appears to be crucial for reproductive behavior. *BioScience* 51: 219-225.
- ARIKAWA, K., SCHOLTEN, D., KINOSHITA, M., & STAVENGA, D.G. (1999): Tuning of photoreceptor spectral sensitivities by red and yellow pigments in the butterfly *Papilio xuthus*. *Zoological Science* 16: 17-24.
- BARKEMEYER, W. (1994): Untersuchung zum Vorkommen der Schwebfliegen in Niedersachsen und Bremen (Diptera: Syrphidae). *Naturschutz und Landschaftspflege in Niedersachsen*, Heft 31: 1-514.
- BAR-ON, Y.M., PHILLIPS, R., & MILO, R. (2018): The biomass distribution on earth. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 115: 6506-6511.
- BELTON, P. (1994): Attraction of male mosquitoes to sound. *Journal of the American Mosquito Control Association* 10: 297-301.
- BENNETT, A.T.D., CUTHILL, I.C., PARTRIDGE, J.C., & LUNAU, K. (1997): Ultraviolet plumage colours predict mating preferences in starlings. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 94: 8618-8621.
- BERGAMO, P.J., RECH, A.R., BRITO, V.L.G., & SAZIMA, M. (2016): Flower colour and visitation rates of *Costus arabicus* support the 'bee avoidance' hypothesis for red "reflecting hummingbird" pollinated flowers. *Functional Ecology* 30: 710-720.
- BERNAL, X.E., RAND, A.S., & RYAN, M.J. (2006): Acoustic preferences and localization per-

- formance of blood-sucking flies (*Corethrella* Coquillett) to túngara frog calls. *Behavioral Ecology* 17: 709-715.
- BLUT, C., & LUNAU, K. (2015): Effects of lepidopteran eyespot components on the deterrence of predatory birds. *Behaviour* 152: 1481-1505.
- BLUT, C., & LUNAU, K. (2013): Schreckwirkung als Detailarbeit – Das Glanzlicht im Augenfleck der Schmetterlinge (Insecta, Lepidoptera). *Entomologie heute* 25: 127-136.
- BLUT, C., WILBRANDT, J., FELS, D., GIRGEL, E.I., & LUNAU, K. (2012): The ‘sparkle’ in fake eyes – the protective effect of mimic eyespots in Lepidoptera. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 143: 231-244.
- BRAND, P., HINOJOSA-DÍAZ, I.A., AYALA, R., DAIGLE, M., YURRITA OBIOLS, C.L., ELTZ T., & RAMÍREZ, S.R. (2020): The evolution of sexual signaling is linked to odorant receptor tuning in perfume-collecting orchid bees. *Nature Communications* 11: 244.
- BRODMANN, J., TWELE, R., FRANCKE, W., HÖZLER, G., ZHANG, O.H., & AYASSE, M. (2008): Orchids mimic green-leaf volatiles to attract prey-hunting wasps for pollination. *Current Biology* 18: 740-744.
- BROWER, J.V.Z. (1958): Experimental studies of mimicry in some North American butterflies. Part 1. The monarch, *Danaus plexippus*, and viceroy, *Limenitis archippus archippus*. *Evolution* 12: 32-47.
- BURGIN, C.J., COLELLA, J.P., KAHN, P.L., & UPHAM, N.S. (2018): How many species of mammals are there? *Journal of Mammalogy* 99: 1-14.
- BURKART, A., SCHLINDWEIN, C., & LUNAU, K. (2011): Comparative bioacoustical studies on flight and buzzing of neotropical bees. *Pollination Ecology* 6: 118-124.
- BURKART, A., SCHLINDWEIN, C., & LUNAU, K. (2012): Auf Bienenjagd mit dem Smartphone - bioakustische Studien an pollensammelnden Bienen. *Entomologie heute* 24: 113-121.
- BURKART, A., SCHLINDWEIN, C., & LUNAU, K. (2014): Assessment of pollen reward and pollen availability in *Solanum stramonifolium* and *Solanum paniculatum* for buzz-pollinating carpenter bees. *Plant Biology* 16: 503-507.
- BURKHARDT, D., DE LA MOTTE, I., & LUNAU, K. (1994): Signalling fitness: Larger males sire more offspring. Studies of the stalk-eyed fly *Cyrtodiopsis whitei* (Diopsidae, Diptera). *Journal of Comparative Physiology A* 174: 61-64.
- BURKHARDT, D., & DE LA MOTTE, I. (1983): How stalk-eyed flies eye stalk-eyed flies: Observations and measurements of the eyes of *Cyrtodiopsis whitei* (Diopsidae, Diptera). *Journal of Comparative Physiology A* 151: 407-421.
- BUTENANDT, A., BECKMANN, R., STAMM, D., & HECKER, E. (1959): Über den Sexuallockstoff des Seidenspinners *Bombyx mori*. Reindarstellung und Konstitution. *Zeitschrift für Naturforschung* 14b: 283-284.
- CAMERON, D.A., & PUGH, E.N., Jr. (1991): Double cones as a basis for a new type of polarization vision in vertebrates. *Nature* 353: 161-164.
- CARVALHO, L.S., PESSOA, D.M.A., MOUNTFORD, J.K., DAVIES, W.I.L., & HUNT, D.M. (2017): The genetic and evolutionary drives behind primate color vision. *Frontiers in Ecology and Evolution* 5: 34.
- CHEN, G., MA, X.K., JÜRGENS, A., LU, J., LIU, E.-X., SUN, W.-B., & CAI, X.-H. (2015): Mimicking livor mortis: a well-known but unsubstantiated color profile in sapromyophily. *Journal of Chemical Ecology* 41: 808-815.
- CHEN, Z., NIU, Y., LIU, C.-Q., & SUN, H. (2020): Red flowers differ in shades between pollination systems and across continents. *Annals of Botany*: mcaa103.
- CHEN, G., WANG, Z.W., WEN, P., WEI, W., CHEN, Y., AI, H., & SUN, W.B. (2018): Hydrocarbons mediate seed dispersal: a new mechanism of vespicochory. *New Phytologist* 220: 714-725.
- CONRAD, T., & AYASSE, M. (2015): The role of vibrations in population divergence in the red mason bee, *Osmia bicornis*. *Current Biology* 25: 2819-2822.
- CUTHILL, I.C., & BENNETT, A.T.D. (1993): Mimicry and the eye of the beholder. *Proceedings of the Royal Society London, B* 253: 203-204.
- DARWIN, C. (1871): *The descent of man, and selection in relation to sex*. John Murray, London, UK.
- DE CAMARGO, M.G.G., LUNAU, K., BATALHA, M.A., BRINGS, S., DE BRITO, V.L.G., & MORELLATO, L.P.C. (2019): How flower colour signals allure bees and hummingbirds: a community-level test of the bee avoidance hypothesis. *New Phytologist* 222: 1112-1122.
- DINKEL, T., & LUNAU, K. (2001). How drone flies (*Eristalis tenax* L., Syrphidae, Diptera) use floral guides to locate food sources. *Journal of Insect Physiology* 47: 1111-1118.

- DUNN, C.W., GIRIBET, G., EDGECOMBE, G.D., & HEJNOL, A. (2014): Animal phylogeny and its evolutionary implications. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 45: 371-395.
- DYER, A.G., & CHITKA, L. (2004): Fine colour discrimination requires differential conditioning in bumblebees. *Naturwissenschaften* 91: 224-227.
- DYER, A.G., GARCIA, J.E., SHRESTA, M., & LUNAU, K. (2015): Seeing in colour: A hundred years of studies on bee vision since the work of the Nobel laureate Karl von Frisch. *Proceedings Royal Society of Victoria* 127: 66-72.
- EACOCK, A., ROWLAND, H.M., VAN'T HOF, A.E., YUNG, C.J., EDMONDS, N., & SACCHERI, I.J. (2019): Adaptive colour change and background choice behaviour in peppered moth caterpillars is mediated by extraocular photoreception. *Communications Biology* 2: 286.
- EDMONDS, M. (1993): Does mimicry of ants reduce predation by wasps on salticid spiders? *Memoirs of the Queensland Museum* 33: 507-512.
- EDMONDS, M., & READER, T. (2014): Evidence for Batesian mimicry in a polymorphic hoverfly. *Evolution* 68: 827-839.
- EISNER, T. (2003): *For Love of Insects*. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge (Massachusetts).
- ELTZ, T. (2003): Duftakkumulation bei Prachtbienen (Euglossini): Mechanismen, Muster, offene Fragen. *Verhandlungen Westdeutscher Entomologentag 2002*: 11-30.
- ELTZ, T., FRITZSCH, F., JORGE RAMIREZ, J., ZIMMERMANN, Y., RAMÍREZ, S.R., QUEZADA-EUÁN, J.J.G., & BEMBÉ, B. (2011): Characterization of the orchid bee *Euglossa viridissima* (Apidae: Euglossini) and a novel cryptic sibling species, by morphological, chemical, and genetic characters. *Zoological Journal of the Linnean Society* 163: 1064-1076.
- ELTZ, T., KÜTTNER, J., LUNAU, K., & TOLLRIAN, R. (2015): Plant secretions prevent wasp parasitism in nests of wool-carder bees, with implications for the diversification of nesting materials in Megachilidae. *Frontiers in Ecology and Evolution* 2: 86.
- ELTZ, T., WHITTEN, W.M., ROUBIK, D.W., & LINSENMAIR, K.E. (1999): Fragrance collection, storage, and accumulation by individual male orchid bees. *Journal of Chemical Ecology* 25: 157-176.
- ERBER, D. (1968): Bau, Funktion und Bildung der Kotpresse mitteleuropäischer Clytrinen und Cryptocephalinen (Coleoptera, Chrysomelidae). *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere* 62: 245-306.
- FAN, J., FRANCIS, F., LIU, Y., CHEN, J., & CHENG, D.F. (2011): An overview of odorant-binding protein functions in insect peripheral olfactory reception. *Genetics and Molecular Research* 10: 3056-3069.
- FRISCH, K. VON (1915): Der Farbensinn und Formensinn der Biene. *Zoologische Jahrbücher, Abteilung für allgemeine Zoologie und Physiologie* 35: 1-182.
- FRISCH, K. VON (1965): *Tanzsprache und Orientierung der Bienen*. Springer, Berlin-Heidelberg-New York.
- GEHRING, W.J. (1996): The master control gene for morphogenesis and evolution of the eye. *Genes to Cells* 1: 11-15.
- GEHRING, W., & IKEO, K. (1999): Pax 6 master in eye morphogenesis and eye evolution. *Trends in Genetics* 15: 371-377.
- GRAMMER, K., FINK, B., MOLLER, A.P., & THORNHILL, R. (2003): Darwinian aesthetics: sexual selection and the biology of beauty. *Biological Reviews* 78: 385-407.
- GRIMALDI, D., & ENGEL, M.S. (1995): *Evolution of the Insects*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- HANSEN, K., & HEUMANN, H.G. (1971): Die Feinstruktur der tarsalen Schmeckhaare der Fliege *Phormia terraenovae* Rob.-Desv. *Zeitschrift für Zellforschung* 117: 419-42.
- HAYNES, K., GEMENO, C., YEARGAN, K. MILLAR, J.G., & JOHNSON, K.M. (2002): Aggressive chemical mimicry of moth pheromones by a bolas spider: how does this specialist predator attract more than one species of prey?. *Chemoecology* 12: 99-105.
- HEINRICH, B. (1979): *Bumblebee Economics*. Harvard University Press; Cambridge, Massachusetts, and London.
- HEUSCHEN, B., GUMBERT, A., & LUNAU, K. (2005): A generalised mimicry system involving angiosperm flower colour, pollen and bumblebees' innate colour preferences. *Plant Systematics and Evolution* 252: 121-137.
- HILDEBRAND, J.G. (1996): Olfactory control of behavior in moths: central processing of odor information and the functional significance of

- olfactory glomeruli. *Journal of Comparative Physiology A* 178: 5-19.
- HÖLDOBLER, B., WILSON, E.O., & NELSON, M.C. (2009): The superorganism: The beauty, elegance, and strangeness of insect societies. W.W. Norton, New York.
- HOSSIE, T.J., SHERRATT, T.N., JANZEN, D.H., & HALLWACHS, W. (2013): An eyespot that “blinks”: an open and shut case of eye mimicry in *Eumorphia* caterpillars (Lepidoptera: Sphingidae). *Journal of Natural History* 47: 2915-2926.
- JACOBS, G.H. (2009): Evolution of colour vision in mammals. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 364: 2957-2967.
- JAFFÉ, R., & MORITZ, R.F.A. (2010): Mating flights select for symmetry in honeybee drones (*Apis mellifera*). *Naturwissenschaften* 97: 337-343.
- JANZEN, D.H., HALLWACHS, W., & BURNS, J.M. (2010): A tropical horde of counterfeit predator eyes. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 107: 11659-11665.
- JONES, W. (2013): Olfactory carbon dioxide detection by insects and other animals. *Molecules and Cells* 35: 87-92.
- JOOP, G., & VILCINSKAS, A. (2016): Coevolution of parasitic fungi and insect hosts. *Zoology* 119: 350-358.
- KAIB, M., RÖMER, H., SCHARSTEIN, H., STABENTHEINER, A., & STOMMEL, G. (2003): Sinnesphysiologie, pp 281-344. In: DETTNER, K., & PETERS, W. (Hrsg.): *Lehrbuch der Entomologie*, 2. Auflage. Spektrum, Heidelberg.
- KAISLING, K.-E. (1997): Pheromone-controlled anemotaxis in moths, pp. 343-374. In: LEHRER, M. (Hrsg.): *Orientation and Communication in Arthropods*. Birkhäuser Verlag, Basel.
- KAISLING, K.-E., & PRIESNER, E. (1970): Die Riechschwelle des Seidenspinners. *Naturwissenschaften* 57: 23-28.
- KANG, C.K., MOON, J.Y., LEE, S.I., & JABLONSKI, P.G. (2012): Camouflage through an active choice of a resting spot and body orientation in moths. *Journal of Evolutionary Biology* 25: 1695-1702.
- KAY, L.M., & STOPFER, M. (2006): Information processing in the olfactory systems of insects and vertebrates. *Seminars in Cell and Developmental Biology* 17: 433-442.
- KIRSCHFELD, K. (1973): Das neurale Superpositionsauge, pp. 229-257. In: LINDAUER, M. (Hrsg.): *Orientierung der Tiere im Raum: Sinnes- und neurophysiologische Grundlagen*, 1. Internationales Symposium der Akademie der Wissenschaften und der Literatur zu Mainz 1972. Fischer, Stuttgart.
- KNÜTTEL, H., & LUNAU, K. (1997): Farbige Augen bei Insekten. *Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für allgemeine und angewandte Entomologie* 11: 587-590.
- KOETHE, S., FISCHBACH, V., BANYSCH, S., REINARTZ, L., HRNCIR, M., & LUNAU, K. (2020): A comparative study of food source selection in stingless bees and honeybees: scent marks, location or colour. *Frontiers in Plant Science* 11: 516.
- KONZMANN, S., & LUNAU, K. (2013): Pollen oder Nektar? Spezialisierung beim Sammelverhalten foragierender Hummeln (*Bombus terrestris*) im Labor. *Entomologie heute* 25: 137-145.
- KONZMANN, S., & LUNAU, K. (2014): Divergent rules for pollen and nectar foraging bumblebees – A laboratory study with artificial flowers offering diluted nectar substitute and pollen surrogate. *PLoS ONE* 9(3): e91900.
- KONZMANN, S., HILGENDORF, F., NIESTER, C., RECH, A.R., & LUNAU, K. (2020): Morphological specialisation of heterantherous *Rhynchanthera grandiflora* (Melastomataceae) accommodates pollinator diversity. *Plant Biology* 22: 583-590.
- LABHART, T. (1980): Specialized photoreceptors at the dorsal rim of the honeybee's compound eye: Polarizational and angular sensitivity. *Journal of Comparative Physiology* 141: 19-30.
- LAMPERT, K. P., PASTERNAK, V., BRAND, P., TOLLRIAN, R., LEESE, F., & ELTZ, T. (2014): ‘Late’ male sperm precedence in polyandrous wool-carder bees and the evolution of male resource defence in Hymenoptera. *Animal Behaviour* 90: 211-217.
- LAND, M.F., & NILSSON, D.-E. (2002): *Animal Eyes*. Oxford University Press; Oxford.
- LUNAU, K. (1990): Colour saturation triggers innate reactions to flower signals: Flower dummy experiments with bumblebees. *Journal of Comparative Physiology A* 166: 827-834.
- LUNAU, K. (1992): Mating behaviour in the long-legged fly *Poecilobothrus nobilitatus* L. (Diptera, Dolichopodidae): courtship behaviour, male signalling, and mating success. *Zoologische Beiträge* 34: 465-479.

- LUNAU, K. (1996): Das Balzverhalten von Langbeinfliegen (Dolichopodidae; Diptera). *Acta Albertina Ratisbonensia* 50: 49-73.
- LUNAU, K. (2000a): Blütenerkennung der Schwebfliege *Eristalis tenax*. *Verhandlungen Westdeutscher Entomologentag 1998*: 81-88.
- LUNAU, K. (2000b): The ecology and evolution of visual pollen signals. *Plant Systematics and Evolution* 222: 89-111.
- LUNAU, K. (2007): Stamens and mimic stamens as components of floral colour patterns. *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* 127: 13-41.
- LUNAU, K. (2009): Entomologisches Kuriositätenkabinett – von Brillenträgern, Modellen, Hirschen, Stiergeburten und Anderen. *Entomologie heute* 21: 21-47.
- LUNAU, K. (2011): Warnen, Tarnen, Täuschen. Mimikry und Nachahmung bei Pflanze, Tier und Mensch. *Wissenschaftliche Buchgesellschaft, Darmstadt*.
- LUNAU, K. (2014): Visual ecology of flies with particular reference to colour vision and colour preferences. *Journal of Comparative Physiology A* 200: 497-512.
- LUNAU, K., AN, L., DONDA, M., HOHMANN, M., SERMON, L., & STEGMANN, V. (2018): Limitations of learning in the proboscis reflex of the flower visiting syrphid fly *Eristalis tenax*. *PLoS ONE* 13(3): e0194167.
- LUNAU, K., & GERTEN, S. (2020): Selective attraction in bird-pollinated flowers. A commentary on: 'Red flowers differ in shades between pollination systems and across continents' *Annals of Botany* 126: mcaa144.
- LUNAU, K., & KNÜTTEL, H. (1995): Vision through coloured eyes. *Naturwissenschaften* 82: 432-434.
- LUNAU, K., & MAIER, E.J. (1995): Innate colour preferences of flower visitors. *Journal of Comparative Physiology A* 177: 1-19.
- LUNAU, K., PAPIOREK, S., ELTZ, T., & SAZIMA, M. (2011): Avoidance of achromatic colours by bees provides a private niche for hummingbirds. *Journal of Experimental Biology* 214: 1607-1612.
- LUNAU, K., PIOREK, V., KROHN, O., & PACINI, E. (2015): Just spines – Mechanical defence of malvaceous pollen against collection by corbiculate bees. *Apidologie* 46: 144-149.
- LUNAU, K., REN, Z.-X., FAN, X.-Q., TRUNTSCHKE, J., PYKE, G.H., & WANG, H. (2020): Nectar mimicry *Scientific Reports* 10: 7039
- LUNAU, K., & VERHOEVEN, C. (2017): Wie Bienen Blumen sehen – Falschfarbenaufnahmen von Blüten. *Biologie in unserer Zeit* 47: 120-127.
- LUNAU, K., & WACHT, S. (1997): Signalfunktion von Pollen. *Biologie in unserer Zeit* 27: 169-181.
- LUNAU, K., & WESTER, P. (2017): Mimicry and deception in pollination, pp. 259-279. In: BECARD, G. (Hrsg.): *Advances in Botanical Research*, Vol. 82, *How Plants Communicate with their Biotic Environment*. Academic Press, Amsterdam.
- MARTÍNEZ-HARMS, J., VOROBYEV, M., SCHORN, J., SHMIDA, A., KEASAR, T., HOMBERG, U., SCHMELING, F., & MENZEL, R. (2012): Evidence of red sensitive photoreceptors in *Pygopleurus israelitus* (Glaphyridae: Coleoptera) and its implications for beetle pollination in the south-east Mediterranean. *Journal of Comparative Physiology A* 198: 451-463.
- MILLER, L.A. (1983): How Insects Detect and Avoid Bats. In: HUBER, F., & MARKL, H. (Hrsg.): *Neuroethology and Behavioral Physiology*. Springer, Berlin & Heidelberg.
- MORGAN, T., WHITEHORN, P., LYE, G.C., & VALLEJO-MARÍN, M. (2016): Floral sonication is an innate behaviour in bumblebees that can be fine-tuned with experience in manipulating flowers. *Journal of Insect Behaviour* 29: 233-241.
- MORRAN, L.T., SCHMIDT, O.G., GELARDEN, I.A., PARRISH, R.C., & LIVELY, C.M. (2011): Running with the Red Queen: Host-parasite coevolution selects for biparental sex. *Science* 333: 216-218.
- MÜLLER, H., GROSSMANN, H., & CHITTKA, L. (2010): 'Personality' in bumblebees: individual consistency in responses to novel colours? *Animal Behaviour* 80: 1065-1074.
- NACHTIGALL, W. (1997): Territorial defence by male wool carder bees, *Anthidium septemdentatum* (Hymenoptera: Megachilidae), directed towards giant carpenter bees, *Xylocopa violacea* (Hymenoptera: Megachilidae). *Entomologia Generalis* 22: 119-127.
- NEIMANN, A., AN, L., ALGORA, H., & LUNAU, K. (2018): The yellow specialist: Colour preferences and colour learning of the hoverfly *Eristalis tenax*. *Entomologie heute* 30: 27-44.
- NELSON, X.J., & JACKSON, R.R. (2009): Aggressive use of Batesian mimicry by an ant-like jumping spider. *Biology Letters* 5: 755-757.

- OLIVEIRA, P.S., & SAZIMA, I. (1984): The adaptive bases of ant-mimicry in a neotropical aphantochilid spider (Araneae: Aphantochilidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 22: 145-155.
- ONSTEIN, R.E., VINK, D.N., VEEN, J., BARRATT, C.D., FLANTUA, S.G.A., WICH, S.A., & KISSLING, W.D. (2020): Palm fruit colours are linked to the broad-scale distribution and diversification of primate colour vision systems. *Proceedings of the Royal Society B, Biological Sciences* 287: 20192731.
- OSCHE, G. (1979): Zur Evolution optischer Signale bei Blütenpflanzen. *Biologie in unserer Zeit* 9: 161-170.
- OSORIO, D., & VOROBYEV, M. (2008): A review of the evolution of animal colour vision and visual communication signals. *Vision Research* 48: 2042-2051.
- PAPIOREK, S., JUNKER, R.R., ALVES-DOS-SANTOS, I., MELO, G.A.R., AMARAL-NETO, L.P., SAZIMA, M., WOLOWSKI, M., FREITAS, L., & LUNAU, K. (2016): Bees, birds and yellow flowers: Pollinator-dependent convergent evolution of UV-patterns. *Plant Biology* 18: 46-55.
- PAPIOREK, S., ROHDE, K., & LUNAU, K. (2013): Bees' subtle colour preferences: How bees respond to small changes in pigment concentration. *Naturwissenschaften* 100: 633-643.
- PAULUS, H.F. (2019): Speciation, pattern recognition and the maximization of pollination: general questions and answers given by the reproductive biology of the orchid genus *Ophrys*. *Journal of Comparative Physiology A* 205: 285-300.
- PAULUS, H.F., & GACK, C. (1993): Schlafplatzmimikry bei der mediterranen Orchidee *Ophrys helenae*. *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft* 86: 267.
- PETERS, W., & DETTNER, K. (2003): *Lehrbuch der Entomologie*. 2. Auflage. Spektrum Akademischer Verlag, München.
- PETERSON, K.J., COTTON, J.A., GEHLING, J.G., & PISANI, D. (2008): The Ediacaran emergence of bilaterians: congruence between the genetic and the geological fossil records. *Philosophical Transactions of the Royal Society B, Biological Sciences* 363: 1435-1443.
- PORSCH, O. (1931): Grellrot als Vogelblumenfarbe. *Biologia generalis* 2: 647-674.
- PRUM, R.O. (2012): Aesthetic evolution by mate choice: Darwin's really dangerous idea. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B, Biological Sciences* 367: 2253-2265.
- PYKE, G.H., REN, Z.-X., TRUNTSCHKE, J., LUNAU, K., & WANG, H. (2020): Changes in floral nectar are unlikely adaptive responses to pollinator flight sound. *Ecology Letters* (preview).
- RIEDEL, L., & LUNAU, K. (2015): Limitations of the innate proboscis reflex in *Eristalis tenax* L. (Diptera: Syrphidae) by the spatial resolution of the compound eye. *Entomologie heute* 27: 45-54.
- ROEDER, K.D. (1975): Neural factors and evitability in insect behavior. *Journal of Experimental Biology* 194: 75-88.
- RUEDENAUER, F.A., LEONHARDT, S.D., LUNAU, K., & SPAETHE, J. (2019): Bumblebees are able to perceive amino acids via chemotactile antennal stimulation. *Journal of Comparative Physiology A* 205: 321-331.
- SAPIR, Y., SHMIDA, A., & NE'EMAN, G. (2006): Morning floral heat as a reward to the pollinators of the *Oncocyclus* irises. *Oecologia* 147: 53-59.
- SCHMITT, M. (1994): Stridulation in leaf beetles (Coleoptera, Chrysomelidae), pp. 319-325. In: JOLIVET, P.H., COX, M.L., & PETITPIERRE, E. (Hrsg.): *Novel aspects of the biology of Chrysomelidae*. Series Entomologica, vol 50. Springer, Dordrecht.
- SCHWIND, R. (1984): The plunge reaction of the backswimmer *Notonecta glauca*. *Journal of Comparative Physiology* 155: 319-321.
- SCHWIND, R. (1985): Sehen unter und über Wasser, Sehen von Wasser: Das Sehsystem eines Wasserinsektes. *Naturwissenschaften* 72: 343-352.
- SCHWIND, R. (1989): A variety of insects are attracted to water by reflected polarized light. *Naturwissenschaften* 76: 377-378.
- SIVARAMAKRISHNAN, K.G., & VENKATARAMAN, K. (1985): Behavioural strategies of emergence, swarming, mating and imposition in mayflies. *Proceedings of the Indian Academy of Sciences* 94: 351-357.
- SRINIVASAN, M.V., ZHANG, S., ALTWEIN, M., & TAUTZ, J. (2000): Honeybee navigation: nature and calibration of the "odometer". *Science* 287: 851-853.
- STAVENGA, D.G. (2002): Colour in the eyes of insects. *Journal of Comparative Physiology A* 188: 337-348.
- STAVENGA, D. G., WEHLING, M. F., & BELUŠIĆ, G. (2017a). Functional interplay of visual,

- sensitizing and screening pigments in the eyes of *Drosophila* and other red-eyed dipteran flies. *Journal of Physiology* 595: 5481-5494.
- STAVENGA, D.G., MEGLIĆ, A., PIRIH, P., KOSHITAKA, H., ARIKAWA, K., WEHLING, M.F., & BELUŠIĆ, G. (2017b): Photoreceptor spectral tuning by colorful, multilayered facet lenses in long-legged fly eyes (Dolichopodidae). *Journal of Comparative Physiology A* 203: 23-33.
- STEJSKAL, K., STREINZER, M., DYER, A., PAULUS, H.F., & SPAETHE, J. (2015): Functional significance of labellum pattern variation in a sexually deceptive orchid (*Ophrys heldreichii*): Evidence of individual signature learning effects. *PLoS ONE* 10 (11): e0142971.
- STERNKE-HOFFMANN, R., & LUNAU, K. (2015): Vergleichende Untersuchungen des Rüsselreflexes bei blütenbesuchenden Fliegen. *Entomologie heute* 27: 55-71.
- STEVENS, M., HARDMAN, C.J., & STUBBINS, C.L. (2008): Conspicuousness, not eye mimicry, makes 'eyespot' effective antipredator signals. *Behavioral Ecology* 19: 525-531.
- TAUTZ, J. (1996): Honeybee waggle dance: recruitment success depends on the dance floor. *Journal of Experimental Biology* 199: 1375-1381.
- THÜS, P., LUNAU, K., & WESTER, P. (2020): Colour vision in sengis (Macroscelidea, Afrotheria, Mammalia): choice experiments indicate dichromatism. *Behaviour (im Druck)*.
- TODD, F.E., & BISHOP, R.K. (1940): Trapping honeybee-gathered pollen and factors affecting yields. *Journal of Economic Entomology* 33: 866-870.
- VALLIN, A., JAKOBSSON, S., & WIKLUND, C. (2007): 'An eye for an eye?' On the generality of the intimidating quality of eyespots in a butterfly and a hawkmoth. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 61: 1419-1424.
- VAN DER KOOI, C.J., DYER, A.G., KEVAN, P.G., & LUNAU, K. (2019): Functional significance of the optical properties of flowers for visual signalling. *Annals of Botany* 123: 263-276.
- VAN KLEUNEN, M., NÄNNI, I., DONALDSON, J.S., & MANNING, J.C. (2007): The role of beetle marks and flower colour on visitation by Monkey Beetles (Hopliini) in the Greater Cape Floral Region, South Africa. *Annals of Botany* 100: 1483-1489.
- VEITS, M., KHAIT, I., OBOLSKI, U., ZINGER, E., BOONMAN, A., GOLDSHTEIN, A., SABAN, K., SELTZER, R., BEN-DOR, U., ESTLEIN, P., KABAT, A., PERETZ, D., RATZERSDORFER, I., KRYLOV, S., CHAMOVITZ, D., SAPIR, Y., YOVEL, Y., & HADANY, L. (2019): Flowers respond to pollinator sound within minutes by increasing nectar sugar concentration. *Ecology Letters* 22: 1483-1492.
- VEREECKEN, N.J., DORCHIN, A., DAFNI, A., HÖTLING, S., SCHULZ, S., & WATTS, S. (2013): A pollinators' eye view of a shelter mimicry system. *Annals of Botany* 111: 1155-1165.
- VEREECKEN, N., TOFFIN, E., & MICHEZ, D. (2006): Observations relatives à la biologie et à la nidification de quelques abeilles sauvages psammophiles d'intérêts en Wallonie 2. Observations estivales et automnales. *Parcs et réserves* 61: 12-20.
- VERHOEVEN, C., REN, Z.X., & LUNAU, K. (2018): False colour photography: a novel digital approach to visualize the bee view of flowers. *Journal of Pollination Ecology* 23: 102-118.
- VIGNOLINI, S., DAVEY, M.P., BATEMAN, R.M., RUDALL, P.J., MOYROUD, E., TRAIT, J., MALMGREN, S., STEINER, U., & GLOVER, B.J. (2012): The mirror crack'd: both pigment and structure contribute to the glossy blue appearance of the mirror orchid, *Ophrys speculum*. *New Phytologist* 196: 1038-1047.
- VIRGO, J., RUPPERT, A., LAMPERT, K.P., GRAFE, T.U., & ELTZ, T. (2019): The sound of a blood meal: Acoustic ecology of frog-biting midges (*Corethrella*) in lowland Pacific Costa Rica. *Ethology* 125: 465-475.
- WACHT, S., LUNAU, K., & HANSEN, K. (1996): Optical and chemical stimuli control pollen feeding in the hoverfly *Eristalis tenax* L. (Syrphidae, Diptera). *Entomologia Experimentalis et Applicata* 80: 50-53.
- WARD, P.S. (2017): A review of the *Pseudomyrmex ferrugineus* and *Pseudomyrmex goeldii* species groups: acacia-ants and relatives (Hymenoptera: Formicidae). *Zootaxa* 4227 (4): 524-542.
- WEHNER, R., BERNARD, G.D., & GEIGER, E. (1975): Twisted and non-twisted rhabdoms and their significance for polarization detection in the bee. *Journal of Comparative Physiology* 104: 225-245.
- WESTER, P. (2011a): Klebrige Nascherei für Rüsselspringer: *Elephantulus edwardii* als Bestäuber von *Whiteheadia bifolia*. *Der Palmengarten* 75 (2): 122-125.
- WESTER, P. (2011b): Nectar feeding by the Cape rock elephant-shrew *Elephantulus*

- edwardii* (Macroscelidea) – a primarily insectivore pollinates the parasite *Hyobanthe atropurpurea* (Orobanchaceae). *Flora* 206: 997-1001.
- WESTER, P., JOHNSON, S.D., & PAUW, A. (2019): Scent chemistry is key in the evolutionary transition between insect and mammal pollination in African pineapple lilies. *New Phytologist* 222: 1624-1637.
- WICKLER, W. (1963): Die biologische Bedeutung auffallend farbiger, nackter Hautstellen und innerartliche Mimikry der Primaten. *Naturwissenschaften* 50: 481-482.
- WILKERSON, R.C., & BUTLER, J.F. (1984): The Immelman turn, a pursuit maneuver used by hovering male *Hybomitra hinei wrighti* (Diptera: Tabanidae). *Annals of the Entomological Society of America* 77: 293-295.
- WILKINSON, G.S., JOHNS, P.M., KELLEHER, E.S., MUSCEDERE, M.L., & LORSONG, A. (2006): Fitness effects of X chromosome drive in the stalk-eyed fly, *Cyrtodiopsis dalmanni*. *Journal of Evolutionary Biology* 19: 1851-1860.
- WILKINSON, G.S., PRESGRAVES, D.C., & CRYMES, L. (1998): Male eye span in stalk-eyed flies indicates genetic quality by meiotic drive suppression. *Nature* 391: 276-279.
- WILKINSON, G., & SANCHEZ, M. (2001): Sperm development, age and sex chromosome meiotic drive in the stalk-eyed fly, *Cyrtodiopsis whitei*. *Heredity* 87: 17-24.
- WILMSEN, S., GOTTLIEB, R., & LUNAU, K. (2015): Der komplizierte Weg zum Larvenfutter – Hummeln reagieren auf multimodale Stimuli von Pollen. *Entomologie heute* 27: 73-88.
- WILMSEN, S., GOTTLIEB, R., JUNKER, R.R., & LUNAU, K. (2017): Bumblebees require visual pollen stimuli to initiate and multimodal stimuli to complete a full behavioral sequence in close-range flower orientation. *Ecology and Evolution* 7: 1384-1393.
- WIRTZ, P., SZABADOS, H., PETHIG, H., & PLANT, J. (1988): An extreme case of interspecific territoriality: male *Anthidium manicatum* (Hymenoptera: Megachilidae) wound and kill intruders. *Ethology* 78: 159-167.
- ZIMMER, M., DIESTELHORST, O., & LUNAU, K. (2003): Courtship in long-legged flies (Diptera: Dolichopodidae): function and evolution of signals. *Behavioural Ecology* 14: 526-530.

Prof. Dr. Klaus Lunau
Institut für Sinnesökologie
Heinrich-Heine Universität Düsseldorf
Universitätsstr.1
D-40225 Düsseldorf
E-Mail: Klaus.Lunau@hhu.de

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Entomologie heute](#)

Jahr/Year: 2021

Band/Volume: [32](#)

Autor(en)/Author(s): Lunau Klaus

Artikel/Article: [Mit allen Sinnen – Wie Insekten ihre Welt erleben With all Senses – How Insects Experience their World 11-47](#)