

Mitt. Münch. Ent. Ges.	99	25-35	München, 01.11.2009	ISSN 0340-4943
------------------------	----	-------	---------------------	----------------

## Untersuchungen zu den Strukturfarben der Euglossini (Hymenoptera, Apidae)

Benjamin BEMBÉ, Hermann KLINGELE & Walter RUCKDESCHEL

### Abstract

Orchid bees are famous for their brilliant metallic colors. To elucidate the structural causes of these interference colors, scanning electron microscope examinations were made on specimens of *Euglossa amazonica* and *E. mixta*. For this, cross sections of the abdominal cuticula were examined. The cuticula shows lamellar structure of a geometry matching the observed interference colors. Supplementary testing of the effects of boiling in water or potassium hydroxide on cuticular coloration resulted in dramatic color changes. Similar structural effects are known from other insects, for example from metallic-iridescent leaf beetles. The biological significance of such structural colors is discussed.

### Einleitung

Euglossini gehören zu den am prächtigsten gefärbten Hymenopteren, weshalb sie im Deutschen auch den Namen Prachtbienen tragen. Ähnlich den Goldwespen (Chrysididae) zeichnen sie sich durch intensiven metallischen Glanz aus, der in fast allen Farbtönen vorkommen kann. Am häufigsten in dieser neotropischen Bienen­gruppe finden sich grüne Vertreter, gefolgt von tief blauen und roten oder mehrfarbigen Arten. Die Bienen der Gattung *Euglossa* LATREILLE, 1802 weisen beispielsweise an fast allen sichtbaren chitinisierten Körperteilen diesen brillanten Farbeffekt auf. Auffällig ist bei einigen Arten die Farbenvielfalt der Abdominalsegmente. So ist z. B. bei der überwiegend blauviolett gefärbten *E. mixta* FRIESE, 1899 das fünfte Tergit kupferrot, das sechste rotgoldene und das siebte goldgelb gefärbt.

Bei dieser Färbung handelt es sich offenkundig um Strukturfarben und nicht um eine Farbpigmentierung der Cuticula. Das ist beispielsweise daraus ersichtlich, dass sich der Farbton in Abhängigkeit vom Betrachtungswinkel verändert. Dies lässt sich z. B. gut an den Haargrübchen, also der Punktierung der Oberflächen beobachten. Auch verblassen die Farben in Sammlungen nicht, wie das 250 Jahre alte Typenmaterial aus der Linné-Sammlung zeigt (BEMBÉ 2007). Sogar die Farben fossiler in Bernstein eingeschlossener Bienen blieb erhalten (HINOJOSA-DIAZ & ENGEL 2007). Vor den Untersuchungen von SÜFFERT (1924) nahm man zumeist an, dass die Strukturfarben bei Insekten durch Beugungserscheinungen an Oberflächenstrukturen zustande kommen. Seither (z. B. MASON 1927) ist bekannt, dass zumeist Interferenzen an dünnen Schichten diese Effekte verursachen. Bei Schmetterlingen beispielsweise gehen die leuchtenden, von goldgelb über grün, blau bis violett reichenden Flügelfärbungen zumeist auf Lichtinterferenz an lamellaren Strukturen der Schuppen zurück („Morpho-Typ“ bzw. „Urania-Typ“ z. B. RUCKDESCHEL 2003). Bei verschiedenen Käferarten und bei einigen Mutillidae wirken hingegen Rippenmuster auf den Oberflächen als Beugungsgitter (HINTON 1970). Andere Käfer hingegen wie z. B. Scarabaeiden-Arten oder der Chrysomelide *Plateumaris sericea* (L., 1761) weisen aufgrund des lamellaren Aufbaus der Procuticula Interferenzfarben auf (NEVILLE 1970, HARIYAMA et al. 2002). Welche Art von Strukturen bei *Euglossa* diese Farbeffekte verursacht, ist bislang unbekannt. Die hier beschriebenen Untersuchungen mittels Rasterelektronenmikroskop (REM) sowie die einfachen Experimente und Beobachtungen sollen der Frage nachgehen, auf welche Strukturen der Cuticula die beobachteten Farben bei *Euglossa* zurückzuführen sind.

### Material und Methode

Für die Untersuchungen wurden aus Bolivien (Chapare, Villa Tunari) stammende Bienen der beiden Arten *Euglossa amazonica* DRESSLER, 1982 und *E. mixta* FRIESE, 1899 herangezogen. *E. amazonica* weist fast am gesamten Körper eine metallisch glänzende, grüne Färbung auf (Abb. 1a, 1c). *E. mixta* hingegen ist blauviolett gefärbt, mit Ausnahme der drei letzten Abdominalsegmente; diese weisen eine kupferrote, rotgoldene und goldgelbe (oder goldgrüne) Färbung auf (Abb. 1b, 1d).

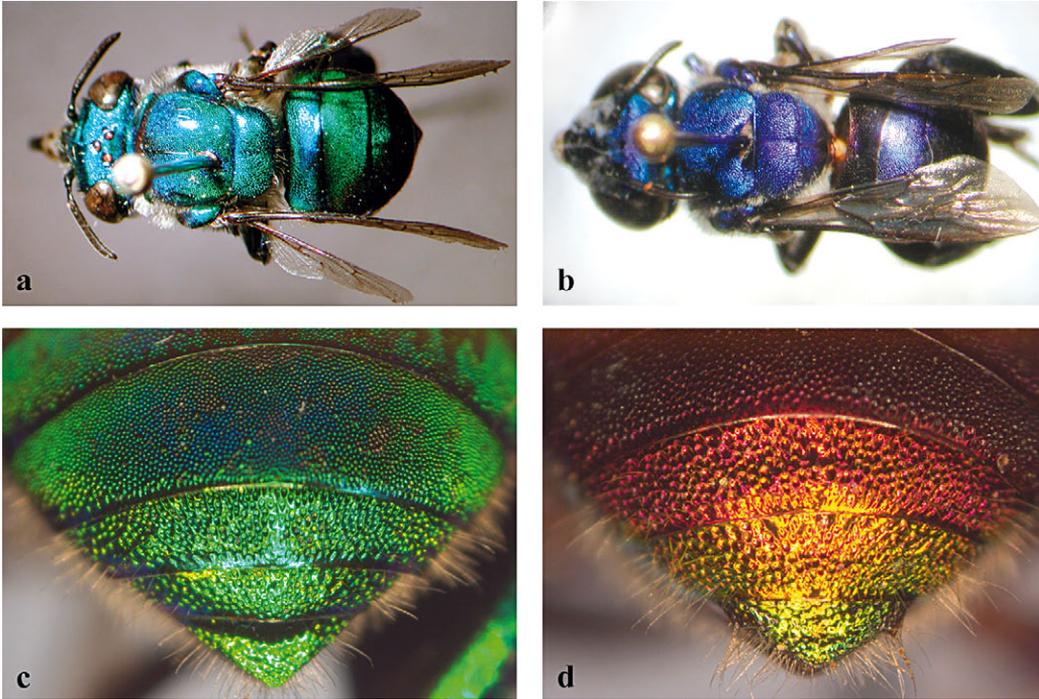


Abb. 1a: *Euglossa amazonica*; b: *Euglossa mixta*; c: Abdomenenende von *E. amazonica*; d: Abdomenenende von *E. mixta*.

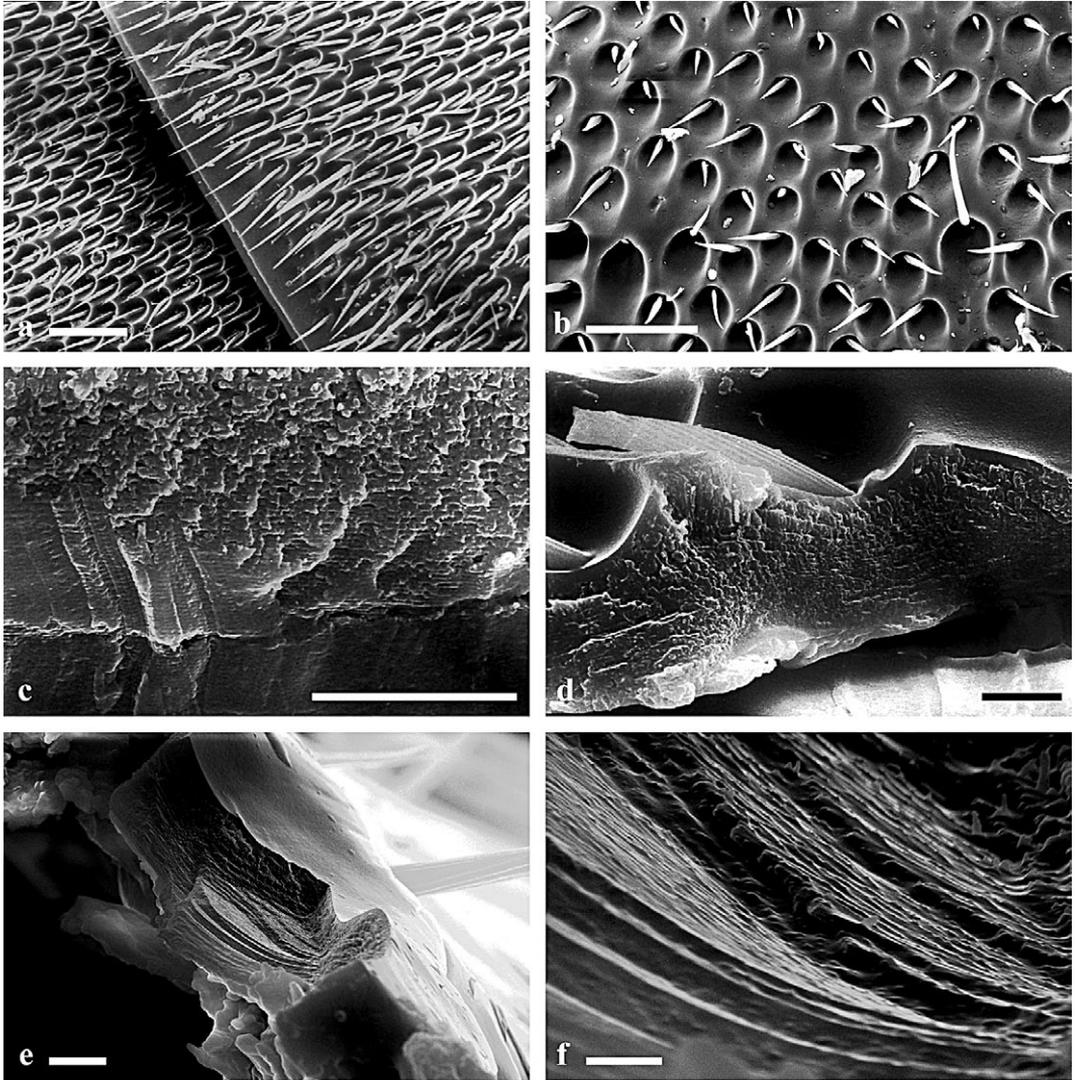
Die REM-Untersuchung wurde im Institut Dr.-Ing. H. KLINGELE, München, durchgeführt. Für die Untersuchung wurde bei getrockneten Sammlungsexemplaren das Abdomen abgetrennt, mit einem Skalpell in Längsrichtung etwa in Tergitmitte durchschnitten und mit Doppelklebeband auf einem Objektträger fixiert. Für den elektrischen Kontakt sorgt am Rand des Präparates aufgebrachtes Leitsilber. Anschließend wurden die Proben mittels Kathodenzerstäubung mit Gold besputtert.

Das Verfahren, spröde Proben durch Schnitt zu durchtrennen, hat sich in der Materialforschung vielfach bewährt: Dabei ist zu erwarten, dass nur kleine Probenbereiche deformiert oder durch Schnittriefen gestört werden, während große Flächen während des Schnittvorgangs spröde brechen und dann z. B. Einblicke in Schichtstrukturen gewähren. Diese Erwartung wurde durch die angewandte Methode auch erfüllt.

Weiterhin wurden ergänzende Versuchsreihen zur Veränderlichkeit der Cuticulafärbung an abgetrennten Abdomen von *E. amazonica* durchgeführt. In Versuchsreihe 1 wurde ein Abdomen in destilliertem Wasser 1, 4, 14 und 34 Minuten lang gekocht. In Versuchsreihe 2 wurde ein Abdomen in konzentrierter Kalilauge 2, 4 und 14 Minuten gekocht. Anschließend wurden jeweils die entstandenen Farbveränderungen in Luft und in Flüssigkeiten mit unterschiedlicher Brechzahl (Wasser, Ethanol und Toluol) beobachtet und dokumentiert.

### Ergebnisse der REM-Untersuchungen

Die Oberfläche aller Tergite und Sternite ist, je nach Lage, unterschiedlich dicht mit Haargrübchen (sog. Punkten) versehen (Abb. 2a, 2b). Rippen- oder Rillengitter, die durch Lichtbrechung einen optischen Effekt verursachen könnten, fehlen. Die beobachteten Haargrübchen haben Durchmesser von ca. 30.000 nm und liegen damit um zwei Zehnerpotenzen über der für Interferenz erforderlichen Größenordnung. Auf den Schnittflächen sind die Artefakte des Schnittprozesses (Schnittriefen) leicht von originären Strukturen zu unterscheiden. So finden sich auf Abb. 2c links, im Bereich der Endocuticula Schnittriefen, während auf dem größten Teil des Bildausschnitts der durch den Bruch freigelegte, geschichtete Aufbau der Cuticula zu sehen ist.



**Abb. 2a:** 3. und 4. Tergit von *E. amazonica*; **b:** 4. Tergit von *E. mixta*; **c:** Bruchfläche am 2. Tergit von *E. amazonica* (Innenseite der Cuticula liegt unten; auf der linken Seite sind Schnittriefen des Skalpells zu erkennen, rechts verläuft der Bruch störungsfrei); **d:** Bruchfläche am 3. Tergit von *E. amazonica*; **e:** Bruchfläche am 6. Tergit von *E. mixta* (Innenseite der Cuticula liegt links); **f:** Detailaufnahme aus Abb. 2e. (Maßstab: Balken in a und b = 100  $\mu$ , in c, d und e = 10  $\mu$ , in f = 2  $\mu$ .)

An allen untersuchten Stellen war sowohl bei *E. amazonica* (Abb. 2c, 2d) als auch bei *E. mixta* (Abb. 2e, 2f) dieser geschichtete Aufbau erkennbar. Abb. 2e zeigt dies besonders anschaulich, da der Bruchvorgang hier teilweise stufenförmig entlang von Schichtgrenzen erfolgt ist. Auf der Aufnahme liegt rechts die Außenseite des 6. Abdominalsegmentes, links der plastisch gerissene innerste Bereich der Endocuticula. Die Stufenhöhe der Bruchfläche scheint zu variieren; dies ist wohl ein Nebeneffekt des Bruchvorganges. Abb. 2f zeigt dieselbe Bruchfläche in 10.000-facher Vergrößerung. Dort ist erkennbar, dass der Bruch mit steiler Flanke über mehrere Stufen hinweggegangen ist, bevor er wieder einer „Schichtfläche“ folgte. Die kleinsten Stufen haben eine Höhe von ca. 200 nm und liegen damit in der Größenordnung der Lichtwellenlängen.

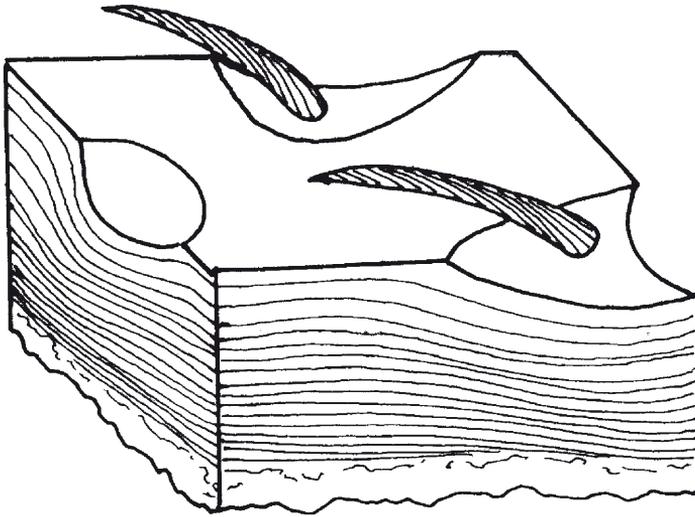


Abb. 3: Blockschema der Cuticula-Struktur.

Auf Abb. 2d geht der Bruchverlauf durch zwei Haargrübchen. Dort ist zu erkennen, dass die Schichtung auch im Bereich der Haargrübchen parallel zur Oberfläche verläuft. Da die Cuticula von außen nach innen durch Anlagerung neuer Schichten wächst, gehören die Schichten nahe der Außenseite genetisch zur ältesten Zone der Cuticula (NEVILLE 1970). Die Schichtung ist dort gröber, als in tieferen Lagen der Cuticula. Bei der obersten, wenig strukturierten Schicht scheint es sich um die Epicuticula zu handeln. Die Teilbereiche der Cuticula lassen sich jedoch mittels REM weniger gut abgrenzen, als mit dem Transmissionselektronenmikroskop (TEM). Der lamellare Aufbau der Cuticula ist in Abb. 3 schematisch dargestellt.

Wie im folgenden Abschnitt dargelegt, kommt der Dicke der Schichten für die beobachteten Strukturfarben eine entscheidende Bedeutung zu. Es wurde daher eine Vermessung der beschriebenen Stufen der Cuticula durchgeführt. Hierzu wurde die Stufenhöhen an zwei grünen Tergiten von *E. amazonica* sowie an einem blauen und goldgelben Tergit von *E. mixta* bestimmt. Die Messungen erfolgten – soweit möglich – an 3 Stellen des Cuticula-Querschnitts: nahe der Außenseite der Tergite, in Querschnittsmitte und nahe der Innenseite. Außerdem wurde die Gesamtdicke der Cuticula an diesen Stellen gemessen. Die Ergebnisse sind in Tab. 1 aufgeführt.

Die Gesamtdicke der Cuticula reicht also nach unseren Beobachtungen von 18.000 bis 40.000 nm. Nahe der Außenseite befinden sich offenbar – ähnlich, wie bei *P. sericea* – einige dickere Schichten von bis zu 2.500 nm Schichtdicke. HARIYAMA et al. (2002) unterschieden bei ihren Untersuchungen die aus fünf dickeren Schichten bestehende Epicuticula und die darunter liegende, aus zahlreichen dünneren Schichten bestehende Exocuticula. Ähnlich ist auch bei *Euglossa* die unter der Epicuticula liegende Exocuticula aus zahlreichen dünnen Schichten aufgebaut. Die Stufenhöhe beträgt in der Mitte der Cuticula nur 160 bis ca. 500 nm. Diese Feinstruktur setzt sich bis zur Innenseite fort, wo Stufenhöhen von 260 bis 290 nm festgestellt wurden.

Vergleicht man die Ergebnisse mit HARIYAMA et al. (2002), so zeigt sich zwar ein ähnlicher Aufbau der Cuticula, die hier gemessenen Stufenhöhen sind aber um etwa eine Zehnerpotenz größer, als die von ihnen mittels TEM bestimmten Schichtdicken.

Die große Streubreite unserer Messwerte erklärt sich wohl aus den Gegebenheiten der Bruchflächen: Wie bereits erwähnt, sind offenbar nicht immer die Schichtgrenzen erkennbar, weil die Bruchstufen über mehrere Schichten reichen können. Zusätzlich können Fehler durch schräge Projektion entstehen.

Art	gemessene Stelle	Messwerte in nm
<b>Abdominalsegment</b>		
<b>Farbe</b>		
<i>E. amazonica</i>	Cuticuladicke	31.600 - 40.000
Tergit 2	Außenseite, 2 Schichten	
grün	unter Oberfläche	300 - 700
	Querschnittmitte	540
	nahe der Innenseite	230 - 250
<i>E. amazonica</i>	Cuticuladicke	13.100 - 24.100
Tergit 3	nahe der Außenseite	1.950
grün	Querschnittmitte	230 (-500)
	nahe der Innenseite	290
<i>E. mixta</i>	Cuticuladicke	18.000
Tergit 4	Außenseite, 2 Schichten	
blau	unter Oberfläche	2.500
	Querschnittmitte	250
	nahe der Innenseite	nicht bestimmt
<i>E. mixta</i>	Cuticuladicke	ca. 20.700
Tergit 6	Außenseite, 2 Schichten	
golden	unter Oberfläche	1.350
	Querschnittmitte	160 - 190
	nahe der Innenseite	260

**Tabelle 1:** Messergebnisse an REM-Aufnahmen (Schichtdicken).

### Ergebnisse der Versuchsreihen zur Veränderlichkeit der Cuticulafärbung

Ausgangspunkt dieser Versuchsreihen war die Hypothese, dass sich die Lichtbrechung bei Änderung der Lamellendicken oder Änderung der Brechzahlen verändern müsste. Durch Kochen in Wasser sollte ein Aufquellen der Chitinlamellen erreicht werden. Eine Kochbehandlung in Kalilauge wird beim Mazerieren von Insekten verwendet und sollte sich auch auf die Lamellendicke auswirken. Dabei konnten bei Beobachtung in Luft Farbänderungen festgestellt werden die in Tabelle 2 beschrieben.

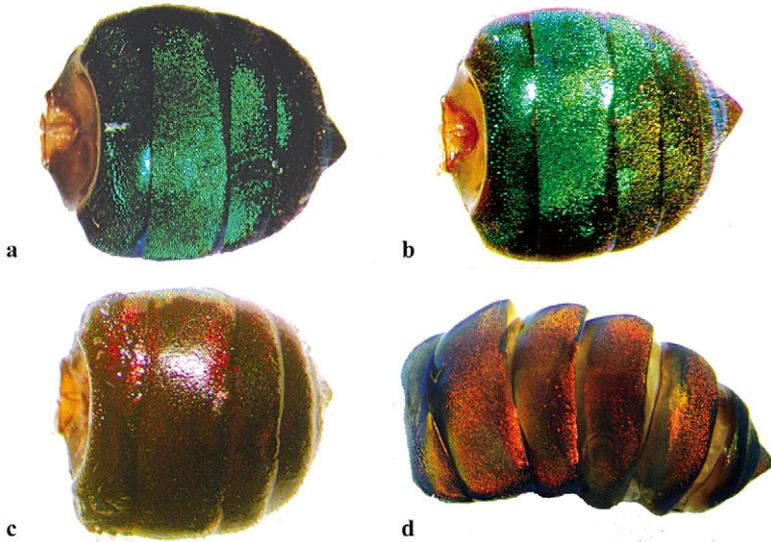
Versuchsreihe 2 wurde in konzentrierter Kalilauge durchgeführt (Tab. 3). Hier verliefen die Farbänderungen wesentlich schneller, als in Versuchsreihe 1. Eine Verlängerung der Kochzeit von 4 auf 14 Minuten ergab keine weiteren Farbänderungen. Der Strukturfarben-Effekt (SFE) war bei anschließender Betrachtung in Luft verschwunden, jedoch in transparenten Flüssigkeiten (Wasser, Ethanol, Toluol) wieder zu sehen.

Die Versuchsreihen zeigen, dass die Strukturfarben sich durch Kochbehandlungen oder in Flüssigkeiten mit verschiedenen Brechzahlen von grün über gelb bis kupferrot, also in Richtung auf den langwelligeren Bereich des Lichtspektrums, verändern können.

## Diskussion

### Deutung der REM-Untersuchungen

Da auf der Cuticula-Oberfläche der untersuchten Tergite keine Strukturen vorhanden sind, die in der Lage wären, die beobachteten Farben durch Interferenzeffekte zu verursachen, bleiben zur Erklärung nur interferierende Strukturen innerhalb der Cuticula. Der beobachtete lamellare Aufbau weist in diese Richtung.



**Abb. 4a:** Abdomen von *E. amazonica*, 1 min in Wasser gekocht; **b:** 4 min in Wasser gekocht; **c:** ein anderes Abdomen von *E. amazonica*, 2 min in Kalilauge gekocht; **d:** 4 min in Kalilauge gekocht.

Kochzeit	beobachtete Farben
1 min	unverändert grün (Abb. 4a)
4 min	größtenteils unverändert grün, kleine gelbgrüne Flecken (Abb. 4b)
14 min	grün mit größeren goldgelben Flächen
34 min	grün mit größeren goldgelben Flächen als nach 14 min.

**Tabelle 2:** Farbänderungen eines Abdomens von *E. amazonica* durch Kochen in Wasser

Kochzeit	Beobachtungsmedium	beobachtete Farben
2 min	Luft	dunkles Rotbraun (ohne SFE, Abb. 4c)
2 min	Wasser	kupferrot mit grünen Stellen(SFE)
2 min	Ethanol	blaugrün und kupferrot (SFE)
2 min	Toluol	rotbraun mit grünen Stellen (SFE)
4 min	Ethanol	kupferrot (SFE)
4 min	Luft	braunschwarz (ohne SFE)
14 min	Ethanol	kupferrot (SFE)

**Tabelle 3:** Farbänderungen eines Abdomens von *E. amazonica* durch Kochen in Kalilauge in verschiedenen Beobachtungsmedien.

	Farbe	Spektralbereich	Lambda/2	Lambda/4
<i>E. mixta</i>	Blau	420-490 nm	220-245 nm	110-122 nm
<i>E. amazonica</i>	Grün	490-575 nm	245-287 nm	122-143 nm
<i>E. mixta</i>	Goldgelb	580-630 nm	290-315 nm	145-157 nm

**Tabelle 4:** Zusammenhang zwischen Strukturfarben und Lamellendicken bei dielektrischen Spiegeln.

Damit eine derartige Lamellarstruktur die beobachteten Färbungen hervorrufen kann, müssen mehrere Bedingungen erfüllt sein:

**A)** Die Lamellendicken müssen das „Lambda/2“ bzw. „Lambda/4-Kriterium“ erfüllen. Die Wellenlänge (Lambda,  $\lambda$ ) des sichtbaren Lichtes reicht von ca. 380 nm (violett) bis 780 nm (rot). Blau hat eine Wellenlänge von ca. 470 nm, Grün von ca. 520 nm und Gelb von ca. 600 nm. Um zwischen dem eintretenden und austretenden (reflektierten) Lichtstrahl an einer **Einzellamelle** eine konstruktive (verstärkende) Interferenz entstehen zu lassen, muss die Differenz der optischen Weglängen der beiden Lichtstrahlen („Gangunterschied“) den Wert  $\lambda$  oder ein Mehrfaches davon ( $z \lambda$ ) betragen; die Dicke der Lamelle ist dann  $\lambda/2$  oder  $z\lambda/2$ . Bei **Lamellenpaketen** wird nur dann ein optischer Effekt bewirkt, wenn sich die Lamellen hinsichtlich ihrer Brechzahl unterscheiden. In dem Fall, dass aufeinander folgende Lamellen jeweils abwechselnd höhere und niedrigere Brechzahlen aufweisen, werden jeweils zwei aufeinander folgende Lamellen wie eine  $\lambda/2$ -Schicht behandelt: Man spricht dann von  $\lambda/4$  -  $\lambda/4$ - Doppelschichten.

Im vorhergehenden Abschnitt wurde beschrieben, dass die Cuticula von *Euglossa* aus zahlreichen dünnen Lamellen aufgebaut ist. In diesen Schichtpaketen wird der größte optische Effekt also durch  $\lambda/4$ -Lamellen erreicht.

**B)** Das Lamellenpaket muss optisch transparent sein. Diese Bedingung ist bei den untersuchten Euglossini erfüllt. Dies ergab die Betrachtung eines abgelösten Cuticulateils von *E. amazonica* im Durchlichtmikroskop. Die Cuticula erscheint dabei honigbraun, jedoch durchscheinend.

**C)** Da es sich nicht um Interferenz an einer Einzellamelle, sondern in Lamellenpaketen handelt, müssen die Brechzahl-Bedingungen für einen sog. „dielektrischen Spiegel“ erfüllt sein.

Bei Schmetterlingsschuppen (Morpho-Typ, Urania-Typ) entstehen die brillanten Strukturfarben durch derartige Lamellenpakete, die als „dielektrischer Spiegel“ wirken (RUCKDESCHEL 2003). Die Lichtfarbe wird dabei an der Struktur, die die geometrische Voraussetzung ( $\lambda/4$ -Lamellen) erfüllt, schmalbandig mit einem Reflexionsgrad von über 90 % aus dem Lamellenpaket reflektiert; damit entsteht eine auffällige Farbwirkung. Der Effekt kommt aber nur zustande, wenn sich an den Lamellengrenzen jeweils die Brechzahl ( $n$ ) signifikant ändert. Dies ist z. B. beim Morpho-Typ dadurch gegeben, dass in den Schmetterlingsschuppen Chitinschichten ( $n = \text{ca. } 1,6$ ) mit Luftschichten ( $n = 1,0$ ) abwechseln: Das den Interferenzeffekt bestimmende Brechzahl-Verhältnis beträgt dort also  $1,0/1,6 = 0,625$ . Dabei gilt für hochreflektierende Schichtstapel die Bedingung, dass der Lichtstrahl aus der Luft zuerst in die Schicht 1 mit der größeren Brechzahl ( $n_1$ ) und dann in die darunter liegenden Schichten (2, 3, 4 usw.) eintritt, wobei  $n_1 > n_2 < n_3 > n_4$  usw. Ein hoher Reflexionsgrad („ $\rho$ “) wie er bei den brillanten Farbeffekten von *Euglossa* zu beobachten ist, ergibt sich nur für große Brechzahlunterschiede oder große Schichtstapel-Zahlen. PEDROTTI et al. (1996) berechnen z.B. für ein Brechzahl-Verhältnis von 0,625 bei drei  $\lambda/4$ -  $\lambda/4$ - Doppelschichten ein  $\rho$  von 85 %, bei sechs Doppelschichten (wie bei Morpho-Schuppen) ein  $\rho$  von ca. 99 %.

Anhand der aufgeführten Bedingungen sollen nun die an *Euglossa* beobachteten Strukturen diskutiert werden. Wie bereits erwähnt, ist die Cuticula transparent und besteht aus einer großen Anzahl dünner Lamellen, deren Dicke – abgesehen von den dickeren Schichten der Epicuticula – in der Größenordnung der Lichtwellenlängen liegt. Die Frage ist daher, ob sich ein Zusammenhang zwischen den beobachteten Strukturfarben und der Geometrie der Schichtpakete finden lässt.

Die für die Farben erforderlichen Lamellendicken ( $z \lambda/4$ ) in Schichtstapeln sind in Tab. 4 zusammengestellt.

Die bei *Euglossa* unmittelbar unter der Außenseite liegenden Schichten sind somit für eine Interferenz im sichtbaren Bereich zu dick. Die im Bereich der Cuticulamitte und bis zur Innenseite gemessenen Stufenhöhen weisen dagegen die für den Interferenzeffekt erforderliche Größenordnung auf. Da die Stufenhöhen jedoch eher den in Tab. 4 aufgeführten  $\lambda/2$ -Werten, als den  $\lambda/4$ -Werten entsprechen, muß für die kleinsten Stufen jeweils eine Doppelschicht angenommen werden. Die für den Querschnittbereich der Cuticulamitte bis zu ihrer Innenseite heranziehenden Messwerte aus Tab. 1 liegen zwischen 160 und 290 nm und korrelieren – bei Lambda/2 – mit dem Spektralbereich Ultraviolett bis gelb (einschließlich blau und grün). Dies entspricht den beobachteten Farben. Die Streuung der Messwerte verhindert allerdings eine Differenzierung der Ergebnisse nach den beobachteten Einzelfarben.

HARIYAMA et al. (2002) machen bei dem Blattkäfer *P. sericea* nur die äußersten fünf Schichten für den Interferenzeffekt verantwortlich, die Schichtdicken von ca. 40 nm bis 90 nm (einmal 120 nm) aufweisen. Die

darunter liegenden Schichtpakete haben nur Lamellendicken von 10 nm, an der Innenseite bis 80 nm ansteigend zur Außenseite hin. Alleine schon aufgrund der geringen Schichtdicken kann dieser „multilayer“-Bereich kaum für den Strukturfarben-Effekt verantwortlich gemacht werden. Aber auch die Dicke der fünf äußersten Schichten liegt zumeist deutlich unter  $\lambda/4$ . Es bleibt dabei die Frage offen, ob und warum mehrere dieser Schichten zusammen als  $\lambda/4$ -Schichten wirken. Bei *Euglossa* hingegen kommen die sehr dicken Schichtungen der Epicuticula kaum für den optischen Effekt in Betracht. Hier muss, wie oben dargestellt, die darunter liegende Schichtung der Exocuticula verantwortlich gemacht werden.

Die dritte oben genannte Bedingung für konstruktive Interferenz ist ein passendes Brechzahl-Verhältnis. Bei den Morpho-Schuppen ergibt es sich aus der Paarung von Chitinlamelle und Luftspalt. Hier dagegen fehlen Luftspalte, stattdessen muss sich der erforderliche Brechzahl-Sprung aus strukturellen oder chemischen Unterschieden aufeinander folgender Cuticulaschichten ergeben. Die TEM-Untersuchungen von HARIYAMA et al. (2002) zeigen Abfolgen von Schichten mit hoher und niedriger Elektronen-Transparenz, was Brechzahlunterschieden plausibel macht. Die Autoren referieren ein Brechzahlpaar von 1,73 und 1,40, das ein Brechzahlverhältnis von 0,81 ergibt. Hieraus lässt sich aus den bei PEDROTTI et al. (1996, Tab. 19.2, S. 577) veröffentlichten Werten bei sechs  $\lambda/4$ -Schichten ein Reflexionsgrad von ca. 45 % entnehmen, nicht weit entfernt von den von HARIYAMA et al. (2002) ermittelten 30 - 40 %. Bei diesen Werten sind keine sonderlich brillanten Farbeffekte zu erwarten! Bei Anwendung dieses Brechzahl-Paares errechnet sich für die grünen Tergite von *Euglossa* (bei  $\lambda = 520$  nm) eine optimale Doppelschicht-Dicke von 168 nm. Bei Annahme niedrigerer Brechzahlen nähern sich die berechneten Doppelschichtdicken den bei *Euglossa* gemessenen Werten an (z.B. Brechzahlen um 1,20: ca. 220 nm). Für den brillanten Interferenzeffekt sind dann allerdings größere Zahlen von Doppelschichten aus dem „multilayer“-Bereich erforderlich. Um die beobachteten Farbeffekte rechnerisch überprüfen zu können, wären genaue Brechzahl-Bestimmungen erforderlich. Dies ist jedoch an den submikroskopisch dünnen Schichten eine experimentell kaum lösbare Aufgabe.

Die Strukturuntersuchungen von NEVILLE (1970) am Exoskelett von Crustaceen und Insekten ergaben, dass sich in den aufeinander folgenden Lamellen die Orientierung der Chitin-Mikrofibrillen ändert und nach einigen Lamellen wiederholt. Die Lamellen haben den Charakter eines faserverstärkten Verbundwerkstoffes, bei dem die Festigkeits- und Brucheigenschaften auch von der Orientierung der Fasern abhängen. Es ist also plausibel, dass bei derartig aufgebauten Cuticulae der Bruch beim Durchtrennen der Cuticula abwechselnd quer und nach einigen Lamellen parallel zur Lamellenschichtung fortschreitet. Die Stufen können dann – wie hier vermutet – jeweils mehrere Lamellen enthalten.

Unsere Untersuchungen der *Euglossa*-Cuticula machen also recht wahrscheinlich, dass der brillante Strukturfarbeneffekt auf die geschichtete Feinstruktur der Exocuticula zurückzuführen ist. Die im REM beobachteten Stufen fassen offenbar häufig mehrere Schichten zusammen, was deren Vermessung erschwert. Eine rechnerische Überprüfung des Interferenzeffektes würde eine genauere Bestimmung der Brechzahlen erfordern.

Die Autoren sind sich bewusst, dass aufgrund der Komplexität der Struktureffekte und der Feinheit der Strukturen im Nanometerbereich die Erklärungsmodelle nicht bewiesen, sondern nur mittels Indizien wahrscheinlich gemacht werden konnten. Trotzdem haben sich die Autoren zur Publikation entschlossen, da über Strukturfarbeneffekte bei Hymenopteren bisher kaum Kenntnisse vorliegen und die vorgetragenen Hypothesen vielleicht Anlass für weitere Forschungsarbeiten sein könnten.

### Ergänzende Versuchsreihen

Durch Kochen in Wasser wurde offensichtlich erreicht, dass der Wassergehalt der Cuticula zunimmt und ein Quelleffekt eintritt. Die Verschiebung von grün nach gelb lässt sich mit dem Quelleffekt erklären: Die optischen Weglängen in den Lamellen werden größer, dementsprechend tritt die konstruktive Interferenz beim etwas langwelligeren Gelb auf. Beträgt die Verschiebung von  $\lambda$  z.B. 16 %, so wären die Lamellen um etwa 8 % aufgequollen. Da die Umfärbung nicht gleichmäßig, sondern in Flecken auftritt, scheint die Wasseraufnahme örtlich unterschiedlich zu verlaufen. Eine Verlängerung der Kochzeit von 14 auf 34 Minuten brachte keine zusätzlichen Effekte („Sättigung“).

Die Kochbehandlung in Kalilauge führt zu stärkeren Effekten: Die nicht chitinierten Teile des Abdomens lösen sich auf, was schließlich zu einer Trennung der Abdominalsegmente führt (Abb. 4d). Die Chitinstruktur

mit Strukturfarben-Effekt ist aber auch nach 14 Minuten Kochzeit noch erhalten. Da im Beobachtungsmedium Luft bereits nach 2 Minuten Kochzeit der SFE weitgehend verschwunden ist, unter transparenten Flüssigkeiten aber wieder auftaucht, muss hier ein Effekt der Brechzahlen angenommen werden. Die Brechzahlen der Beobachtungsmedien sind:  $n$  (Luft) = 1,0;  $n$  (Wasser) = 1,33;  $n$  (Ethanol) = 1,36 und  $n$  (Toluol) = 1,50. Es wird angenommen, dass beim Kochen in Kalilauge der Quelleffekt noch stärker ist, als beim Kochen in Wasser. Damit wird offenbar die Lamellendicke so groß, dass im Betrachtungsmedium Luft eine konstruktive Interferenz nur jenseits Rot ( $\lambda > 750 \text{ nm}$  = Infrarot) möglich wäre und das Objekt schwärzlich erscheint. Bei größeren Brechzahlen des Betrachtungsmediums (Wasser, Ethanol, Toluol) wird der Strukturfarben-Effekt wieder in den sichtbaren Bereich zurück geholt, wobei die Farbwirkung sich mit höheren Brechzahlen in den kurzwelligeren Bereich verschiebt.

Zusammenfassend ist festzuhalten, dass sich die Annahme bestätigt, dass der Strukturfarben-Effekt auf eine Lamellarstruktur der Cuticula zurückzuführen ist, die als dielektrischer Spiegel wirkt. Es ist auch wahrscheinlich, dass die bei Euglossini beobachteten Farben von blau über grün, goldgelb bis kupferrot von den Schichtdicken dieser Lamellenpakete abhängen.

### Biologische Aspekte

Aus biologischer Sicht stellt sich die Frage, ob der Farbeffekt nur ein unerheblicher Nebeneffekt des Wachstumsprozesses ist oder für die betreffende Art eine biologische Bedeutung hat. HARIYAMA et al. (2002) bemerken zu dieser Frage in Bezug auf die Färbung der Blattkäfer: „The reason why the beetle *P. sericea* needs such various metallic colours is still unknown“.

Eine biologische Bedeutung von Interferenzfarben ist verschiedentlich aufgezeigt worden, besonders dann, wenn die Färbung geschlechtsdifferenziert auftritt (z. B. VANE-RIGHT & ACKERY 1989). Bei Prachtbienen ist uns keine Untersuchung bekannt, die auf eine biologische Bedeutung der Strukturfarben hinweist. Eine Bedeutung ist jedoch anzunehmen, da zumindest bei *Euglossa* die Farbtöne nicht über das gesamte Verbreitungsgebiet gleichmäßig verteilt vorkommen. So sind z. B. rot gefärbte Arten und Unterarten im Norden des Verbreitungsgebietes häufig. Besonders zahlreich kommen sie in Mittelamerika, seltener in Venezuela, Kolumbien und Ecuador vor, während sie im südlichen Brasilien und im Tiefland von Bolivien meist gänzlich fehlen, bzw. von grünen Farbvarianten ersetzt werden (BEMBÉ 2007). Blaue Arten, wie die untersuchte *E. mixta*, kommen dagegen, ebenso wie die zahlreichen ganz grünen Arten, über das ganze Verbreitungsgebiet der Gattung vor. Die Rotfärbung scheint daher – aus welchem Grund auch immer – im Süden ungünstiger als im Norden zu sein. *Euglossa*-Männchen „schlafen“ in der Regel nachts und bei schlechtem Wetter am Rand oder an der Mittelrippe von Blättern, wo sie sich mit den Mandibeln festbeißen. In dieser Position ist eine grüne Biene sicherlich unauffälliger als eine rote oder blaue; trotzdem sind etwa ein Drittel der Arten nicht grün gefärbt. Eine reine Mimese-Färbung ist daher auszuschließen, obwohl grüne Bienen auf Blättern natürlich nicht leicht zu erkennen sind. Auch eine Deutung als Irritationsfärbung erscheint uns ebenfalls unwahrscheinlich.

Erstaunlicherweise verlieren Prachtbienenmännchen beim Sammeln von Duftstoffen jegliche Angst vor Störungen, so dass die ansonsten schnellen und scheuen Flieger hier sogar mit der Hand selektiv gefangen werden können. Sie müssten daher ein „gefundenes Fressen“ für Vögel darstellen, da sie, wie alle Hymenopteren-♂♂ stachellos sind. Dies wurde aber bisher nie beobachtet (pers. Mitt., H. HEIDER und eigene Beobachtungen, B. B.). Diese Beobachtung kann einerseits durch eine BATES'SCHE Mimikry zu den wehrhaften Weibchen erklärt werden, so dass den Strukturfarben eine gewisse Funktion als Warntracht zugeschrieben werden kann, vergleichbar der gelb-schwarzen Warntracht zahlreicher Wespenarten. Hierfür spricht auch, dass ein deutlicher Geschlechtsdimorphismus bei Prachtbienen sehr selten vorkommt. Bekannt ist er nur bei einigen Arten der Gattung *Eufriesea* z. B. bei *E. violacea*. Andererseits ist auch denkbar, dass eine Signalnormierung in Form einer Müller'schen Mimikry vorliegt. Da die von den ♂♂ gesammelten Duftstoffe toxisch oder unangenehm wirken können, könnten stechende ♀♀ und giftige bzw. schlecht schmeckende ♂♂ eine Grundgesamtheit glänzender Insekten bilden, deren unangenehme Eigenschaften Beutegreifer zu vermeiden lernen. Intraspezifisch wurden ähnliche Mimikry-Komplexe bei *Eulaema* von DRESSLER (1979) genauer untersucht. Dies könnte auch erklären, warum sich zahlreiche Prachtbienenarten extrem ähnlich sehen (BEMBÉ 2008, ROUBIK 2004).

Interessant ist in diesem Zusammenhang auch die Beobachtung von H. HEIDER (Bolivien), dass die braun gefärbten Männchen von *Euglossa decorata* auch bei Regenfällen aktiv sind, während die farbig glänzenden Arten nur bei Sonnenschein fliegen, um Duftstoffe zu sammeln. Die Farbgebung könnte somit im Zusammenhang mit den Lichtverhältnissen des Lebensraumes stehen. Vergleichbares ist auch bei Tagfaltern (SUCHANTKE 1994) bekannt: Hier sind die auffallend bunt gefärbten Arten nur in der Sonne aktiv, während dunkel gefärbte das direkte Sonnenlicht meiden.

Auch wenn eine eindeutige Erklärung für die brillanten Strukturfarben von Euglossini bislang nicht möglich ist, erscheint uns die Färbung trotzdem von biologischer Bedeutung zu sein. Schon bei eingehender Untersuchung der Tiere unter dem Lichtmikroskop wird deutlich, dass alle lichtexponierten Körperteile stark glänzen, während die übrigen Bereiche, beispielsweise die dem Körper zugewandten Innenseiten der Beine, schwarz gefärbt sind. Wäre die Farbe nur ein unerheblicher Nebeneffekt des Wachstumsprozesses, so wäre keine derartige Farbverteilung zu erwarten.

### Dank

Für einige Einzelbeobachtungen und die Diskussion zahlreicher Fragen danken wir Helmut HEIDER und Klaus SCHÖNITZER. Weiterhin gilt unser Dank Stefan LANDWEHR und Thomas ELTZ für die kritische Durchsicht des Manuskripts, zudem Johannes SCHUBERTH, Tanja KOTHE und Martin SPIESS für technische Hilfestellung bzw. die Übersetzung des Abstracts.

### Zusammenfassung

Prachtbienen sind für ihre metallisch glänzenden Färbungen bekannt. Um die strukturelle Ursache dieser Interferenzfarben aufzuklären, wurden an Exemplaren der Arten *Euglossa amazonica* und *E. mixta* Untersuchungen mittels eines Raster-Elektronenmikroskops durchgeführt. Hierzu wurden Schnittflächen der abdominalen Cuticula untersucht. Die Cuticula weist eine lamellare Struktur auf, deren Geometrie zu den beobachteten Interferenzfarben passt. Ergänzend wurden Versuche zur Veränderlichkeit der Cuticulafärbung durch Kochen in Wasser bzw. Kalilauge durchgeführt, die jeweils einen drastischen Farbumschwung ergaben. Ähnliche Struktureffekte wurden bereits bei anderen Insekten festgestellt, z. B. bei metallisch gefärbten Blattkäfern. Die biologische Bedeutung der Strukturfarben wird diskutiert.

### Literatur

- BEMBÉ, B. 2007: Revision der *Euglossa cordata*-Gruppe und Untersuchungen zur Funktionsmorphologie und Faunistik der Euglossini (Hymenoptera, Apidae). – Entomofauna, Supplement **14**, 146.
- BEMBÉ, B. 2008: *Euglossa laurensi* sp. n. – Eine neue Prachtbienenart aus Bolivien (Hymenoptera, Apidae, Euglossini). Mitt. Münch. Ent. Ges. **98**, 59-65.
- DRESSLER, R. L. 1979: *Eulaema bombiformis*, *E. meriana*, and müllerian mimicry in related species (Hymenoptera: Apidae). – Biotropica **11**, 144-151.
- HARIYAMA, T., Y. TAKAKU, M. HIRONAKA, H. HORIGUCHI, Y. KOMIYA & M. KURACHI 2002: The Origin of the Iridescent Colors in Coleopteran Elytron. – Forma **17**, 123-132.
- HINOJOSA-DIAZ, I.A. & M.S. ENGEL 2007: A New Fossil Orchid Bee in Colombian Copal (Hymenoptera, Apidae). – American Museum Novitates, New York, **3589**, 1-7.
- HINTON, H.E. 1970: Some Little Known Surface Structures. In: NEVILLE, A.C. (Hrsg.): Insect Ultrastructure, 41-58. – The Royal Entomological Society, London.
- MASON, C.W. 1927: Structural Colors in Insects. – J. Phys. Chem. **30** (1926), 383-395; **31** (1927), 321-354; **31** (1927), 1865-1872.
- NEVILLE, A.C. 1970: Cuticle Ultrastructure in Relation to the Whole Insect. – In: NEVILLE, A.C. (Hrsg.): Insect Ultrastructure, 17-39. – The Royal Entomological Society, London.

- PEDROTTI, F. u. L., W. BAUSCH, & H. SCHMIDT 1996: Optik – Eine Einführung. – Prentice Hall Verlag, Haar b. München.
- ROUBIK, D. W. 2004: Sibling species among *Glossura* and *Glossuropoda* in the Amazon region (Hymenoptera: Apidae: Euglossini). – J. Kans. Ent. Soc. **77**, 235-253.
- RUCKDESCHEL W. 2003: Schönheit und Struktur. In KUMMER, Chr. (Hrsg.): Die andere Seite der Biologie. – Books on Demand, Norderstedt.
- SUCHANTKE, A. 1994: Die Biotopracht der Schmetterlinge – Abbild der Lichter und Farben ihres Lebensraumes 64-78. – In SUCHANTKE, A.: Metamorphosen im Insektenreich. Stuttgart, 2. Aufl., 108.
- SÜFFERT, F. 1924: Morphologie und Optik von Schmetterlingsschuppen, insbesondere die Schillerfarben von Schmetterlingen. – Z. Morphol. Ökol. Tiere **1**, 171-308.
- VANE-RIGHT, R. 1989: The Role of Pseudosexual Selection in the Evolution of Butterfly Colour Patterns. – In: VANE-RIGHT, R. & P. ACKERY (Hrsg.): The Biology of Butterflies. – Princeton University Press. Princeton, New Jersey, 251-253.

**Adresse der Autoren:**

Dr. Benjamin BEMBÉ  
Zoologische Staatssammlung München  
Münchhausenstr. 21  
D-81247 München, Germany  
E-mail: benjaminbembe@gmx.de

Dr. Hermann KLINGELE  
Institut Dr. KLINGELE  
Mannhardtstr. 8  
80538 München  
E-mail: remklinge@compuserve.de

Dr. Dr. Walter RUCKDESCHEL  
Schusterstr.4  
81477 München  
E-mail: dr.walterruckdeschel@t-online.de

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Mitteilungen der Münchner Entomologischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 2009

Band/Volume: [099](#)

Autor(en)/Author(s): Bembé Benjamin, Klingele Hermann, Ruckdeschel Walter E.W.

Artikel/Article: [Untersuchungen zu den Strukturfarben der Euglossini \(Hymenoptera, Apidae\). 25-35](#)