Blütenbiologische Untersuchungen.

Von

Dr. Carl Detto.

II.

Versuche über die Blütenorientierung und das Lernen der Honigbiene.

1. Die Hauptgesichtspunkte für die Beurteilung des Verhaltens der Biene auf den Pflanzen.

Wenn eine junge Biene, nachdem sie sich in der Umgebung ihres Stockes hinreichend orientiert hat[1]), zum ersten Male einen Fernflug unternimmt, so werden es in der Regel die leuchtenden Farben einer blühenden Pflanze sein, die ihren Weg bestimmen; sie wird diesen Blüten zueilen und dort Nektar und Pollen oder eines von beiden sammeln. Dafs für das Auffinden der Blüten beim Fernfluge der Bienen oder, wie man zu sagen pflegt, dafs bei der Anlockung der Bienen aus der Ferne die Farben der Blumen mafsgebend sind, das darf als Tatsache gelten, nachdem Forel, Andreae, Giltay und Kienitz-Gerloff (l. c.) die Einwände Plateaus widerlegt haben.

Aber nachdem eine Biene mehrmals denselben Pflanzenstock besucht hat, steht sie in einem anderen Verhältnisse zu ihm als beim ersten Fernfluge dahin. Wurde sie das erstemal gewifs ausschliefslich von der Farbe veranlafst, die Pflanze aufzusuchen, so spielt nach einem, gewifs aber nach mehreren Flügen die Farbe nur mehr eine bedingte Rolle; wir haben es jetzt mit einer eingeflogenen Biene zu tun, welche zu dem Pflanzenstocke auch zurückkehren würde, wenn wir sämtliche Blüten und Knospen an ihm entfernten. Denn eine Biene besitzt jene Fähigkeiten im ausgeprägtesten Mafse, die man (mit dem Bewufstsein, keine psychologische Hypothese vornehmen zu wollen, sondern nur eine bequeme Benennung von Tatsachen) sehr wohl als Ortssinn und Gedächtnis bezeichnen kann. Darüber geben

---

1) Vgl. über den Orientierungsflug der jungen Bienen v. Buttel-Reepen, 1900; weiteres über das Sehen der Honigbiene 1903 pag. 93 f.

die Arbeiten von Forel und besonders die v. Buttel-Reepens umfassende Auskunft, und der erstgenannte wies nach, dafs Plateau sich durch das Gedächtnis der Tiere über die Bedeutung der Farbe habe täuschen lassen.

Wenn wir eine von zahlreichen Bienen besuchte, bereits einige Tage in Blüte stehende Pflanze beobachten, so werden wir fast stets eingeflogene Individuen vor uns sehen, Individuen also, für welche das Vorhandensein der Blumenfarbe für das Wiederauffinden der Sammelstelle nach Rückkehr vom Stocke keine besondere Bedeutung mehr hat, da ihnen die Konfiguration des Weges, den sie mehrmals geflogen sind, genügend sichere Anhaltspunkte bietet, eine bestimmte Stelle leicht wieder aufzufinden. Überwachen wir aber eine Pflanze von der ersten Stunde des Aufblühens an, so würden wir Bienen beobachten können, welche nur der weithin leuchtenden Farbe folgend herbeikämen. Wir wollen diese Individuen gegenüber den eingeflogenen als Neulinge bezeichnen.[1])

Auf den Unterschied zwischen solchen Neulingen und eingeflogenen Bienen will ich kurz eingehen, weil eine Vernachlässigung desselben unbedingt zu Widersprüchen führen mufs und weil einer solchen Vernachlässigung auch die an der Farbentheorie geäufserten Zweifel entspringen.

Wenn man an einer von Bienen gut besuchten Pflanze sämtliche Blüten mit Blättern verhüllt, so werden dennoch die Bienen nach nicht langer Zeit die Blüten wieder auffinden. Dabei ist zweierlei zu beachten, erstens dafs die kurz vorher abgeflogenen Individuen überhaupt, also zur Pflanze zurückkehren, zweitens dafs die Blüten wieder gefunden werden.

Dafs die Tiere wiederkehren, auch wenn die Farben inzwischen verdeckt werden, ist kein Beweis gegen die Farbentheorie, sondern ein Beweis für den Ortssinn der Bienen. Denn wie besonders v. Buttel-Reepen zeigte, ist der Ortssinn der Honigbiene ganz aufserordentlich entwickelt, und wir haben es in einem solchen Falle eben mit eingeflogenen Tieren zu tun, denen nicht nur die Blüten und Farben der besuchten Pflanze, sondern auch der Standort derselben aufs genaueste bekannt ist. Daran ist nun, nach allem, was vom Geruchssinn der Honigbiene feststeht, gewifs nicht zu denken, dafs die nach der Verhüllung der Blüten aus der Ferne ankommenden Bienen durch den Geruch der Blüten herbeigezogene Neulinge seien; es kann sich

1) Diesen Ausdruck benutzte auch Giltay (l. c. pag. 373); die auf eine bestimmte Sammelstelle eingeflogenen Bienen nennt er „Habitués“.

in einem solchen Falle nur um zurückkehrende Bienen handeln, um eingeflogene Exemplare. Schon ein Achtgeben auf das Benehmen der Tiere im Anfluge an die Pflanze würde uns zeigen, dafs es nicht Neulinge sind. Eine eingeflogene Biene kennt die Pflanze in allen ihren Teilen, d. h. sie hat ein ganz bestimmtes Benehmen in der Nähe derselben. Als ich eine von Bienen stark besuchte Rudbeckia laciniata längere Zeit beobachtet und das Benehmen der Tiere auf dieser Pflanze kennen gelernt hatte, sah ich ein Exemplar herbeifliegen, das sich in einer auffallenden Art auf das äufsere Ende des Kelches eines Köpfchens setzte, dort herumlief und dann wieder abflog. Alle Rudbeckia-Bienen dagegen flogen in der Regel mitten auf den Kelch und krochen unverzüglich auf den Nektar spendenden Scheibenblütenkegel zu, falls sie nicht auf diesen selbst anflogen. Es geht daraus hervor, dafs jenes Exemplar keine auf Rudbeckia eingeflogene Biene gewesen war.

Wenn also eine Pflanze mit verhüllten Blüten noch von fernfliegenden Bienen aufgesucht wird, so liegt das nicht daran, dafs die Farbe der Blüten beim Anlocken von Bienen keine Rolle spielte (denn Neulinge werden in der Tat so angelockt), sondern die Erklärung ergibt sich daraus, dafs die von ferne herankommenden Tiere eingeflogene sind, d. h. solche Individuen, welche bereits vor der Verhüllung der Blumen auf der Pflanze gesammelt hatten und welche daher nicht nur die Blüten, sondern auch den Ort der Pflanze kennen. Bethe (l. c. pag. 67) schob einen beweglichen Bienenstock, dessen Insassen eifrig ein- und ausflogen, plötzlich um ein gröfseres Stück (2 m) aus seiner gewöhnlichen Stellung zurück. Die Folge war, dafs sich ein dichter Knäuel zurückkehrender Bienen an der Stelle bildete, wo sich für gewöhnlich das Einflugsloch des Stockes befunden hatte.

In überzeugender Weise hat v. Buttel-Reepen diese merkwürdige Erscheinung aus dem hochentwickelten optischen Orientierungsvermögen und aus dem Ortssinne der Honigbiene abgeleitet. Ich verweise auf die eingehenden Darlegungen und Versuche dieses Forschers, welche auf das Unzweideutigste lehren, dafs aus dem Benehmen eingeflogener Bienen (und vermutlich gilt das auch für andere Insekten, gewifs für Hummeln und Wespen), nicht ohne weiteres Schlüsse auf die Bedeutung der Blumenfarben gezogen werden dürfen.

Aus welchen Gründen dagegen die zurückkehrenden oder auf der Pflanze inzwischen verbliebenen Bienen die eingehüllten Blüten wieder auffinden, das ist eine besondere, nur von Fall zu Fall kon-

trollierbare Frage. Es kommt dabei ganz auf die Pflanze, auf die Art der Verhüllung und andere besondere Bedingungen an. Erfahrungen an Rudbeckia lassen mich nicht bezweifeln, dafs die eingeflogenen Bienen nicht nur auf den Ort der Pflanze, sondern auch auf bestimmte Teile derselben eingestellt sind und dafs ihnen auch etwa ein Blütenstiel ebensogut wie die Farbe den Ort der Blüten sozusagen verrät. Die Tiere haben an jeder Pflanze ganz bestimmte Anflugsstellen und ganz bestimmte Merkmale, deren assoziative Wirkung ihre Bewegungen leitet. Betreffs der Versuche von Plateau an Dahlia vergleiche man die Nachuntersuchungen Forels (l. c.), aus denen hervorgeht, dafs in diesem Falle Gedächtnis und optische Orientierung das Auffinden der verdeckten Blüten ermöglichten.

Auf Grund der Untersuchungen v. Buttel-Reepens und Forels kann der Satz, dafs es die Farben der Blüten sind, welche die Bienen herbeilocken, nur in dem Sinne verstanden werden, dafs die Blumenfarben zwar die Ursache dafür sind, dafs Bienenbesuch überhaupt stattfindet, dafs er aber nur ganz bedingte Giltigkeit hat für solche Bienen, welche, einmal herbeigelockt, die Pflanze dauernd weiter besuchen. Oder mit anderen Worten: die Farben ziehen die Bienen herbei, aber sie sind nicht notwendig, um die einmal herbeigelockten Tiere zur Wiederkehr zu veranlassen, weil auf die eingeflogene Biene aufser der Farbe noch andere Orientierungssignale für das Auffinden der bereits besuchten Pflanze einwirken. Die Farbe ist notwendig für das Herbeilocken der Neulinge, der suchenden Bienen,[1]) nicht unbedingt für die einmal eingeflogenen Individuen.

Ist es nun gewifs, dafs eine buntblumige Pflanze, deren Kronenblätter vom Beginne des Aufblühens an systematisch entfernt werden, keinen oder nur einen sehr unzulänglichen und ganz auf Zufall beruhenden Bienenbesuch sich würde verschaffen können (vgl. Gil-

---

1) Das gilt für Farbenblumen; indessen ist nicht zu vergessen, dafs auch Pflanzen mit sehr verdeckten und unscheinbaren Blüten (z. B. Ampelopsis, Rhamnus frangula) oft sehr stark von Bienen besucht werden. Nach dem, was über den Geruchssinn der Bienen bekannt ist (vgl. v. Buttel-Reepen, Forel), kann eine Fernanlockung durch den Geruch anscheinend nicht angenommen werden. Vielleicht handelt es sich hier um zufälliges Finden von seiten einzelner, denen andere folgen (man denke an die „Spurbienen“). Darwin (l. c. pag. 405 f.) beobachtete, dafs bunte Blüten (Linaria cymbalaria u. a.) erst von dem Momente an stark besucht werden, wo sie beginnen Nektar abzusondern. Sollte nicht der Nektargeruch der ersten heimkehrenden Besucher andere, noch nicht eingeflogene Individuen veranlassen, ihnen beim nächsten Ausfluge zu folgen?

tay, l. c.), so sind doch mit den Ursachen der Fernanlockung noch nicht diejenigen Bedingungen ohne weiteres aufgedeckt, welche der Biene bei ihrem Fluge von Blüte zu Blüte an derselben Pflanzenart, sei es derselben oder nah benachbarter Pflanzenstöcke, die Orientierung vermitteln.

Man wird zu der Ansicht geneigt sein, dafs, wie die Fernanlockung, so auch der Flug von Blüte zu Blüte durch die Farbe bestimmt werde. Darwin (l. c. Kap. XI) folgerte das z. B. daraus, dafs die Blüten von Lobelia erinus, wenn man die grofse, blau gefärbte Unterlippe wegschneidet, sofort nicht mehr besucht werden, während der Besuch der intakten Blumen fortdauert. Ich habe diesen Versuch bisher noch nicht wiederholen können; die Beobachtung ist gewifs richtig und läfst sich an jeder anderen Pflanze wiederholen (siehe unten). Ebenso gewifs aber ist, dafs nach nicht langer Zeit, nach einigen Stunden schon, sich in den meisten Fällen zunächst einige, nach und nach mehr Bienen finden werden, welche nun auch die kronenlosen Blüten besuchen, und zwar zunächst sehr eifrig, da diese Blüten infolge vorübergehender Vernachlässigung mehr Nektar enthalten als die fortwährend beflogenen. Denn die Biene akkommodiert sich sehr schnell an geänderte Bedingungen, sie lernt, wie man wohl mit einiger Vorsicht sagen darf; v. Buttel-Reepen hat dafür zahlreiche schöne Beweise erbracht, und ich habe am Schlusse dieses Aufsatzes einen Einzelfall ausführlich beschrieben, aus dem ein Einblick in den Prozefs dieser Akkomodation zu gewinnen ist.

Aus einem Versuche, wie ihn Darwin mit Lobelia ausführte, wird man sowohl für wie gegen die Farbentheorie Schlüsse ziehen können. Beobachtet man kürzere Zeit, so wird man sehen, dafs die kronenlosen Blüten von dem Momente an nicht mehr beflogen werden, wo man sie der farbigen Blumenblätter beraubte; folglich, wird man sagen, ist die Farbe notwendige Bedingung des Besuches. Dehnt man die Beobachtung auf längere Zeit aus, so wird man bald einige Bienen sehen, welche von den intakten Blüten auf die kronenlosen überfliegen und auch hier anhaltend saugen oder Pollen sammeln. Aus dieser Erscheinung wird man den entgegengesetzten Schlufs ziehen, dafs die Farbe gleichgültig sei, wenigstens für den Flug von Blüte zu Blüte der gleichen Art, also beim Fluge auf kurze Entfernungen. Man wird diesen Schlufs gestützt sehen durch die andere Tatsache, dafs die Bienen verschiedenfarbige Varietäten derselben Art durcheinander besuchen, wie Darwin (l. c. Kap. XI) z. B. für Dictamnus (rot und weifs) angibt und wie es sich bezüglich Honigbienen und verschiedener

Hummelarten z. B. an Althaea rosea (schwarz und rot) beobachten läfst. Ferner zeigt sich, dafs Bienen, welche auf Crataegus macracantha Nektar sammeln, in den meisten Fällen nicht auf die ebenfalls weifsen, sehr ähnlichen, aber ganz anders duftenden, zwischen die Crataegus-Dolden gesteckten Blüten der Deutzia Lemoini übergehen [1]) und dafs die auf Deutzia Nektar saugenden Individuen sich bezüglich Crataegus umgekehrt verhalten. Das alles legt die Vermutung nahe, dafs es der Geruch der Blüten sei, welcher die Bienen von einer Blüte zur anderen leitet, weil sich nur darin eine übereinstimmende Bedingung für diese sich widersprechenden Erscheinungen darzubieten scheint. Denn nach der Farbentheorie ist dieses Verhalten nicht verständlich, und ein anderes in die Ferne reichendes Sinnesorgan als das des Geruches ist bei den Bienen aufser dem Auge nicht bekannt. Aber man weifs, dafs das Geruchsvermögen der Honigbiene und wahrscheinlich auch der Bombusarten anscheinend nur auf sehr kurze Strecken, die nach Millimetern zu berechnen sind, reicht.[2]) Die Widersprüche müssen sich deshalb auf einem anderen Wege lösen. In den unten mitgeteilten Versuchen hoffe ich einiges zum Verständnis dieser Frage beitragen zu können.

Man wird, um das Verhalten der Bienen an den Blüten zu beobachten, in der Regel möglichst stark oder wenigstens gut besuchte Pflanzenstöcke auswählen. Aber gerade deshalb ist es, wie ich oben auseinandersetzte, unbedingt notwendig zu beachten, dafs man es in solchen Fällen stets mit längst auf die Pflanze und ihre Blüten eingeflogenen Tieren zu tun haben wird und dafs man zu völlig falschen Schlüssen kommt, wenn man diesen Umstand vernachlässigt.[3]) Denn das Gedächtnis und das Lernvermögen spielen eine sehr wichtige Rolle in dem Verhalten dieser Insekten. Auf eingeflogene Bienen beziehen sich auch die hier zu besprechenden Beobachtungen, welche im Sommer 1904 ausgeführt wurden. Sie erlauben auf das Verhalten von Neulingen nur einen indirekten Schlufs; denn wenn man mit solchen experimentieren wollte, wäre ein Pflanzenstock zu benutzen, der von allen seiner Art im Sammelbereich eines Volkes zuerst zu blühen begänne, und man hätte zu untersuchen, wie sich solche Bienen verhalten, welche, von den Blüten aus der Ferne herbeigezogen, zum ersten Male von der zu-

---

1) Vgl. den ersten Aufsatz dieser Reihe, Abschnitt 6 pag. 322.

2) Vgl. v. Buttel-Reepen, Forel, Lubbock und die unten erwähnten Versuche an Rudbeckia mit Heliopsiskegeln.

3) Wie bereits Forel und Giltay hervorgehoben haben.

nächst beflogenen Blüte auf die folgenden übergehen. Solche Versuche lassen sich aus naheliegenden Gründen sehr schwer ausführen, um so mehr, wenn man keine selbstüberwachten Bienenstöcke zur Verfügung hat.

Im Folgenden werde ich den Flug der Biene vom Stocke zur Pflanze als „Fernflug", den Flug von einer Blüte einer Pflanzenart zur andern als „Blütennahflug" bezeichnen.

Wie v. Buttel-Reepen eingehend darlegte, findet der Fernflug auf bestimmte Wege eingeflogener (und auch erstmalig ausfliegender) Bienen ausschliefslich durch optische Orientierung statt und, wie wir oben sahen, haben die Farben der Blüten solcher Pflanzenstöcke, auf deren Ort die Bienen einmal eingeflogen sind, keine entscheidende Bedeutung mehr für das Wiederfinden dieser Pflanzen, weil die optische Orientierung durch die Umgebung und das Gesamtaussehen der Pflanze mitbestimmt ist, so dafs die Farbe der Blüten nur ein Merkmal unter mehreren anderen ist. Denn vermutlich würden die Bienen auch dann an die Sammelstelle zurückkehren, wenn während ihrer Abwesenheit, etwa über Nacht, die ganze Pflanze entfernt worden wäre, wofür sich Analogien anführen liefsen.[1]) Ich will aber noch einmal hervorheben, dafs alle Neulinge, alle erstmalig eine bestimmte Farbenblume aufsuchenden Bienen durch die Farbe angelockt werden; erst bei Wiederholung des Fluges vom Bienenstande zur Pflanze tritt die Bedeutung der Farbe sehr zurück, weil die Tiere schon nach kurzer Zeit, vielleicht schon nach dem ersten Besuche, mit allen Gegenständen ihrer Flugbahn vermöge ihres „guten Gedächtnisses" völlig vertraut sind.

Meine Versuche mit Ophrys machten mir besonders die Frage nach den Bedingungen des Blütennahfluges wichtig; denn betreffs der zu untersuchenden „Ophrys-Mimicry" war es notwendig zu wissen, ob auch beim Nahfluge die optische Orientierung das wesentliche Hilfsmittel beim Auffinden der Blüten sei.

Jedem Beobachter des Bienentreibens an den Blüten ist bekannt, mit welcher Sicherheit diese Tierchen von Blüte zu Blüte fliegen, mögen sie von vorn, von der Seite oder von hinten her an sie heranfliegen; jedermann kann leicht bemerken, wie sicher und genau sie

---

1) So entfernte z. B. Giltay an einem gut besuchten Beete von Papaver rhoeas sämtliche Blüten: „So wie ich es erwartete, schreibt er, kommen die Habitués zu dem Feldchen, wovon die Blüten fortgenommen worden waren, wieder zurück, sofern sie nicht dort blieben, und suchen einige Zeit überall herum, ohne natürlich zu finden, was sie suchen" (l. c. pag. 399).

im allgemeinen nicht zu der besuchten Pflanze gehörige Blüten vermeiden, selbst wenn die verschiedensten und ähnlichsten Blumen durcheinander wachsen.[1]) Aber andererseits sahen wir, dafs verschiedenfarbig blühende Varietäten derselben Art durcheinander besucht werden, was den Anschein einer Orientierung durch den übereinstimmenden Geruch der Blüten erweckt.

Die im folgenden mitgeteilten Beobachtungen sollen einen vorläufigen Beitrag liefern zur Feststellung der Orientierung der Bienen beim Blütennahfluge, beim Fluge der Biene von einer Blüte zur anderen auf derselben Pflanzenart. Ich möchte das vorliegende Problem mit folgenden Worten kurz ausdrücken: An welchen Merkmalen erkennen die Bienen die Blüten der gerade beflogenen Pflanze und wie unterscheiden sie dieselben von anderen Blüten?

Ich hoffe die zu diesem Zwecke angestellten, noch wenig ausgedehnten Versuche in den nächsten Sommern vervollständigen und verbessern zu können.

Schliefslich ist über die Blütenstetigkeit der Honigbiene noch einiges vorauszuschicken. Man bezeichnet damit einerseits den Umstand, dafs die Biene, wenn sie sich auf einer bestimmten Pflanze aufhält (in der Regel [2])) nur die Blüten dieser Art ausbeutet; andererseits die Erscheinung, dafs sie auf einer Pflanzenart gewöhnlich so lange sammelt, bis sie dort nichts mehr findet.[3]) Erst dann geht sie auf eine andere Art über.[4]) Doch scheint bezüglich dieser letzteren Verhältnisse noch nicht alles geklärt zu sein, z. B. was den Wechsel zwischen Nektar- und Pollenblüten betrifft. Es ist auch zu beachten, dafs die einzelnen Individuen in manchen Fällen (bei sehr grofsen oder sehr blütenreichen Pflanzen) nur bestimmte Bezirke an einer Pflanze auszubeuten scheinen und wenn sie in ihrem Bezirke nichts mehr finden, nicht in einen anderen derselben Pflanze, sondern auf eine neue Art übergehen.[5]) Auch darüber scheint nichts bekannt zu

---

1) Vgl. die Angaben über Blütenstetigkeit im Aufsatze über Ophrys (Abschnitt 6).

2) Ausnahmen vgl. im ersten Teil dieser Untersuchungen (Abschnitt 6).

3) Übrigens scheint die Blütenstetigkeit der Honigbiene nicht nur von den Witterungsverhältnissen und dem Zustande der Blüten abzuhängen, sondern auch von dem des Volkes, ob es stark oder schwach, viel oder wenig Vorrat hat (?).

4) Die Blütenstetigkeit der Honigbiene ist also gegenüber gewissen anderen Apiden (z. B. Andrena florea) als temporär zu bezeichnen.

5) Vgl. unten über Bienen auf Rudbeckia.

sein, ob eine Biene während der Gesamtzeit ihrer Sammeltätigkeit die Blüten mit ähnlichen Farben bevorzugt, nämlich die Farbennuance der Pflanze, auf welcher sie zuerst begonnen hatte zu sammeln.

Jene Blütenstetigkeit, welche die Biene bei einem bestimmten Besuche einer Pflanzenart zeigt und die darin zum Ausdrucke kommt, dafs sie während der Zeit dieses Besuches nur Blüten einer Art befliegt, könnte man für blütenbiologische Zwecke vielleicht als „monodrome Blütenstetigkeit“ bezeichnen. Dagegen könnte man von einer „polydromen Blütenstetigkeit“ dann sprechen, wenn die aufeinanderfolgenden Ausflüge derselben Individuen (was sich durch Zeichnung der Tiere feststellen läfst) stets auf die gleiche Pflanzenart gerichtet sind, so lange diese genügende Mengen von Nektar oder Pollen liefert. Ein Insekt, welches nach Erschöpfung einer Pflanzenart zu einer anderen übergeht, ist „temporär blütenstet“ gegenüber solchen, die überhaupt nur auf einer Art sammeln (wie z. B. Andrena florea).

Mir scheint nun aus meinen Versuchen hervorzugehen, dafs es in jedem Falle ganz bestimmte Merkmale sind, an denen die Biene die Zugehörigkeit einer Blüte zu der von ihr besuchten Pflanze erkennt, wenn man so sagen darf, und ich will deshalb diese Abhängigkeit von bestimmten Merkmalen die Einstellung der Biene im Blütennahfluge nennen. Im Zusammenhange mit dieser Einstellung steht die monodrome Blütenstetigkeit, indem die Biene nur Blüten mit bestimmten, nämlich mit solchen Merkmalen besucht, auf welche sie sich von Anfang an eingeflogen hatte. Aus der Umschaltbarkeit der Einstellung aber erklären sich, zum Teile wenigstens, wie ich glaube zeigen zu können, die obengenannten Widersprüche. Diese Umschaltbarkeit aber beruht auf einem sehr ausgeprägten Lernvermögen der Honigbiene, welches sie instand setzt, sich an neue Merkmale schon vorher besuchter Blüten zu akkomodieren. Dagegen ist das Verharren in der einmal angenommenen Einstellung ein Ausdruck derjenigen Fähigkeit der Biene, die wir der Kürze wegen als Gedächtnis bezeichnen können und welche ebenfalls in starkem Mafse entwickelt ist. Einige prägnante Beispiele für die Einstellung der Honigbiene seien erwähnt. Hermann Müller (1873, pag. 172) beobachtete an Malva silvestris folgendes: „Nachmittags, wann die Blüten sich zu schliefsen begannen, sah ich sehr oft Honigbienen an noch frischen, aber schon zugedrehten Blumen[1]) aufsen am Kelche herumklettern, den Rüssel der Reihe nach hinter die fünf Kelchblätter stecken und

1) Die Blüten öffnen sich morgens wieder.

so von aufsen die Honigbehälter entleeren. Einige Male sah ich sogar Bienen, welche mehrere zugedrehte Blüten nach einander von aufsen her angesaugt hatten, dieses Verfahren auch an den nächsten noch offenen Blüten, an die sie gelangten, fortsetzen.“ Die Bienen behielten also selbst bei dieser anormalen Besuchsweise die einmal eingeschlagene Sammelweise bei. Einen ganz ähnlichen Fall sah ich bei Lamium galeobdolon, wo eine Anzahl von Bienen nur die Nektarreste der jungen Fruchtkelche ausbeuteten, während sie den Blüten aus dem Wege gingen. Symphytum officinale vermag die Honigbiene wegen ihres zu kurzen Rüssels nur durch die von Hummeln in den unteren Teil der Kronröhre gebissenen Löcher auszusaugen; beobachtet man sie längere Zeit an dieser Pflanze, so wird man sie stets direkt zur unteren Partie der Blüte eilen sehen, sehr selten nur bemerkt man, dafs eine flüchtig versucht, von vornher in die Krone hineinzukommen. In allen diesen Fällen liegt Einstellung auf ganz bestimmte Merkmale oder Gruppen von Merkmalen vor. Es wird sich ergeben, dafs nicht die Bevorzugung der Farbe, sondern die zwar normale, aber, in einem anderen Sinne, zufällige Einstellung auf die Unterlippe der Lobelia erinus bei der Darwin'schen Beobachtung als der Grund für das Übersehen der entkronten Blüten angesehen werden mufs. Individuen, welche sich auf die letzteren eingestellt hätten, würden umgekehrt die intakten Blüten übersehen resp. vermieden haben. Auch aus dem Benehmen eingeflogener Bienen beim Blütennahfluge lassen sich keine gültigen Beweise für die Farbentheorie ableiten, weil hier noch andere Bedingungen in Betracht zu ziehen sind; die Farbe hat auch hier nur relative Bedeutung.

2. Über die Orientierungsmittel der Honigbiene beim Auffinden von Blüten derselben Pflanzenart.

In diesem Abschnitte möchte ich an einigen Versuchen zeigen, welche Rolle beim Blütennahfluge verschiedene Merkmale farbiger Blüten für das Eintreten des Bienenbesuches spielen und wie sich diese Merkmale zu einander verhalten.

Versuche an Anoda triloba Cav. (Juli 1904).

Die Pflanzen bildeten einen grofsen, etwa 70 cm hohen blütenreichen Busch im Malvaceenbeete des botanischen Gartens. Die Blüte ist etwa 5 cm breit, trichterförmig und der von Malva alcea ähnlich, aber mehr ins Violette gehend. Sie wurde von Bienen (Apis) gut besucht. Die Zeit der Beobachtungen betrug 30—45 Minuten.

I. Zwei Blüten werden des weifsen Antherenbüschels, den die Tiere vielfach als Stützpunkt beim Saugen benutzen, beraubt; der Blumentrichter einer Blüte wird durch tiefe Keilausschnitte dreizipfelig gemacht; von einer anderen Blüte werden die Blütenblätter im halben Umfange völlig entfernt. Sämtliche so veränderte Blüten werden wie normale weiter besucht.

Es geht daraus hervor, dafs diese Gestaltveränderungen einflufslos auf den Besuch sind. In allen Fällen blieb die Farbe der Krone bestehen, konnte also als Signal wirksam sein.

II.a) Eine Blüte wird sämtlicher Blütenblätter vollständig beraubt: Der Besuch hört sofort auf. Nachdem ein Blütenblatt wieder angesteckt worden ist, beginnt der Besuch von neuem.

b) Von einer Blüte werden die Kronblätter entfernt und durch eine aus gelbem Seidenpapier hergestellte künstliche Krone ersetzt: der Besuch hört sogleich auf. Er beginnt wieder, als natürliche Kronblätter in normaler Lage hineingesteckt worden sind.

c) Die Krone einer Blüte wird auf ein Drittel gekürzt, so dafs ein kleiner weifslicher Blütentrichter mit schwach rötlichem Rande übrig bleibt: der Besuch geht weiter.

d) Nach einigen Stunden werden auch völlig kronenlose Blüten besucht, doch seltener als die anderen.

Diese Versuche bestätigen, dafs die Farbenkrone ein wichtiges Merkmal ist für den Nahflug der auf die normalen Blüten eingeflogenen Bienen. Es ist aber auch der weifsliche Blütengrund dabei beteiligt, wie aus IIc hervorgeht (vgl. unten über Althaea), oder es genügte der schmale, noch schwach rötliche Rand des Rudimentes als Signal.

Die Besucher der Pflanze sind also, nachdem sie als Neulinge durch die Gesamtwirkung der Blüten herbeigelockt worden sind, beim Nahfluge von Blüte zu Blüte hauptsächlich auf die Farbe der Krone eingestellt. Mögen sie die Krone von hinten her, von der Seite oder von vorne sehen, die Farbe genügt, sie zum Anfluge zu veranlassen. Ja, diese Assoziation zwischen Farbe und Anflug ist so fest, dafs selbst künstliche Hemmnisse im Inneren der Blüte überwunden werden (vgl. Vers. III). Hängt man ein dünnwandiges Becherglas auf einem Stabe über eine Blüte, so fliegen gelegentlich Tiere auf diese Blüte zu und stofsen dabei an das Glas. Doch läfst sich (IId) die natürliche Einstellung der Tiere auf die Farbe verändern, weil die Bienen, welche zufällig auf eine kronenlose Blüte anfliegen,

in den längere Zeit nicht beflogenen Rudimenten reichlich Nektar finden, was genügt, eine neue Assoziation in ihrem Centralorgane zu erzeugen. Aus der Möglichkeit und verhältnismäfsigen Leichtigkeit dieser Umschaltung, resp. der Neugewinnung von Merkmalen für die Nektarquelle, folgt aber nicht ein Mangel des Farbensinnes, sondern vielmehr das Vorhandensein eines entwickelten Vermögens zu schneller Neueinstellung und des Gedächtnisses, worauf Forel ausdrücklich hinwies (l. c. pag. 32).

Andreae (l. c. pag. 28 f.) zitiert einen Versuch Plateaus, wonach entkronte Blüten der Pollenblume Papaver orientale wie die normalen Exemplare sehr stark besucht wurden, und fügt erklärend hinzu: den Tieren fiel die Farbe „schon von weitem in die Augen, in der Nähe wurden sie dann durch die Gestalt des Androeceums und des Gynoeceums angelockt und besuchten diese dann eben darum so zahlreich, weil sie ihnen zugänglicher waren als die mit der Korolle bekleideten Staubblatt- und Fruchtblattwirtel". Ich glaube man wird hinzufügen können: den Bienen war das Bild der auffallenden Fruchtknoten und schwarzen Staubgefäfse ebenso stark eingeprägt wie die Farbe der Kronen, es bestanden für sie an diesen Blüten zwei Merkmale (resp. Merkmalsgruppen), was eben durch das Experiment erst zutage tritt. Die Bienen kannten, wenn man so sagen darf, Fruchtknoten und Staubbeutel schon aus der normalen Blüte, auf die sie sich eingeflogen hatten, und erkannten sie infolgedessen auch ohne Farbenhintergrund wieder. Bienen, welche sich von vornherein auf kronenlose Blüten eingeflogen hätten, würden sich vermutlich auch bald an kronentragende gewöhnen.[1])

III.a) In zwei antherenlose Blüten der Anoda wurden gelbe, in zwei andere karminrote, in der Mitte mit einem 2 mm weiten Loche versehene Papierscheibchen eingesetzt, welche etwa das untere Drittel der Blüte abschlossen: ein Teil der Bienen vermeidet diese Blüten, andere setzen sich kurze Zeit auf das Papier und fliegen dann wieder ab; viele dagegen suchen, oft sekundenlang, lebhaft auf dem Papier umher. Eine Anzahl von letzteren gelangt vom Rande oder von der Centralöffnung des Papierscheibchens her zum Nektar, der rings um die Säule am Grunde der Blüten in fünf Nektarien gebildet wird.

b) Aus drei Blüten werden die Antherensäulen entfernt und in jede eine männliche Bryoniablüte gesteckt (Bryonia wurde zu

1) Man vgl. hierzu die schönen Versuche Giltays an Papaver rhoeas, besonders Versuch 6, l. c. pag. 396 f.

dieser Zeit stark von Bienen besucht): die Bienen verhalten sich wie bei IIIa, einige vermeiden, andere gelangen, oft unter anhaltenden Bemühungen, vom Rande des Fremdkörpers her zum Blütengrunde.

Diese Versuche (IIIa und b) beweisen die aufserordentlich feste Assoziation zwischen dem Merkmal der Kronenfarbe und der Anflugsreaktion. Wenn die Tiere bereits in der Blüte sitzen, könnte das Merkmal des Duftes und vielleicht auch Nektarwitterung hinzukommen und die besonderen Bemühungen, zum Blütengrunde zu kommen, veranlassen. Ein entsprechender Versuch Forels (l. c. pag. 27) mag hier Erwähnung finden. Auf einem gut besuchten Dahlia-Beete wurden an vier Köpfen die gelben Centren, welche die Nektar produzierenden Blüten enthalten, mit Rebblättern verdeckt: „die Bienen flogen oft zu den Dahlias, verliefsen sie aber gleich wieder; einigen jedoch gelang es unter dem Blatt zum Herz zu kommen.“ An einem Köpfchen wurden die Randblüten verdeckt: „sie wurde, wie die ganz offenen, weiter besucht“. Auch dieser Versuch zeigt einerseits die feste Assoziation zwischen Anflugsreaktion und bestimmten Merkmalen, andererseits, dafs in der normalen Einstellung (auf die intakten Köpfe) zwei wirksame Merkmale vorhanden sind, von denen jedes so fest mit Anflug verknüpft ist, dafs es allein genügt, ihn zu veranlassen. Wäre nur das zweite Experiment, Verdeckung der Randblüten, vorgenommen worden, so hätte man den falschen Schlufs ziehen können, dafs sie bedeutungslos seien; die Umkehrung zeigt das Gegenteil und dafs das Sehen des Blütenrandes (falls die Blüte vom Laube der einzelnen Pflanze verdeckt sein sollte), genügt, einen Besuch zu vermitteln. Für die Fernanlockung von Neulingen aber kommt die Bedeutung des Farbenkontrastes zwischen Rand und Centrum noch hinzu. Übrigens ist es nicht ausgeschlossen, dafs in solchen Fällen einige Individuen mehr auf den Rand, andere mehr auf das Centrum eingestellt sind. Bei Anoda triloba ist, wie aus unseren Versuchen hervorgeht, das natürliche Bestimmungsmittel oder Merkmal für den Flug von Blüte zu Blüte die farbige Krone; der Nahflug erfolgt normalerweise vermittelst optischer Orientierung an der Farbe. Aus der Tatsache, dafs auch entkronte Blüten nach einiger Zeit wieder beflogen werden, darf auf die Bedeutungslosigkeit des Farbensignales nicht geschlossen werden, weil es sich dabei um eine Neueinstellung handelt; aus dem Weiterbesuche gekürzter Kronen, bei denen die charakteristische Farbe dabei fast völlig fehlt, deshalb nicht, weil die Bienen

auch auf den weifsen Blütengrund von vornherein eingestellt sein können, da beide Merkmale normalerweise stets zusammen einwirken. Normalerweise verknüpfte Merkmale vermögen aber auch isoliert dasselbe zu leisten, wie besonders die erwähnten Versuche von Plateau (Papaver) und Forel (Dahlia) beweisen.

Versuche an Bryonia dioeca (Juli 1904).

Die Blüten haben fünf Kronblätter, welche in der unteren Hälfte verwachsen sind und im Grunde den Nektar absondern. Die männlichen Blüten haben einen Durchmesser von etwa 16 mm, sie sind unscheinbar weifslich, schwach ins Grünliche gehend; das Centrum ist gelb und wird von den dicht aneinander stehenden Antheren gebildet, es hat einen Durchmesser von 4 mm. Die nur 6—7 mm breiten weiblichen Blüten haben dieselbe Farbe und zeichnen sich durch ein 2 mm breites smaragdgrünes Narbenbüschel aus. Beide Blüten werden besucht.

Die Pflanze wuchs an einem ungefähr nach Osten gewandten Gitterwerk und bildete eine mindestens 2 m breite und ebenso hohe, mit unzählichen Blüten besetzte Wand und wurde bis Mittag von Hunderten von Honigbienen und zahlreichen Hummeln (Bombus terrestris und hypnorum) wochenlang besucht. Beobachtungszeit jedesmal 30 Minuten.

I.a) Aus Seidenpapier wurde je ein gelber, roter, blauer und grüner Ring [1]) hergestellt in der Gröfse, dafs beim Aufsetzen auf die männlichen Blüten das gelbe Antherenfeld und die Spitzen der Blütenblätter frei blieben. An vier etwa 20 cm voneinander entfernten Blüten (♂) wurden die Ringe mit Insektennadeln angesteckt. Es kamen nur Bienen zur Zählung, welche von anderen Blüten kommend von vornher auf die Blüten mit den Ringen anflogen und normal sogen, welche also die Farbenringe gesehen haben mufsten.

Während der ersten halben Stunde wurde Gelb 17-, Rot 1-, Blau 8- und Grün 6mal in der angegebenen Weise beflogen.

b) Ebensolche rote Ringe, welche aber so breit waren, dafs sie die Blütenblätter völlig verdeckten, wurden bei schwachem Fluge 8mal direkt von vorn beflogen.

---

1) Die hier und unten verwendeten Farben waren etwa: ein helles Zitronengelb, ein Karminrot von der Blütenfarbe des Dianthus carthusianorum, dunkles Glockenblumenblau und mattes Blattgrün.

II.a) Das Antherenfeld von je zwei Blüten wurde mit 4 mm breiten Papierscheibchen von gelber, roter und blauer Farbe bedeckt. Anflug von vorn und normales Saugen: bei Gelb 6-, Rot 4-, Blau 4mal in 30 Minuten. Der Besuch ist schwächer als bei freien Blüten.

b) Vier Blüten wurden der Antheren beraubt, so dafs das gelbe Mittelfeld fehlte: in derselben Zeit 11mal besucht.

c) Von einigen Blüten wurden die Blütenblätter entfernt: der Besuch läfst stark nach.

Man hätte vermuten können, dafs die Verdeckung der weifslichen Krone durch ganz andere Farben den Besuch aufhören lassen würde; aber wenn die Beobachtung das Gegenteil lehrt, so folgt daraus doch nicht die Bedeutungslosigkeit der Krone für den Besuch der Blüte im Nahfluge. Wenn man bei dem Resultate dieser Versuche zunächst an Duftanlockung denken wollte, so spräche doch, abgesehen von anderen Gründen (vgl. z. B. Andreae l. c. pag. 29), das sofortige Nachlassen des Besuches bei kronenlosen (II c) und die kaum geschwächte Fortdauer desselben bei antherenlosen Blüten (II b) entschieden dagegen. Diese Versuche zeigen vielmehr deutlich, erstens dafs verschiedene Merkmale (Krone, Antherenfeld) zusammen beim Anfluge auf die normale Blüte wirksam sind, weil sie von Anfang an gemeinsam wahrgenommen werden, zweitens dafs solche im „Gedächtnis“ der Biene fest verkoppelten Signale auch isoliert die Anflugsreaktion auszulösen vermögen, weil jedes für sich mit dieser Reaktion assoziiert ist, drittens dafs diese Verknüpfung zwischen jedem der beiden Merkmale (Krone, Antherenfeld) so fest ist, dafs die Verdeckung eines derselben selbst durch völlig heterogene Farben keinen grofsen Einfluſs auf die Frequenz der Besuche gewinnen kann.

Es ist übrigens bemerkenswert, dafs das grüne Papier nicht viel anders wirkte als das sehr auffällige Blau (I a) oder Rot (I b). Der starke Besuch von Gelb (I a) scheint mir für die Beteiligung des gelben Antherenfeldes beim Besuche zu sprechen; bei Rot und Blau mufste die Farbe des letzteren durch Kontrast gehoben sein, so dafs es seine Wirkung auf die Tiere trotz der fremden Farben nicht verlor.

Versuche an Rudbeckia laciniata (Juli 1904).

Die Pflanzen standen im Kompositenbeete und bildeten einen blütenreichen Busch von etwa 150 cm Höhe. Die Blütenköpfe haben einen Gesamtdurchmesser von 7—10 cm, wovon etwa 2 cm auf den walzlich-kegelförmigen Scheibenblütenteil kommen, der etwa 2 cm

hoch ist; die Strahlblüten sind gesättigt gelb, der Kegel, welcher die nektarführenden Scheibenblütchen trägt, grünlich.

Die Pflanzen waren etwa von halber Höhe an mit Blüten versehen, welche beim Beginne der Versuche bereits von zahlreichen Bienen beflogen wurden. Die Versuchszeit betrug gewöhnlich mindestens 30 Minuten.

Zunächst will ich das Benehmen der Rudbeckia-Bienen kurz beschreiben. Hatte sich eines der Tiere von einer Blüte erhoben und flog zu einer etwa gleich hoch stehenden Blüte, so flog es auf die Strahlblüten nahe dem Kegel oder aber direkt an den letzteren, was gewöhnlich der Fall war, und zwar an den oberen Teil desselben; fast stets geschah das beim Fluge auf eine etwas tiefer liegende Blüte. Bienen, welche von den unteren Blüten aufstiegen, machten entweder einen grofsen Bogen und setzten sich dann wie vorher auf den Strahl (in der Regel) oder direkt auf den Kegel, und zwar mehr unten, oder sie flogen nahe an dem langen Blütenstiele senkrecht nach oben auf die Blüte zu, schlugen einen kurzen Bogen um den Strahl und setzten sich an den unteren Teil des Kegels oder nahe an seiner Basis auf den Strahl.

Die Stelle des Anfluges an eine Blüte hängt also in gewissem Mafse ab von der Lage des Abflugsortes, der Lage der vorher besuchten Blüte.

Dieses Benehmen deutet, nebenbei bemerkt, entschieden auf optische Orientierung beim Anfluge.

Es wurden folgende Versuche an Rudbeckia ausgeführt:

I. Die optische Orientierung betreffend.

a) An drei Köpfen werden über die Kegel dünnwandige Glasröhren gesteckt: zahlreiche Bienen fliegen gegen das Glas, manche setzen sich darauf und kriechen suchend umher, andere umfliegen es mehrmals, eine Anzahl anfliegender schwenkt nahe vor der Berührung zu einem anderen Köpfchen ab [1]) (vgl. über lernende Bienen unten).

b) An zwei Rudbeckiaköpfen werden die Kegel durch die ganz ähnlich gestalteten, etwas mehr ins Gelbliche gehenden der gleichzeitig ebenfalls von Bienen besuchten Komposite Heliopsis laevis Pers. ersetzt: diese Kegel werden von einer ganzen Anzahl von Rudbeckia-Bienen beflogen, die einen kriechen suchend auf ihnen umher, die anderen schwenken in nächster Nähe, kurz

---

1) Gelegentlich herbeifliegende Hummeln verhielten sich entsprechend.

vor dem Niedersetzen, zu einer anderen Blüte ab. Keine einzige aber saugt an diesen fremden Kegeln.

c) Zwischen die Rudbeckiaköpfe wird einer der in Gröfse und Form ähnlichen Komposite Echinacea purpurea mit braunrotem Kegel und rosafarbenen Strahlen gesteckt: Echinacea wird nicht besucht.

d) An einem ebenso aufgestellten Echinaceakopfe wird der Kegel durch einen von Rudbeckia ersetzt: er wird besucht. Es fand freilich nur ein Besuch statt, doch längere Beobachtung hätte wahrscheinlich ein besseres Resultat gegeben, wie Versuch III zeigen dürfte.

Aus diesen Beobachtungen geht hervor, dafs der Anflug durch optische Signale bestimmt wird.

II. Versuche, die Wirkung des gelben Strahlenkranzes betreffend.

a) An zwei Köpfen der Rudbeckia werden die Kegel vollständig entfernt: die von höher oder gleich hoch stehenden Köpfen abfliegenden Bienen berücksichtigen diese Köpfe weniger, von unten her um den Strahlenkranz fliegende setzen sich entweder auf ihn, um bald wieder abzufliegen, oder sie schiefsen gewifsermafsen über die Mitte des kegelfreien Kopfes hinweg, da ihnen der Anflugsort fehlt.

b) Die Kegel zweier Köpfe werden mit blauem, zwei mit gelbem Seidenpapier, zwei mit Stanniol umhüllt: aus gleicher Höhe und von unten herauf anfliegende Bienen stofsen an die Hüllen und schwenken ab.

Der gelbe Strahlenkranz genügt also schon für sich allein, den Anflug der Bienen zu veranlassen; die Reaktionen der anfliegenden Tiere sind verschieden entsprechend der Lage des Abflugsortes zum Orte der beobachteten Köpfe.

III. Versuche, die Wirkung des grünen Kegels betreffend.

a) Auf je zwei Köpfe werden blaue, grüne und rote Seidenpapierringe gesteckt, so dafs die Strahlblüten von oben her völlig verdeckt sind: auch von oben anfliegende Bienen besuchen die Kegel weiter. Keine setzt sich auf das Papier.

b) An zwei frischen Köpfen werden die Strahlblüten vollständig entfernt: der Besuch läfst nach, hört aber nicht auf.

Diese Beobachtungen zeigen, dafs auch der Kegel für sich allein den Anflug zu vermitteln vermag, wenn auch in geringerem Grade als der Strahl, was wegen der grünen Farbe der Kegel nicht Wunder nehmen kann.

IV. Versuche, die Bedeutung der Lage des Abflugsortes betreffend.

a) An drei intakten Köpfen wird die untere Hälfte der Kegel mit einem Gürtel von blauem Papier umgeben: die Besucher sind hauptsächlich die von höher stehenden Köpfen kommenden Tiere.

b) Zwei Kegel intakter Köpfe werden mit einem Käppchen von blauem Papier versehen: es sind vorwiegend die aus gleicher oder geringerer Höhe heranfliegenden Bienen, welche die Kegelbasis besuchen.

Auch diese Beobachtungen beweisen nichts gegen den Farbensinn der Honigbiene; sie zeigen vielmehr, dafs man aus dem Benehmen sammelnder Bienen weder einen direkten Schlufs auf den Farbensinn dieser Tiere, noch auf die Bedeutung der Blütenfarben im allgemeinen ziehen darf, weil in jedem Falle, wo eine Blüte mehrere charakteristische Merkmale hat, unter Umständen auch jedes einzelne dieser Merkmale, selbst wenn es kein Farbensignal ist, den Anflug veranlassen kann. Selbst der grüne, also im Sinne der Blütenbiologie farblose Kegel der Rudbeckiaköpfe ist ein im Centralorgan der Biene immerhin so fest assoziiertes Merkmal, dafs die Verdeckung der intensiv gelben Strahlen durch andere Farben (z. B. blau) nicht genügt, den Besuch der Köpfe zu unterdrücken.

Allgemeines Ergebnis. Das Resultat der mitgeteilten Beobachtungen dürfen wir in die folgenden Sätze zusammenfassen:

1. Wenn sich eine Pflanze mit farbiger Krone den Bienenbesuch auch unzweifelhaft mit Hilfe der Farbenanlockung verschafft und wenn auch infolge des ausgeprägten Farbensinnes und -Gedächtnisses der Honigbiene die bunte Krone bei solchen Blüten normalerweise das Hauptsignal für das Auffinden der einzelnen Blüten des Pflanzenstockes sein wird, so prägen sich doch der Biene gleichzeitig andere Merkmale der Blüte in dem Mafse ein, dafs unter Umständen die Entfernung der farbigen Krone kein besonders auffallendes Nachlassen des Besuches solcher Blüten zu bewirken vermag.
2. Aus dem Verhalten sammelnder (eingeflogener) Bienen dürfen deshalb keine Schlüsse auf das Fehlen des Farbensinnes bei diesen Tieren gezogen werden.
3. Die Orientierungsmittel beim Fluge von Blüte zu Blüte sind optischer Natur.
4. Die verschiedenen, den Anflug herbeiführenden Merkmale einer Blüte lassen sich isolieren, da jedes Merkmal für sich die Anflugsreaktion des Tieres auslösen kann. Das dürfte für alle solche

Blütenmerkmale möglich sein, mit welchen die Bienen bei der Sammeltätigkeit fortwährend in Berührung kommen.

5. Aus der Vertretbarkeit von Merkmalen einer Blüte, d. h. daraus, dafs von gewissen Merkmalen jedes für sich allein imstande ist, eine Biene zum Anfluge zu veranlassen, erwächst für die Pflanze der Vorteil, dafs auch teilweise verdeckte Blüten Besuch erhalten und bestäubt werden.
6. Unter Berücksichtigung der vorstehenden Sätze wird es, ohne Widerspruch mit der Lehre vom Farbensinne der Honigbiene, verständlich, warum die Blüten verschiedenfarbiger Varietäten derselben Pflanzenspezies von den Bienen durcheinander besucht werden: es ist dann möglich, wenn die Blüten in einem für die Tiere wichtigen Merkmale übereinstimmen. Ein solcher wechselseitiger Besuch findet z. B. statt bei der schwarzpurpurnen und hellroten Form der Stockrose (Althaea rosea). Entfernt man bei diesen Blüten die schwarzen oder roten breiten Kronenränder, so werden sie trotzdem weiter besucht; es sind also auch die Rudimente imstande, den Anflug zu vermitteln. Diese Rudimente aber stimmen überein im Besitze eines weifsen Antherenbüschels, im Aussehen der Nektarien und fast in der Farbe (bei der schwarzen Form ist der Blütengrund weifslich, bei der roten schwach zitronengelb). Für die Identifizierung in nächster Nähe kommt vermutlich auch der übereinstimmende Duft der Blüten in Betracht (vgl. den folgenden Abschnitt).

3. Bemerkungen über die Unterscheidung ähnlicher Blüten seitens der Honigbiene.

Aus den Untersuchungen v. Buttel-Reepens geht aufs deutlichste hervor, dafs die Honigbiene sich mit Hilfe des Geruchsvermögens nur in nächster Nähe zu orientieren vermag. Der genannte Forscher (1900 pag. 24) zeigte, dafs selbst ein weiselloses Volk seine in einen Drahtkäfig eingesperrte Königin, die sich in gleicher Höhe mit dem Flugloche des Korbes und nur 35 cm seitlich von der Einflugsstelle befand, nicht zu wittern vermochte, während doch gerade die Perzeption des Geruches der Königin von so grofser Bedeutung für das Leben der Biene im Stocke ist. Dafs dagegen in grofser Nähe scharfe Geruchsperzeption stattfindet, beweist ein anderer Versuch desselben Autors: die Königin eines starken Volkes wurde einige Minuten lang in einen Käfig gesetzt und der leere Käfig nach einer Viertelstunde

auf das Flugbrett desselben Volkes gestellt; „sofort witterten die Bienen den Geruch und setzten sich flügelschlagend auf den Käfig, den sie vorher vollkommen ignoriert hatten“ (1900 pag. 14). Zu ganz demselben Schlusse kommt Forel auf Grund seiner Versuche; er schreibt der Honigbiene „ein schlechtes Geruchsvermögen, das nur in nächster Nähe ein Wittern ermöglicht“, zu (l. c. pag. 32).

Aber ist die Honigbiene nicht fähig, auf weite Strecken Gerüche wahrzunehmen und findet ihre Fernorientierung infolgedessen auch nicht mit Hilfe der Geruchsorgane statt, so vermag sie doch in nächster Nähe sehr scharf mit Hilfe dieser Organe zu unterscheiden, d. h. bestimmten, für ihr Leben bedeutungsvollen Düften gegenüber reagiert sie in verschiedenartiger Weise. Auch diesen Gegenstand hat v. Buttel-Reepen eingehend behandelt und gezeigt, dafs Angehörige eines anderen Volkes und fremde Königinnen aufs genaueste an ihrem Geruche erkannt werden können.

Diese Tatsachen der Bienenbiologie dürfen bei der Beurteilung der Beziehungen zwischen Pflanzen und Bienen nicht aufser acht gelassen werden, und v. Buttel-Reepen, Forel und Andreae haben bezüglich der Blumenfarbentheorie ausdrücklich darauf hingewiesen.

Ist es nun sehr wahrscheinlich, dafs es der Blumen- oder Nektarduft der Pflanzen (auch der mit unscheinbaren Blüten) nicht sein kann, welcher die Bienen zum Besuche der Blüten veranlafst, so darf man andererseits doch unzweifelhaft annehmen, dafs die Feinheit des osmischen Unterscheidungsvermögens der Tiere, welche sich bei ihren häuslichen Verrichtungen kundgibt, auch bei der Unterscheidung ähnlicher Blüten in nächster Nähe zur Geltung kommen wird. Es würde sich bei dieser Auffassung das Benehmen der Bienen auf den Blüten vollkommen verstehen lassen. Bei verschiedenfarbigen Formen derselben Pflanzenart würde aufser einem gemeinsamen optischen Merkmale die Übereinstimmung des Geruches der Blüte oder des Nektars hinzukommen, eine Übereinstimmung, welche unter Umständen auch den wechselweisen Besuch solcher Varietäten erklären könnte, denen optische Ähnlichkeit gänzlich fehlte. Denn falls eine Biene einmal zufällig in eine solche Blüte einer benachbarten, vorher nicht besuchten Varietät geraten sein sollte, so würde ihr ein fremdartiger Geruch jedenfalls nicht begegnen und das könnte sie veranlassen, auch auf diesen Blüten zu sammeln, und so könnte es sich mit vielen Exemplaren verhalten. Man ersieht im übrigen, dafs aus einer solchen Erscheinung nicht hervorgehen würde, dafs den Bienen ein Unterscheidungsvermögen für Farben abginge.

Dafs die Honigbiene ähnliche Blüten am Geruche unterscheidet, d. h. dafs sie Blüten, die sie wegen ihrer chromatischen Ähnlichkeit mit denen der von ihr gerade besuchten Pflanze beflog, infolge des abweichenden Geruches wieder verläfst, das hat bereits Forel ausgesprochen. Er machte an einem gut besuchten Dahlia-Beete folgendes Experiment: „Am 13. September setzte ich aus gelben Hieraciumköpfchen, die ich je in eine Petuniablume steckte, grobe künstliche Nachahmungen von Dahliakronen zusammen und steckte sie unter die Dahlias. Weder Petunia noch Hieracium waren von den Bienen besucht gewesen. Dennoch flogen viele Bienen und Hummeln anfangs zu meinen Artefakten, fast so viel wie zu den Dahlias, verliefsen sie jedoch sofort, als sie, offenbar am Geruch, den Irrtum merkten. Gleich erging es einer Dahlia, deren Herz durch ein Hieraciumherz ersetzt wurde“ (l. c. pag. 28).

Übrigens fallen die Versuche letzterer Art anders aus, wenn man einen Fremdkörper wählt, der aufser dem abweichenden Geruche auch eine andere Farbe hat. Auf den Blüten der Anoda triloba, in welche ich männliche Bryoniablüten gesteckt hatte, flogen durchaus nicht alle Besucher gleich wieder davon, sondern viele bemühten sich auf das Nachdrücklichste und oft nicht ohne Erfolg, den Rand des Fremdkörpers beiseite zu drängen. So verhielten sich auch Bienen auf Dahliablüten, deren gelbes Centrum Forel durch grüne Blattstücke verdeckt hatte. Dasselbe sieht man bei Benutzung indifferenter Substanzen, mag ihre Farbe der des verdeckten Blütenteiles ähnlich sein oder nicht. Wenn man den Blütengrund der Anoda triloba oder von Althaea rosea mit Papierscheibchen verschiedener Farbe verschliefst, so benehmen sich die Tiere genau wie beim Einstecken von Bryoniablüten in die Anodatrichter. Wir verstehen diese Unterschiede, wenn wir eine feste Assoziation zwischen Farbe und Geruch des gefärbten Teiles voraussetzen. Es wird dann erklärlich, warum ein Fremdkörper, der in Geruch und Farbe abweicht, weniger stört als ein anderer, der in der Farbe übereinstimmt, aber einen ausgeprägt anderen Geruch hat als der durch ihn verdeckte oder ersetzte gleichfarbige Teil der Blüte, auf welche die Tiere eingeflogen sind. Denn den Fremdkörper mit anderer Farbe umgehen sie, wenn es ihnen möglich ist, da er eben völlig heterogen ist. Aber den Fremdkörper mit gleicher Farbe können sie nicht umgehen, weil gerade diese Farbe ein Signal für den Anflug ist, so dafs sie an ihm selbst das suchen müssen, worauf ihre Assoziation eingestellt ist; in diesem Falle wird die ganze Blüte zum Fremdkörper, weil ein wesent-

liches Merkmal, der Duft, dem Merkmalskomplexe, auf das die Biene gerade eingestellt ist, widerspricht.

Man wird auf Grund dieser Überlegung begreifen, warum in solchen Fällen, wo verschiedenfarbige Blüten an derselben Inflorescenz auftreten, diese der Farbe nach ganz unähnlichen Blüten dennoch von denselben Bienenindividuen durcheinander beflogen werden. Das trifft z. B. ein bei Pulmonaria officinalis, in deren Blütenständen die jungen Blüten rot, die älteren blau sind. Bei Bryonia dioeca sind die männlichen Blüten recht verschieden von den weiblichen; die letzteren haben kaum den halben Durchmesser der männlichen, ihre Blätter sind klein und schmal, in der Farbe den anderen gleich, statt des gelben Antherenfeldes aber findet sich bei ihnen ein weit hervorragendes, 2 mm breites, dunkelgrünes Narbenbüschel. Beide Blütenarten werden durcheinander beflogen; die anfangs durch die Farbe der Blumenblätter herbeigelockten Individuen bemerken — bildlich gesprochen — nach dem Anfluge den von der männlichen Blüte her bekannten Geruch, so dafs der grüne Narbenpinsel sie ebensowenig abhält zu saugen wie an männlichen Blüten die Bedeckung des Antherenfeldes mit roten oder blauen Papierscheibchen.

Zwei Beobachtungen will ich hier mitteilen, welche zeigen, dafs farbengleiche Blüten verschiedener Abstammung, wenn sie nebeneinander stehen, zwar in gleicher Weise beflogen, aber nicht beide von denselben Individuen ausgebeutet werden.

I. Versuch mit Crataegus und Deutzia.

Ich habe diesen Versuch bereits im ersten Aufsatze (pag. 322) beschrieben, aber dort, um Ausnahmen von der Regel anzuführen; hier handelt es sich um das Benehmen der grofsen Mehrzahl der besuchenden Bienen.

Die Blüten von Crataegus macracantha und Deutzia Lemoini[1]) sind in Gestalt und Gröfse nicht sehr verschieden; sie stimmen in der Farbe vollkommen überein (reines Weifs), verhalten sich aber im Geruche gänzlich abweichend, da Crataegus macracantha den bekannten, sehr unangenehmen Duft der einheimischen C. oxyacantha ausströmt. Crataegus bildete ein in reichster Blüte stehendes Bäumchen, Deutzia einen niedrigen, ebenfalls sehr reich blühenden Strauch; beide Pflanzen standen weit auseinander, durch Gebäude getrennt und wurden von Nektar sammelnden Bienen äufserst stark besucht.

1) Crataegus macracantha (Rosacee) stammt aus Nordamerika, Deutzia Lemoini (Saxifragacee) ist ein Gartenbastard.

a) Einige Deutziarispen werden auf die doldenartigen Blütenstände des Crataegus gesteckt: die Bienen fliegen verschiedentlich darauf, saugen aber nicht, sondern erheben sich wieder oder kriechen zu den angrenzenden Crataegusblüten. Individuen, welche zwischen beiden Blütenarten sitzen, unterscheiden genau zwischen ihnen und saugen nur an denen von Crataegus.

b) Umgekehrt werden Crataegusdolden zwischen die Blütenstände der Deutzia gesteckt: die Bienen verhalten sich entgegengesetzt wie im ersten Falle.[1])

II. Versuch mit Rudbeckia und Heliopsis.

Dieser Versuch wurde ebenfalls schon besprochen (Rudbeckia, Versuch Ib). Es wurden von zwei Rudbeckiaköpfen die grünen Kegel mit den nektarführenden kleinen Scheibenblüten entfernt und durch die in der Form und Farbe (mehr gelblichen) ähnlichen Kegel der Heliopsis laevis ersetzt. Wie gesagt, wurden diese Kegel von den Rudbeckia-Bienen beflogen, sie verliefsen sie aber sehr bald oder krochen suchend auf ihnen herum, sogen aber in keinem Falle. An dem einen Präparat waren einige Scheibenblütchen der Rudbeckia stehen geblieben, sie befanden sich zwischen den gelben Strahlenblüten und den aufgesteckten Heliopsiskegeln. Bienen, welche an die Basis des Strahls anflogen, fanden diese wenigen, nicht mehr als 1 mm breiten Blüten sofort auf und sogen an ihnen, gingen aber nicht mit dem Rüssel in die dicht angrenzenden Heliopsisblüten von derselben Gröfse; auch einige auf den fremden Kegeln umhersuchende Tiere bemerkten gelegentlich die genannten Blüten.

Ebenso deutlich wie die Forel'schen Beobachtungen an Dahliaimitationen dürften die soeben beschriebenen dafür sprechen, dafs die Honigbiene nicht nur die ihr selbst äufserst ähnlichen, aber fremden Völkern angehörigen Artgenossen, sondern auch die von ihr beflogenen Blüten von anderen, der Farbe nach sehr ähnlichen, in unmittelbarer Nähe am Dufte (der Blüte oder des Nektars) unterscheidet.

Es folgt aus solchen Beobachtungen nicht eine Gleichgültigkeit der Biene gegen die Farben, sondern im Gegenteil, sie ergeben, dafs Farben, welche unserem Auge als ähnlich oder gleich erscheinen, auch die Tiere zu gleichartigen

1) Was die früher („Ophrys") erwähnte Biene betrifft, welche bei diesem Versuche zuerst auf Deutzia sog, dann aber nur noch die eingesteckten Crataegusdolden berücksichtigte, so könnte es sich um eine verflogene Crataegus-Biene handeln oder wenigstens um eine, die früher dort gesammelt hatte.

Reaktionen veranlassen. Der Anflug der auf eine bestimmte Blütenart eingeflogenen Bienen auf gleichfarbige, zwischen den ersteren befindliche Blüten beweist direkt den Farbensinn der Tiere, weil sie erst in unmittelbarer Nähe, nach Perzeption des fremdartigen Duftes, auf den Blütenunterschied reagieren. Diese Beobachtungen schliefsen sich denen von Forel und Lubbock an, welche lehrten, dafs Bienen, welche auf buntem Papier einmal Honig gefunden hatten, noch längere Zeit nachher alle gleichgefärbten honiglosen Papierstücke aufsuchten.

Wenn Knuth in seiner Kritik der Plateau'schen Versuche (l. c. Bd. I, pag. 392) annimmt, dafs sich der unterschiedslose Besuch verschiedenfarbiger Varietäten durch den „ausgeprägten Formensinn" der Insekten erkläre, so ist es für die Honigbiene gewifs sehr zweifelhaft, ob sie die Blüten in solchen Fällen an der übereinstimmenden Form erkenne. Forel und v. Buttel-Reepen (l. c. pag. 63) schreiben der Biene zwar auch einen Formensinn zu, aber es scheint mir aus ihren Versuchen nicht hervorzugehen und diese Forscher scheinen auch selbst nicht anzunehmen, dafs er in einem solchen Mafse entwickelt sei, wie es die Annahme von Knuth erfordern würde. Aus meinen Versuchen an Anoda dürfte das ebenfalls hervorgehen, auch zeigt vielleicht ein Versuch von Bethe, dafs bei gleicher Farbe nicht die Form, sondern die Gröfse einer Farbenfläche, an welche Bienen mit Hilfe von Honig gewöhnt werden (l. c. pag. 84 unten) den Anflug bestimmt. Es dürfte wahrscheinlicher sein, dafs Bienenindividuen, welche verschiedenfarbige Blüten derselben Art durcheinander besuchen, durch den übereinstimmenden Geruch, den sie zufällig aus nächster Nähe perzipierten, veranlafst wurden, die Farbenabweichung zu ignorieren, oder dafs ein anderes, optisches Merkmal der Übereinstimmung sie dazu bestimmt, wie etwa bei Althaea rosea, der ähnliche Blütengrund der schwarzen und roten Form. So weit ich es beurteilen kann, sind Farbenkontraste und sich abhebende Flecke von bestimmter Lage wesentlicher für die Orientierung der Honigbiene als der etwas abstrakte Begriff der Form. Ich glaube kaum, dafs eine Biene so wenig von dem Unterschiede von Weifs und Rot affiziert werden sollte, dafs bei Dictamnus fraxinella weifse und rote Blüten nur als „Form" auf sie einwirken könnten. Uns erscheint das sehr einfach, aber wir denken, wenn wir sehen; eine Biene reagiert nicht auf Abstrakta. Es gibt gewifs andere Übereinstimmungen zwischen den beiden Blütenarten der Dictamnusvarietäten,

z. B. den intensiven Geruch oder die Farbe der weit vorgeschobenen Antheren etc.

Am Ende seiner Kritik stellt Knuth über die Anlockung der Insekten folgenden allgemeinen Satz auf: „Die Anlockung aus weiterer Ferne geschieht wohl meist durch den Geruch der Blüten, der ja in unbestimmten Wolken die Luft erfüllt und die Richtung (?) des einzuschlagenden Fluges angibt; beim Näherkommen der Insekten (auf 1—2 m) werden dann die Blütenfarben die weitere Anlockung übernehmen . . .“ (l. c. Bd. I pag. 399). Für eine sehr wichtige Gruppe der Blumenbestäuber, die Hummeln und die Honigbiene, ist dieser Satz sehr wahrscheinlich unzutreffend; wie besonders Andreae zeigte, gilt für diese Insekten gerade das Gegenteil, der Fernanflug der Neulinge wird durch die Farbe bestimmt. Der Satz ist nicht einmal für alle Dipteren richtig (vgl. Forel und Andreae). Es ist überhaupt ganz unmöglich einen derartigen allgemeinen Satz auszusprechen, da jede Insektengruppe, ja man darf sagen jede Art für sich besonders beachtet sein will, wie Andreae bereits hervorgehoben hat.

4. Über die Orientierung der Honigbiene in den Blüten der Althaea rosea.

Einige Versuche wurden in den letzten Tagen des Juli (1904) an den Blüten der schwarzen Althaea rosea ausgeführt, um der Frage näher zu treten, ob sich die Bienen in diesen grofsen Blüten durch Auge oder Geruch orientieren, wozu diese Pflanze ihrer grofsen Blumen wegen als günstig erschien.

In dem weifslichgrünen Grunde dieser Blüten, der etwa eine Fläche von der Gröfse eines Zweipfennigstückes hat und auf dem sich die ca. 2 cm hohe Säule erhebt, befinden sich zwischen je zwei Blütenblattbasen fünf tiefe, von weifsen Haaren verschlossene, etwa 9 mm voneinander entfernte Nektarien, die schon aus einiger Entfernung leicht erkennbar sind.

Bienen und Hummeln, welche diese Blüten besuchen, um Nektar zu sammeln, benehmen sich sehr eigenartig. Wenn sie sich auf den Blüten niedergelassen haben, was zumeist auf der Innenfläche des unteren Teiles der Blüte geschieht, kriechen sie schnell zum Blütengrunde auf ein Nektarium zu. Nachdem sie hier gesogen haben, heben sie den Kopf und bewegen sich sogleich um so viel weiter, dafs sie den Rüssel sofort in das nächste Nektarium senken können, und so von Nektar zu Nektar, manchmal die Staubbeutelsäule zwei- und mehrmals umkreisend.

Was besonders interessiert, ist die genaue Abmessung, in der sich die Tiere von einer Nektaröffnung zur anderen bewegen; sie tasten und probieren weder mit Fühler noch Rüssel, sondern gehen sicher von einer Öffnung zur anderen. Der Rüssel schleift dabei unter dem Kopfe auf dem Blütenboden hin nach, die Fühlergeifseln liegen so, dafs sie in spitzem Winkel nach vorn über dem Rüssel zusammenneigen[1]), werden aber kaum bewegt; die anderen Tastorgane waren nicht zu beobachten.

Es handelte sich in diesem Falle um eingeflogene Tiere, da die Pflanze bereits in voller Blüte stand. Es liefs sich also nur indirekt feststellen, ob der Weg von Nektarium zu Nektarium durch Auge oder Geruchsorgan abgemessen wird. Benutzt wurden zu diesem Zwecke Papierscheiben, deren Durchmesser genügte, um die Nektarien ringsherum zu verdecken, und die drehbar waren um eine Nadel, welche gleichzeitig die vorher zur Einlegung der Scheibe herausgeschnittene Säule wieder in normaler Stellung festhielt. Diese Scheibchen waren in verschiedener Weise durchlöchert und zwar so, dafs durch eine Drehung derselben die Nektarien einer Blüte gleichzeitig alle verschlossen resp. geöffnet werden konnten.

Zunächst wurde eine gelbe Seidenpapierscheibe hergestellt und am Rande mit fünf rhombischen Löchern von 2—3 mm Weite versehen, welche so auf die Nektarien eingestellt wurden, dafs diese von aufsen her leicht erreichbar waren, eine Biene also durch ein Loch hindurch leicht in das Nektarium einzudringen vermochte. Da das Innere der so präparierten Blüte ein anderes Aussehen hatte als die normalen Blüten, so wurde jene von zahlreichen Bienen vermieden, andere jedoch wagten sich hinein und fanden sich sehr schnell zurecht. Diese wurden mit Eosin gezeichnet; es fanden sich bald mehrere Tiere ein, welche das Hindernis nicht scheuten und, von Loch zu Loch schreitend, die Nektarien normal und ruhig besogen.

Nun wurde ein Moment abgepafst, wo eine der Gezeichneten gerade im Begriffe war, von dem zuerst in Angriff genommenen und ausgebeuteten Nektarium zum zweiten vorzuschreiten[2]); in diesem Augenblicke wurde die Scheibe, der Bewegung des Insektes entgegen, so gedreht, dafs die Löcher zwischen den nun verschlossenen Nektarien standen: die Biene ging auf das nächste Loch zu.

---

1) Im Fluge von Blüte zu Blüte stehen die Fühler bei der Honigbiene etwas nach aufsen gespreizt.

2) Die Richtung, in der die Tiere herumgehen, hängt, so viel ich sehen konnte, ganz von der anfänglichen Stellung des Körpers ab.

Dieser Versuch wurde oft, fast stets mit demselben Erfolge, wiederholt; einige der Tiere flogen ab, nachdem sie das erste Mal nichts gefunden hatten, andere besuchten mehrere der Scheinnektarien, wieder andere gingen sogar ganz herum, von Loch zu Loch vergeblich suchend, wobei es einigen allerdings gelang, unter grofser Anstrengung den Rüssel nach längerem Suchen schräg in ein Nektarium hineinzubringen. Später fanden mehrere auch einen Weg vom Rande her zu den Nektarien, indem sie den Rand des die Nektarien gerade bedeckenden weichen Papieres aufbogen und unter der Scheibe weiter suchten.

Um diesem Übelstande abzuhelfen, wurden aufserdem Scheiben aus weifsem Kartonpapier benutzt. Ob nun die Zugänge hier durch Ausschneiden von Löchern oder durch Einschnitte vom Rande her, durch welche die Nektarien, resp. die Internektarteile, im ganzen Umfange sichtbar waren, hergestellt wurden, das Ergebnis war dasselbe wie im ersten Beispiele.

Wurde eine undurchlöcherte Scheibe eingesetzt, so suchten die Bienen vergeblich vom Rande her ihren Kopf unter die Scheibe zu zwängen und zwar von beliebigen Stellen aus, nicht nur in der Richtung auf die Nektarien. Eines der Tierchen, welches sich mehrfach so bemüht hatte, kroch auf einem seitlichen Blütenblatte hinaus und steckte, als es an ein kleines etwa 3 mm weites Raupenloch kam, den Kopf tief hinein, ging dann weiter und flog ab.

Auf Scheiben mit kleinen, etwa 1 mm weiten, über den Nektarien stehenden Löchern, machten die Bienen keinen Versuch, durch diese hindurch zu den Nektarien zu gelangen.

Diese Beobachtungen geben freilich keine endgültige Entscheidung über die Art der Orientierung in der Althaea-Blüte, aber man wird sich kaum des Eindruckes erwehren können, dafs der optische Reiz der entscheidende, der leitende ist. Die von weifslichen Haaren verdeckten, mit einer kleinen dunklen Öffnung versehenen Nektarien heben sich deutlich ab von dem grünlichen Blütengrunde; es ist deshalb verständlich, wenn die Bienen (und Hummeln) [1]) auf den Scheiben die fünf andersfarbigen Stellen (die Löcher) auch dann als „Nektarien ansehen“, wenn die Löcher über den Zwischenräumen stehen. Die Abhebung diskreter Stellen dürfte das Entscheidende sein.

Um den Übelstand eines künstlichen Präparates zu umgehen,

---

1) Die Pflanze wurde von zahlreichen Bombus terrestris ♂ besucht.

wurde folgender Kontrollversuch angestellt, der für sich freilich ebenfalls kein unbedingt sicheres Resultat liefert.

Die Nektarien der Althaea-Blüte bilden tiefe Höhlungen in dem fleischigen Blütenboden, deren Seitenwandungen von den verdickten Basen der Petala gebildet werden und die von oben durch die bereits genannten Haare verschlossen werden. Der Nektar wird an den Wandungen abgeschieden. Es wurde von einer gut entwickelten, jüngeren Blüte, welche von Bienen bereits besucht wurde (Nektar wird schon in den älteren Knospen kurz vor der Entfaltung ausgeschieden) der Kelch und die Säule entfernt, ferner die Blütenblätter jedes bis auf ein dreieckiges Rudiment. Sodann wurden von der Unterseite des Blütenbodens, nachdem die Nektarien unter der Wasserleitung und mit einem Pinsel tüchtig ausgewaschen worden waren, die ganze Gewebemasse, in welche sich die Nektarien einsenken, fortgeschnitten und zwar so weit, dafs nur eine dünne Platte mit den Nektarienöffnungen und -Haaren übrig blieb. Dieses Scheibchen wurde mehrmals gründlich gewaschen und dann, wie die Papierscheiben, in eine gut besuchte Blüte eingesetzt, indem erst die Säule herausgeschnitten und mit Hilfe einer Nadel, um welche das Präparat sich drehen liefs, über letzterem wiederum festgesteckt wurde.

Dieses so eingefügte Stück liefs sich nun verwenden wie die Papierscheiben; die „Nektarien“ des Präparates konnten in beliebige Stellungen zu den intakten Nektargruben der Blüte gebracht werden. Das Ergebnis war dasselbe wie in den ersten Versuchen. Die Bienen senkten ihren Rüssel durch das falsche in das darunter liegende intakte Nektarium und sogen durchaus normal. Blieb das Präparat ungedreht, so gingen sie weiter von einem Nektarium zum andern wie an den übrigen Blüten; bei Drehung wie im obigen Versuche nahmen sie nicht die Abmessung von Nektarium zu Nektarium, sondern senkten den Rüssel zwischen die ihnen auf halbem Wege entgegengedrehte Haardecke des Präparates, natürlich ohne etwas zu finden. Das ganze Verhalten glich durchaus dem in den ersten Fällen.

Völlig überzeugend kann dieser Versuch deshalb nicht genannt werden, weil man keine Kontrolle darüber hat, in welchem Mafse die Tiere kleine Reste von Duftstoffen an den Deckhaaren zu bemerken vermögen. Die Wahrscheinlichkeit für optische Orientierung ist aber unzweifelhaft gröfser. Wenn die Tiere mit Hilfe des Geruches in der geschilderten Weise in scharfer Abmessung von Nektarium zu Nektarium weiterschreiten sollten, so müfsten wir annehmen, dafs

jedes Nektarium von einer mit der Entfernung an Intensität abnehmenden Duftatmosphäre umgeben sei; denn es wäre sonst nicht verständlich, aus welchem Grunde die Tiere sich ganz direkt auf die Nektarienöffnungen hinbewegen. Gegen diese Annahme aber sprechen verschiedene Umstände. Erstens benehmen sich die Tiere in der oben angegebenen Weise auch dann, wenn die Blüten bei kräftigem Winde stark hin- und herschwanken. Zweitens stört die Einspritzung von Menthaöl in die Nektarien die Bewegungsweise der Tiere nicht, wenn sie auch natürlich meistens nach dem Einsenken des Rüssels in das erste mit dem Öle versehene Nektarium abfliegen, resp. schnell zum nächsten weitergehen. Drittens müfste die anzunehmende Schichtung und fünffache Centrierung des Nektarduftes über den Nektarien durch die Untermischung mit dem Blütendufte verwischt werden. Schliefslich wäre es nach dieser Annahme nicht klar, warum die Bienen beim Drehen der Papierscheibchen auf die Löcher derselben, die ihnen so entgegengedreht werden, dafs sie zwischen den Nektarien liegen, zugehen und von diesen Löchern aus unter dem Papier mit dem Rüssel suchen.

Warum die Bienen auch dann auf den Blüten suchen, wenn der Blütengrund durch Papierscheiben ganz verschlossen ist, habe ich oben zu erklären versucht: es spielt dabei die Assoziation zwischen Kronenfarbe und Anflug und zwischen Perzeption des Blütengeruches nach dem Anfluge und dem Suchreflex die entscheidende Rolle. Da in solchen Fällen aber die suchenden Tiere an jedem Punkte des Papierscheibenrandes unter das Hindernis zu gelangen suchen, nicht nur an den Stellen, wo die Nektarien liegen, so ist auch diese Beobachtung gegen die obige Annahme, dafs die Leitung der Biene von einem Nektarium zum andern durch den Nektarduft stattfinde.

Eine andere Deutung, dafs die Bienen so eingeflogen seien, dafs sie, nachdem sie das erste Nektarium berührt haben, gewissermafsen automatisch die zur Erreichung der zweiten, dritten usw. nötigen Bewegungskombinationen ausführen, wird durch das Resultat der Entgegendrehung der Scheibenöffnungen unwahrscheinlich gemacht, weil dabei die Entfernung mindestens auf die Hälfte des normalen Weges verkürzt wird.

5. Versuch über das Lernen der Honigbiene.

Bei dem oben erwähnten Rudbeckia-Versuche (Ia) benutzte ich über die Kegel der Köpfe gesteckte dünne Glasröhren, um zu sehen, wie sich die sammelnden Bienen verhalten würden. Mehr durch Zu-

fall als durch Absicht machte ich dabei eine Beobachtung über das „Lernen“ der Biene, welche ich hier mitteile, weil das Experiment sehr einfach ist und deshalb leicht wiederholt werden kann.

Ich hatte zu dem oben erwähnten Versuche kurze Glasröhrchen benutzt, welche aus einem Reagenzrohr von etwa 2 cm Durchmesser geschnitten waren und verschiedene Länge hatte, zwei waren cylindrisch, das dritte, das Bodenstück des Reagenzglases, war das längste und hatte auf der Kuppe eine unregelmäfsige Öffnung von etwa 1,5 × 1 cm. Die Gläser wurden so auf die Kegel gesteckt, dafs die Blüten derselben nur von oben her zugänglich waren; eine Biene, welche an diesen Blüten saugen wollte, hätte also in die Gläser hineinfliegen oder -kriechen müssen. Das würde am meisten Schwierigkeit gemacht haben bei dem Bodenstück, weil es nur durch ein Loch zugänglich und aufserdem das längste, mehr als doppelt so lang als der Kegel (2 cm) war.

Ich bezeichne die Röhren folgendermafsen: Nr. I: oben offen, cylindrisch, 4 cm hoch, Nr. II: desgleichen, 3 cm hoch, Nr. III: oben geschlossen, aber von einer unregelmäfsigen Öffnung von 1,5 × 1 cm durchbrochen, cylindrisch, 6 cm hoch.

I. (21. 7. 04, vorm. 9^{40}—10^{40}.)

Bei gutem Fluge der Bienen wurden die Röhren auf je einen gut besuchten Kegel gesteckt. Wie im Rudbeckia-Versuche (Ia) bereits angegeben, flogen viele Bienen gegen das Glas und suchten daran herum. Lange Zeit findet keine Biene hinein.

Schliefslich kommt eine steil von oben anfliegende Biene auf I zu, fliegt direkt hinein und saugt. Etwas später kommt eine andere; sie fliegt lange um das Glas I herum, mit dem Kopfe dagegen stofsend, einmal dicht über die Öffnung hinstreichend. Endlich kriecht sie am Glase in die Höhe und über den Rand hinein, bleibt mehrere Sekunden saugend darin. Dieses Exemplar wurde gezeichnet; da ich keine Farbe bei der Hand hatte, schnitt ich ihr ein kleines Stückchen von der Spitze des linken Hauptflügels fort, was sie in ihrem Geschäfte nicht störte. Nachher flog sie ab.

Die so gekennzeichnete Biene war die einzige, welche alle drei Gläser auszubeuten lernte und später fast nur noch in ihnen sammelte. Noch am Nachmittage des zweiten Tages, als sie schon zu einer Nachbarpflanze (Actinomeris) übergegangen war, kehrte sie gelegentlich zu den Gläsern auf Rudbeckia zurück. Im folgenden teile ich das Wesentliche aus meinen Notizen mit.

Bald nachdem jene Biene das Glas I verlassen hatte, kehrt sie zu ihm zurück und versucht durch die Glaswand an den Kegel zu kommen; sie kriecht unruhig unten und oben an der Strahlenfläche umher, fliegt ans Glas, findet aber nicht wieder hinein.

II. (21. 7. 04, 11^{50}—12^{35}.)

Eine Stunde später etwa kam ich zu der Pflanze zurück und bemerkte unsere Biene 11^{50} sich wie vorher an I, jetzt an dem Glase III bemühen. Sie suchte von unten her einzudringen (zwischen Strahl und Glas), flog ohne Erfolg ab, kehrte aber gleich wieder zurück und ging dann fort. — Nach einiger Zeit sah ich sie wieder im Glase I, sie sog dort lange und unterdessen bepuderte ich ihren Thorax mit Eosin, um sie aus der Ferne leichter zu erkennen; sie flog nun heraus, kehrte aber gleich zurück und sog wiederum lange. Dann herausfliegend, vermied sie eine normale Blüte, ging auf die verlassene zurück und wieder ins Glas I, wiederum saugend. Darauf besuchte sie andere, normale Blüten.

Nach einigen Minuten sah ich sie plötzlich, wie sie eben in das Bodenloch des hohen Glases III hineinkroch; sie sog dort lange. Nun kam sie heraus, flog sofort wieder ans Glas und kroch wieder hinein. Nachdem sie nachher einige andere Köpfe beflogen hatte, flog sie wieder an Glas I und ging dann sogleich hinein und sog. Sie flog jetzt ab, umschwärmte einige Köpfe und gelangte an das Glas III, wurde dort durch eine andere gestört und ging zurück ins Glas I, flog ab und war nach einigen Sekunden wiederum in I.

Etwas später bemerkte ich sie wieder am Glase III; sie ging jedoch nicht hinein, sondern flog zu anderen Köpfen, wo sie sog. Ein wenig nachher aber kroch sie ins Glas III, flog von da auf ein normales Köpfchen und sodann ins Glas I. Darauf flog sie zweimal vergeblich am Glase III herum, dicht am Eingange vorbei, dann ein drittes, viertes und fünftes Mal vergeblich, dann zu anderen Köpfen. Von da wieder ins Glas I, lange saugend, auf andere Blütenköpfe, vergeblich an III, über andere Köpfe hinweg ins Glas I zurück; dann fort auf andere, dann wieder ans Glas I, stiefs unten etwas an, flog aber sofort hinein, um zu saugen.

Nach einiger Zeit flog sie um III herum, dann auf andere Köpfe und wieder in I hinein, umschwärmte darauf wieder III, gelangte hinein und sog lange. (Ich entfernte mich 5 Minuten.) 12^{20}: Nun sah ich sie zweimal im Glase I und darnach zweimal im Glase III.

Während der ganzen Zeit blieb sie auf der Pflanze. Das Glas II

wurde nicht von ihr beflogen, sie flog nur ein paarmal flüchtig daran herum.

III. (22. 7. 04, vorm. 10^{15}—11^{35}.)

Am zweiten Tage begann ich um 10^{15} wieder zu beobachten und sah die gezeichnete Biene wieder. Die Gläser I und III wurden an denselben Köpfen wieder aufgesteckt, Glas II an eine andere Stelle.

Unsere Biene flog gegen III und mehrmals um das Glas herum, dann ab. Einige Minuten später flog sie gegen I und kroch länger darauf herum, ging fort, kehrte zurück und kroch wieder vergeblich am Glase herum, darauf flog sie ab (10^{40}). Zehn Minuten später kam sie wiederum zu Glas I, kroch daran herum, kam an den oberen Rand des Glases und fast hinein, ging aber jetzt davon, um sofort zurückzukehren, hineinzugelangen und sehr lange zu saugen. Als sie herausgeflogen war, ging sie flüchtig auf einige andere Köpfe, dann wieder an I und hinein; nachdem sie kurz gesogen, ging sie ab, um gleich wieder zu kommen und noch einmal, diesmal etwas länger, zu saugen. Nachdem sie herausgeflogen, sog sie kurz auf einem anderen Blütenkopfe und kehrte dann zu I zurück, gelangte aber nicht hinein, obwohl sie auf dem Glase herumkroch. Später, 11^{10}, flog sie an dem Eingange von III herum, ging zögernd hinein, um sehr lange zu saugen. Darauf flog sie an ein anderes Köpfchen, sog und ging dann ins Glas I, wo sie sehr lange saugend verweilte (etwa zwei Minuten). Kurze Zeit nachdem sie herausgekommen, ist sie wieder im Glase III, nach einigen Sekunden in I; nachdem sie herausgekommen, überflog sie suchend einige andere Köpfe und ging dann (zum ersten Male) in das Glas II. In der Zeit von 11^{30}—11^{35} war sie noch mehrmals in den Gläsern I und III.

IV. (22. 7. 04, 12—12^{45}).

Nach Verlauf von 25 Minuten nahm ich die Beobachtung wieder auf, vertauschte aber den Platz der Gläser I und III, um zu ermitteln, ob eine örtliche Einstellung auf ein bestimmtes Objekt (Glas I oder III) vorlag. Da der Stiel des Köpfchens, welches jetzt III zu tragen hatte, etwas schwach war, so legte er sich um, so dafs die Röhre (III) horizontal stand.

Unsere Biene war da und flog ans Glas I und ging schnell hinein und sog lange Zeit. Darauf besuchte sie andere Blütenköpfe und kehrte dann zu I zurück, ging aber schnell wieder heraus und kam ins Glas II (Stellung nicht verändert), in dem sie sog. Bald darauf war sie wiederum in I. Etwas später umschwärmt sie III,

kam auch an den Eingang, flog aber davon und war gleich darauf in II, von da zu I und sog dort. Von hier aus verliefs sie in grofsem Bogen die Pflanze (12^{11}), während ich von 10^{15}—11^{35} ein Verlassen der Pflanze nicht bemerkte.

Nach 12 Minuten (12^{23}) war sie wieder zu sehen, umschwebte I, ging aber auf andere Köpfe. Dagegen war sie 12^{24} bereits wieder in I und sog lange; dann auf andere Köpfe. — Nun umschwärmte sie lange das horizontale Glas III, kroch dann am unteren (basalen) Ende des Glases herum, wurde zweimal vom Winde vertrieben, suchte aber trotzdem hinein zu gelangen, aber vergeblich, und flog davon. Gleich darauf war sie wieder in I, wo sie lange sog. Etwas später wieder in I; nachher noch einmal.

Ich will hier einschieben, dafs diese Biene beim Besuche der Gläser oft erst unten ans Glas anflog, dort hin- und herkroch, wie die anderen, welche zum ersten Male anflogen, und dann erst über den Rand des Glases hineinkroch. Oft aber flog sie fast direkt hinein, auch in das Glas III, indem sie nur an dem Mündungsrande einen Moment schwebte oder sich ansetzte.

Etwas später flog die Biene wieder an das Glas III, ging aber weiter, dann noch einmal, indem sie es vergeblich umschwebte. Darauf in Glas I, etwas später noch einmal.

V. (22. 7. 04, 12^{45}—1^{10}).

Jetzt wurde das Glas III senkrecht gestellt, wobei die Blüte um etwa 15 cm aus ihrem früheren Orte verschoben wurde.

Gleich nach dieser Veränderung ging die Biene in das Glas III hinein.

Indessen wurde das Glas I auf eine 10 cm tiefer stehende, 10—15 cm entfernte Nachbarblüte gesteckt.

Während dieser Zeit war die Biene noch zweimal in III, dann auf dem von I befreiten Kegel, dann wieder in III, hier lange saugend. Nach einiger Zeit umflog sie mehrmals vergeblich Glas III, immer von unten nach oben am Glase emporfliegend; endlich gelang es ihr hineinzukommen. Diesmal dauerte es sehr lange und kostete sie grofse Mühe, ehe sie aus dem steilen, engen Glase wieder herauskam; aber nach einigen Sekunden kroch sie wiederum an diesem Glase empor und über den Rand des Loches hinein. Nicht lange darnach wiederum in III.

Jetzt wurde das Glas I auf einen anderen Kegel, 15 cm von III entfernt, aufgesteckt.

Die Biene flog jetzt vergeblich am Glase III auf und ab, ging ab, kehrte zurück und kam hinein. Darnach flog sie an I, vermied es aber, ging auf eine tiefer stehende Blüte und kam dann von hier wieder an I und ging diesmal schnell hinein und sog. Dann nachher noch einmal hinein; von hier direkt zu III und hinein. Etwas später sog sie in II.

VI. (22. 7. 04, nachm. 4—4^{30}).

Am Nachmittage desselben Tages suchte ich unsere Biene vergeblich an Rudbeckia und fand sie schliefslich auf einer etwa 75 cm entfernten Komposite Actinomeris tetraptera DC. mit nur halb so grofsen, hellmattgelben Strahl- und Scheibenblüten und flacher Centralscheibe.

Von Actinomeris aus, wo sie jetzt fast ausschliefslich sammelte, kam sie gelegentlich zu Rudbeckia zurück und besuchte während der halben Stunde der Beobachtung mehrmals jedes der drei Gläser und andere Köpfe der Rudbeckia.[1]) —

Wir werden folgende Schlüsse aus den beschriebenen Beobtungen ziehen dürfen.

Durch die Versuchsanordnung wurden die Blütenköpfe nach drei Richtungen hin verändert: erstens wurde die Zahl der Blütenmerkmale optisch um eins vermehrt (Glas), zweitens war der Nektargehalt der verdeckten Kegelblüten wegen des sehr geringen Besuches gröfser als bei den übrigen Köpfen, infolgedessen könnte drittens der Nektarduft und wegen der Umhüllung auch der Blumenduft der Blüten in den Glascylindern erhöht gewesen sein.

Wie wir sahen, gewöhnte sich unsere Biene nur allmählich an das neue Merkmal der Köpfe, da sie aber später fast ausschliefslich auf diesen sammelte, so mufse sie es bemerkt und die Blüten daran „erkannt“ haben. Die häufige Rückkehr zu den Gläsern und das lange Verweilen in ihnen läfst schliefsen, dafs in dem Reichtum an Nektar der Anknüpfungspunkt für die „Assoziation“ gelegen habe. Andererseits aber läfst sich a priori nicht entscheiden, ob nicht die Konzentration der Duftstoffe den Anlafs für die Überwindung der Hindernisse abgegeben habe, wenn auch das Benehmen des Tieres, sein nicht seltenes Vorbeischweben dicht am Eingange, und der Umstand,

---

1) Es wurden auch einige andere Exemplare aufser dem beschriebenen je einmal in den Gläsern I und II gesehen und gezeichnet; sie fanden aber nicht wieder hinein.

dafs nur ein Individuum angezogen wurde, obwohl doch sicher mehr an die Gläser herankamen, gegen diese Vermutung sprechen.

Um einem Mifsverständnisse vorzubeugen, möchte ich hervorheben, dafs ich selbstverständlich nicht an psychologische Vorgänge „in" der Biene gedacht habe, wenn ich von einem Lernen, von Gedächtnis und Farbensinn der Tiere sprach. Was wir an den Tieren, ebenso wie am Mitmenschen, naturwissenschaftlich festzustellen vermögen, das sind nur Reaktionen auf Veränderungen der Umgebung und die Bedeutung bestimmter Bedingungen für die Art der Reaktion. Für die Substitution psychischer Elemente in das Tier haben wir weder einen wissenschaftlichen Mafsstab, noch ein kritisch zu begründendes Recht. Zum Verständnis der Tiere würden solche Substitutionen im übrigen nicht das Geringste beitragen.

Wenn man der Biene Gedächtnis zuschreibt, so kann das physiologisch nichts anderes heifsen, als dafs im Laufe des individuellen Lebens für das Individuum charakteristische neue Assoziationen erworben werden können zwischen besonderen Reizen und typischen Reaktionen (Anflug), und dafs in diesen Assoziationen gleichzeitig auftretende Reize (z. B. Honig und Farbe) in dem Sinne vertretbar sind, dafs ein Nebenreiz resp. ein Teilreiz (das farbige Papier, auf dem der Honig dargeboten wurde) die vollständige Reaktion (Anflug) auszulösen vermag. Unter Gedächtnis verstehen wir also eine physiologische Fähigkeit des Nervensystems der Tiere.

Mit dem Lernen ist es nicht anders; es wird damit ebenfalls nur die Fähigkeit des Centralorgans ausgesprochen, bestimmte Neben- oder Teilreize eines Reaktionen auslösenden Reizkomplexes schnell und fest mit der Gesamtreaktion zu verknüpfen. Wenn Bienen an einem Fenster mit Honig gefüttert werden oder Hummeln sämtliche Fenster eines Hauses absuchen, wenn sich an dem einen ihr Nest befindet (vgl. v. Buttel-Reepen, 1900), so tun sie das nicht vermöge eines Analogieschlusses, sondern weil sich bei ihnen ein bestimmter Reiz (Fensterbild) und eine bestimmte Reaktion (Anflug) fest verknüpft haben. Bald würden sie sich auch auf die bestimmte Lage (ein bestimmtes Fenster) einstellen, wenn dauernd nur hier ihre Suchreaktionen Befriedigung fänden, d. h. durch einen bestimmten Reiz oder Reizkomplex (Honig, Nest) sistiert würden.

Lernen bedeutet also bei der Biene die Mitwirkung eines ursprünglich für die erfolgende Reaktion indifferenten (oder sogar abschreckenden) Merkmals bei dem Zustandekommen der für die Art typischen Reaktionen, also die Einschiebung eines neuen auslösenden Merkmals.

Man wird bei rein deskriptiver Betrachtung dieser Dinge eher zu fruchtbaren Schlüssen über den Schaltmechanismus des Centralorganes gelangen als durch psychologische Analogien, für die es weder Mafs noch Grenzen der Deutung gibt. Die Beobachtung der Verknüpfungsweisen zwischen Reiz und Reaktion, Reizvariation und Reaktionsveränderung geben uns unmittelbar einen Hinweis für die Beziehungen und Verknüpfungsmöglichkeiten im Centralorgan und auf die Leistungen desselben.

Wo ich von einem Farbensinn oder einem Farbenunterscheidungsvermögen der Tiere gesprochen habe, wollte ich damit nichts anderes ausdrücken als die Tatsache, dafs Farbenunterschiede Reaktionsunterschiede bedingen können, Farbengleichheit auch Reaktionsgleichheit zu veranlassen vermag. Ebenso beim Duft-„Unterscheidungsvermögen".

6. Zusammenfassende Sätze über die Bedeutung der Farben für den Bienenbesuch.

In den nachfolgenden Sätzen will ich kurz die Resultate der neueren Untersuchungen über die Biologie der Honigbiene, sofern sie blütenbiologisch wichtig sind, und über das Verhalten der Biene zu den Blüten nach den oben entwickelten Gesichtspunkten zusammenfassen.

1. Die von Sprengel, Darwin, Hermann Müller, v. Buttel-Reepen und anderen vertretene Auffassung, dafs die Farbe der Blütenkronen (resp. der extrafloralen Schauapparate) den Besuch von seiten höherer Bienen (Apis und Bombus) vermittelt, ist durch die Untersuchungen von Forel, Andreae und Giltay sichergestellt worden.
2. Da aber auch Pflanzen mit sehr unscheinbaren Kronen oft stark von Bienen (und Hummeln) besucht werden (Ampelopsis, Vitis, Rhamnus frangula, Cotoneaster acutifolius u. a. mit grünlichen Blüten), so ist die auffällige Farbe der Krone oder der Inflorescenz keine notwendige Bedingung für den Besuch seitens der höheren Apiden.

   Aber die Farbe mufs eine bedeutende Rolle in der Konkurrenz der Pflanzenarten um den Besuch der zuverlässigsten Bestäuber (Biene und Hummel) spielen, weil auffallende Farben leichter gefunden werden als unscheinbare und weil sich die genannten Insekten (unzweifelhaft jedenfalls Apis) im Fluge ausschliefslich optisch orientieren (v. Buttel-Reepen, Forel).

3. Die Wiederkehr eingeflogener Bienen zum Pflanzenstocke ist unabhängig von dem Vorhandensein der Farbensignale (vielleicht bereits nach dem ersten Besuche), weil die Tiere den Ort der besuchten Pflanze allein schon durch optische Orientierung an der Umgebung wiederfinden (Versuche von v. Buttel-Reepen, Giltay u. a.)
4. Das Auffinden der einzelnen Blüten eines Pflanzenstockes findet durch optische Orientierung statt.

   Bei Farbenblumen bewirkt normalerweise hauptsächlich die Farbe der Krone den Anflug auf die Einzelblüte.

   Unter Umständen aber wirken auch andere Merkmale der Blüte mit, so dafs die Entfernung der bunten Kronenteile nicht unbedingt den Besuch aufhören läfst. Darauf dürfte es zum Teil beruhen, dafs verschiedenfarbige Varietäten derselben Pflanzenart oft durcheinander besucht werden. Darauf beruht es auch, dafs partielle Verdeckung der Blüten den Besuch nicht unterbricht.
5. Die Unterscheidung gleichfarbiger Blüten verschiedener Art erfolgt seitens der Honigbiene sehr wahrscheinlich durch Perzeption des Duftes (der Blüte oder des Nektars) in unmittelbarer Nähe.

   Die Identifizierung verschiedenfarbiger Varietäten der gleichen Pflanzenart kann deshalb auch durch den übereinstimmenden Geruch der Blüten stattfinden, wenn die ursprünglich nicht beflogene Form zufällig besucht wurde; dann wird die Farbenverschiedenheit bedeutungslos.

Aus demselben Grunde werden auch entkronte Blüten nach einiger Zeit wieder beflogen. Die Biene stellt sich auf optische Merkmale des Rudimentes ein, nachdem sie einmal zufällig die osmische Gleichartigkeit der intakten und rudimentären Blüten wahrgenommen hat; sie reagiert jetzt auf zwei ganz verschiedene Merkmalskomplexe in gleicher Weise, mit Anflug und Saugakt (resp. Pollensammeln), weil völlige Übereinstimmung in der Qualität des Nektars besteht.

Bei Farbenblumen erfolgt eine solche Neueinstellung auf andere Merkmale derselben Blüten allmählich von selbst, wenn an langblütigen Pflanzen die Blütenblätter nach und nach verloren gehen, die Nektarsekretion aber noch fortdauert (vgl. z. B. Darwin, l. c. pag. 404: Hummeln an Geranium phaeum). Das kann so weit gehen, dafs ein Teil der Bienen die Anfangseinstellung verliert und nur noch blütenblattlose Kelche ausbeutet (Lamium galeobdolon; vgl. auch Giltay über Besuch junger Früchte [l. c.] und Herm. Müller über Malva silvestris).

6. Das Auffinden der Nektarien in grofsen Blüten (z. B. Althaea rosea, A. officinalis, Anoda) erfolgt bei der Honigbiene (und den Hummeln) sehr wahrscheinlich auf optischem Wege.

Jena, Botanisches Institut, Februar 1905.

Literatur.

Andreae, E., Inwiefern werden Insekten durch Farbe und Duft der Blumen angezogen? Inaug.-Diss. Jena 1903. (Auch Beih. z. Bot. Centralbl. 15, 1903.)

Bethe, A., Dürfen wir den Ameisen und Bienen psychische Qualitäten zuschreiben? Sonderabdr. aus Arch. f. d. gesamte Physiologie, Bd. 70. Bonn 1898.

Buttel-Reepen, H. v.[1]) 1900: Sind die Bienen Reflexmaschinen? Experimentelle Beiträge zur Biologie der Honigbiene. Leipzig 1900. (Biolog. Centralbl. 20, 1900.)

— 1903: Die stammesgeschichtliche Entstehung des Bienenstaates sowie Beiträge zur Lebensweise der solitären und sozialen Bienen. Leipzig.

Darwin, Die Wirkungen der Kreuz- und Selbstbefruchtung im Pflanzenreich. Übers. von Carus. Stuttgart 1877.

Forel, A., Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen und einiger anderer Insekten. München 1901.

Giltay, E., Über die Bedeutung der Krone bei den Blüten und über das Farbenunterscheidungsvermögen der Insekten. I. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. 40, 1904.

[Hansgirg,[2]) 1893, Biologische Fragmente. Bot. Centralbl. 56.

— 1903, Neue Beiträge zur Pflanzenbiologie. Beihefte zum Bot. Centralbl. 12.]

Kienitz-Gerloff, Professor Plateau und die Blumentheorie. I. und II. Biol. Centralbl. 18, 1898, und 23, 1903.

— — Kritische Referate von demselben über Plateaus Versuche: Botan. Zeitg. 54, 1896; 55, 1897; 56, 1898; Biolog. Centralbl. 19, 1899.

Knuth, P., Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig 1888—99.

Lubbock, J., Ameisen, Bienen und Wespen. Beobachtungen über die Lebensweise der geselligen Hymenopteren. Leipzig 1883 (Intern. wiss. Bibl.)

Müller, H., Die Befruchtung der Blumen durch Insekten und die gegenseitigen Anpassungen beider. Leipzig 1873.

Nachtrag zum I. Teil.

Etwa gleichzeitig mit der Veröffentlichung des ersten, Ophrys behandelnden Teiles, erschien in der Naturw. Wochenschrift 1905 (N. F. IV, Nr. 9 pag. 139) eine Mitteilung von Wilh. Eckardt: „Über die Befruchtung von Ophrys muscifera und aranifera“.

---

1) In den citierten Abhandlungen dieses Forschers finden sich ausführliche Literaturangaben über die Biologie der Bienen.

2) Diese zum ersten Teil gehörigen Literaturangaben sind dort versehentlich fortgelassen worden.

Der Verfasser hat die Pflanzen seit Jahren im Werra- und Saaletale beobachtet und für beide die schon von Hermann Müller auf Muscifera gesehene Schmeifsfliege (Sarcophaga), und zwar S. carnaria, als Besucher festgestellt. Herr cand. phil. Eckardt stellte mir seine seit 1898 gemachten Notizen freundlichst zur Verfügung. Ich entnehme daraus das Folgende.

An verschiedenen Standorten (bei Hildburghausen und Jena) ergaben sich für den Fruchtansatz (angeschwollene Fruchtknoten):

Muscifera:

August 1898: 264 Blüten (an 42 Exemplaren) 7,2 %.
Juli 1899: 223 Blüten (an 39 Exemplaren) 14,4 %.
Juni 1900: 218 Blüten (an 67 Exemplaren) 6,6 %.
Juli 1901: 210 Blüten (an 32 Exemplaren) 13,7 %.
Juni 1904: 252 Blüten (an 56 Exemplaren) 11,1 %.

Aranifera:

Juni 1903: 302 Blüten (an 57 Exemplaren) 17,8 %.
Mai 1904: 147 Blüten (an 39 Exemplaren) 6,8 %.

Über den Besuch der Sarcophaga teilt mir Herr Eckardt folgendes mit:

1. Muscifera: „6. Juni 1900, vormittags 10 Uhr 45 Min., am Höhenberg (bei Hildburghausen, S. M.): eine Sarcophaga carnaria ♀ mit zwei Pollinien — einem gerade nach vorn und einem seitwärts ragenden — am Kopfe behaftet, besucht eine eines Polliniums bereits beraubte Blüte der Muscifera".

2. Muscifera: „10. Juni 1900, vormittags zwischen 9 und 11 Uhr: eine mit einem Pollinium behaftete S. carnaria ♂ saugt, schräg auf der Unterlippe sitzend. Ohne indessen die Narbe dieser Blüte mit Pollen belegt zu haben, fliegt das Insekt auf, um sich auf einer Blüte eines 30—40 cm entfernten Exemplars niederzulassen. Durch meine Annäherung wird das Insekt verscheucht."

Ein anderes Mal sah Herr Eckardt eine Sarcophaga sich auf eine Blüte setzen und am Stengel entlang kriechen, ohne dafs Ankittung von Pollinien stattfand. Auf Aranifera sah derselbe Beobachter, nach seiner Angabe am oben genannten Orte (pag. 140), sich zwei Exemplare von Sarcophaga carnaria auf eine Pflanze niedersetzen, ebenfalls ohne dafs Pollinienanheftung eintrat.

Dadurch ist Sarcophaga carnaria wenigstens für Muscifera als Pollinien entnehmender und übertragender Besucher sichergestellt. Ob aber die Narbenbelegung

durch sie stattfindet, ist noch genauer festzustellen, ebenso die Bedeutung der Nektartropfen und der „Scheinnektarien“ für den Besuch.

Weiterhin machte mich Herr Eckardt darauf aufmerksam, dafs ich eine wichtige Untersuchung Hermann Müllers, welche dieser Forscher in den „Weiteren Beobachtungen über Befruchtung der Blumen durch Insekten“ (Verh. d. nat. Ver. d. preufs. Rheinl. u. Westf. 1878—1882, Jahrg. 39, 4. Folge, 9. Bd.) mitteilt, übersehen habe. Müller untersuchte im Jahre 1878 (l. c. pag. 285 ff.) bei Lippstadt einen begrenzten Standort der Muscifera Exemplar für Exemplar sehr genau. Er entdeckte dabei die Nektarabscheidung des Labellums und bemerkte zum ersten Male eine Sarcophaga auf der Pflanze, welche die Nektartropfen aufsog, eine Beobachtung, welche Eckardt jetzt bestätigt. An dem Standorte, den Müller besuchte, fanden sich 37 Exemplare mit 146 Blüten, von denen „nicht ganz 20 % (29 Blüten) Spuren stattgehabten Insektenbesuches zeigten. — Von den 29 Blüten, welche Wirkungen stattgehabten Insektenbesuches zeigten, hatten (abgesehen von den auf die Narben derselben Blüten geschleiften Pollinien) nur 9 belegte Narben oder angeschwollene Fruchtknoten; es waren also nur 31 % der besuchten (etwas über 6 % sämtlicher) Blüten normal befruchtet worden“ (l. c. pag. 289).

Durch eingehende Untersuchung kommt Müller zu dem Schlusse, dafs der Insektenbesuch bei Muscifera sehr spärlich und meistens wirkungslos sei, „was zum gröfsten Teile in der Unstetheit der Besucher, zum geringeren Teile in der Unregelmäfsigkeit ihrer Bewegungen seinen Grund habe“, und dafs sich der spärliche Besuch auf einen sehr langen Zeitraum verteile. Diese Sätze gelten auch für die von Eckardt, Gössnitz und mir untersuchten Standorte und finden ihre Erklärung durch die von seiten Eckardts jetzt sehr wahrscheinlich gemachte Annahme, dafs Sarcophaga die zuständige Befruchtungsvermittlerin der Ophrys muscifera sei.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1905

Band/Volume: 94

Autor(en)/Author(s): Detto Carl

Artikel/Article: Blütenbiologische Untersuchungen. Versuche über die Blütenorientierung und das Lernen der Honigbiene 424-463