

Zeitschrift: Botanica Helvetica
Herausgeber: Schweizerische Botanische Gesellschaft
Band: 107 (1997)
Heft: 1

Artikel: Die Signalfunktionen von Blüten
Autor: Peisl, Peter
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-72634>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 24.01.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

Übersichtsartikel

Die Signalfunktionen von Blüten

Peter Peisl

Tagelwangerstr. 1, CH-8307 Effretikon, Schweiz

Manuskript angenommen am 25. Februar 1997

Abstract

Peisl P. 1997. Flowers as signal emitters. Bot. Helv. 107: 3–28.

The article focuses on a discussion of biological signals in general and reviews the potential of floral advertising by olfactory and visual cues for pollinator animals. Moreover, the origins and the evolution of signalling are considered. Special attention is given to the evolutionary shift of advertising from the original emitters, pollen and nectar, to secondary emitters, mainly other parts of the flower. This loosening of the original link between promise and reward is conceived as a source of biological diversity. It allows advertising by dummies, a phenomenon called mimicry. The logics of indirect signalling are demonstrated in detail.

An accurate targetting of signals to specific pollinators seems essential for efficient flower functioning and harvesting by the respective visitor. Mechanism are presented that improve the precision of this interaction. Special attention has further been directed to the problem of the postulated equivalence between the costs and profits of both, the plant and its pollinator. The utilitarism frequently met in evaluations of flower to pollinator relations is criticized, especially the concept of "deception" as it is generally used. Some problems in flower biology, e.g. the pollination success of many orchids despite of the complete absence of any substantial reward is discussed under the aspect that esthetic logics may be involved.

Key words: Pollination biology, advertising, signals, guide marks, bees, evolution, deception, mimicry, esthetics.

1. Einleitung

Dieser Bericht handelt von besonderen Farben, Düften und Gestalten von Blüten, die auf Tiere anlockend oder orientierend wirken. Das Thema ist alt: Als Beispiel frühen Erkennens von Signalfunktionen sei Christian Konrad Sprengel zitiert. In der Einleitung zu seiner Abhandlung von 1793 über „Das entdeckte Geheimnis der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen“ schreibt er:

„Im folgenden Sommer untersuchte ich das Vergißmeinnicht (*Myosotis palustris*). Ich fand nicht nur, daß diese Blume Saft hat, sondern auch, daß dieser Saft gegen den Regen völlig gesichert ist. Zugleich aber fiel mir der gelbe Ring auf, welcher gegen die

himmelblaue Farbe des Kronensaums so schön absticht. Sollte wohl, dachte ich, dieser Umstand sich auch auf die Insekten beziehen? Sollte die Natur wohl diesen Ring zu dem Ende besonders gefärbt haben, damit derselbe den Insekten den Weg zum Safthalter zeige? Ich betrachtete in Rücksicht auf diese Hypothese andere Blumen, und fand, daß die meisten sie bestätigten. Denn ich sah, daß diejenigen Blumen, deren Krone an einer Stelle anders gefärbt ist, als sie überhaupt ist, diese Flecken, Figuren, Linien oder Düpfe von besonderer Farbe immer da haben, wo sich der Eingang zum Safthalter befindet. Nun schloß ich vom Teil auf das Ganze. Wenn, dachte ich, die Krone der Insekten wegen an einer besonderen Stelle besonders gefärbt ist, so ist sie überhaupt der Insekten wegen gefärbt; und wenn jene besondere Farbe eines Teils der Krone dazu dient, daß ein Insekt, welches sich auf die Blume gesetzt hat, den rechten Weg zum Saft leicht finden könne, so dient die Farbe der Krone dazu, daß die mit einer solchen Krone versehenen Blumen den ihrer Nahrung wegen in der Luft umherschwärzenden Insekten, als Saftbehältnisse, schon von weitem in die Augen fallen.“

Was Sprengel 1793 publiziert hat, ist eine eigentliche *Blumentheorie*. Sie ist in ihren wesentlichen Punkten auch heute unbestritten und längst Bestandteil des Volksschul-Unterrichts geworden.

Damals aber wurde diese Schrift eher belächelt und bald vergessen. Doch Darwin zitiert sie in seinem Buch über die „Befruchtung der Orchideen“ (1862) und schreibt: „Wenige Personen zweifeln jetzt noch an der Richtigkeit von C. K. Sprengels Ansicht, daß die hellen und augenfälligen Farben der Blüten dazu dienen, Insekten aus der Entfernung anzuziehen.“

Wenn jemand ein solch altes und populäres Thema in einer wissenschaftlichen Zeitschrift aufgreift, muß er sich rechtfertigen, indem er zeigt, daß es aktuell geblieben oder es unter neuen Gesichtspunkten wieder geworden ist. Das soll in wenigen Sätzen versucht werden.

Zuerst ist auf seine zentrale Bedeutung für das Verständnis der Evolution der höheren Pflanzen hinzuweisen: Indem Tiere, durch optische und chemische Signale geleitet, Blüten besuchen und sie bestäuben, oder Samen fressen und sie verschleppen, transportieren sie Erbgut: Pollenkörner wie Samen sind Transportbehälter für Gene, sozusagen genetische Botschafter, die durch ihre Mobilität die Voraussetzung schaffen für die Vermischung (Rekombination) von Genen durch Sexualvorgänge und damit für Evolution.

Man mag sich fragen, ob dieses Thema nach einem Jahrhundert ergiebiger genetischer und populationsdynamischer Forschung nicht erschöpft sei. Dagegen ist zu sagen, daß in unserem Evolutionsverständnis in den letzten Jahren vieles in Bewegung geraten ist. Systemtheorie und Komplexitätsforschung haben erweiterte Horizonte gesetzt und erfordern erneute Betrachtung von manchem, was man bisher zu verstehen geglaubt hatte. Befruchtet durch die Informationstechnik sind Erzeugen, Übermitteln, Erkennen und Verarbeiten von Signalen auch in der Biologie Gebiete intensivierter Forschung geworden (Neurologie, Hormon- und Pheromonforschung, Immunbiologie). In der Blütenbiologie bringt die hochpräzise Analytik von Duftstoffen wertvolle Fortschritte.

Aus dem umfangreichen heutigen Wissen können nur einige Gesichtspunkte ausgewählt und beleuchtet werden. Für weitere Ansprüche und einen umfangreichen Literaturnachweis sei auf Endress (1994) sowie Proctor, Yeo und Lack (1996) verwiesen. Populärere Darstellungen in deutscher Sprache stammen von Bertsch (1975) und Barth (1982).

2. Was sind Signale?

Der Begriff „Signal“ stammt aus der Kommunikationstechnik. Er bezeichnet eine physikalische oder chemische Gegebenheit, die von einer Instanz, Sender genannt, ausgeht, und in einer zweiten, dem Empfänger, eine bestimmte Veränderung (Reaktion) auslöst. Zwischen Sender und Empfänger besteht eine räumliche Distanz. Von einem Signal kann nur in bezug auf einen potentiellen Empfänger gesprochen werden.

Der Begriff Signal wird unterschiedlich verwendet: Schalttechniker und Neurophysiologen neigen zu einer *atomistischen* Auffassung, wenn sie das einzelne übermittelte Bit als Signal bezeichnen. Demgegenüber wird hier ein *semantischer* Signalbegriff bevorzugt: Ein Signal wird als ein Komplex von Reizen bezeichnet, der als Ganzes eine unverwechselbare Einheit mit klar zugeordneter Bedeutung darstellt. Als Beispiel sei eine Verkehrsampel genannt: Leuchten die rote und die gelbe Lampe miteinander, so wirkt diese Konfiguration auf den Adressaten als ein einziges Signal, das ihm mitteilt, daß er sich fahrbereit machen soll. Weiteres Beispiel: Ein geschriebenes Wort ist als Ganzes ein Signal, obwohl es aus Buchstaben zusammengesetzt ist. Die meisten biologischen Signale sind von dieser Art, also komplex.

3. Die Besonderheiten biologischer Signale

Man kann die Auffassung vertreten, daß Blütenfarben etwas grundsätzlich anderes seien als z. B. Eisenbahnsignale, weil sie nicht von einem planenden Verstand konstruiert wurden, daß sie – um mit einem alten biologischen Begriffspaar zu sprechen – nicht homologe, sondern „nur“ *signalanaloge* Erscheinungen sind. In der neueren Wissenschaft haben Analogien jedoch stark an Interesse gewonnen. In bezug auf das formale Funktionieren stimmen biologische und technische Informationsübertragung völlig überein. Wenn die Begriffe „Signal“, „Werbung“, „Senden“, „Empfangen“ etc. im folgenden ohne Anführungszeichen verwendet werden, so geschieht dies immerhin stets im Bewußtsein, daß biologische Signale ihre eigene *Entstehungsgeschichte* haben. Ihre Evolution macht sie auch speziell interessant. Ihr gilt in diesem Bericht das Hauptaugenmerk.

Das, was als Signal auf einen Empfänger wirkt, muß entstanden sein, ehe es wirken konnte, und der Empfänger mußte diese Eigenschaft des Senders zum Signal *erwählt* haben. Das kann irgendwann in der Stammesgeschichte geschehen sein und heute im Erbgut des Blütenbesuchers als „angeborener Auslösemechanismus“ (AAM) fixiert vorliegen. Viele Signalerwählungen können im individuellen Leben von Empfängern auch neu entstehen durch Lernvorgänge. Deren Bedeutung wird im Kapitel 7 diskutiert.

Optische und olfaktorische Signalisation werden zunächst getrennt behandelt. Das ist von der Sache her kaum gerechtfertigt, denn sie sind miteinander eng verknüpft. Mancher Farbstimulus von Blüten wirkt nur bei Anwesenheit des zugehörigen Duftes. Doch haben die beiden Sinneswelten so stark verschiedenen Charakter, daß sie je eine eigene Würdigung verdienen.

4. Optische Signale

4.1. Was ist augenfällig?

Was für optische Eigenschaften muß ein Gegenstand haben, damit er sich zum Signal eignet? Die Frage ist nicht so trivial wie sie aussieht. Auffälligkeit ist eben nicht allein Sache des Gegenstandes. Der Empfänger ist maßgebend beteiligt, indem er das, was er

als Signal konstituiert, aus dem Angebot an Umweltreizen auswählt. Es sind diejenigen optischen Qualitäten, die für sein Überleben möglicherweise bedeutsam sind. Nur auf eventuell relevante Daten sprechen die Sinnesorgane überhaupt an. Eine stark reduzierte Menge an Informationen gelangt ins Gehirn, wo sie nach bestimmten angeborenen oder erlernten Kriterien analysiert wird. Allgemein scheint zu gelten: *Wechsel* fällt auf. Farb-, Helligkeits- und Sättigungskontraste sind wirksam, ebenso der Konturreichtum von Blüten (Wehner 1975). Strahlig gebaute Blumen vom Typ der Margerite wirken wohl darum attraktiver auf Bienen als geschlossene runde Scheiben (Free 1970).

Welche Blüteneigenschaften es sind, die die besondere Aufmerksamkeit erregen und das Besuchsverhalten auslösen, ist durch direkte Erforschung der Gehirne von Insekten oder Vögeln schwierig herauszufinden. Wie deren Merk- und Wirkwelt (v. Uexküll 1933) strukturiert ist, kann man jedoch indirekt studieren, indem man die Blumen, die sich durch ihre Selektion entwickelt haben, beurteilt. So durfte K. v. Frisch aus der Buntheit der Blumen mit guter Erfolgsaussicht schließen, daß Bienen – im Gegensatz zu damals verbreiteten Meinungen – Farbsinn besitzen. Mittels der Dressurmethode war es leicht zu beweisen.

Über die Blütenfarben und das *Farbensehen* der meisten Blütenbesucher wissen wir heute gut Bescheid. Hier soll nur soviel gesagt werden, daß bei Bienenblumen eine weitere, uns nur indirekt zugängliche Farbqualität auftritt, nämlich Ultraviolett (UV). Daumer (1956) hat nachgewiesen, daß es sich dabei für die Honigbiene nicht einfach um mehr Violett handelt, sondern um einen eigenständigen Farbton von überragender Sattheit: Im Farbenerleben der Bienen ist UV der Ton mit dem stärksten Buntheitscharakter, etwa wie für uns das Rot. Für die optische Wirkung auf Insekten ist es darum entscheidend, ob und an welchen Blütenteilen UV absorbiert, an welchen anderen es reflektiert wird. Pollen und meist die ganzen Staubbeutel absorbieren es stets: ein Schutz des Erbgutes vor dieser mutationsauslösenden Strahlung (Abb. 10, 11). Sodann tritt reines Rot als Farbe von Bienenblumen nicht auf; dies entspricht der Rotblindheit der Bienen. (Den Feuermohn erkennen sie an seiner UV-Reflexion).

Farben und Kontraste sind erst die Basiskriterien. Dazu kommt *Gestalt-* und *Muster-*erkennen. Grundsätzliches dazu schreibt Wehner (1975). Betrachten wir zuerst das menschliche Sehen: Unser Gehirn sucht nach bestimmten Formeigenschaften, in erster Linie nach ungebrochenen Linienzügen und geschlossenen Gestalten. Das sind Merkmale, die seit Urzeiten uns relevante Gegenstände gegenüber dem Wirrwarr der Vegetation und der Steine auszeichnen: Artgenossen, Feinde, jagdbare Tiere, Früchte. In dieser Erkennungsfunktion liegen die Wurzeln unseres ästhetischen Empfindens, das sich indessen verselbständigt hat, so daß uns sein biologischer Ursprung kaum mehr bewußt ist.

Daß auch Blüteninsekten eine Analyse ihres visuellen Feldes anhand bestimmter Kriterien durchführen, steht außer Zweifel. Von Bienen und Wespen, die einen festen Wohnsitz haben, weiß man durch Experimente, daß sie nach einer Vielzahl von nahen und fernen Landmarken navigieren und ihr Nest, wie auch neu entdeckte Futterstellen, zuverlässig wiederfinden. Nachgewiesen ist, daß Honigbienen eine Neigung haben, Kontrastlinien zu folgen; Strichsaftmale, die als dunkle Linien zum Blütenzentrum führen, sind das pflanzliche Gegenstück dazu (Daumer 1958). Gould (1985) weist nach, daß sich Honigbienen Blütenmuster in eidetischer Art, d. h. als eine Art Photographie merken. Es gibt Indizien, daß auch Insekten die Stufe ganzheitlichen Gestalterkennens mit Einbezug der Duftverteilung erreicht haben (Experimente mit Hummeln an gemusterten Blütenattrappen: Gack 1979, Lunau 1988).

Zu den Analysekriterien gehört bei uns auch die Suche nach *Regelmäßigkeiten*: Wiederholungen im Bildfeld sind nicht zu übersehen. Beliebige, sonst nicht weiter beach-

tete Elemente fallen auf, sobald sie zwei- und mehrfach auftreten: verschoben, gespiegelt oder verdreht. Die ästhetische Wirkung solcher Redundanz erleben wir z. B. beim Be- trachten von Ornamenten.

Es ist zu vermuten, daß auch das Bienenhirn bei der Bildanalyse nach Wiederholungen sucht. Es liegen dazu noch keine stringenten Beweise vor, doch fällt auf, daß alle Muster, auf die man Bienen erfolgreich dressiert hat (z. B. Gould 1985), diese Art Redundanz aufweisen. Ein weiteres Indiz ist, daß die Blütenwelt selbst fast nur Bilder mit repetierten Elementen zeigt: die Blüten selbst in ihren Symmetrien, sowie Infloreszenzen, in denen viele gleichsinnig orientierte Blüten nebeneinander stehen. Beim Vergißmeinnicht bleiben die bestäubten Blüten noch tagelang unverwelkt stehen, wobei ihr Duft verschwindet und der anfangs gelbe Ring verblaßt (Abb. 12). Die weitere Anwesenheit der blauen Kronen hält wohl nicht nur die fernwirksame Fläche des Blütenstandes groß, sondern auch dessen *ornamentale Qualität*.

Die klassischen Dressurtests mit Honigbienen und anderen Insekten wurden größtenteils mit horizontal liegenden, zentralsymmetrischen Vorrichtungen (Farb- und Musterscheiben) durchgeführt. Natürliche Blüten mit diesen Eigenschaften gibt es, und die Bienen wissen mit ihnen umzugehen. Unzählige Bienenblumen sind jedoch polar gebaut, nämlich dorsoventral, so, daß Ober- und Unterseite zu unterscheiden sind, z. B. bei Lippen- und Schmetterlingsblütlern, Orchideen und vielen anderen (Abb. 2, 5, 6, 7, 9, 14, 17). Solche Blüten halten eine ganz bestimmte Stellung zur Schwerkraft ein. Die von ihnen ausgehenden Signale sind also im Raum orientiert, was bei vielen Saftmalen besonders deutlich zum Ausdruck kommt (Abb. 6, 9). In der Fähigkeit zur Schwerewahrnehmung tun sie es ihren tierischen Signalempfängern gleich: Diese sind nicht nur in Körperbau und Haltung im Flug ausgeprägt oben-unten orientiert, sondern auch in der Bildanalyse (nachgewiesen für die Honigbiene durch Wehner 1972). Ihre Mustererkennung ist nicht drehinvariant. Darum muß der Biene das Signalmuster in der richtigen räumlichen Stellung gezeigt werden. Lunau (1988) konnte die Fühlerreaktion, mittels der die Hummeln vor der Landung das Duftmuster prüfen, nur entdecken, weil er Blütenattrappen in steiler Stellung präsentierte.

4.2. Entstehungsgeschichte biologischer Signale

Gewisse Eigenschaften von Blüten wurden von Insekten zum Signal erwählt, wenn sie Kennzeichen von Nahrung waren, also die Anwesenheit von Pollen oder Nektar anzeigen. Dazu ist festzustellen, daß die eigentlichen Nährstoffe, Zucker, Eiweiße, Lipide u. a. farblos und nicht flüchtig sind, sich also selbst nicht als Signalsender eignen, weil sie auf Distanz nicht bemerkt werden können. Sie sind keine „attractants“, als was sie in der Literatur oft bezeichnet werden (z. B. bei Waser 1983). Um diese Stoffe zu finden hatten die Tiere auf begleitende fernwirksame Merkmale zu achten. Wichtig war, daß diese nur am interessierenden Teil der Blüte auftraten und zuverlässig vorhanden waren. Für die Pollenkörner ist das ihre Absorption der ultravioletten Strahlung (UV) und vermutlich auch ein besonderer Duft. (Mehr über die Evolution der Blütendüfte im Kapitel 5.) UV als energiereiche Strahlung gefährdet das in den Pollenkörnern enthaltene Erbgut. Es ist darum verständlich, daß Blütenstaub stets UV-absorbierende Pigmente (Flavonoide, Harborne 1995) enthält. In dieser Hinsicht sind Pollenkörner zuverlässige *primäre Signalsender*. Manche dieser Pigmente absorbieren zusätzlich auch violettes Licht und erscheinen uns UV-blind Menschen darum gelblich.

Die Absorption des kurzwelligen Spektralanteils hat primär nichts damit zu tun, daß Insekten sich dafür interessieren. Auch die Pollenkörner von Windbestäubern und die

Sporen von Kryptogamen absorbieren UV und sind oft gelblich getönt (Abb. 1). Unter den nahrungssuchenden Insekten, für die Sporen und Pollenkörner eine potentielle Nahrung darstellen, kamen diejenigen zum Erfolg, die diese optische Qualität zu erkennen vermochten, deren Augen also in diesem Spektralbereich empfindlich waren. Heute jedenfalls wird Pollen von zahllosen Insekten anhand des Fehlens dieser kurzen Wellenlängen im Spektrum identifiziert (Daumer 1958). Dadurch wurde dieses alte Pollenmerkmal erst zum Signal. Es war also vorgegeben und ist nicht erst im Zusammenhang mit Blüteninsekten entwickelt worden. Osche (1983) spricht von Präadaptation und erwähnt als zoologisches Pendant die vielen roten Signale bei Wirbeltieren (Hahnenkamm, Parviangesäß, Lippenrot), die auf dem vorgegebenen Farbton des Blutfarbstoffs beruhen.

Nektar, das zweite von Insekten gesuchte Blütenprodukt, hat als ausgeschiedener Siebröhrensaft primär keinen Duft. Das, was ihn begehrswert macht, der Zucker, ist farblos und nicht flüchtig. So bleibt als einziges auf Distanz erkennbares Merkmal der Oberflächenglanz. Ihn nützen Insekten tatsächlich zum Auffinden von Flüssigkeiten. In Attrappenversuchen zeigen Bienen und Fliegen auffallendes Interesse für Glasperlen, ja selbst für glitzernde Metalle. Gleichwohl sind Nektartropfen schlechte Werbeträger, da

Abb. 1. Der Pollen der Kiefer (*Pinus*) besitzt die für Windbestäuber typische gelblichweiße Tönung. Das Pollensammeln durch die Honigbiene bringt dem Spender keinerlei Nutzen, doch *Pollenraub* könnte im Erdaltertum die Blüten-Insekten-Beziehungen eingeleitet haben.

Abb. 2. *Lapeyrousie silenoides* (Jacq.) Ker-Gawl. (Iridaceae, Namaqualand). Die Kronröhre ist etwa 4 cm lang.

Abb. 3. *Ferraria undulata* L. (Iridaceae, Kap). Die beiden südafrikanischen Pflanzen (Abb. 2 und 3) zeigen völlig verschiedene Werbestile innerhalb derselben Familie. *Lapeyrousie* ist an langrüsslige Tagfalter adressiert, die säuerlich riechende *Ferraria* an Fliegen.

Abb. 4. *Pulsatilla vulgaris* Mill. (Ranunculaceae), eine *Pollenblume*. Der sattgelbe, reichlich vorhandene Blütenstaub wird von Bienen als Futter für deren Brut gesammelt. (Aufn. A. Krebs).

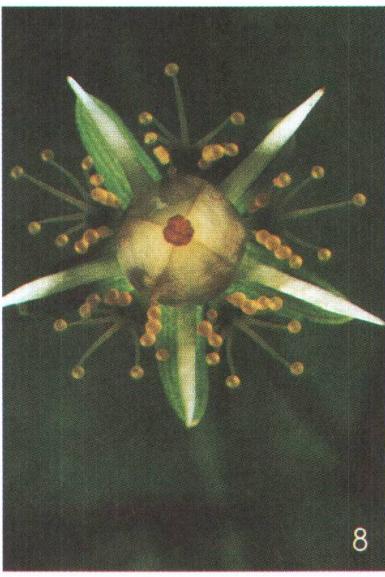
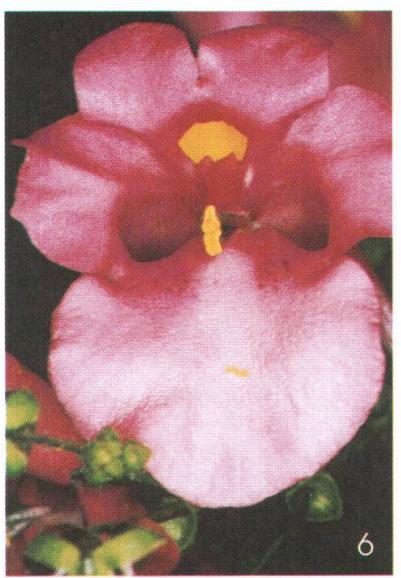
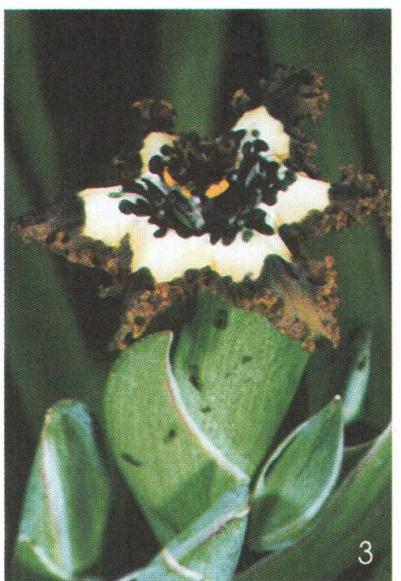
Abb. 5. *Masdevallia reichenbachiana* Endress (Orchidaceae, trop. Amerika). Die glänzenden Partien der Blütenmitte täuschen Flüssigkeit vor, sind jedoch völlig trocken (Bot. Garten Zürich).

Abb. 6. *Diascia barberae* Hook.f. (Scrophulariaceae, S-Afrika). Der sattgelbe Fleck auf dem oberen Teil der Krone kann als Staubblatt-Attrappe aufgefaßt werden. Darunter, links und rechts, sieht man die Eingänge zu den beiden Spornen der Blüte, die keinen Nektar, sondern fettes Öl enthalten. Die Besucher, Bienen der Gattung *Rediviva*, gewinnen es mittels der Vorderbeine (s. Steiner and Whitehead 1990).

Abb. 7. *Masdevallia ova-avis* Luer (Orchidaceae, Venezuela). Die nektarlosen Blüten tragen wohlriechende sattgelbe Sepalenanhänger. (Bot. Garten Zürich).

Abb. 8. *Parnassia palustris* L. (Saxifragaceae). Auch nach dem Abfallen der Kronblätter bleiben die gestielten, glänzenden Kugelchen frisch. Ein Beispiel dafür, daß Attrappen unverwüstlicher sein können als das „Vorbild“ Nektar.

Abb. 9. *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó (Orchidaceae) mit einer Honigbiene. Diese trägt Pollinien auf dem Kopf, ein Zeugnis dafür, daß sie schon andere Blüten dieser Art besucht hat. Sie läßt es sich nicht verdrießen, daß sie in den Blüten keinen Nektar findet. Die Blüte rechts darunter ist durch eine Fliege blockiert, die an der klebrigen Narbe hängengeblieben und gestorben ist.



ihr Glitzern für Insektenaugen erst in nächster Nähe wirksam wird, und da sie nicht dauerhaft sind.

Eine Aufgabe des Evolutionsbiologen besteht also darin, die Herkunft der zu Signalen evoluierten Merkmale und – wie im erwähnten Beispiel – die Logik ihrer Erwähnung zu finden.

4.3. Sekundäre Signalsender

Werbung mittels des begehrten Originals – Pollen, Nektar – und der ihnen eigenen Merkmale ist längst durch zusätzliche effizientere Methoden ergänzt worden. Werbebotschaften werden in größtem Maße von *sekundären Signalsendern* erzeugt. Als solche bezeichnet man Strukturen, die außerhalb des Gegenstandes liegen, für den geworben wird, z. B. die Blütenhülle, wenn sie stellvertretend für Pollen und Nektar Farbreize und Düfte aussendet. Das scheint uns banal, weil das Werben mittels Bildern, Signeten und Attrappen in der Menschenwelt selbstverständlich ist. In der biologischen Evolution jedoch stellt das Signalisieren von sekundären Sendern aus eine revolutionäre, evolutionsmäßig ungemein folgenreiche Errungenschaft dar. Indem damit nämlich die Botschaft nicht mehr an die Anwesenheit des Gutes, für das geworben wird, gebunden ist, ist die Koppelung zwischen Versprechen und Erfüllung verloren gegangen. Sie öffnet „Lug und Betrug“ Tür und Tor. Das Signal kann gesendet werden, ohne daß die vom Kunden erwartete Leistung erbracht wird.

Zahlreiche attraktiv aussehende und duftende Blumen, besonders viele unter den Orchideen, bieten den Besuchern keine materielle Belohnung (Abb. 7, 9, 16, 17). Verschiedene Autoren sprechen von „Täuschblumen“. Das Phänomen ist alltäglich und tritt nicht nur bei den bekannten „kriminellen“ Pflanzen auf, solchen mit Kesselfallen, Weibchenattrappen u. a. Auch ganz gewöhnliche Blumen bieten zeitweise keinen Nektar, entweder aus inneren Gründen oder weil ihn andere Blütenbesucher schon weggetrunken haben.

Mindestens in der biologischen Evolution haben „Lügen“ nicht die „kurzen Beine“, die ihnen das Sprichwort zuschreiben möchte; sie sind vielmehr Ausgangspunkte großer Karrieren, unausgesetzt sprudelnde Quellen biologischer Vielfalt. Die Natur wäre bedeutend ärmer an Qualitäten ohne sie. Das soll in den folgenden Abschnitten gezeigt werden.

4.4. Das Entwickeln von „Bühnenbildern“

Die Wirksamkeit von Werbung kann dadurch gesteigert werden, daß der angepriesene Gegenstand vor einem kontrastierenden Hintergrund präsentiert wird. So kam es dazu, daß blütennahe Blätter, deren primäre Funktion der Schutz der Sporophylle war, vergrößert, besonders gefärbt und in eine geeignete Stellung gebracht wurden. Da sie kaum zur Photosynthese beizutragen hatten, waren sie oft schon primär anders gefärbt als das Laub und damit für die Entwicklung zu Werbeträgern prädestiniert. Auch wurden sie Erzeuger und Sender neuartiger, zum Pollen kontrastierender Düfte. Die Blütenwelt ist überaus reich an phantastischen „Bühnenbildern“. Ihre Entwicklung war eine Novität mit evolutionsbiologisch bedeutenden Konsequenzen.

4.5. „Geschminkte Blumen“

Im Unterschied zu den Windbestäubern, deren Pollen höchstens schwach gelb ist (Abb. 1), zeigen viele insektenbestäubte Blüten ein sehr *sattes Pollengelb*. Es sind diejeni-

gen, die Pollenkörner als Futter anbieten, die sog. *Pollenblumen* (Abb. 4, umfassend dargestellt bei Vogel 1978).

Dieses Gelb stammt von zusätzlichen Carotinoiden, die auch noch den blauen Spektralbereich wegfiltern. Weil es praktisch nur bei Bienenblumen zu finden ist (eine bemerkenswerte Ausnahme bilden die dottergelben Staubbeutel des Grases *Bromus erectus*), liegt die Annahme auf der Hand, daß dieses Merkmal durch Selektion seitens der Insekten entstanden ist. Ein schon vorhandenes Merkmal wurde sekundär gesteigert. Es liegt eine Analogie zum Auftragen von künstlichem Rot auf die von Natur aus schon rötlichen menschlichen Lippen vor.

Das satte Gelb solchen Pollens gehört wohl zu den Fällen, wo Signale überdimensioniert sind, wie sie die zoologische Verhaltensforschung zahlreich kennt. Wenn unter Konkurrenzdruck nur die auffälligsten Sender berücksichtigt werden, dann entstehen „übernormale Auslöser“. Dafür sind auch die Hochgebirgspflanzen und die Ephemerenflora der Wüsten treffliche Beispiele: In der kurzen Jahreszeit, die diesen Pflanzen zum Blühen zur Verfügung steht, sind Bestäuberinsekten knapp. Nur die auffälligsten Blüten werden besucht. Daraus erklärt es sich, daß sonst zwerghafte Pflanzen überaus große, intensiv gefärbte und duftende Blüten entwickeln.

4.6. Das Übergreifen von Signalfeldern auf benachbarte Organe

In vielen Bienenblumen sind nicht allein die Pollenkörner dottergelb, sondern auch die ganzen Staubbeutel (Abb. 4, 10, 13, 14). Mag man das noch als Strahlenschutz für die sich darin entwickelnden Pollenkörner gelten lassen, so verliert das Argument seine Kraft z. B. im Fall von *Saintpaulia*, deren Staubbeutel noch tagelang wie neu aussehen, nachdem sie keinen Pollen mehr enthalten. Die Antherenwand ist hier sekundärer Signalsender. Ebenso in den zahlreichen Fällen, wo das Gelb Teile der Krone zierte (s. Kapitel 4.8).

4.7. Verbergen und Tarnen des Pollens

Während die Pollenblumen ihren Blütenstaub zur Schau stellen (s. Vogel 1978), tarnen ihn andere durch unscheinbare Färbung (Abb. 2, 15) oder verbergen die Staubbeutel im Innern einer Kronröhre. Bei verschiedenen Salbei-Arten (z. B. *Salvia pratensis*) befinden sie sich in der zusammengefalteten, sichelförmigen Oberlippe und treten, für den Besucher unsichtbar, erst heraus, wenn dieser den berühmten Hebelmechanismus betätigt. In bunter Fülle finden wir das Phänomen des verborgenen Pollens bei hochentwickelten Nektarblumen, die sich meist auch noch durch verwachsene Blütenkronen auszeichnen. Sie bilden im Gegensatz zu den Pollenblumen nur spärlich Blütenstaub, was eine nicht unerhebliche Einsparung an kostbarem Eiweiß bedeutet.

4.8. Attrappen

Solches Gelb fehlt indessen in manchen dieser Blüten nicht; nur befindet es sich sozusagen an falscher Stelle, z. B. als Fleckenzeichnung auf der Krone (Abb. 6, 7, 10, 11, 12, 13) oder auf sterilen Anhängseln der Theken (Abb. 15). Osche (1979, 1983) interpretiert sie als Pollen- bzw. Staubbeutelattrappen. Die Merkmale des Pollens, Farbe und Duft, erscheinen dort, wo der Pollen selbst nicht ist. Diese Zeichnungen sind gewissermaßen Abbildungen von Pollen und Staubbeuteln. Was vorliegt, sind Fälle von *Mimikry*: Das „Vorbild“ ist urtümlicher, nicht getarnter Pollen samt Verstärkung durch Carotinoide. Damit ist nicht gesagt, daß gegenüber dem Blütenbesucher Täuschung im

Sinne von Betrug vorliegen muß. Bienen wissen aus diesen Signalen Nutzen zu ziehen, nämlich sich an ihnen zu orientieren.

Pollen- und Staubblattimitationen sind in der Welt der Insektenblumen außerordentlich häufig, vielfältig und manchmal in großer Treue zum Vorbild gestaltet, vereinzelt sogar räumlich. Ihr Nutzen für ihre Träger ist offensichtlich: Der wertvolle Pollen kann damit an Stellen untergebracht werden, wo er nur vom geeigneten Bestäuber erreicht werden kann. Damit ist Eiweiß eingespart und die Präzision der Bestäubung gesteigert.

Gelb ist (neben dem Fehlen von UV) die vorherrschende Saftmalfarbe. Lunau (1988) hat in Verhaltensversuchen mit blütenhaiven Hummeln allerdings herausgefunden, daß sich jede andere Farbe auch eignen würde; sie müßte nur von hoher Sattheit sein. Daß aber das Gelb bevorzugt ist, spricht für Osches Attrappentheorie: Es war eben historisch vorgegeben, da die „Vorbilder“ von Natur aus schwach gelb sind.

Es gibt auch *Nektarattrappen*. Daß es sich im Fall von süßer Flüssigkeit besonders aufdrängt, nicht das Original zur Schau zu stellen, wurde früher begründet: exponierter Nektar ist nicht dauerhaft; er wird weggetrunken, abgeschwemmt; er vertrocknet oder wird verschmutzt. Berühmt sind die Imitationen von Nektartropfen in den Blüten des Studentenröschen (*Parnassia palustris*, Abb. 8 und Abb. in Proctor, Yeo and Lack 1996: S. 78). Die Blüte enthält unterhalb der Attrappen noch echte Nektarien. Der Lockeffekt der ersten wird bestritten (Daumann 1960). Weitere Beispiele sind die Blüten des Schwarzkümmels (*Nigella*) und von *Lopezia coronata* (Onagraceae). Eindrücklich ist der Scheinnekter in den Blüten einzelner Orchideen, z. B. der Blüte einer *Masdevallia reichenbachiana* (Abb. 5). Endress (1994) widmet Pseudonektarien ein eigenes Kapitel.

Abb. 10. Gelbe Blüten. Links: *Trollius europaeus* L. (Blüte gewaltsam geöffnet) und *Caltha palustris* L., Mitte: *Caltha polypetala* Hochst., rechts: *Geum montanum* L., *Ranunculus ficaria* L. und *Ranunculus auricomus* L.

Abb. 11. Dieselben Blüten, im ultravioletten Licht (UV) photographiert. Nicht nur die Staubbeutel, sondern auch die basalen Teile der Kronblätter erscheinen schwarz, d. h. sie absorbieren UV.

Abb. 12. *Eritrichium elongatum* (Rydb.) Wight (Boraginaceae, N-Amerika), nahe verwandt mit *Myosotis*, dem Vergißmeinnicht: Bei frischen, noch bestäubungsfähigen Blüten sind die Wülste um den Eingang zur Kronröhre gelb, später weiß.

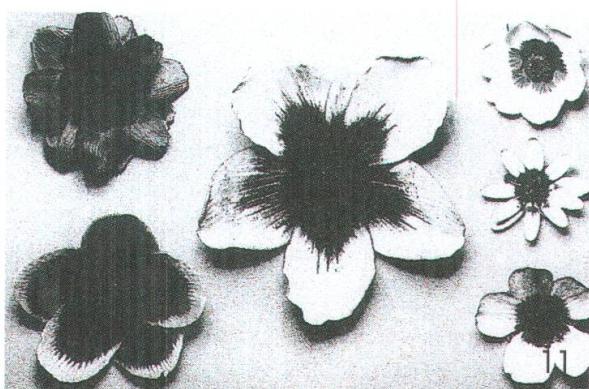
Abb. 13. *Saxifraga aspera* L. Die Kronblätter tragen Gruppen dauerhafter gelber Flecken.

Abb. 14. *Solanum sisymbriifolium* Lam. (Solanaceae, Amerika). Die Wände der Staubbeutel sind Träger der sattgelben Farbe.

Abb. 15. *Arthropodium cirratum* R. Br. (Liliaceae, N-Seeland). Die Staubbeutel und der Pollen sind unauffällig weiß, während die Anhänger der Theken Träger des charakteristischen satten Gelbs sind.

Abb. 16. *Ophrys speculum* Link (Orchidaceae, medit.) mit Dolchwespen-Männchen (*Campsoscolia ciliata*, Scoliidae). Die Besucher überfallen die Blüte und versuchen, sich mit ihr zu paaren.

Abb. 17. *Trichoceros platyceros* (Orchidaceae, Kolumbien, Peru). Die Blüte imitiert ein in Balzstellung sitzendes Raupenfliegen-Weibchen (*Paragymnomma* sp., Tachinidae). Genauer beschrieben in van der Pijl and Dodson (1966).



4.9. Werbung für Nektar mit Pollensignalen

Gelbe Blütenmale, die Osche als Pollenattrappen auffaßt, treten bevorzugt bei *Nektarblumen* auf, die wenig oder keinen Pollen spenden. Sprengel (1793) hat sie daher *Saftmale* genannt. Selbst bei Falterblumen kommen gelbe Saftmalzeichnungen vor (Abb. 2). Diese Blumen würden also Pollen versprechen, jedoch nur Nektar liefern. Es wurden Zweifel an dieser Theorie geäußert, weil sich nektarsammelnde Honigbienen wohl an den gelben Saftmalen orientieren, sich aber keineswegs so verhalten, als würden sie Pollen erwarten, also nicht versuchen, auf den gelben Malen solchen zu sammeln (Vogel 1993). Sie scheinen sich ihrerseits längst von der ursprünglichen Bedeutung gelöst zu haben; für sie ist ein gelber Fleck in der Blüte ein Signal für Futter schlechthin. Etwas anders die Hummeln: Sie vollführen beim Wegflug von völlig pollenhohen Blumenattrappen Höselbewegungen (Lunau 1988).

Es muß nach den Gründen gefragt werden, warum die Blüten aus verschiedensten Verwandtschaftskreisen mit ursprünglichen Pollensignalen werben. Warum, wenn schon mittels Attrappen, nicht mit Nektarattrappen? Wie oben erwähnt, gibt es solche, aber eher selten. Dafür kann man einen einleuchtenden Grund nennen: Glanzstellen können auch in Imitationen nicht beliebig vergrößert werden und wirken damit nicht auf Distanz. Es liegt in ihrer Natur, nicht genügend werbewirksam zu sein.

4.10. Zeitliches Ausdehnen der Fernwerbung und Farbwechsel

Die Blüten der Roßkastanie (*Aesculus hippocastanum*) besitzen ein Saftmal, das anfangs – in der nektarspendenden Blühphase – gelb, später violettrot ist. Dasselbe zeigen die Blüten von *Catalpa bignonioides*, *Polygala chamaebuxus* und *Androsace chamaejasme*: Die Vergißmeinnichtblüten (*Myosotis*) spenden nur Nektar und duften, solange die Wülste um den Kronröhreneingang noch sattgelb sind (Abb. 12). Nur während dieser ersten Blühphase sieht man Bienenbesuche. Dieses Phänomen ist außerordentlich verbreitet und vielbeachtet. Weiss (1995) findet es in 77 Familien, 241 Gattungen und 393 Arten, vorwiegend solchen mit abgeleiteten Blütenbau (s. auch Vogel 1950 und Lunau 1996). Die Blüten dieser Pflanzen bleiben also über das eigentliche Anthesestadium hinaus frisch. Sie werben so um Besucher für jüngere, noch bestäubungsfähige Blüten desselben Blütenstandes. Bemerkenswert ist, daß dieser belohnungslose Spätzustand den Besuchern in der Nähe in Form umgefärbter und meist auch duftlos gewordener Saftmalzeichnungen angezeigt wird. Der Farbwechsel erfolgt in der Regel von Saftmalgelb zu Purpur, seltener zu Weiß. Das erspart unnötige Blütenbesuche und erhöht die Bestäuberleistung. Das System ist beachtlich optimiert.

4.11. Getarnte Blüten

Fledermausblumen der Tropen haben ihre eigene Farbenpalette. Vogel (zit. in Dobat 1985, S. 78–79) diskutiert die Fleckungen und trüb-purpurroten Färbungen der Krone, die bei Blumen dieses Typs häufig gefunden werden. Er glaubt angesichts der vermuteten Farbblindheit und der nächtlichen Aktivitätszeit nicht, daß die Fledermäuse diese Eigenschaften überhaupt wahrnehmen. Dagegen wird vermutet, es könnte sich um eine Art Tarntracht handeln. Sie hätten die Funktion, die Blüte für andere Besuchertypen – Schwärmer und auch tagfliegende Tiere wie Bienen und Blumenvögel – unattraktiv zu machen.

Sind verbergende (kryptische) Eigenschaften Signale? Eigentlich nicht, obwohl sie nicht geringe Leistungen der Pflanze darstellen. Sie gehören insofern zur Klasse der

Mimikry-Erscheinungen, als ein „Vorbild“ (die uninteressante Umgebung), ein „Nachahmer“ (die Blüte) und ein „Operator“ (das Tier, das den Nachahmer für das Vorbild hält) auszumachen sind. Im klassischen Mimikry-Fall spricht man von „Signalkopie“ seitens des Nachahmers. *Tarnung* (*Krypsis*) unterscheidet sich von Mimikry darin, daß das, was nachgeahmt wird, kein Signal ist.

Die Eigenheit vieler Blütenmerkmale, als lockende und orientierende Signale zu funktionieren, hat seit Sprengel stets große Aufmerksamkeit gefunden. Die *kryptischen* Eigenschaften, die die auffälligen stets begleiten, werden – typischerweise – oft übersehen und in ihrer Bedeutung unterschätzt.

Das soll am Beispiel der *Vogelblumen* gezeigt werden. Sie sind in der Regel völlig *duftlos*. Wozu sollen sie denn duften, wo doch die Blumenvögel einen unterentwickelten Geruchssinn haben? Das Argument der Sparsamkeit überzeugt nur teilweise. Einen Kolibri würde es kaum stören, wenn noch diese oder jene Dufte vorhanden wären. Um die konsequente Duftlosigkeit der Vogelblumen zu verstehen, muß man nicht in erster Linie an die Vögel denken, sondern an ihre riechmächtigen Konkurrenten, die *Bienen*. Sie identifizieren Blumen anhand ihrer spezifischen Dufte. Als Besucher von Vogelblumen sind sie „unwünscht“, da sie diese aus Dimensionsgründen kaum bestäuben. Es ist zu vermuten, daß die Vogelblumen das Duften nicht nur unterlassen, weil es nutzlos wäre, sondern es unterdrücken, so daß den Bienen keinerlei Orientierungshilfe zum Wiedererkennen gewährt ist.

Analog verhalten sich Vogelblumen im Optischen: In der alten wie der neuen Welt sind sie mehrheitlich leuchtend rot gefärbt. Wohl hat dieser Farbton für das Vogelauge einen starken Reizwert, doch sind Blumenvögel weder darauf angewiesen, noch bevorzugen sie ihn in Wahlversuchen (Grant 1966, Waser 1983). Sie besuchen Blumen aller Farben. Daß alle Vogelblumen Kaliforniens mit einem einzigen Farbton sozusagen kollektiv werben, hat, nach Karen Grant (1966) für die nomadisierenden Kolibris den Vorteil, daß sie in einer neuen Region rasch die ihnen zugetanen Blumen finden. Doch warum gerade mit Rot? Den Grund dafür muß man wiederum bei den *Bienen* suchen; sie sind rotblind. Rein rote Blumen erscheinen ihnen schwarz oder grau; sie verschwinden im „Bienengrau“ der Umgebung. Rot ist ihre Tarnfarbe.

Daß diese Tarnung Bienen oft nicht vom Besuch von Kolibriflumen abhält, ist kein Argument gegen die These. Tarnung ist generell von relativem Erfolg. Die „Funkstille“ der Vogelblumen auf den „Empfangskanälen“ der Bienen genügt allein offenbar nicht; das zeigen die mechanischen Vorkehren gegen Bienenbesuch: das Fehlen von Landeplätzen und das Bergen des Nektars in überlangen Kronröhren.

Wir kommen also zur vielleicht überraschenden Einsicht, daß die Vogelblumen mindestens so sehr von Bienen geprägt wurden wie von den Vögeln. Überflüssig wäre es, darüber zu spekulieren, wie die Vogelblumen aussehen würden, wenn es keine Bienen gegeben hätte. Dann gäbe es sie gar nicht, denn alles spricht dafür, daß die Blumenvögel sekundär ins Geschäft mit den Blüten eingestiegen sind, und daß sie Bienenblumen usurpiert haben. Die Flora Nordamerikas zeigt es: Dort haben Kolibris ihre Brutgebiete bis ins Hochgebirge und nach Alaska ausgedehnt und sich aus zahlreichen Gattungen mit insektenbestäubten Arten einzelne zu Vogelblumen herausgezüchtet. In der Tracht von Kolibriflumen erscheinen einzelne Arten von *Aquilegia*, *Delphinium*, *Clematis*, *Ribes*, *Lonicera*, *Pedicularis*, *Silene*, *Iris*, *Lilium*, *Fritillaria*, *Penstemon* und *Gilia* (Grant and Grant 1968, Vogel 1980). Kolibris sind in ihrem ökologischen Verhalten – ähnlich wie die sozialen Bienen – ausgesprochen expansiv: Sie besuchen z. B. die aus Afrika importierten *Impatiens sultani* (eine Falterblume) und den aus Europa stammenden Rotklee (*Trifolium repens*).

Kehren wir kurz zu den Fledermausblumen zurück. Daß sie sich nachts öffnen, erstaunt nicht. Sie sind optimal auf die Aktivitätszeit ihrer bestimmten Bestäuber eingestellt. Dobat und Peikert (1985), die dieses Phänomen ausführlich beschreiben, stellen fest (S. 85):

„Die bei manchen Arten geradezu extreme Kurzlebigkeit der Blüten von nur wenigen Nachtstunden macht ja an sich schon den Besuch tagaktiver Insekten oder Vögel unmöglich und dürfte in Verbindung mit weiteren charakteristischen Chiropterophilie-Merkmalen auch andere potentielle Bestäuber, wie z. B. nachtaktive Schmetterlinge oder kletternde Säugetiere, weitgehend ausschließen. Sie kann daher nur als Ausdruck einer hochentwickelten Partnerbeziehung angesehen werden.“

Auch auf dem Gebiet des Signalsendens kommt deutlich zum Ausdruck, daß neben der Zuwendung zu einem geeigneten Partner das *Ausschließen* anderer Typen von Blütenbesuchern eine Rolle spielt.

4.12. Vermeintliche Signale. Überflüssige „Schau“?

Es gibt Eigenschaften von Blüten, deren Kundgabefunktion fragwürdig ist. Das leuchtende Rot des Feuermohns (*Papaver rhoeas*) z. B. ist für uns Menschen zweifellos ein Signal. Nur sind wir nicht die primären biologischen Partner des Mohns. Das sind die Bienen, doch die sind rotblind. Die Kronblätter dieser Pflanze reflektieren das für uns unsichtbare Ultraviolett, und das ist es, was für die UV-tüchtigen Bienen Signalbedeutung hat. Wozu nun ist der Mohn rot, wenn es seine Bestäuber doch gar nicht wahrzunehmen vermögen? Die Frage so zu stellen, beruht auf einem Denkfehler: Wir nehmen an, rot zu sein sei eine *Leistung* der Pflanze. Das ist sie aber nicht; das lustreiche Parenchym der Kronblätter reflektiert alle Lichtarten, die nicht von Pigmenten absorbiert werden. Warum soll der Mohn einen besonderen rotabsorbierenden Farbstoff herstellen, dessen Wirkung die Bienen nicht wahrnehmen könnten? Daß uns ihre Blüten rot erscheinen, kann der Pflanze gleichgültig sein; es kostet sie auch nichts.

Blütendüfte bestehen oft aus Dutzenden von Komponenten. Es ist zu vermuten, daß mehrere Substanzen ihre Wirkung gegenseitig verstärken. Doch ist es zweifelhaft, ob alle Bestandteile zum Signal gehören, d. h. vom Blütenbesucher gewürdigt werden. Hier liegen – im Unterschied zum Mohn – überflüssige Leistungen vor. Jeder Chemiker kennt das Problem der „*Nebenreaktionen*“, daß bei einer Synthese außer dem gewünschten noch ein Strauß weiterer Produkte anfällt. Ihn mag das ärgern; für Lebewesen bieten die unvermeidlich entstehenden Nebenprodukte vielfältige Chancen für künftige evolutive Entwicklungen. Man spricht von „*Präadaptationen*“.

Das Phänomen, daß Lebewesen einen Überschuß an Eigenschaften von potentieller Signalbedeutung produzieren, ist in eindrücklicher Weise auch bei den reich strukturierten und präzis vererbten Flügelmustern der Tag- und Nachtfalter zu sehen: In Verhaltensversuchen mit primitiven Attrappen erweist es sich, daß die Signalempfänger (hier die Geschlechtspartner) von der gebotenen Informationsfülle nur in geringem Maße Gebrauch machen.

Funktionsbezüge sind nicht die einzige Quelle biologischer Leistungen. Bei den Flekkungen, wie sie bei fledermausbestäubten Gesneriaceenblüten auftreten, könnte es sich laut Vogel „mehr um eine familientypische Tradition als eine biologische Leitstruktur“ handeln.

5. Die Welt der Blumendüfte

5.1. Der Charakter der olfaktorischen Kundgabe

Flüchtige Stoffe, die in Gasform nach allen Richtungen durch die Luft diffundieren und durch Wind verfrachtet werden, spielen einen besonderen Part im Anlockungs- und Orientierungsgeschehen um die Blüten. Der Informationsträger ist hier gasförmige Materie, die im Gegensatz zum Licht nur langsam vorankommt, und deren Konzentration mit der Distanz zur Quelle rasch abnimmt. Das Ausbreitungsgeschehen ist komplex, indem sich teilweise Einzelmoleküle, manchmal auch Clusters bewegen. Da es sich in der Regel um Gemische handelt, deren Bestandteile verschieden schnell diffundieren, ändert sich die Duftzusammensetzung mit der Distanz. Temperaturunterschiede und lokale Thermik wirken mit.

Insekten, die eine Duftquelle suchen, führen schleifenförmige Suchflüge aus, um dabei die Konzentrationsgradienten zu messen. Eine genauere Ortung kann nur in unmittelbarer Nähe stattfinden. Dort leistet ihr Geruchssinn mehr als der unsrige: Da ihre Riechrezeptoren an den Enden beweglicher Fühler sitzen, sind sie tatsächlich imstande, so etwas wie *olfaktorische Bilder* wahrzunehmen. Lex (1954) und von Aufsess (1960) haben nachgewiesen, dass Bienenblumen Zeichnungen verschiedener Duftqualitäten und -konzentrationen tragen, die von den Besuchern zur Orientierung benutzt werden. In einer Untersuchung über die Duftverteilung in den Blüten des scharfen Hahnenfußes (*Ranunculus acris*) stellen Bergström et al. (1995) eine markante Differenz des Pollendufts zu dem der übrigen Blüte fest. Lunau (1988) beschreibt eine charakteristische Antennenreaktion blütennaiver Hummeln auf duftende Saftmalflecken in Blüten oder Blütenattraffen, die beim Anflug ausgeführt werden. Zur Landung kommt es nur, wenn die Duftquelle auf dem Saftmalfleck liegt. – Außer der räumlichen Verteilung der Düfte in der Blüte gibt es oft noch zeitliche Veränderungen der Duftqualität im Ablauf des Blühens (Kaiser 1993, Endress 1994).

Während die Qualität eines Lichtreizes auf der linearen Wellenlängenskala darstellbar ist, befinden wir uns bei den Düften in einem wundersamen Zoo von Wirkungen, denen in unserem eigenen Erleben Empfindungen entsprechen, die wir logisch kaum zu ordnen vermögen, in einer exotischen und undurchschaubaren Welt verschiedenster Qualitäten. Da wir schon unser eigenes Empfinden kaum zu verstehen vermögen, scheint es zunächst aussichtslos, über die Wirkungen von Düften auf Blumeninsekten etwas aussagen zu können. Doch ist es nicht ganz so. K. v. Frisch (1965) stellt für die bestuntersuchte Honigbiene fest, daß „ihr Geruchssinn mit dem unsrigen in den Hauptzügen übereinstimmt“. Diese Tiere sind auf praktisch alles, was unsere Nase wahrnimmt, dressierbar. Umgekehrt riechen wir fast alle Stoffe, auf die man Bienen konditionieren kann, ausgenommen Kohlendioxid (CO_2) und Wasser (Luftfeuchte). Auch die Empfindlichkeit ist kaum grösser als die unserer Nase. Viel feineres Gespür haben sie nur für ihre arteigenen Pheromone: Sexuallockstoffe, Sozialpheromone (z. B. Aggregationsstoffe im Bienenschwarm, Drohnenlockstoff der Königin am Paarungsplatz, Alarmstoffe).

Die Honigbienen besitzen ein phänomenales *Unterscheidungsvermögen* für Blütedüfte. Das befähigt sie, eine Blume sicher von der einer anderen Art zu unterscheiden, mag sie auch noch so ähnlich aussehen, dies allerdings erst in wenigen Zentimetern Entfernung. Duft scheint für die Honigbienen obligatorisch zu einer Blume zu gehören. Finden sie keinen, so erzeugen sie einen: Nichtduftende Futterplätze werden von den Arbeiterinnen, die sie entdeckt haben, durch Öffnen ihrer Sterzeldrüsen am Hinterleib beduftet, so daß sie von den alarmierten Stockgenossinnen leicht gefunden werden

können. Der blütenähnliche Wohlgeruch besteht zur Hauptsache aus Geraniol, Geranal, Neral und Geranumsäure.

Die potentielle Vielfalt flüchtiger organischer Verbindungen ist groß genug zur Kennzeichnung unzähliger Arten. Doch ist es in der Regel nicht so, daß jede Blüte durch eine nur ihr eigene Substanz ausgezeichnet wäre. Die Düfte sind fast immer Gemische aus Dutzenden verschiedener Stoffe. Das erschwert die Erforschung, indem es schwierig ist, unter den vielen die wirksamen Bestandteile zu erkennen. Es ist noch weitgehend unbekannt, nach welchen speziellen Kriterien Bienen ihre Trachtpflanzen im einzelnen Fall wiedererkennen.

Die meisten Blütenduftstoffe stammen aus den folgenden drei Klassen: Terpenoide, Benzenoide und Lipidmetaboliten wie Fettsäuren, Alkoholen, Estern, Ketonen usw. Bergström (1991) zeigt, daß bei den Blütenpflanzen eine breite chemische Kompetenz zur Produktion solcher Verbindungen besteht. Innerhalb der Orchideen-Gattung Frauenschuh z.B. wirbt *Cypripedium calceolus* zur Hauptsache mittels Fettsäurederivaten, *C. parviflorum* mit Terpenoiden und *C. pubescens* mit Benzenoiden.

Die Duftpaletten der Blüten richten sich in Qualität und Zeitpunkt der Ausscheidung nach den Vorlieben und Aktivitätszeiten der Bestäuber, auf die sie eingestellt sind. Das Ausmaß dieser speziellen Anpassungen erweckt seit Sprengels Zeiten stete Bewunderung. Da die Blumentypen und die zugehörigen Tiere in der allgemeinen blütenbiologischen Literatur eingehend dargestellt sind, besonders bei Vogel (1954) und bezüglich der Düfte bei Kaiser (1993), sei darauf hier nicht eingegangen. Eine Übersicht über die heutigen Kenntnisse der Wirkungen von Blütendüften auf verschiedene Typen von Insekten gibt Dobson (1994).

Auf uns wirken Düfte anders als Lichter. Während optische Eindrücke vom Intellekt verarbeitet werden, berühren Gerüche unsere Stimmung. Das scheint bei den Insekten nicht viel anders zu sein. Düfte stimulieren, wecken Aufmerksamkeit auf weitere mögliche Schlüsselreize. Optische Reize wirken oft nur in Anwesenheit bestimmter Düfte. Kein Wunder, daß „betrügerische“ Blumen fast stets Duft als Lockmittel einsetzen.

Bei den Bienen- und Wespenmännchen, die *Ophrys*-Blüten bestäuben, weckt das Duftfeld optisches Suchverhalten (Kullenberg 1961, Borg-Karlson 1985, 1987, 1990). In Anwesenheit von *Ophrys speculum*-Duft stürzen sich *Camsoscolia ciliata*-Männchen (Scoliidae) auf beliebige dunkle Gegenstände wie Käfer oder Wacholderbeeren (eigene Beobachtungen). – Aasfliegenweibchen (*Lucilia* und *Calliphora*) bevorzugen im Wahlversuch gelbe Objekte, in Anwesenheit von Aas- und Kotgerüchen dagegen braune und purpurbraune (Kugler 1956). Sie lassen sich durch die Gerüche, das Aussehen und die Oberflächenbeschaffenheit von Aasblumen manchmal sogar dazu verleiten, ihre Eier darin abzulegen.

5.2. Zur Evolution der Blütendüfte

Die Blütenwelt ist in ihren Duftäußerungen sehr viel reichhaltiger als in ihren Farben. Die große Mannigfaltigkeit der Samenpflanzen wäre ohne die Entwicklung der Blütendüfte nicht denkbar. Doch wie hat das angefangen? Gibt es Argumente dafür, daß flüchtige Ausscheidungen ursprünglich andere Aufgaben erfüllten oder gar funktionslose Nebenprodukte des Zellstoffwechsels waren? Da dieser Teil der Evolution kaum Fossilien hinterlassen hat, sind wir auf Vermutungen angewiesen.

Die Haupttypen flüchtiger Stoffe sind Baustoffe (Monomere) hochmolekularer Pflanzenstoffe: Harze entstehen aus einfachen Terpenen, Wachse, die in der Cuticula der

Landpflanzen Schutzfunktionen erfüllen, aus Fettsäuren. Benzenoide sind Bausteine von konservierenden Polyphenolen sowie aromatischen Aminosäuren, Alkaloiden, Flavonoiden, Lignanen und Chinonen. Es ist daher nicht unwahrscheinlich, daß beiläufig gebildete Abbauprodukte solcher Verbindungen die Aufmerksamkeit von frühen Insekten erregten und damit die Karriere der Blüten-Insekten-Beziehungen eröffneten.

Pellmyr & Thien (1986) vermuten, daß Düfte ursprünglich Schutzfunktionen hatten. Als Orte solchen Duftens stehen in erster Linie die *Sporangien* in Verdacht, da sie als Bestandteile der Keimbahn eines außergewöhnlich guten Schutzes gegen ionisierende Strahlen (UV) und Mikroorganismen bedürfen. Da die Sporen besonders hohe Nährstoffgehalte aufweisen, ist es auch nötig, sie vor Freßfeinden zu schützen. Mochten also die ersten Blütendüfte von beiden, den Mikro- und den Makrosporen ausgegangen sein, so wurden letztere (die Samenanlagen) schon bei den Samenfarne des Erdmittelalters innerhalb eines Zapfens geborgen, während allein die Mikrosporen (Pollenkörner) expandiert blieben. Damit wurden sie die Hauptträger optischer und olfaktorischer Kundgabe der Blüte. Pollendüfte sind auch bei unseren heutigen Pflanzen blütenbiologisch bedeutsame Signale und typischerweise chemisch verschieden vom Duft der anderen Blütenteile (Bergström et al. 1995). Dasselbe gilt für die Färbung (s. Kapitel 4.6). Insektenbestäubung steht in der Entstehungsgeschichte der höheren Pflanzen am Anfang und hat bei der Entwicklung der Bedecktsamigkeit und der großen Insektenordnungen eine entscheidende Rolle gespielt (Crepet 1983, Crepet und Friis 1987).

Machen wir einen Sprung von der geschichtlichen Basis zur heutigen Spitze: Die oben erwähnten Ragwurz-Orchideen (*Ophrys*) sind berühmt für ihre raffinierte Mimikry: Ihre Blüten imitieren in Aussehen, Geruch und Behaarung die Weibchen bestimmter Wespen- oder Bienenarten. Deren Männchen fallen darauf herein und versuchen, sich mit den Blüten zu paaren (Abb. 16). Dabei übertragen sie die Pollinien. In diesem Zusammenhang fällt auf, daß gewisse Blüten (z. B. *Viburnum opulus*) von zahlreichen Insektenarten, besonders Käfern, als *Rendez-vous-Plätze* benutzt werden; der Blütenduft wirkt auf diese Tiere offenbar als Aphrodisiakum (Pellmyr & Thien 1986). Diese vielbeachteten Verführungsfälle haben zur Vermutung geführt, daß sie nur Äußerungen eines allgemeineren urtümlichen Erfolgsprinzips sein könnten, nämlich daß Blütendüfte bei Insekten dann auf besondere Beachtung stießen, wenn sie deren *Pheromonen* glichen. So nennt man Signalstoffe, die in minimen Mengen an die Außenwelt abgegeben werden und das sexuelle bzw. soziale Verhalten von Artgenossen beeinflussen. Chemische Botschaften spielen in der Kommunikation zwischen Insekten oft eine beherrschende Rolle. Besonders die in dunklen Höhlen brütenden Bienen waren bei sich zu Hause schon stets auf Duftsignale angewiesen. Daher ist ihr Interesse an Blumendüften leicht zu verstehen.

Zwischen Blütendüften und Pheromonen von Bienen bestehen enge chemische Verwandtschaften (Bergström 1991). Im besonderen wird vermutet, daß die Bienenblumen jene Stoffe imitieren, die von den Bienen zur Nestmarkierung eingesetzt werden, und somit die Bedeutung eines Landesignals besitzen (Lunau 1988). Es ist eine faszinierende Idee, die Blütendüfte verdankten ihre Erfolge und damit ihre Evolution allgemein einer Ähnlichkeit mit Signalstoffen von Insekten, seien also Fälle von Mimikry.

6. Angeborene Signalkenntnisse bei Bienen

Dank Karl v. Frisch, seinen Schülern und vielen weiteren Forschern wissen wir mehr über die Umweltbeziehung der *Honigbiene* als über die jedes anderen Tieres. In einer Honigbienen-Arbeiterin steckt ein ganzes Inventar *angeborener* Vorstellungen von der

Welt. Es ist nicht leicht, sie als solche sicher zu erkennen, da diese Tiere wie auch die mit ihnen verwandten Hummeln sehr rasch lernen: Oft genügt schon ein einziger erfolgreicher Blütenbesuch, um sich die Trachtquelle zu merken. Darum müssen Versuche mit blütennaiven Bienen oder Hummeln gemacht werden, mit Tieren also, die in Innenräumen gefüttert werden und nie eine Blume gesehen haben („Kaspar Hauser-Bienen“ Lunau 1988). Bei nichtsozialen Blumeninsekten ist das einfacher: Man prüft frischgeschlüpfte Individuen in Wahlversuchen auf ihre spontanen Vorlieben.

Die Resultate lassen sich kurz zusammenfassen: Die Tiere reagieren spontan auf Signale, die üblicherweise von ihren biologisch bedeutsamen Sendern ausgehen: Futterquellen, Sozialpartner (Sexualpartner, Brut), Eiablageplätze, Unterkunft usw. Allgemein verbreitet im Insektenreich sind spontane Reaktionen auf Flüssigkeitstropfen, eindrücklich nachzuweisen mittels Glaskügelchen als Attrappen bei der Honigbiene und frischgeschlüpften Fliegen. Diese Fähigkeit ist überaus plausibel, gestattet sie doch das Auffinden lebenswichtiger Flüssigkeiten (Wasser, Nektar, Öl, Harz).

Welche Düfte und Farben primär attraktiv sind, wurde verschiedentlich untersucht. Vorerst sind Feldbeobachtungen an Spurbienen zu erwähnen. Das sind Individuen von Honigbienen, die neue Trachtquellen suchen, also auf neue Erfahrungen (Entdeckungen) aus sind. Solche Tiere sind zu Beginn guter Tracht nur in kleiner Zahl unterwegs und es sind Glücksfälle, sie anzutreffen. Die Spurbienen haben nur geringe Präferenzen für bestimmte Farben oder Düfte. Eine eigene Beobachtung: Eine Honigbiene besucht nacheinander eine Kuckucks-Lichtnelke, das nektarlose Knabenkraut *Dactylorhiza majalis* (beide rosafarben) und einen gelben Hahnenfuß. Starke „Vorurteile“ wären für eine Bienenart, die das ganze Jahr über an einer Vielzahl von Futterquellen aktiv ist, ungünstig; die Tiere würden manche gute Tracht verpassen (Waser 1983). Anders ist es bei manchen solitären Arten, die auf eine bestimmte Pflanzenart oder -gattung als Pollenquelle spezialisiert und nur während deren Blühsaison aktiv sind, den oligolektischen Bienen.

Arbeiterinnen der Honigbiene kommen gleichwohl nicht ohne Vorurteile zur Welt: Gewisse Duft-, Farb- und Gestalteigenschaften merken sie sich rascher als andere; es sind die bei Bienenblumen häufigsten Signale. Angeborene Lerndispositionen weisen Lauer und Lindauer (1971) für optische, Kriston und Koltermann für Dufte nach (referiert in Lindauer 1975). Kriston hat Lernkurven von 10 Duftstoffen ermittelt; typische Blütenparfums prägen sich die Bienen am raschesten ein, ranzig riechende wie Butteräsüre am langsamsten. Koltermann (1973) weist Unterschiede in der Bewertung verschiedener Düfte durch verschiedene Rassen der Honigbiene nach und zeigt Beziehungen zur natürlichen Flora ihrer Heimatgebiete.

Die Honigbiene und sehr wahrscheinlich auch die anderen „professionellen“ Blumeninsekten, Blumenvögel und Blumenfledermäuse haben also vor jeder individuellen Erfahrung bewährte Vorstellungen von der Welt ihrer Blumen.

Leicht lässt sich das mit Dressuren von Honigbienen auf Futterplätze zeigen, z. B. mit der Demonstration der Fähigkeit von Honigbienen, zweierlei Weißpigmente zu unterscheiden (Daumer 1963). Füttert man Bienen auf einer Glasplatte, deren Unterseite mit Zinkweiß bemalt ist und legt daneben futterlose Platten mit Bleiweiß, so können sie nach einem einzigen Besuch im Test die beiden Pigmente sicher unterscheiden. Das wirkt erstaunlich auf den menschlichen Betrachter, da er keinen Unterschied sieht. Versucht man aber Bienen auf Bleiweiß zu dressieren, so gelingt es erst nach tagelanger Fütterung, eine leichte Bevorzugung vor Zinkweiß zu erzielen. Die Bienen haben eine hartnäckige Vorliebe für letzteres. Das liegt daran, daß es im ultravioletten Licht

schwach absorbiert, d. h. für die Biene also nicht weiß, sondern „bienenblaugrün“ ist (Daumer 1956, 1958). Bleiweiß dagegen reflektiert auch UV und hat für die Biene darum keinerlei Farbigkeit. Es gibt auch keine bienenweißen Bienenblumen.

Hummeln suchen angeborenerweise nach Farbsignalen hoher Sättigung (Lunau 1988). Satt, anders gesagt besonders farbig, erscheinen Lichter, auf die nur ein einziger der drei Sinneszelltypen des Auges anspricht. Bei Bienen sind das die Rezeptoren mit Absorptionsmaxima im UV (350 nm), Blauviolett (440 nm) und Gelb (530 nm). Weiß, der unsatteste Farbeindruck, kommt durch gleichzeitige Erregung aller drei Rezeptoren zustande.

Signale werden von den Bienen gemäß einer angeborenen „Hierarchie der Lernsignale“ bewertet (Lindauer 1970). Blumendüfte stehen darin zu oberst, dann folgen Farbtöne, schließlich Muster und zuletzt Nichtblütendüfte.

Besonderes Interesse gilt seit langem den von Sprengel entdeckten *Saftmalen*. Verschiedene Forscher haben das Verhalten von Blüteninsekten gegenüber optischen und z. T. bedufteten Attrappen untersucht (Kugler 1943, Free 1970 u. a.). Bemerkenswert sind die zwei folgenden Berichte über angeborene Reaktionen:

Daumer (1958) entdeckte die „Kopf-Rüssel-Reaktion“ der Honigbienen: Beim Überschreiten der Grenze zum UV-freien Zentrum der Blüte „hielten sie plötzlich in ihrem Lauf inne, neigten den Kopf ruckartig vor und streckten oft gleichzeitig den Rüssel aus.“ Dieselbe Reaktion zeigten sie auch am völlig unnatürlichen Ort, nämlich am Außenrand der Blüte, wenn Daumer die Kronblätter umgekehrt montiert hatte. Die Bienen benutzen also den UV-freien Saftmalfleck zur Nahorientierung und nicht die Gesamtgestalt der Blüte.

Lunau (1988, 1992) beschreibt eine ähnliche Reaktion blütennaiver Hummeln auf Saftmal-Attrappen: Zuerst prüfen sie deren Farbe. Die ist in der Natur im typischen Fall gelb. Im Anflug berühren die Tiere mit ihren Fühlerspitzen kurz die Saftmalflecken. Sie prüfen deren besonderen Duft. Dann entscheiden sie sich für Landen oder Weiterfliegen.

7. Erlernte Blütenkenntnis – Präzision des Zusammenwirkens

Lernvorgänge bei Besuchern spielen in der Blütenbiologie eine hervorragende Rolle, indem die quantitativ wirkungsvollsten Bestäuber, Bienenarten, in gewissen Maße auch Schwebefliegen (Syrphiden), Falter und Blumenvögel, über Lernfähigkeit verfügen, woraus Blütenkonstanz resultieren kann. Da eine Pflanze nur von Pollen der eigenen Art befruchtet werden kann, ist Blütenkonstanz ihrer Bestäuber für ihren Fortpflanzungserfolg so entscheidend. Die Dressurmethode hat eine Fülle interessanter Ergebnisse gezeigt. Sie sind bei v. Frisch (1965) ausführlich dargestellt. Menzel und Erber (1978) berichten eingehender über Lernprozeß und Gedächtnisstruktur. Im folgenden kommen nur Sonderaspekte zur Sprache, die die Präzision des Zusammenwirkens von Blüten und Bienen betreffen.

7.1. Das Identifizieren von Düften

Auf einen bestimmten Duft dressierte Bienen verwechseln diesen in Wahlversuchen kaum je mit einem andern. Düfte sind höchstspezifische Kennzeichen der einzelnen Blütenarten und ermöglichen ein sicheres Wiedererkennen. Sie sind also das wichtigste

materielle Substrat, auf dem sich Blütenkonstanz der Besucher aufbaut. K. v. Frisch (1965) kommt zum Schluß, daß die von den Bienen erlernbare qualitative Vielfalt an Düften fast unbegrenzt ist, und mit den Fähigkeiten des Menschen in dieser Hinsicht große Ähnlichkeit hat.

7.2. Zeitweises Unterdrücken der Empfänglichkeit für Locksignale

Versucht man, Bienen auf einen Duft zu dressieren, so erlebt man unerwartete Anfangsschwierigkeiten: Beginnt man mit einem duftlosen Futterplatz (z. B. in einem Plexiglaskästchen, das eine windstille Atmosphäre garantiert), und gibt dann ein duftendes Papierchen dazu, so gehen die Bienen nicht mehr zum Futter, obwohl es am bekannten Platz liegt, und sich optisch nichts verändert hat. Sie scheuen zurück; der Duftstoff wirkt als *Repellent*. Kriston (1971) spricht von *Fremdheitswirkung*. Um zum Erfolg zu kommen, darf man den Duftstoff anfangs nur in Spuren beigeben. Beim nachfolgenden Steigern der Konzentration schlägt die Einstellung der Bienen völlig um: Sie sind dann gierig nach allem, was den Dressurduft trägt, drängen sich z. B. auf einer Tablette aus reinem Kampfer. Hat man sie auf das zuvor stark abstoßend wirkende Nelkenöl dressiert, so darf man nicht vergessen, die Flasche zu verschließen, sonst gehen sie hinein und ertrinken darin.

Ein Experiment von Kriston (1971) weist auf eine allgemeinere Strategie der Sammlerbienen gegenüber Blütensignalen hin. Wenn man sie auf einen duftlosen oder mit einem Drittduft versehenen Futterplatz dressiert, diesen danach durch zwei futterlose Testplätze ersetzt, die beide parfümiert sind, der eine mit Fenchel, der andere mit Buttersäure, so wählen sie überraschenderweise den Platz mit der Buttersäure. Der Repellent-Effekt ist beim typischen Blütenduft stärker. Sobald sich eine Sammelbiene eine Futterquelle gemerkt hat, unterdrückt sie ihre Empfänglichkeit für lockende Signale. Buttersäure wird eher in Kauf genommen, weil sie keine Lockwirkung ausübt. Weitere Versuche Kristons ergeben, daß diese Logik allgemein gilt, auch gegenüber Farb- und Formsignalen.

Wie ist dieses Verhaltensprinzip ökologisch zu deuten? Es ist nicht so unsinnig, wie es zunächst scheinen mag. Die Sammelbiene ist – solange eine Trachtquelle ergiebig ist – immun gegen Verlockungen. Imker wissen, daß Bienen während einer Tracht oft weitere – selbst ergiebiger – Trachtquellen nicht entdecken. Zu solchen Zeiten sind auch Dressurversuche fast unmöglich, da die Bienen selbst von den verlockendsten Angeboten nichts wissen wollen. Diese zeitweise Unempfindlichkeit gegenüber Verlockungen erhöht die Trennschärfe im Unterscheiden verschiedener Blütenarten und unterstützt die *Blütenkonstanz*, die der Biene ein rationelleres Sammeln, der Pflanze höhere Bestäubungserfolge und genetische Isolation von Nahverwandten bringt. Sie ist damit evolutionsbiologisch für die bienenbestäubten Pflanzen von grosser Bedeutung und hat wahrscheinlich zu deren Artenmannigfaltigkeit beigetragen.

8. Werbung und Belohnung

8.1. „Belohnung“

Weithin ist gegenüber Blütenbesuchern, die über ein Gedächtnis verfügen – vor allem Bienen – diejenige Werbung besonders erfolgreich, die mit einer *Belohnung* verbunden ist. In solchen Fällen beeinflußt die *Bestärkung durch den Erfolg* das künftige Verhalten der Blütenbesucher.

In der Literatur über Dressurversuche wird meist stillschweigend angenommen, Bienen würden das Ausbleiben einer Belohnung als *Bestrafung* erleben; doch kaum je wird versucht, es zu beweisen. Offensichtlich ist, daß die nach erfolgreichem Saugakt übliche Bestärkung ausbleibt. Das ist aber auch alles. Sich das Fehlen einer Belohnung zu merken, und futterlose Blumen in der Folge aktiv zu meiden, wäre unklug: Zu oft trifft eine Sammelbiene auf trockene Blüten einer sonst guten Trachtpflanze, nur weil sie eine Vorgängerin bereits leergetrunken hat.

Über die Leistungen merkfähiger Insekten gibt es große Untersuchungen. Die Bedeutung dieser Tiere besonders als Bestäuber landwirtschaftlicher Nutzpflanzen (Free 1993) soll nicht unterschätzt werden. Gleichwohl wäre es verfehlt, die Idee der „Symbiose“ für die Norm, für den Grundtyp der Beziehungen zwischen Pflanzen und blütenbesuchenden Tieren zu halten, wie es oft geschieht. Vorzeitiges Stellen der utilitaristischen Frage in der Blütenbiologie kann einem geschichtlichen Verständnis der Werbefunktion im Wege stehen. Daß lernfähige Tiere pflanzliche Werbesignale mit erzieltem Erfolg mental verknüpfen, ist zwar bedeutsam, aber dennoch eine sekundäre Errungenschaft.

8.2. „Täuschung“ und „Betrug“

Die Frage, ob die Werbung seitens der Pflanze mit einer „fairen“ Belohnung des blütenbestäubenden Tieres verbunden sei, oder ob man von „Betrug“ sprechen müsse, steht bei verschiedenen Autoren im Vordergrund, z. B. in Betrachtungen über „Täuschblumen“ (Wiens 1978, Little 1983, Dafni 1986, Vogel 1975, 1978, 1993). Dafni (1992) schreibt: „If the advertisement is not matched with a reward, then it is considered a ‘deception’“. Man versucht, an alles den Maßstab der ausgewogenen Gegenseitigkeit anzulegen. Solche Betrachtungsweisen sind fragwürdig, kann doch „Ausgewogenheit“ nicht bestimmd sein in einem Evolutionsgeschehen, dessen einziges Kriterium „Erfolg“ heißt.

Der Begriff „Täuschung“ („deception“) ist allgemein in Gebrauch, jedoch unbedingt zu hinterfragen. Von Täuschung sollte man nur in jenen Fällen sprechen, in denen eine erfahrungsbedingte Erwartung vorausgeht. Nur dann ist auch eine „Enttäuschung“ möglich. Durch die weitgehende Übertragung der Werbefunktion auf sekundäre Signalsender ist die ursprüngliche Koppelung mit der materiellen Entlohnung des Blütenbesuchers verloren gegangen, und Locken und Verköstigen sind zwei getrennte Gewerbe geworden. Darauf sind die hochstehenden Blütenbesucher längst eingestellt, indem sie Lernfähigkeit entwickelt haben. Gegenüber einem solchen Tier kann man von Täuschung sprechen, etwa seitens nektarloser Orchideen, die mit ähnlichen nektarhaltigen Pflanzen zusammen blühen, von Bienen mit diesen verwechselt, besucht und bestäubt werden (Beispiele bei Little 1983).

Eine große Zahl von Pflanzenarten, der größte Teil der Orchideen z. B., erreicht Fremdbestäubung jedoch nicht durch Belohnung von lernfähigen Besuchern, sondern durch reine *Verlockung*. Wo auf den Lockerfolg der Pflanze keine Evaluation der Handlung seitens des Tieres erfolgt, d. h. wo dieses nichts daraus lernt, ist das Wort „Täuschung“ fehl am Platz. *Ophrys*- und *Stapelia*-blüten wie auch Kesselfallenblumen (*Arum*, *Aristolochia*, *Ceropegia*) sollten besser „reine Lockblumen“ genannt werden. Lockwirkungen beruhen auf angeborenen Auslösemechanismen (AAM). Solche stehen am Anfang aller Blüten-Besucher-Beziehungen, selbst bei Erfahrungstieren (s. Kapitel 6). Für den ersten Anflug ist die Lockmächtigkeit der Signale entscheidend, nicht, ob Belohnungen vorhanden sind oder nicht.

Wenn man sich zur Abwechslung einmal in der Werbewelt der menschlichen Zivilisation umschaut und mit der Blütenökologie vergleicht, so fällt zuerst auf, daß in beiden sehr viel von Täuschung, Verführung und Betrug die Rede ist. Während man jedoch den Menschen allgemein dafür anfällig hält, der Reklame und den Drogen beliebig oft zum Opfer zu fallen (Kloepfer und Landbeck 1991), wundern sich die Blütenbiologen weithin über das Ausmaß an „Täuschung“, das sich die Pflanzen gegenüber den Besuchern ihrer Blüten leisten. Man scheint die Bienen für vernünftigere Wesen zu halten als sich selbst.

9. Standardisierung in der Werbung: Blumentypen

Außer den speziellen Signalen, die eine Treue von Blütenbesuchern gegenüber einzelnen Pflanzenarten ermöglichen, gibt es generellere, die an eine ganze Gilde von Besuchern adressiert sind, z. B. an Bienen, Fliegen, Falter, Kolibris oder Fledermäuse. Vogel (1954) nennt sie *Stilmerkmale*. Beispiele sind die Bienenblumen-Saftmale oder das Rot der Vogelblumen. Es liegt damit eine gewisse *Standardisierung der Werbung* auf den jeweiligen Adressatentyp vor („pooling the advertisement“ Grant 1966). Es ist Werbung mittels allgemeinverständlichen *Signeten*. Die *Blumentypen* sind in gewissem Sinne analog zu „Müllerschen Mimikry-Kreisen“.

Vermerkt sei noch, daß der Blumentyp wenig mit natürlicher Verwandtschaft zu tun hat; dieselbe Gestaltung im Blütenbereich tritt oft in verschiedensten Sippen parallel auf (Vogel 1954), und in derselben Familie kann eine Vielfalt von Blumentypen anzutreffen sein, wie z. B. bei den Iridaceen (vgl. Abb. 2 und 3). Allerdings gibt es auch verwandtschaftstypische Neigungen zu einem bestimmten Blumentyp: Araceen und sukkulente Asclepiadaceen neigen zur Fliegenblütigkeit (Myiophilie).

10. Pflanzliche Werbung im Überblick

Das Erschließen tierischer Beweglichkeit für den Transport der gametenhaltigen Pollenkörner mittels Werbung hat den höheren Pflanzen großartige Karrieren ermöglicht. Es nahm seinen Ursprung aus zwei Bedürfnissen, dem nach Fremdbefruchtung der Pflanzen einerseits, dem nach Nahrung und wohl teilweise auch nach sexueller Betätigung und Brutversorgung seitens gewisser Insekten anderseits. Vorgegeben bei den Blüten war der besondere Schutz des Pollens gegen UV-Strahlung und Mikroorganismen, der einen natürlichen optischen und olfaktorischen Kontrast zum übrigen Pflanzenkörper bildete. Der Pollen war mit Merkmalen ausgerüstet, die ihn zum Werbeträger prädestinierten. Anders der Nektar: Außer dem nur auf kurze Distanz erkennbaren Glanz hat er werbetechnisch keine Qualitäten. – Die natürliche Vorgabe seitens der späteren Blumeninsekten war ihre vorherrschende Nahorientierung mittels des Geruchssinns.

Daß daraus ein in jeder Hinsicht bunter, ungemein vielfältiger, von Werbung aller Art getragener „Markt“ entstehen konnte, ist der erfolgsträchtigen „Erfindung“ des sekundären Signalsenders zuzuschreiben. Indem die Werbefunktion vom Gegenstand, für den geworben wird, getrennt wird, kann die Kundgabe beliebig verstärkt, sozusagen professionalisiert werden. Die Arbeitsteilung zwischen Produzent und Werber gestattet es, die Effizienz des Systems zu steigern. Im Prinzip hat sich die Welt der Werbung verselbständigt und entwickelt sich nun nach ihren eigenen Gesetzen. Das zeigt das allgemeine Vorkommen von Attrappenwerbung (Mimikry) in der Blütenwelt.

Freilich kann die Werbung nicht ganz tun, was sie will, sondern sollte sich letztlich auszahlen. Weithin ist gegenüber lernfähigen Blütenbesuchern diejenige Werbung besonders erfolgreich, die mit einer Belohnung verbunden ist. Wie im Wirtschaftsgeschehen ist *utilitaristisches* Handeln in der Blütenökologie ein bedeutendes Element. Es erklärt vieles, doch alle Leistungen darauf zurückführen zu wollen, wäre ein etwas hausbackener Ansatz, der dem Strategienreichtum der Wirklichkeit nicht gerecht wird. Die blütenökologische Forschung der letzten Jahrzehnte scheint aber von solch nutzenorientiertem Denken beherrscht zu sein. Das zeigt der unglückliche Begriff „Täuschblume“, wie er allenthalben gebraucht wird. Daran wurde oben (Kapitel 8.2) detailliertere Kritik geübt. Ob sich der Werbeaufwand insgesamt wirklich auszahlt, darüber gibt es kein sicheres Wissen, weder in der menschlichen Wirtschaft, noch in der Blütenökologie. Darwinsche Auslese rechtfertigt es nicht, dies zu anzunehmen, denn sie wirkt kurzsichtig, nicht aufs Ganze. Sie garantiert keine Optima.

Was die Emanzipation der Werbefunktion mit sich gebracht hat, mag ökonomisch von zweifelhaftem Nutzen sein, qualitativ ist sie eine große Bereicherung. Sie hat dem Kreativitätsdruck, der komplexen Systemen natürlicherweise innewohnt (Lewin 1992, Kauffman 1993), ein freies Feld eröffnet und eine Welt von Möglichkeiten zugänglich gemacht, die sich als überaus großer Reichtum manifestiert, in der menschlichen Zivilisation wie auch in der Welt der Blumen und ihrer Bestäuber.

Werbung ist mehr als nur ein wirtschaftliches Phänomen; sie ist auch eine Welt ästhetischer Qualitäten. Um das, was sich zwischen Blüten und Insekten abspielt, tiefer zu verstehen, lohnt es sich, Werbephänomene in der menschlichen Gesellschaft zu beobachten. Das tun Kloepfer und Landbeck (1991) in einer Untersuchung von Fernsehspots. Ihre Studie unter dem Titel „Ästhetik der Werbung“ ist eine Fundgrube, die vielleicht auch für Evolutionsbiologen fruchtbare Ideen enthält. Daraus zwei Zitate:

„Wir müssen uns an den Gedanken gewöhnen, daß das Ästhetische so etwas wie ein Wirkstoff ist, den man vielfältig gebrauchen kann, insbesondere zur Steigerung von Effizienz“.

Falls Ästhetik nicht allein ein menschensubjektives Phänomen sein sollte, sondern etwas, was unabhängig von uns auch in der Natur wirkt, dann könnte sie ja Angriffspunkt für die natürliche Selektion via die Effizienz sein. Für den Biologen Anlaß, auf die Suche zu gehen.

„Der Trend zur Ästhetisierung beruht auf wenigen, leicht durchschaubaren Voraussetzungen. Werbung ist teuer . . . Wenn die Adressaten während der Kommunikation ein Maximum selbst leisten (*Sympraxis*), kann der Werber Zeit und Aufwand sparen. Stellt sich der Adressat etwas vor, fühlt er sich ein, denkt er mit, erinnert er sich, schließt er, bringt er sich ein und wie man das nennen will, dann kann die Botschaft ökonomischer sein“.

Die hier umschriebene *Sympraxis*-Idee könnte vielleicht Licht in ein altes, viel diskutiertes blütenbiologisches Rätsel bringen, nämlich die Nektarlosigkeit der Blüten der meisten Knabenkräuter (*Orchis* und *Dactylorhiza*) und vieler weiterer Orchideen. Die schönen, bilateralen Blüten sind perfekt gestaltete Bienenblumen, doch in ihrem Sporn ist keinerlei Belohnung zu finden. Sprengel (1793) nannte sie daher „Scheinsaftblumen“. Danach befaßten sich Darwin (1877) und einige weitere Autoren mit dem Problem. Wohl gibt es plausible Vorstellungen darüber, warum es für die Pflanze besser ist, keinen Nektar zu bieten (nicht zum Einsparen von Zucker, sondern zum Vermindern des Pollinienverlustes), doch das ist hier nicht das Problem. Was man nur schlecht versteht, ist, warum diese

klassischen „Täuschblumen“ in der Regel genügend bestäubt werden, und dies nicht etwa durch „dumme Fliegen“, sondern ausgerechnet durch die lernfähigsten Insekten, die wie kennen: Hummeln und Honigbienen.

Warum aber? Eine Erklärung könnte sein, daß die Knabenkrautblüten den Bienen viel Gelegenheit zur Sympraxis im oben umschriebenen Sinn bieten: das Orten, das Zielen im Anflug, das Ergreifen der Blüte beim Landen, das Eintauchen des Rüssels in den langen Sporn. In einem komplexen Ablauf verfügen die einzelnen Teilhandlungen über eine gewisse Selbständigkeit. Dazu gehört eine je eigene subjektive Belohnungskomponente. Das Phänomen ist aus der menschlichen Psychologie bekannt als die „Lust am Vollzug“. Man kann es eine ästhetische Wirkung nennen. So dürfte auch der Besuch einer nektarlosen Orchideenblüte einer Biene noch etwas „Befriedigung“ vermitteln.

Die Natur funktioniert wohl kaum so haushälterisch, wie wir vermuten, und Bienen sind in ihrem Besuchsverhalten weniger utilitaristisch, als wir es von ihnen als klugen Tieren erwarten. Auch sie haben vielleicht Sinn für Schönes. Dazu nochmals Kloepfer: „Poesie ist die Muttersprache der Werbung“ – vielleicht auch ein bißchen in der Botanik.

Herrn Dr. h.c. Roman Kaiser sei herzlich gedankt für Informationen, Ratschläge und die Durchsicht der Manuskriptteile, die sich mit Düften befassen und Herrn Prof. Dr. Peter K. Endress für wertvolle Diskussionen und freundschaftliche Hinweise während vieler Jahre.

Literatur

- v. Aufsess A. 1960. Geruchliche Nahorientierung der Biene bei entomophilen und ornithophilen Blüten. Z. vergl. Physiol. 43: 469–98.
- Barth F. G. 1982. Biologie einer Begegnung. Die Partnerschaft der Insekten und Blumen. Deutsche Verlagsanstalt, Stuttgart.
- Bergström G. 1978. Role of volatile chemicals in *Ophrys*-pollinator interactions. In: Harborne J. B. (ed.) Biochemical aspects of plant and animal coevolution. Academic Press, London, New York, San Francisco: 207–231.
- Bergström G. 1991. Chemical ecology of terpenoid and other fragrances of angiosperm flowers. In: Harborne J. B. and Tomas-Barberan F. A. Ecological chemistry and biochemistry of plant terpenoids. Clarendon Press, Oxford: 287–296.
- Bergström G., Dobson H. E. M., Groth I. 1995. Spatial fragrance patterns within the flowers of *Ranunculus acris* (Ranunculaceae). Pl. Syst. Evol. 195: 221–242.
- Bertsch A. 1975. Blüten – lockende Signale. Otto Maier Verlag, Ravensburg.
- Borg-Karlsson A. 1985, 1987. Chemical basis for the relationship between *Ophrys* Orchids and their pollinators. Chemica Scripta 25: 283–94. 27: 303–11 und 313–25.
- Borg-Karlsson A. 1990. Chemical and ethological studies of pollination in the genus *Ophrys* (Orchidaceae). Phytochemistry 29: 1359–87.
- Crepel W. L. 1983. The role of insect pollination in the evolution of the angiosperms. In: Real L. (ed.). Pollination Biology. Academic Press Orlando Fla.: 29–50.
- Crepel W. L. and Friis E. M. 1987. The evolution of insect pollination in angiosperms. In: Friis E. M., Chaloner W. G. and Crane P. R. The origins of angiosperms and their biological consequences. Cambridge Univ. Press: 181–201.
- Crepel W. L., Friis E. M. and Nixon K. C. 1991. Fossil evidence for the evolution of biotic pollination. Philos. Trans. R. Soc. London 333: 187–95.
- Dafni A. 1986. Floral mimicry – mutualism and unidirectional exploitation of insects by plants. In: Juniper B. and Southwood R.. Insects and plant surface. Edward Arnold, London: 81–90.
- Dafni, A. 1992. Pollination Ecology. A practical approach. Oxford Univ. Press, Oxford.
- Darwin Ch. 1877. Die verschiedenen Einrichtungen durch welche Orchideen von Insecten befruchtet werden. Übers.v. J. V. Carus. 2. Aufl. Stuttgart.

- Daumann E. 1935. über die Bestäubungsökologie der *Parnassia*-Blüte II. Jb. Wiss. Bot. 81: 707–17.
- Daumer K. 1956. Reizmetrische Untersuchungen des Farbensehens der Bienen. Z. Vergl. Physiol. 28: 413–478.
- Daumer K. 1958. Blumenfarben, wie sie die Bienen sehen. Z. vergl. Physiol. 41: 49–110.
- Daumer K. 1963. Kontrastempfindlichkeit der Bienen für „Weiß“ verschiedenen UV-Gehalts. Z. Vergl. Physiol. 46: 336–350.
- Dobat K. u. T. Peikert-Holle 1985. Blüten und Fledermäuse. Bestäubung durch Fledermäuse und Flughunde (Chiropterophilie) Verlag Waldemar Kramer, Frankfurt a. M.
- Dobson H. E. M. 1994. Floral volatiles in insect biology. In: Bernays E. A.(ed.). Insect-plant interactions, Vol. 5: 47–81. CRC Press, Boca Raton etc.
- Endress P. K. 1994. Diversity and evolutionary biology of tropical flowers. Cambridge Univ. Press.
- Faegri K. & L. van der Pijl 1979. Principles of pollination ecology. Ed. 3. Pergamon Press, Oxford.
- Free J. B. 1970. Effect of flower shapes and nectar guides on the behaviour of foraging honeybees. Behaviour (Leiden) 37: 269–285.
- Free J. B. 1993. Insect pollination of crops. Ed. 2. Academic Press, London.
- Frisch K.v. 1965. Tanzsprache un Orientierung der Bienen. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- Gack C. 1979. Zur Ausbildung, Evolution und Bedeutung von Staubgefäßimitationen bei Blüten als Signal für die Bestäuber. Diss. Freiburg i. Br. 199 S.
- Gould J. L. 1985. How bees remember flower shapes. Science 227: 1492–94.
- Grant K. A. 1966. A hypothesis concerning the prevalence of red coloration in California hummingbird flowers. Amer. Naturalist 100: 85–97.
- Grant K. A. and V. Grant 1968. Hummingbirds and their flowers. Columbia Univ. Press New York, London.
- Harborne J. B. 1995. ökologische Biochemie, eine Einführung. Spektrum Akad. Verlag Heidelberg usw.
- Hughes N. F. 1994. The enigma of angiosperm origins. Cambridge Univ. Press.
- Kaiser R. 1993. Vom Duft der Orchideen. Olfaktorische und chemische Untersuchungen. Editiones Roche, Basel.
- Kauffman S. 1993. The origin of complexity. Self-organization and selection in evolution. Oxford Univ. Press.
- Kloepfer R. und Landbeck H. 1991. Ästhetik der Werbung. Der Fernsehspot in Europa als Symptom neuer Macht. Fischer TB, Frankfurt a. M.
- Koltermann R. 1973. Rassen- bzw. artspezifische Duftbewertung bei der Honigbiene und ökologische Adaptation. J. comp. Physiol. 85: 327–360.
- Kriston I. 1971. Zum Problem des Lernverhaltens von *Apis mellifica* L. gegenüber verschiedenen Duftstoffen. Z. vergl. Physiol. 74: 169–189.
- Kugler H. 1943. Hummeln als Blütenbesucher. Ergeb. Biol. 19: 143–323.
- Kugler H. 1956. Über die optische Wirkung von Fliegenblumen auf Fliegen. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 69: 387–98.
- Kullenberg B. 1961. Studies in Ophrys pollination. Zoologiska Bidrag Uppsala 34: 1–340.
- Kullenberg B., Berström G. 1976. The pollination of Ophrys orchids. Bot. Not. 129: 11–19.
- Lauer J. und Lindauer M. 1971. Genetisch fixierte Lerndispositionen bei der Honigbiene. Akad. d. Wiss. u. Lit. Mainz. Steiner-Verlag, Wiesbaden.
- Lewin R. 1992. Complexity. Life at the edge of chaos. Macmillan, New York.
- Lex T. 1954. Duftmale in Blüten. Z. Vergl. Physiol. 36: 212–34.
- Lindauer M. 1975. Verständigung im Bienenstaat. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- Little, R. J. 1983. A review of floral food deception mimics with comments on floral mutualism. In Jones C. E. and Little R. J.: Handbook of Pollination Biology. New York. 294–309.
- Lunau, K. 1988. Attrappenversuche mit blütennaiven Hummeln zum Nachweis angeborener Verhaltensreaktionen auf Blütensignale. Diss. Freiburg i. Br.
- Lunau K. 1992. A new interpretation of flower guide coloration: absorption of ultraviolet light enhances colour saturation. Pl. Syst. Evol. 183: 51–65.
- Menzel R. 1967. Untersuchungen zum Erlernen von Spektralfarben durch die Honigbiene (*Apis mellifica*). Z. Vergl. Physiologie 56: 22–62.

- Menzel R. und Erber J. 1978. Lernvermögen und Gedächtnis der Bienen. Spektrum der Wissenschaft, Erstausgabe: 21–29.
- Osche G. 1979. Zur Evolution optischer Signale bei Blütenpflanzen. Biologie in unserer Zeit 9: 161–70.
- Osche G. 1983. Optische Signale in der Coevolution von Pflanze und Tier. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 96: 1–27.
- Proctor M., Yeo P. and Lack A. 1996. The natural history of pollination. Harper Collins Publ. London.
- Sprengel C. K. 1793. Das entdeckte Geheimnis der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen. Reprint in Ostwalds Klassiker der exakten Wissenschaften Nr. 48, Wilh. Engelmann, Leipzig 1894.
- Steiner K. E. and Whitehead V. B. 1990. Pollinator adaptation to oil-secreting flowers – Rediviva and Diascia. Evolution 44: 1701–1707.
- Steinmann E. 1981. Über die Nahorientierung solitärer Hymenopteren: Wahlversuche mit Eingangsmasken. Mitt. Schweiz. Entomolog. Ges. 54: 215–220.
- van der Pijl L., Dodson C. H. 1966. Orchid flowers, their pollination and evolution. Univ. Miami Press, Coral Gables.
- Vogel S. 1950: Farbwechsel und Zeichnungsmuster bei Blüten. Österr. Botan. Zeitschrift 97: 44–100.
- Vogel S. 1954. Blütenbiologische Typen als Elemente der Sippengliederung, dargestellt anhand der Flora Südafrikas. Bot. Studien 1: 1–338. Fischer, Jena.
- Vogel S. 1975. Mutualismus und Parasitismus in der Nutzung von Pollenträgern. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 1975: 102–110.
- Vogel S. 1978: Evolutionary shift from reward to deception in pollen flowers. In Richards A. (ed.) Linn. Soc. Ser. 6 (Acad. Press London): 89–96.
- Vogel S. 1980. Florengeschichte im Spiegel blütenökologischer Erkenntnisse. Votr. Rhein.-Westfäl. Akad. Wiss. N 291: 7–48. Opladen (Westdeutscher Verlag).
- Vogel S. 1993. Betrug bei Pflanzen: Die Täuschblumen. Akad. Wiss. Lit. Mainz: Abh. Math-Naturwiss. Klasse Nr. 1.
- Waser N. M. 1983. The adaptive nature of floral traits: Ideas and evidence. In: Real L. (ed.) Pollination biology. Academic Press, Orlando etc.: 241–85.
- Wehner R. 1972. Dorsoventral asymmetry in the visual field of the bee, *Apis mellifera*. J. Comp. Physiol. 77: 256.
- Wehner R. 1975. Pattern recognition. In: Horridge G. A. The compound eye and vision of insects. Clarendon Press, Oxford: 75–113.
- Weiss M. R. 1995. Floral color change: a widespread functional convergence. Amer. J. Botany 82: 167–185.
- Westerkamp Ch. 1996. Pollen in bee-flower relations. Some considerations on melittophily. Acta Botanica 109: 325–332.
- Wiens D. 1978. Mimicry in plants. In: Hecht M. K., Steere W. C. and Wallace B. (ed.). Evolutionary biology 11. Plenum, New York: 365–403.