

Blumenuhren, Zeitgedächtnis und Zeitvergessen

Wolfgang Engelmann
Institut für Botanik,
Universität Tübingen

Karlheinz Baumann gewidmet aus Bewunderung für seine
Naturfilme
Tübingen 2008

Publiziert bei Tobias-lib, Universitätsbibliothek Tübingen:

URL: <http://tobias-lib.ub.uni-tuebingen.de/volltexte/2009/3800/>

Lizenz: <http://tobias-lib.ub.uni-tuebingen.de/doku/lizenzen/xx.html>

4. Auflage 2009

Die erste Auflage erschien 1998 unter <http://www.uni.tuebingen.de/plantphys/bioclox>, in der 2. Auflage 2002 und in der 3. Auflage 2004 wurden Text und Bilder überarbeitet. Eine englische Version ist bei Tobias-lib, Universitätsbibliothek Tübingen unter <http://tobias-lib.ub.uni-tuebingen.de/volltexte/2009/3801/> publiziert.

Universitäts-Bibliothek Tübingen. ©Wolfgang Engelmann 2009

Dieses Buch wurde mit LyX geschrieben, einem professionellen System zum Erstellen von Dokumenten (<http://www.lyx.org>). Es verwendet das Textsatzsystem L^AT_EX. Die Vektorgrafik-Bilder wurden mit xfig unter Linux angefertigt. Für die Diagramme wurde PyxPlot verwendet. Mareike Förster, Tübingen, fertigte eine Reihe von Bildern nach Vorlagen an. Ihr gilt mein besonderer Dank. Dirk Engelmann, die Lyx-User-Group und die Linux-User-Group Tübingen halfen oft bei technischen Fragen. Dank auch an die Angestellten im Botanischen Garten Tübingen, besonders Herrn Franz, für Beratungen und Hilfe bei Aufnahmen von Pflanzen.



Inhaltsverzeichnis

1	Blumenuhren	3
1.1	Überraschung bei der Forsythie	3
1.1.1	Ein Brief aus Minnesota	3
1.1.2	Wir beobachten die Bewegung einer Forsythienblüte	4
1.1.3	Warum bewegen sich die Blütenblätter der Forsythie?	6
1.2	Blumenuhr <i>Kalanchoe</i>	7
1.2.1	Wie sich <i>Kalanchoe</i> -Blüten bewegen	7
1.2.2	Eine innere Uhr öffnet und schließt die <i>Kalanchoe</i> -Blüten	10
1.2.3	Tagesuhr bei verschiedenen Temperaturen	13
1.3	Eine Blumenuhr im Schulgarten	14
2	Blüten und Insekten	19
2.1	Vom Zeitsinn der Bienen	20
2.2	Andere Tricks der Pflanzen, um sich von Insekten bestäuben zu lassen	26
2.3	Blütenduft und Duftrhythmen	28
2.4	Wie man mit Blattschneiderbienen Geld verdienen kann	37
3	Diapause: Wie Insekten überwintern	45
3.1	Wie eine Zuckmücke die raffinierte Kannenpflanze austrickst	45
3.2	Kartoffelkäfer vergräbt sich im Herbst	53
3.3	Wie die Seidenspinner-Babies über den Winter kommen	59
3.4	Diapause ist besser als erfrieren	63
3.4.1	Frühere Diapause in Gebieten mit frühem Winter	72
3.4.2	Diapause-Augen	72
3.4.3	Diapause-Uhren	72
3.4.4	Diapause-Zähler	75
3.4.5	Was passiert vor, während und nach der Diapause	75
3.4.6	Diapause: Ein Thema mit Variationen	81
3.4.7	Diapause für die Nachkommen	82
4	Der Sonnenkompaß des Strandflohkrebses	85
4.1	Weitere Beispiele für Sonnenkompaßorientierung	89
5	Unsere Kopfuhr	93
6	Was Ihr für die Versuche braucht und wo man es her bekommt	97
6.1	Zu den Versuchen	97

Inhaltsverzeichnis

6.2	Weiteres zu den Versuchen	102
6.3	Messungen, Auswertungen, Computer	103
7	Nachwort	105
7.1	Für die Leseratten: Weitere Bücher, Filme	105
7.2	Zum Schluß einen Hinweis auf Mängel und Pläne	106
	Literaturverzeichnis	107

Abbildungsverzeichnis

1.1	Blühende Forsythie	5
1.2	Erwin Bünning, Biologe	7
1.3	Feuriges Käthchen Kalanchoe	8
1.4	Öffnen und Schliessen der <i>Kalanchoe</i> -Blüten	8
1.5	Wie man die Bewegung von <i>Kalanchoe</i> -Blüten messen kann	8
1.6	<i>Kalanchoe</i> -Blüten in der Nacht und am Tage	9
1.7	Wie man eine <i>Kalanchoe</i> -Blüte schneidet	9
1.8	Warum die <i>Kalanchoe</i> -Blüte sich bewegen kann	10
1.9	Eine Motorzelle von <i>Kalanchoe</i> und ihre Saugkraft	11
1.10	Wie die Motorzellen eine <i>Kalanchoe</i> -Blüte öffnen und schließen	12
1.11	Papillenzellen der <i>Kalanchoe</i> -Blüte ändern ihre Saugkraft	12
1.12	Bewegung der <i>Kalanchoe</i> -Blüten bei verschiedenen Temperaturen	13
1.13	Wie die Kaiserwinde aufblüht und vergeht	14
1.14	Carl von Linne	15
1.16	Die Nachtkerze	15
1.15	Eine Blumenuhr	16
1.17	Spektakel am Abend: Die Nachtkerze blüht auf	17
2.1	Beispiel einer Schmetterlingsblume	19
2.2	Beispiel für Bienenblumen: Weidenkätzchen, Borretsch und Thymian	20
2.3	Training von Bienen auf Farben	21
2.4	Tanz der Bienen	22
2.5	Sonnenkompassorientierung der Honigbiene	23
2.6	Polarisationsmuster des Himmels	23
2.7	Den Himmel mit einer Polarisations-Sternfolie betrachten	24
2.8	Innere Uhr der Bienen	25
2.9	Wie Bienen die Entfernung der Tracht weitersagen	25
2.10	Eine Wabe im Bienenstock: Kinderstuben und Vorratskammern	26
2.11	Das Sumpferzblatt	26
2.12	Sumpferzblatt: Jeden Tag Pollen-Pinseln mit neuem Staubbeutel	27
2.13	Nektarabgabe am Morgen oder nachmittags	28
2.16	Fledermausblume	29
2.14	Wo Blüten duften: Neutralrot verrät	29
2.15	Vogelblume	30
2.17	Hammerstrauch blüht in der Nacht und duftet stark	31
2.18	Vom Mittagsduft des blauen Lieschens	31

Abbildungsverzeichnis

2.19	Tagesgang des Duftens vom blauen Lieschen	32
2.20	Dufte Dufter: echtes Seifenkraut, Porzellanstock und <i>Stephanotis</i>	33
2.21	Duftproduktion des Seifenkrautes	33
2.22	Duftproduktion bei <i>Stephanotis</i>	34
2.23	Tagdufter Pomeranze und <i>Odontoglossum constrictum</i>	34
2.24	Pflanzen schreien nach Hilfe	35
2.26	Blattschneiderbiene <i>Megachile</i>	37
2.25	Luzerne, eine wichtige Futterpflanze	38
2.27	Der ‘Kinnhaken’ der Luzerne	38
2.31	Lebenslauf eines Insekts mit vollkommener Verwandlung	39
2.28	Von Blattschneiderbiene geplündertes Blatt	40
2.29	Wie die Blattschneiderbiene ein Blattstück ausschneidet	40
2.30	Eiablage und Larve der Blattschneiderbiene	41
2.32	Nisthilfen und Hütten für die Niströhren der Blattschneiderbiene	43
2.33	Thermoperiodismus als Jahreskalender für Diapause bei <i>Megachile</i>	44
3.1	David Shappirio, Insekten-Physiologe	45
3.2	Moorgelände bei Ann Arbor in Michigan, USA	46
3.4	Kanneninhalt des <i>Saracenia</i> -Blattes	46
3.3	Kannenpflanze <i>Saracenia purpurea</i>	47
3.7	Diapause von <i>Metriocnemus</i> im Freiland	48
3.8	Warum es bei uns Sommer und Winter gibt	49
3.5	<i>Saracenia</i> -Blatt mit eingeschnittenem Fenster	50
3.6	Lebenszyklus von <i>Metriocnemus</i>	50
3.9	Warum die Sommertage in Stockholm länger sind als in Tübingen	51
3.10	Photoperiodische Reaktion bei <i>Metriocnemus</i>	52
3.11	Kartoffelkäfer	53
3.12	Wie der Kopf des Kartoffelkäfers aussieht und was drinnen ist	54
3.13	Hormone steuern die Entwicklung des Kartoffelkäfers	55
3.14	Hormone kontrollieren die Diapause des Kartoffelkäfers	56
3.15	Tageslänge und Diapause beim Kartoffelkäfer	57
3.16	Tagesgang der Lichtintensität	58
3.17	Kiefernspinner <i>Dendrolimus pini</i>	59
3.18	Lebenszyklus des Seidenspinners <i>Bombyx mori</i>	60
3.19	Diapausehormon des Seidenspinners	62
3.20	Diapause der Embryonen vom Riesenseidenspinner und Esterase	64
3.22	Unterschied zwischen <i>Quieszenz</i> und <i>Diapause</i>	65
3.21	Eine afrikanische Zuckmücke: Hart im Nehmen	66
3.23	Winterdiapause und Sommerdiapause	67
3.24	Augen, Uhren, Zähler und Schalter für die Diapause	69
3.27	Obligate und fakultative Diapause	70
3.25	Puppe eines Riesenseidenspinners	71
3.26	Diapause eines Riesenseidenspinners	71
3.28	Ökotypen beim Bärenspinner und Kohlweisling	73

3.29	Photoperiodische Rezeptoren	74
3.30	Modell Kühlschranks und photoperiodische Zeitmessung	76
3.31	Modell der photoperiodischen Zeitmessung und seines Zählers	77
3.32	Entwicklung der Schlupfwespe <i>Nasonia</i>	78
3.33	Photoperiodischer Zähler bei der Schlupfwespe <i>Nasonia</i>	79
3.34	Steuerung der Diapause durch Hormonmangel	80
3.35	Diapause des Zünslers <i>Diatraea</i>	81
3.36	Diapause bei der Fleischfliege <i>Sarcophaga</i>	82
3.37	Fruchtfliege <i>Drosophila littoralis</i>	82
3.38	Verbreitung der Fruchtfliege <i>Drosophila littoralis</i>	83
3.39	Diapause bei Kreuzungen geographischer Rassen von <i>Drosophila</i>	84
4.1	Biotop eines Strandflohkrebses	85
4.2	Strandfloh <i>Talitrus</i>	86
4.5	Sonnenkompaßorientierung des Strandflohkrebses <i>Talitrus</i>	87
4.3	Sonnenkompass-Orientierung von Strandflohkrebsen im Glaskolben	88
4.4	Bild von Strandflohkrebsen im Glaskolben	88
4.6	Fluchtrichtung des Strandflohkrebses und innere Uhr	89
4.7	Sonnenkompaßorientierung bei einer Uferspinne	90
4.8	Monarch-Falter auf großer Reise	91
4.9	Sommer- und Winterquartiere und Flugrouten des Monarch-Falters	91
5.1	Weckeruhr für Kopfuhr-Versuch	94
5.2	Kopfuhr des Menschen	95

Abbildungsverzeichnis

Tabellenverzeichnis

1.1	<i>Abstände zwischen zwei Zipfeln einer Forsythienblüte</i>	6
2.1	Duftintensität des blauen Lieschens zu verschiedenen Tageszeiten	32

Tabellenverzeichnis

Es war einmal ...

Es war vor sehr vielen Jahren. Ich war noch klein und fragte, fragte, fragte, wie das so üblich ist in diesem Alter: Vati, warum ... Zu meinem neunten Geburtstag bekam ich ein Buch über den Hamburger Hafen geschenkt, mit vielen Bildern über die Schiffe, das Entladen und Beladen, die Schauerleute und Seemänner, die Schuppen und Werften im Hafen. Es war mein Lieblingsbuch, und als kurz danach unsere Wohnung durch eine Fliegerbombe zerstört wurde, trauerte ich diesem Buch mehr nach als allem anderen. Später bekam ich ein Buch geschenkt, was mich in seinen Bann schlug. Es handelt von zwei Nachbarkindern Traute und Dieter, die Doktor Kleinermacher¹ auf seinen aufregenden Reisen begleiten dürfen. Der hatte nämlich ein Wundermittel gefunden, mit dem man für eine gewisse Zeit klein wurde. So konnten sie mit ihm in Pflanzen hineinkommen, in einen Ameisenhaufen, in einen Teich, in einen Wassertropfen. Die Kinder fragten, fragten, fragten, wie das so üblich ist in diesem Alter: Doktor Kleinermacher, warum .. Und er zeigte ihnen, was in einem Wassertropfen lebt, fuhr mit ihnen in einem Mini-Unterwasserboot in einem See, erkundete mit ihnen einen Ameisenhaufen oder sie krochen in eine Pflanze hinein, um dieses Wunderwerk der Natur kennenzulernen. Ich habe das Buch oft gelesen. Vor allem habe ich immer wieder die Bilder angesehen, in die man so viel hineinsehen konnte und in denen man seine Phantasie walten

lassen konnte.

Es war vor vielen Jahren. Meine Kinder waren noch klein und fragten, fragten, fragten, wie das so üblich ist in diesem Alter: Papa, warum ... Und so wollten sie auch wissen, was ich im Institut für Biologie an der Universität mache. Und ich erzählte ihnen von unseren Ideen und Vorhaben und zeigte ihnen unsere Versuche. Sie fanden das spannend und ich dachte, da sollte man mal ein Buch für Kinder schreiben. Aber es wurde nichts draus, weil zu wenig Zeit war.

Inzwischen haben meine Kinder eigene Kinder, und auch die Enkelkinder wachsen heran und fragen, fragen, fragen, wie das so üblich ist in diesem Alter: Opa, warum ... Und diesmal, hoffe ich, wird was draus, ein Buch zu schreiben, denn ich bin pensioniert und kann mir Zeit nehmen für wichtigere Sachen: Kindern zu zeigen, wie interessant die Natur ist.

¹Paatz (1938), Paatz (1947). Herbert Paatz, Pseudonym für Herbert Fiebrandt, geboren 1899, im zweiten Weltkrieg vermisst

1 Blumenuhren

Hier geht es um Blumen, deren Blütenblätter sich rhythmisch bewegen. Bei der Forsythie geschieht das im 90-Minuten Takt. Die Blüten des feurigen Käthchen öffnen sich am Tage und schliessen sich in der Nacht etwa 14 Tage lang. Andere Pflanzen blühen zu bestimmten Tages- oder Nachtzeiten auf. Die Blüten bleiben dann geöffnet.

Bienen merken sich, wann Blüten Nektar und Pollen liefern und holen Nahrung für sich und ihr Volk. Sie orientieren sich dabei mit einer inneren Tagesuhr und einem Sonnenkompaß. Den anderen Sammlerinnen können sie durch einen Tanz mitteilen, wo sie Nahrung finden können.

Blattschneiderbienen werden gezüchtet und verkauft, um auf Feldern Luzerne zu befruchten. Dadurch kann zehn mal mehr Luzernesamen geerntet werden.

1.1 Überraschung bei der Forsythie

1.1.1 Ein Brief aus Minnesota

Vor einiger Zeit bekam ich eine EMail aus einer Stadt in Minnesota in den USA.

Petal movements in plants.

From: "Van D. Gooch" <goochv@mrs.umn.edu>

To: Wolfgang.Engelmann@uni-tuebingen.de

Date: Tue, 22 Oct 2002 10:49:56 -0500

Dear Wolfgang:

As you may know, I have played around with time-lapse video and circadian rhythms for several years. By accident we have observed an interesting high frequency rhythm in petal movement in Forsythia. The oscillation occurs when the flower blooms and petal bends in the middle with a damped oscillatory frequency of about 90 minutes. We have searched

the literature for evidence that his type of phenomenon has been observed before. Although we have found a few reports on the movement of flower petals in the middle, we have been unable to find any reports on rhythms or the mechanism of such movement (of course we are aware of the literature on the movements that emanate from the base of the petal.)

Having probably done more research on plant movements than any other researcher, are you aware of any research reports done on the rhythmic movements of plant petals where the bending occurs in the middle of the petal?

Do you know of any reports on high frequency rhythms in Forsythia? It is hard to believe this has not been observed before.

Are there any other current researchers that we should contact?

Your help and insight would be greatly appreciated.

Van D. Gooch

University of Minnesota-Morris,

Division of Science & Mathematics,

Morris, MN 56267

320-589-6327,

(lv message at 320-589-6300)

(Home:320-589-3075)

goochv@MRS.UMN.EDU

www.mrs.umn.edu/academic/biology/gooch.html

Ich übersetze und erkläre ihn.

Lieber Wolfgang:

Wie Du vielleicht weisst, habe ich seit einigen Jahren mit Zeitraffer-Video und circadianen Rhythmen herumgespielt.

Durch Zufall haben wir einen interessanten hochfrequenten Rhythmus der Blütenblattbewegung bei Forsythien beobachtet. Die Schwingungen treten auf, wenn die Blüte sich geöffnet hat. Die Blütenblätter biegen sich in der Mitte und zeigen eine gedämpfte Schwingung von 90 Minuten Dauer. Wir haben in der Literatur nachgesehen, ob dieses Phänomen schon beobachtet worden ist. Obwohl wir einige Veröffentlichungen

1 Blumenuhren

über Bewegungen in der Mitte von Blütenblättern fanden, war es uns nicht gelungen, Berichte über Rhythmen oder über den Mechanismus solcher Bewegungen zu finden (Literatur über Bewegungen, die von der Basis der Blütenblätter aus geschieht, ist uns natürlich bekannt).

Da Du wahrscheinlich mehr Untersuchungen über Bewegungen bei Pflanzen gemacht hast als irgendein anderer Forscher, hätten wir gern gewusst, ob Dir irgendein Forschungsbericht über rhythmische Bewegungen bei Blütenblättern bekannt ist, bei dem die Bewegung in der Mitte der Blütenblätter erfolgt.

Kennst Du irgendeinen Bericht über hochfrequente Rhythmen bei Forsythien? Man kann sich kaum vorstellen, dass das bisher noch nicht beobachtet wurde.

Gibt es irgendwelche anderen Forscher, mit denen wir deswegen in Kontakt treten sollten?

Deine Hilfe und Dein Wissen wäre uns sehr willkommen.

Van D. Gooch

*Universität von Minnesota-Morris,
Abteilung für Wissenschaft und Mathematik,*

Morris, Minnesota 56267

Telefon 320-589-6327,

(Anrufbeantworter 320-589-6300)

(Privat:320-589-3075)

EMail: goochv@MRS.UMN.EDU

www.mrs.umn.edu/academic/biology/-gooch.html

Um was geht es hier? Die Blütenblätter der Forsythie (Abbildung 1.1) bewegen sich rhythmisch, indem die obere Hälfte ihrer Blütenblätter sich nach außen und wieder zurück biegt. Sie schwingen also wie eine Schaukel. Die Schwingung braucht sehr lange, nämlich etwa 90 Minuten, bis sie wieder in der gleichen Stellung wie am Anfang ist. Aber wir werden später sehen, daß es

noch viel langsamer zugehen kann bei solchen Schwingungen bei Lebewesen.

Das ist schon eine verrückte Geschichte. Da gibt es so viele Forsythien in den Ortschaften und Städten, weil sie schon im zeitigen Frühjahr mit wunderschönen gelben Blüten die Gärten und Parks verzaubern. Und keiner hat bisher gemerkt, daß sich dabei die Blütenblätter bewegen.

Vielleicht schaust Du Dir im nächsten Frühjahr mal eine Forsythienblüte an. Mit einer Kamera kannst Du alle 10 Minuten ein Bild machen. Nach zwei Stunden (12 Bilder) hast Du dann eine komplette Bewegungsserie dieser Blütenschwingung. Am besten mißt Du den Abstand zwischen den Blütenblatt-Zipfeln mit einem Zentimeterstab aus und trägst die Ergebnisse in eine Kurve ein. Dann kannst Du die Schwingung als Kurve erkennen und ihre Dauer (90 Minuten?) genau bestimmen. Wie Du das machst, habe ich im nächsten Abschnitt beschrieben.

1.1.2 Wir beobachten und messen die Bewegung einer Forsythienblüte

Schneide einen Forsythienzweig ab, nimm ihn mit nach Hause und stecke ihn in ein Glas oder in eine Vase. Am besten kannst Du die Blüten sehen, wenn der Hintergrund dunkel ist. Wenn es keine dunkle Stelle im Zimmer gibt, kannst Du schwarzes Papier oder dunkle Pappe hinter dem Zweig anbringen. Nun stellst Du eine Kamera so vor den Zweig, daß Du eine einzelne Blüte möglichst groß aufnehmen kannst. Es sollten keine anderen Blüten stören. Zwei Blütenzipfel sollten sich gegenüberstehen. Die Kamera muß fest stehen und darf auch nicht wackeln, wenn Du auf den Auslöser drückst (ein Kamera-Stativ -eine Art Dreibein- wäre ideal). Die Bilder läßt Du entwickeln.

1.1 Überraschung bei der Forsythie



Abbildung 1.1: *Forsythienblüte im Frühjahr. Die Blüten erscheinen vor den Blättern. Die Forsythie (oder auch Goldglöckchen genannt) gehört zur Familie der Ölbaumgewächse (Oleaceae). Weitere Mitglieder dieser Pflanzengruppe sind neben dem Ölbaum auch die Esche, der Flieder, Liguster und Jasmin. Die europäische Forsythie (Forsythia europaea) stammt aus Albanien. Andere Forsythia-Arten stammen aus Ostasien. Verbreitet sind Bastarde zwischen F. suspensa und F. viridissima. Die schönste Sorte ist spectabilis. Man kann Zweige von ihr auch im Winter treiben. Sie müssen dazu aber eine Periode niedriger Temperatur durchlaufen haben (notfalls im Kühlschrank, wenn noch kein Frost herrschte). Aufnahmen des Autors*

1 Blumenuhren

Dann kannst Du mit einem Lineal den Abstand zwischen den zwei gegenüberstehenden Blütenzipfeln ausmessen. Noch einfacher ist es, wenn Du eine digitale Kamera benutzen kannst. Dann überträgst Du die Bilder auf einen Computer, sodaß Du die Blüte auf dem Bildschirm sehen und ausmessen kannst. Die Werte der Messungen notierst Du (siehe Tabelle 1.1).

Uhrzeit	Abstand [mm]
9:00	
9:10	
9:20	
9:30	
9:40	
9:50	
10:00	
10:10	
10:20	
10:30	
10:40	
11:00	

Tabelle 1.1: *Abstände zwischen zwei Zipfeln einer Forsythienblüte*

Als nächstes trägst Du die Werte aus der Tabelle auf Millimeter-Papier auf. Oder Du benutzt ein Programm für Deinen Computer, mit dem sich die Werte darstellen lassen (*‘Tabellenkalkulation’*). Du erhältst dann ein Diagramm mit einer Kurve.

Aus der Kurve kannst Du die Länge der Schwingung ablesen. Es ist der Abstand von einem Hochpunkt (*‘Maximum’*) bis zum nächsten. Sie beträgt im Beispiel 85 Minuten. Die Blüte ist also alle 85 Minuten maximal geöffnet.

1.1.3 Warum bewegen sich die Blütenblätter der Forsythie?

Warum bewegen sich die Blütenblätter der Forsythie? Warum-Fragen sind oft schwierig zu beantworten. Bei den Forsythien wissen wir es noch nicht. So ist es oft bei Beobachtungen, die wir in der Natur machen.

Wenn wir etwas verstehen wollen, was wir in der Natur beobachten, geht es uns so wie einem Detektiv, der etwas herausfinden soll. Da ist etwas gestohlen worden und der Detektiv wird beauftragt, den Täter zu finden. Er wird sich zunächst ganz genau alles ansehen und den Tatort besuchen. Dort wird er versuchen, Spuren zu finden und zu sichern. Er wird also fragen: **Wie** ist der Diebstahl passiert? Er wird Leute befragen, die vor, während und nach dem Diebstahl in der Nähe des Tatorts waren. Er wird sich dann überlegen, wer als Dieb in Frage kommt. Diese möglichen Täter muß er genauer unter die Lupe nehmen.

Auch bei unserer Frage *‘Warum bewegen sich die Blütenblätter der Forsythie?’* ist es wichtig, genau hinzusehen. Vor dem **warum** kommt also die Frage nach dem **wie**. Wie bewegen sich die Blütenblätter? Wir müssen uns dazu die Blütenblätter genau ansehen. Dazu können wir ein Präparier-Mikroskop benutzen und versuchen, herauszubekommen, welcher Teil des Blütenblattes sich krümmt. Wir können dünne Schnitte durch das Blütenblatt machen. Mit einem Mikroskop läßt sich dann sehen, wie die Zellen angeordnet sind und wie sie sich verändern, wenn sich die Blüte öffnet oder schließt. Wie das gemacht werden kann, werden wir im nächsten Abschnitt an einem anderen Beispiel sehen, der Blütenblattbewegung des feurigen Käthchens. Und dann kommt die noch schwierigere Frage nach dem warum.

1.2 Blumenuhr *Kalanchoe*

Als ich vor vielen Jahren mein Biologie-Studium mit einer Doktorarbeit abschließen wollte, schlug mir mein Doktorvater, Erwin Bünning (Abbildung 1.2), vor, mit dem feurigen Kätchen zu arbeiten. Der lateinische Name dieser Pflanze ist *Kalanchoe blossfeldiana*.¹ Ein Bild der Pflanze mit geöffneten Blüten ist am Anfang des Buches und mit sich schließenden Blüten in Abbildung 1.3 gezeigt. Sie kommt auf der Insel Madagaskar östlich von Afrika vor. Dort wächst sie auf trockenen Standorten. Damit sie in der heißen Zeit nicht vertrocknet, hat sie dicke fleischige Blätter, in denen sie Wasser speichern kann. Nach dem Winter in Madagaskar fängt sie an zu blühen. Bis zu 300 Blüten können an einer Pflanze sein. Sie sind tiefrot und sehen hübsch aus. Deshalb und weil sie im Winter blüht, wird *Kalanchoe* gern als Zierpflanze verwendet.

1.2.1 Wie sich *Kalanchoe*-Blüten bewegen

Aber *Kalanchoe* sieht nicht nur schön aus. Sie kann nämlich auch ihre Blütenzipfel bewegen: Am Morgen öffnen sich die Blüten, am Abend schließen sie sich, und in der Nacht sind sie völlig geschlossen (siehe Abbildung 1.4). Man kann also die Blüten als



Abbildung 1.2: Erwin Bünning wurde am 23. Januar 1906 in Hamburg geboren, studierte in Berlin und Göttingen, promovierte mit 22 Jahren und arbeitete an den Universitäten Frankfurt (Main), Utrecht (Niederlande), Jena, Königsberg, Strassburg, Köln und Tübingen. Aufnahme von Walter-Erich Mayer, Tübingen

¹Tiere und Pflanzen bekommen einen Namen, bei dem der erste Teil (hier: *Kalanchoe*) die Gattung wiedergibt (die Gattung Mensch wäre *Homo*) und groß geschrieben wird. Der zweite Teil des Namens gibt die Art wieder (hier: *blossfeldiana* nach einem Samenhändler Blossfeld; die Art des heutigen Menschen wäre *sapiens*; die kompletten Namen sind also *Kalanchoe blossfeldiana* und *Homo sapiens*). Der Arname wird klein geschrieben. Andere Arten der gleichen Gattung sind *Kalanchoe daigremontianum* (reg-sames Brutblatt) für unser Pflanzen-Beispiel und *Homo heidelbergensis* für eine ausgestorbene Menschen-Art



Abbildung 1.3: *Das feurige Käthchen Kalanchoe blossfeldiana in voller Blüte. Die Blüten sind rot gefärbt und haben vier Zipfel an der Blütenröhre. Am Fuß der Blüte ist ein grüner Kelch und ein Blütenstiel. Die Laubblätter sind fleischig*

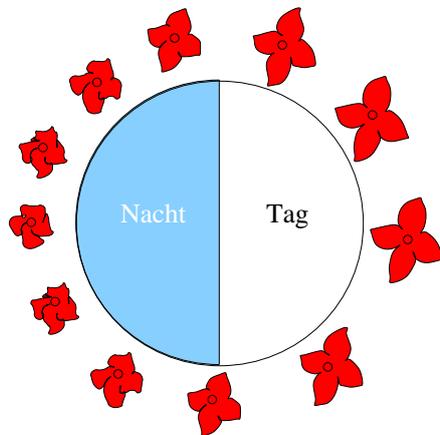


Abbildung 1.4: *Wie die Blütenblätter einer Kalanchoe-Blüte sich während des Tages öffnen (rechts) und während der Nacht schliessen (links), ist hier in Abständen von zwei Stunden gezeigt (später soll hier eine Animation sein)*

Uhr benutzen. Mehr noch, man braucht dazu gar nicht die gesamte Pflanze: Wir brechen einzelne Blüten mit einer Pinzette ab und stecken sie mit dem Blütenstil in Löcher einer dünnen Kunststoffscheibe. Die Scheibe schwimmt auf einem Wassergefäß (Abbildung 1.5). Beobachten wir die Blü-



Abbildung 1.5: *Kalanchoe-Blüten stecken in Löchern einer Kunststoff-Scheibe, die auf einer Wasser-gefüllten Kuvette schwimmt. Sie können mit einer Kamera zum Beispiel alle drei Stunden von oben fotografiert werden. Die Blüten öffnen sich am Tage und schließen sich in der Nacht, wie es auch an der Pflanze geschieht. Hier sind die Blüten geschlossen*

ten, sehen wir, daß sie sich weiterhin am Morgen öffnen und in der Nacht schließen (Abbildung 1.6).

Jetzt wird der Detektiv in uns wach und fragt: Wie können sich die Blütenblätter bewegen? Dazu müssen wir uns die Blüten etwas genauer ansehen. Sie bestehen aus einem grünen Kelch über dem Blütenstil, einer roten Blütenröhre, vier roten Blütenblättern und dem Fruchtknoten mit Narbe und Staubblättern (Abbildung 1.6). Bewegen tun sich die Zipfel der Blüten. Sie biegen sich am Tage nach außen: Die Blüten öffnen sich. Nachts klappen die Zipfel nach

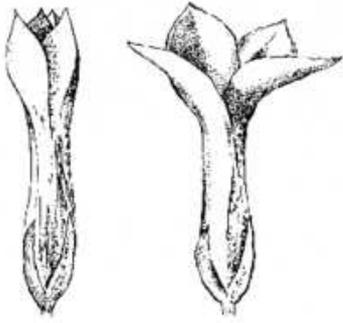


Abbildung 1.6: Kalanchoe-Blüten in der Nacht (links) und am Tage (rechts). In der Nacht sind die Blütenzipfel nach oben gebogen, sodaß die Blüte geschlossen ist. Am Tage biegen sich die Zipfel nach außen: Die Blüte öffnet sich. Einzelheiten und wie das funktioniert findest Du in [Abbildung 1.8](#), [1.9](#) und [1.10](#)

oben, sodaß sich die Blüten schließen. Die Zipfel müssen wir uns also genauer ansehen, um zu verstehen, wie sie sich bewegen.

Dazu schneiden wir die Zipfel mit einer Rasierklinge in feine Längsschnitte, legen sie auf einen Objektträger² und sehen uns diese unter dem Mikroskop³ an. Wie die Schnitte gemacht werden, ist in der [Abbildung 1.7](#) illustriert und beschrieben. Unter dem Mikroskop sieht man dann die Zellen in den verschiedenen Geweben des Blütenzipfels. Es gibt eine obere Zellschicht (*Epidermis*), deren Zellen papillenförmig gebaut sind (etwa wie ein halber Luftballon, siehe [Abbildung 1.8](#)). Sie sind rot gefärbt. Darunter sind etwa 15 Schichten sogenannter *Parenchymzellen*. Das sind locker angeordnete Zellhaufen mit viel Lufträumen dazwischen. Die unterste Zellschicht stellt ein

²ein Stück Glas, 76 mal 26 Millimeter groß. Bekommt man in Geschäften für Laborbedarf

³frage am besten in der Schule, ob Du dort ein Mikroskop benutzen kannst. Wie man damit arbeitet, mußt Du Dir erklären lassen

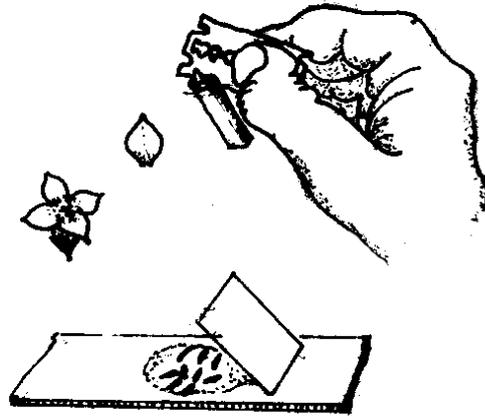


Abbildung 1.7: Von einem Holunderzweig schälen wir mit einem Messer das Mark heraus. Es wird mit Wasser feucht gemacht und in der Längsrichtung von oben mit einer neuen Rasierklinge (Achtung, sehr scharf!) eingekerbt. Dann klemmen wir den Zipfel eines Blütenblattes in den Schlitz des Holundermarks, sodaß die Spitze gerade noch herauschaut. Mit der Rasierklinge schneiden wir nun quer zur Längsrichtung des Holundermarks sehr dünne Scheiben ab. Die Schnitte werden mit einer angefeuchteten Pinselspitze abgenommen und in einen Wassertropfen auf einen Objektträger gelegt. Die Schnittflächen des Holundermarks können wir wegwerfen. Am besten machen wir eine ganze Reihe von Schnitten, da man viel üben muß, um wirklich dünne Querschnitte zu bekommen. Dann wird mit einer Pinzette ein Deckgläschen mit der Kante auf den Objektträger gestellt und langsam auf den Wassertropfen gekippt. Unter einem Mikroskop kann man sich nun den besten Schnitt aussuchen

1 Blumenuhren

Pflaster-Epithel dar: Die Zellen sind miteinander verzahnt (unterer Teil der Abbildung).

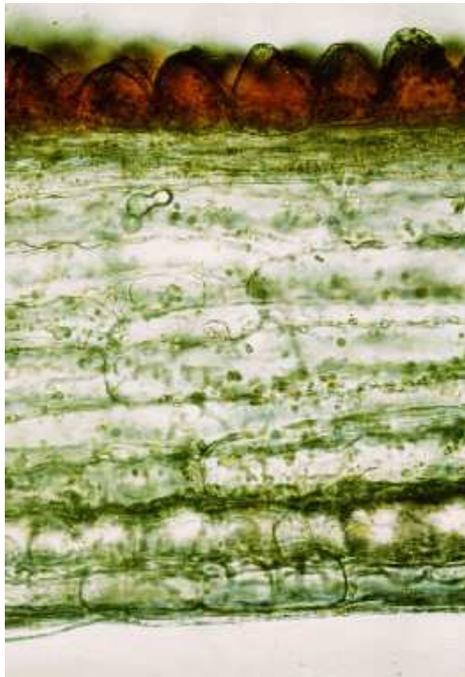


Abbildung 1.8: Ein Längsschnitt durch ein Blütenblatt zeigt eine obere Schicht sogenannter Epidermiszellen, die papillenförmig gebaut sind. Sie sind rot gefärbt. Darunter sind mehrere Schichten sogenannter Parenchymzellen. Die unterste Zellschicht stellt ein Pflaster-Epithel dar: Die Zellen sind miteinander verzahnt (hier nicht zu erkennen). Siehe dazu [Engelmann \(2004a\)](#)

Das Öffnen und Schließen der Blütenblätter kommt durch die Parenchymzellen zustande. Sie werden auch Motorzellen genannt, weil sie die Blüten öffnen und schließen. Wie funktioniert das? Dazu müssen wir uns eine Zelle etwas genauer ansehen (Abbildung 1.9). Die Motorzellen schrumpfen und schwellen je nach dem Salzgehalt ihrer Vakuolen. Der Salzgehalt⁴ kann durch

⁴mit Salz ist hier nicht Kochsalz (Natriumchlorid)

Ionen-Pumpen⁵ in der Membran zwischen dem Zellsaft und der Vakuole verändert werden. Die untere Epidermis dient vermutlich als biegsames Widerlager für die sich streckenden oder schrumpfenden Motorzellen im Parenchym. Die obere Epidermis kann mit ihren Papillenzellen sich vergrößern, wenn die Motorzellen im Inneren des Blütenblattes ihre Länge verändern. Wie das ablaufen könnte, ist in Abbildung 1.10 dargestellt.

Auch die Papillenzellen können schwellen und schrumpfen.

1.2.2 Eine innere Uhr öffnet und schließt die *Kalanchoe*-Blüten auch ohne Tag-Nacht-Wechsel

Jetzt wird wieder der Detektiv in uns wach und fragt: Können sich die Blüten auch öffnen und schließen, wenn sie nicht im Tag-Nacht-Zyklus stehen? Wir könnten sie in einem Kellerraum beobachten, in dem die ganze Zeit ein schwaches grünes⁶ Licht brennt. Überraschung: Auch ohne Licht-Dunkel-Wechsel bewegen sich die Blütenzipfel noch tagesperiodisch. Meistens ist im Keller auch die Temperatur Tag und Nacht gleich, sodaß es nicht daran liegen kann, daß die Blüten sich noch rhythmisch be-

gemeint, wie wir es für unser Essen verwenden, sondern Salze im chemischen Sinn, zum Beispiel Kaliumchlorid

⁵Wenn Kochsalz in Wasser gelöst wird, bildet es Ionen: Natrium-Ionen sind positiv geladene, Chlorid negative geladene Teilchen

⁶bei weissem Licht bewegen sich die Blüten nicht mehr. Grünlicht ist für die Blüten wie Dunkelheit, aber wir können bei diesem Licht beobachten, was passiert. Wir sollten außerdem dem Wasser, auf dem die Blüten schwimmen, 68 Gramm auf 1 Liter oder 6.8 Gramm auf 100 Milliliter Zucker zufügen. Dann bewegen sich die Blüten viel länger als im reinen Wasser.

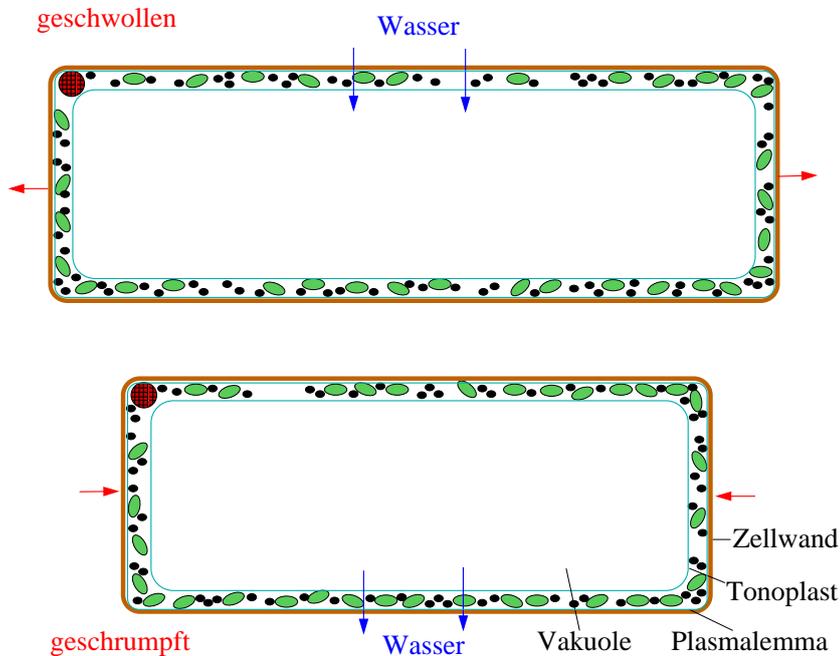


Abbildung 1.9: Eine Motorzelle von Kalanchoe besteht aus der Wand (dick), dem Zellplasma und einer inneren Blase (Vakuole). Zwischen Zellplasma und Wand ist eine Membran, die Plasmalemma genannt wird. Zwischen Zellplasma und Vakuole ist eine Membran, die Tonoplast heißt. Im Zellplasma gibt es einen Zellkern (größeres Gebilde links oben) und kleine Gebilde, die Organellen heißen und ganz verschiedene Aufgaben haben. Mitochondrien (kleine schwarze Gebilde) liefern der Zelle Energie, in den Chloroplasten (ovale grün) wird mit Hilfe des Lichtes aus Kohlensäure der Luft Zucker gemacht. Die Vakuole ist ein Wassersack, in dem Salze gelöst sind. Gibt es viel Salze in der Vakuole, saugt sie Wasser an (oberes Bild, blaue Pfeile). Die Zelle schwillt dadurch an (rote Pfeile) und wird prall. Ist wenig Salz in der Vakuole, ist die Saugkraft der Vakuole klein, die Zelle verliert Wasser (unteres Bild, blaue Pfeile) und die Zelle schrumpft (rote Pfeile). Die Bestandteile der Salze (Ionen) werden durch Kanäle und Pumpen in der Membran nach innen oder außen transportiert

1 Blumenuhren

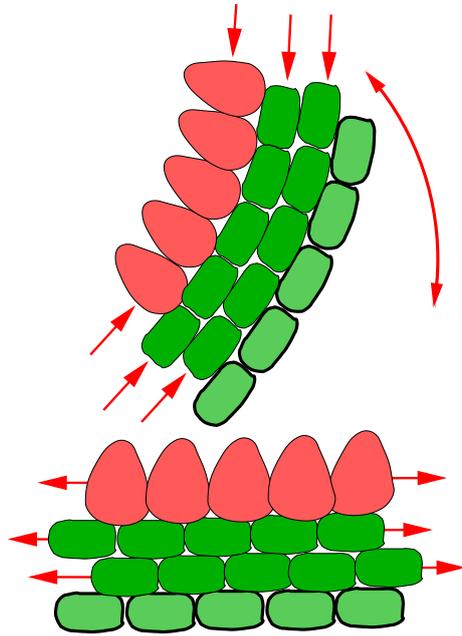


Abbildung 1.10: Die Motorzellen schrumpfen und schwellen je nach dem Salzgehalt ihrer Vakuolen (siehe Abbildung 1.11). Wenn sie schwellen, werden die Parenchymzellen länger (unterer Teil der Abbildung, rote Pfeile). Hier in diesem Schema sind nur zwei Zellschichten gezeigt (statt 15). Die untere Epidermis dient als biegsames Widerlager. Sie kann sich nicht verlängern oder verkürzen, aber sie kann sich nach unten biegen, wenn die Parenchymzellen schwellen, oder nach oben biegen, wenn die Parenchymzellen schrumpfen (oberer Teil der Abbildung, rote Pfeile). Auch die Papillenzellen der oberen Epidermis können schrumpfen und schwellen und so mit den Motorzellen im Inneren des Blütenblattes mitgehen, wenn diese ihre Länge verändern (rote Pfeile an roten Papillenzellen)

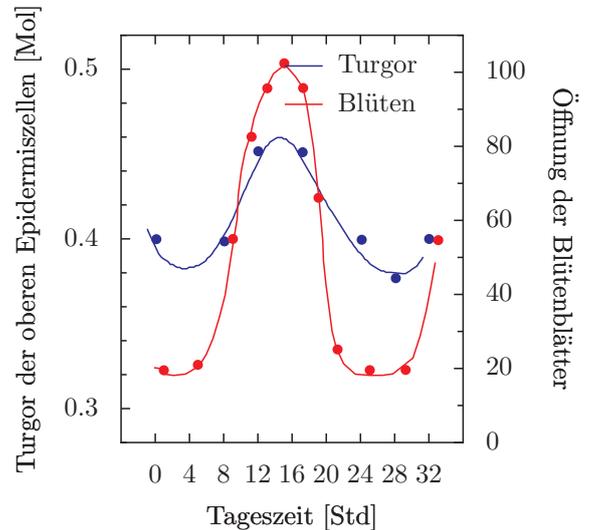


Abbildung 1.11: Die Öffnungsweite der Blüten wurde gemessen (rote Punkte mit Kurve) und zu den angegebenen Zeiten (blaue Punkte und Kurve) die Saugkraft bestimmt. Dazu wurde von einer Blüte zum jeweiligen Zeitpunkt die obere Epidermis, also die Papillenzellen-Schicht, mit einer Pinzette abgezogen und ihre Saugkraft bestimmt (wie das gemacht wird, ist bei [Engelmann and Klemke \(1983\)](#) beschrieben). Wenn die Saugkraft steigt (blaue Kurve geht nach oben), öffnen sich die Blüten, wenn sie fällt, schließen sie sich

wegen.⁷ Messen wir nun die Schwingungsdauer (das ist die Zeit zwischen ganz geöffneten Blüten bis zum nächsten Zeitpunkt der ganz geöffneten Blüten) dieser Blütenblattbewegung im Dauer-Grünlicht (und bei konstanter Temperatur), ist sie nicht mehr genau 24 Stunden, sondern nur noch 22 Stunden. Die Blüten öffnen sich also jeden Tag zwei Stunden früher als im normalen Tag mit Licht-Dunkel-Wechsel. Die Blüten besitzen offenbar eine innere Uhr, die regelt, wann sie sich öffnen und schließen. Diese Uhr ist um zwei Stunden schneller als der normale Tag mit seinen 24 Stunden. Man nennt diese Uhr deshalb circadiane Uhr (von lateinisch circa = ungefähr und dies = der Tag).

1.2.3 Die Tagesuhr läuft bei verschiedenen Temperaturen gleich schnell

Eine Uhr ist nur dann zuverlässig, wenn sie bei verschiedenen Temperaturen gleich schnell läuft. Deshalb haben die Menschen bei ihren Uhren besondere Mechanismen erdacht und eingebaut, die dafür sorgen, daß sie unabhängig von der Temperatur immer gleich schnell laufen. Circadiane Uhren laufen ebenfalls unabhängig von der Temperatur gleich schnell (Abbildung 1.12). Werden *Kalanchoe*-Blüten in schwachem grünen Dauerlicht bei 15° Celsius und bei 20° Celsius beobachtet, ist die Schwingungsdauer etwa gleich. Das ist nicht selbstverständlich, denn meistens laufen die Lebensvorgänge von Organismen bei höheren Temperaturen schneller ab. Die circadiane Uhr hat also einen besonderen Mechanismus, der sie gegen unterschiedli-

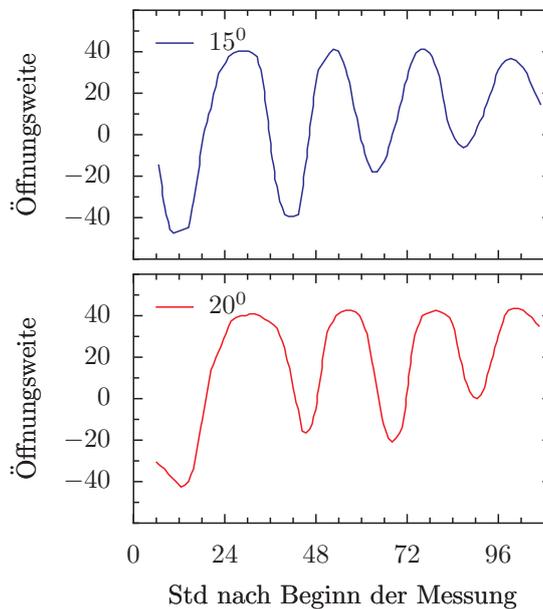


Abbildung 1.12: Die Öffnungsweite von *Kalanchoe*-Blüten wurde bei einer Temperatur von 15°C und von 20°C zu verschiedenen Zeiten gemessen. Diese Werte wurden als blaue Punkte (15°C, obere Kurve) und als rote Punkte (20°C, untere Kurve) in die beiden Diagramme eingetragen. Bei beiden Temperaturen öffnen (Werte steigen an) und schließen (Werte fallen) sich die Blüten rhythmisch. Die stärkste Öffnung ist zwar bei 20°C etwas früher als bei 15°C, aber das gilt auch für die maximalen Öffnungen in den folgenden drei Tagen. Die Abstände (man nennt das Periodenlängen) zwischen den stärksten Öffnungszeiten (man nennt das Maximum, Mehrzahl Maxima) sind aber fast gleich. Die Uhr in den Motorzellen läuft also gleich schnell

⁷Noch besser: Beobachtet man die Blüten in einem Raum mit einer Klimaanlage, die die Temperatur konstant hält, bewegen sich die Blütenblätter weiterhin tagesperiodisch.

che Umwelt-Temperaturen absichert. Man sagt, sie ist Temperatur-kompensiert.

1.3 Eine Blumenuhr im Schulgarten

Wir haben gerade am feurigen Käthchen *Kalanchoe* gesehen, daß sie ihre Blüten jeden Tage öffnet und schließt.⁸ Erst, wenn die Blüten befruchtet sind und die Samen gebildet werden, hört diese Bewegung auf und die Blütenblätter verwelken.

Andere Pflanzen können ihre Blüten zu ganz bestimmten Tageszeiten öffnen. Das lässt sich zum Beispiel an der Kaiserwinde *Pharbitis* gut beobachten: Sie blühen morgens auf (deshalb heißen sie auf englisch ‘morning glory’, auf deutsch ‘Morgenruhm’) und verwelken am Abend (Abbildung 1.13, Winfree (1976)).

Manche Pflanzen werden sogar nach dem Zeitpunkt benannt, zu dem sie ihre Blüten öffnen. Die Wunderblume *Mirabilis jalapa* wird in Indonesien "die vier-Uhr-Blume" genannt, da sie ihre Blütenblätter etwa um 4 Uhr am Nachmittag öffnet.⁹

Linné (Abbildung 1.14) hat 1751 eine Blumenuhr konstruiert: Verschiedene Pflanzen werden in einer Art Uhr-Kreis so



Abbildung 1.13: Die Blüten der Kaiserwinde *Pharbitis* blühen am Morgen auf, indem sich die zusammengerollten Blütenblätter der Knospe aufrollen. Am späten Morgen sind sie geöffnet. Am Nachmittag schließen sie sich und am Abend verwelken sie (bei höherer Lufttemperatur verwelken die Blüten früher als bei kühlem Wetter). Für den nächsten Tag werden sich neue Blüten öffnen. Nach Winfree (1976)

⁸Leider haben die Gärtner bei den meisten *Kalanchoe* Pflanzen herausgezüchtet, bei denen sich die Blüten nicht mehr bewegen. Sie dachten, daß sie so auch am Abend attraktiv aussehen, wenn sie ihre Blüten *nicht* schliessen. Wieviel interessanter ist es aber, wenn man diese Bewegung beobachten kann! Schaut also am Abend, ob sich die Blüten geschlossen haben, bevor ihr die Pflanze kauft.

⁹Wie mir Rob Soekarjo (r.soekarjo@phys.uu.nl) schrieb, gilt das allerdings nicht für Pflanzen, die in den Niederlanden beobachtet wurden. Sie blühen erst am späten Nachmittag oder sogar in der Nacht. Auch scheint der Blühzeitpunkt von der Blütenfarbe abzuhängen (EMail vom 4. Februar 2002)

auf einem runden Garten-Beet angeordnet, daß sie ihre Blüten zu den entsprechenden Tages- und Nachtzeiten öffnen oder schließen (Abbildung 1.15).



Abbildung 1.14: Der schwedische Botaniker Carl von Linné. Von Mareike Förster nach einem Bild in *Duden-Lexikonredaktion* (1969) gezeichnet

Viele Schmetterlinge besuchen Blüten zu bestimmten Tageszeiten. Das hängt nicht nur mit der Zeit zusammen, zu denen diese Falter aktiv sind, sondern auch damit, daß die Blüten der verschiedenen Pflanzen ihren Nektar nicht gleichmäßig über den Tag hinweg produzieren, sondern zu bestimmten Zeiten stärker. Man kann also auch eine Schmetterlingsuhr aufstellen (siehe Abbildung ??). Aus Nordamerika stammt die Nachtkerze *Oenothera biennis* (Familie der *Onagraceae*). Sie hat sich in unseren Gärten wegen ihrer schönen großen gelben Blüten eingebürgert (Abbildung 1.16). Sie blüht von Juni bis Ende Oktober. Jeden Abend zwischen 20 Uhr und 22 Uhr öffnen sich eine oder mehrere Blüten so rasch, daß man dabei zusehen kann (Abbildung 1.17). Dieses Spektakel müßt Ihr Euch unbedingt einmal ansehen. Die Blütenblätter entfalten sich zum Teil ziemlich ruckar-



Abbildung 1.16: Die Nachtkerze *Oenothera biennis* blüht von Juni bis Ende Oktober. Jeden Abend zwischen 20 Uhr und 22 Uhr öffnen sich eine oder mehrere Blüten (siehe die Bilderfolge in der Abbildung 1.17). Gleichzeitig verströmt die Blüte einen süßlichen Duft, der Nachtfalter anlockt

1 Blumenuhren

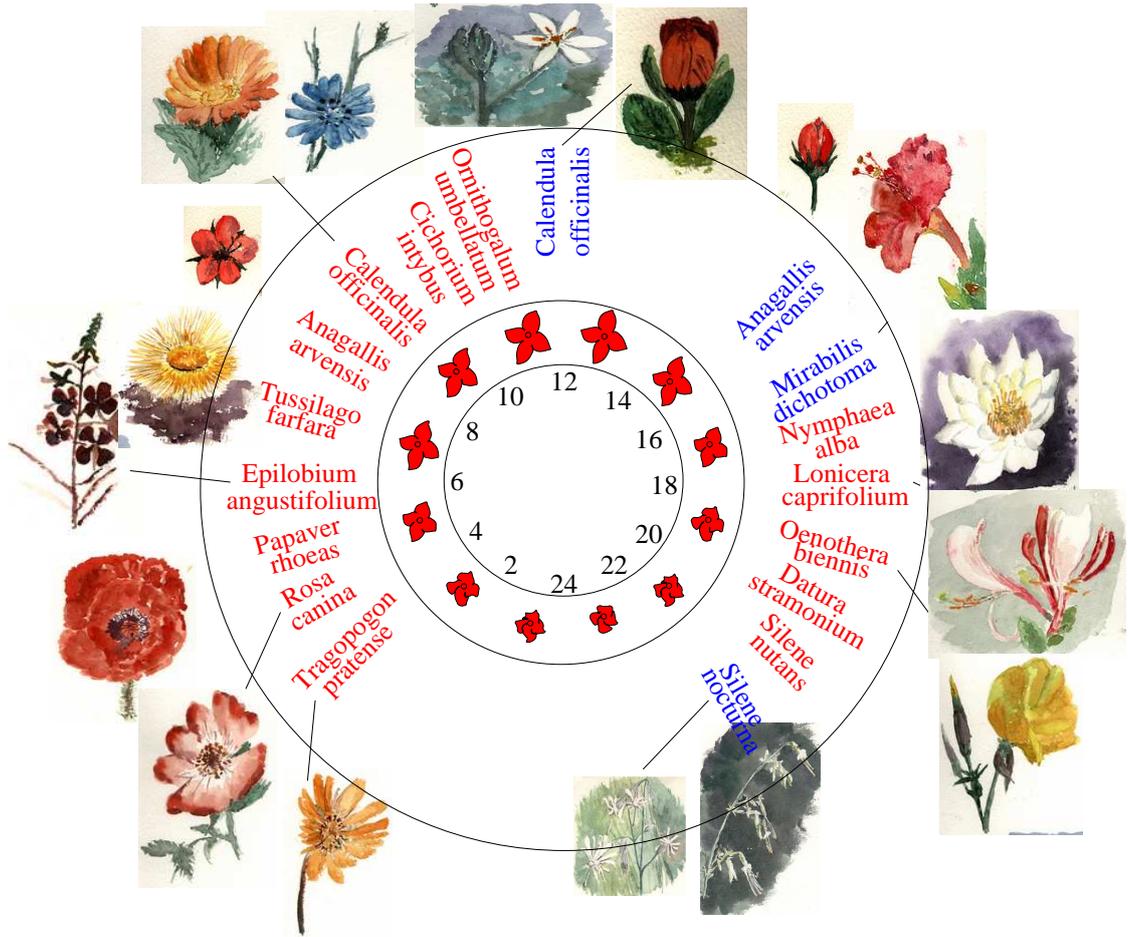


Abbildung 1.15: Eine Blumenuhr: Von 12 Uhr Mittags (oben) über Mitternacht (24 Uhr, unten) bis 12 Uhr sind Pflanzen angegeben, deren Blüten sich zu den entsprechenden Zeiten öffnen (Namen rot) oder schliessen (Namen blau). Bilder dieser Pflanzen sind am Rande gezeigt. In der Mitte sind Kalanchoe-Blüten zu verschiedenen Tageszeiten gezeigt (siehe auch Abbildung 1.4). Hier sind die deutschen und lateinischen Namen mit Öffnungs- (o) und Schließzeiten (z). Oberste Reihe von links nach rechts: o 8 Ackergauchheil *Anagallis arvensis*, o 9 Ackerringelblume *Calendula arvensis*, o 6 Wegwarte *Cichorium intybus*, o 10-11 doldenblütige Vogelmilch *Ornithogalum umbellatum*, z 12 Ackerringelblume *Calendula arvensis*, z 15-16 Ackergauchheil *Anagallis arvensis*. Rechte senkrechte Reihe: z 16-17 zweiteilige Wunderblume *Mirabilis dichotoma*, z 17 weisse Seerose *Nymphaea alba*, o 18 Jelängerjelieber *Lonicera caprifolium*. Untere Reihe von rechts nach links: o 19-20 Stechapfel *Datura stramonium*, o 20-21 Nickendes Leimkraut *Silene nutans*, z 21-22 nächtliche Silene *Silene nocturna*, o 3-5 Wiesenbocksbart *Tragopogon pratense*, o 4-5 Wildrose *Rosa canina*. Linke Reihe von unten nach oben: 5 Klatschmohn *Papaver rhoeas*, o 6-7 Wald-Weidenröschen *Epilobium angustifolium*, 7 Huflattich *Tussilago farfara*.

Nach Hess (1990), Böer (1948) und, mit schriftlichen Korrekturen zu den Öffnungs- und Schließzeiten von Bünning, nach Jores (1937). Auf Seite 98 sind diese und weitere Pflanzen angegeben. Vom Autor aquarelliert



Abbildung 1.17: Die Blüte einer Nachtkerze *Oenothera biennis* öffnet sich am Abend so rasch, daß man dabei zusehen kann. Diese Bildfolge wurde zwischen 20:00 (oberes linkes Bild) und 21:15 (rechtes unteres Bild) gemacht, wobei die ersten drei Bilder einen Abstand von 20 Minuten haben, während die letzten fünf Bilder in wenigen Minuten entstanden

tig, und nach wenigen Minuten ist die Blüte voll entfaltet. Gleichzeitig verströmt sie einen süßlichen Duft, der Nachtfalter anlockt. Da sich jeden Tag neue Blüten entwickeln, kann man dieses faszinierende Ereignis über mehrere Monate hinweg jeden Abend verfolgen. Auch im Dauerlicht wird dieses Öffnen der Blüten beibehalten. Es wird also von einer circadianen Uhr gesteuert (Arnold (1959)).

1 Blumenuhren

2 Blüten und Insekten

Viele Blütenpflanzen werden durch Insekten bestäubt. Fremdbefruchtung ist für sie vorteilhaft. Angelockt werden die Insekten durch Düfte, Farben und besondere Blütenformen. Belohnt werden sie mit Nektar und Pollen. Bienen merken sich, wann Blüten Nektar und Pollen liefern und holen dann Nahrung für sich und ihr Volk. Sie benutzen dabei eine innere Tagesuhr und einen Sonnenkompaß.

Warum gibt es so viele Blütenpflanzen, deren Blüten sich jeden Tag oder einmal zu einer bestimmten Tageszeit öffnen und schließen? Das hat mit Insekten zu tun, die den Blütenstaub sammeln und damit die Blüten von Pflanzen der gleichen Art befruchten. Dadurch wird verhindert, daß Blüten mit dem eigenen Blütenstaub befruchtet werden. Für Organismen ist Fremdbefruchtung besser als Selbstbefruchtung, da dann das Erbgut sich stärker unterscheidet. Aus diesem Grunde gibt es viele Mechanismen, die Selbstbefruchtung unterbinden. Auch bei uns Menschen ist es in der Regel so, daß nahe Verwandte nicht heiraten. Und wenn, wie bei den Pharaonen, gibt es leicht Probleme: Die Kinder haben oft Erbkrankheiten.

Die Insekten werden vor allem durch den Pollen und den Nektar der Blüten als Nahrungsquelle angelockt. Zum Teil bieten die Blüten aber auch Schutz und Wärme.

Die Blüten haben sich im Laufe der Entwicklung des Lebens auf der Erde (man nennt das Evolution) an bestimmte Insektengruppen angepasst, von denen sie bestäubt werden. Es gibt Pflanzen, die von Schmetterlingen bestäubt werden (Schmet-

terlingsblumen, Abbildung 2.1), und andere, bei denen Bienen für die Befruchtung sorgen (Bienenblumen, Abbildung 2.2). Parallel dazu haben sich auch die Insekten an die Blüten angepasst. Für die In-



Abbildung 2.1: *Phlox als Beispiel einer Schmetterlingsblume. Nachtfalter holen sich von ihren Blüten nur Nektar und benutzen dazu einen langen Rüssel, den sie ausrollen und in die Blütenröhre stecken, um den Nektar herauszusaugen. Dementsprechend sind Schmetterlingsblumen mit einer langen Blütenröhre ausgestattet und bieten viel Nektar an. Außerdem duften sie stark, um die Nachtfalter über weite Strecken anzulocken*

sekten ist es wichtig, die blühenden Pflanzen zu finden, sich an gute Nektar- und Pollenspender zu erinnern und auch die Zeit zu behalten, zu denen die Nahrung von den Pflanzen angeboten wird. In einem Buch



Abbildung 2.2: Links: Biene streift Pollen von einem Weidenkätzchen und formt daraus Pollenhöschen an den Hinterbeinschienen. Mitte: Biene saugt Nektar an einer Borretschblüte (*Gurkenkraut* *Borrago officinalis*, blüht Juni bis Herbst). Rechts: Bienenbesuch am Thymian. Bienenblumen sind oft blau, gelb oder weiß gefärbt (wobei noch UV-Markierungen dabei sein können, die wir nicht sehen, wohl aber die Bienen). Sie bieten neben Nektar auch reichlich Pollen an. Der Duft ist mittelstark und oft honigartig. Bienenblumen sind am Tage geöffnet. Bienen müssen auf der Blüte landen können

von Hess (1990) wird darüber und über andere Zusammenhänge zwischen Blüten und Insekten ausführlich berichtet.

Blüten öffnen und schließen sich oft rhythmisch oder zu bestimmten Zeiten. Davon hatten wir im ersten Kapitel schon gehört. Auch andere Rhythmen gibt es bei Blüten: Pollen- und Nektarangebot, Duftabgabe, Wärmeproduktion. Es ist also vorteilhaft für Insekten, die Öffnungszeiten der Blüten im Kopf zu haben. Sie brauchen dann weniger Energie und können zum günstigsten Zeitpunkt mit dem Sammeln beginnen. Es ist für sie auch gut, Blüten der gleichen Art zu besuchen. Sie können dann die Blüten besser kennen lernen und schneller und effektiver an Pollen und Honig kommen. Man nennt das Blumenstetigkeit. Sie ist besonders gut bei Bienen entwickelt. Für die Pflanzen bedeutet Blumenstetigkeit, daß die Bienen Pollen der gleichen Art transportiert und damit die Blüten dieser Art sicher bestäubt.

2.1 Vom Zeitsinn der Bienen

Bienen lassen sich leicht auf Futter dressieren. Das hatte Forel (1910) beim Frühstück auf der Veranda seines Ferienhauses beobachtet. Die Bienen bedienten sich mit der Marmelade auf dem Tisch, kamen aber nach dem ersten Mal schon, *bevor* die Marmelade aufgetragen war. Als die Familie bei schlechterem Wetter im Haus aß, kamen die Bienen trotzdem zur erwarteten Futterquelle. Forel vermutete, daß die Bienen einen Zeitsinn haben, der ihnen bei der Nahrungssuche hilft. Eine Art innere Uhr erinnert die Bienen daran, daß es demnächst im Hause der Forels Marmelade geben wird.

Später hat von Frisch und seine Schülerinnen und Schüler zahlreiche Dressurversuche durchgeführt (Frisch (1965)). Dazu boten sie den Bienen konzentriertes Zuckerwasser an und gleichzeitig bestimmte Signale wie Farbe, Duft, Blütenform. Wenn die Bienen zum Beispiel gelernt hatten, Zuckerwasser in einem Schälchen auf einer blauen Pappscheibe zu finden, kamen

sie nach der erfolgreichen Dressur auch zu dieser blauen Scheibe, wenn das Schälchen nur Wasser ohne Zucker enthielt (Abbildung 2.3). Die Wissenschaftler fanden dabei heraus, daß folgende Signale für ihre Nahrungssuche wichtig sind: Duft, Farbe, Zeit und Blütenform. Düfte sind besonders wichtig. Sie wirkten bereits bei einem einzigen Lernanflug. Für Farben brauchten die Bienen drei bis vier Dressurzeiten, für die Uhrzeit, zu denen das Zuckerwasser angeboten wurde, sechs bis zehn, und für die Blütenformen 30 bis 40. Warum Düfte so stark wirken, ist leicht einzusehen: Duftgemische sind für Blüten charakteristisch und Düfte können im Stock leicht an die anderen Sammlerinnen weitervermittelt werden. Die Erinnerung an den Duft verschwindet nach einiger Zeit, kommt aber nach 24 Stunden wieder zur Geltung. Weil Pollen und Nektar und die damit verbundenen Signale wie der Duft von den Blüten oft nur zu bestimmten Zeiten dargeboten werden, haben Bienen besondere Sammelzeiten.

Bienen können aber noch viel mehr bei ihrer Suche nach Pollen und Nektar. Wenn eine Arbeiterbiene eine neue Nahrungsquelle gefunden hat, kann sie den Mitarbeitern im Bienenstock mitteilen, in welche Richtung und wie weit sie fliegen müssen, um zu der Pflanze zu gelangen. Diese Bienen finden dadurch die Nahrung schneller und sparen dabei eine Menge Energie. Wie sie das machen, wird in Abbildung 2.4 erklärt.

Die Biene war im Frühjahr zur Zeit der Obstblüte auf der Suche nach Nektar und Pollen in die Richtung der Sonne geflogen und hatte dabei einen lohnenden Kirschbaum gefunden. An seinen Blüten hatte sie kräftig Pollen gesammelt, den sie als Höschen an ihre Hinterbeine streifte. Außerdem hatte sie Nektar aus den Blüten gesaugt und in ihrem Honigmagen gespeichert. Als sie knallvoll war, flog sie zurück

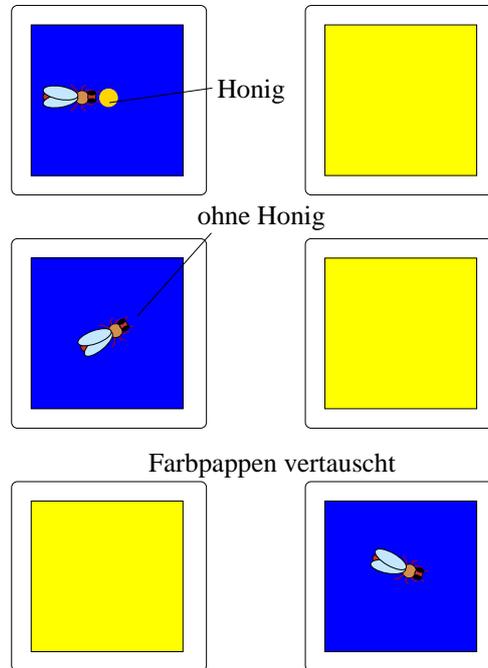


Abbildung 2.3: Bienen werden auf eine bestimmte Farbe, hier blau, trainiert, indem man ihnen etwas Honig auf einer Glasplatte anbietet. Unter dem Glas befindet sich eine farbige Pappe. Die Glasplatte über der gelben Pappe bleibt frei. Nach dem Training wird eine Glasplatte ohne Honig auf die Farbpappe gelegt. Die auf blau trainierten Bienen kommen trotzdem zu der blauen Scheibe, weil sie Honig erwarten. Vertauscht man die gelbe und blaue Platte, wird immer noch die blaue angeflogen. Die Bienen haben sich also nicht einfach den Platz gemerkt, an dem es Honig gab

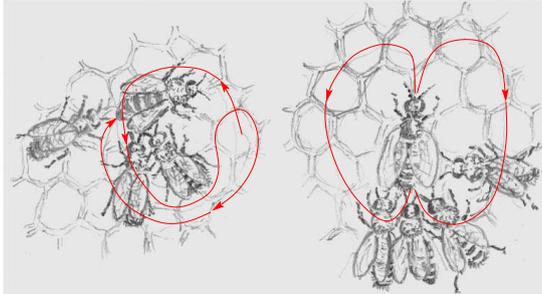


Abbildung 2.4: *Flugbienen können anderen Sammlerinnen in der Bienenbeute mitteilen, in welcher Richtung eine Futterquelle liegt und wie weit sie entfernt ist. Auch Duft und Qualität der Nahrung wird übermittelt. Links: Rundtanz. Die Sammlerin tanzt auf der senkrecht im Bienenstock hängenden Wabe in Kreisen, wobei sie immer wieder die Tanzrichtung ändert (rote Spur). Andere Sammler-Bienen folgen ihr. Diese Tanz-Art sagt ihnen, daß es Tracht in der Nähe der Beute gibt. Außerdem spielt der Duft der Tracht eine wichtige Rolle. Ist die Tracht weiter von der Beute entfernt, geht der Rundtanz in einen Sicheltanz über (nicht gezeigt). Rechts: Schwänzeltanz. Ist die Tracht 250 Meter oder noch weiter entfernt, werden die Sammlerinnen im Stock mit dem Schwänzeltanz über die Tracht informiert. Er sieht wie eine liegende 8 aus und vermittelt Richtung und Entfernung der Futterquelle. Wie das geschieht, ist in Abbildung 2.5 erklärt.*

zum Stock. Dort landete sie auf dem Eingangsbrett und lief in den dunklen Bienenstock zu den Waben, in denen die Brut angezogen wurde.

Auf der Wabe vollführte sie einen Tanz, der in der Abbildung 2.5 unter dem Bienenkorb schematisch dargestellt ist: Sie läuft nach oben (langer roter Pfeil) und wackelt dabei mit ihrem Hinterleib. Dann dreht sie um, läuft nach unten (kurzer roter Pfeil) und beginnt den gleichen Tanz. Dieser Rundtanz (kurze rote Pfeile) und Schwänzeltanz (langer roter Pfeil) wird mehrfach wiederholt. Während des Tanzes folgen ihr andere Sammlerinnen. Sie bekommen dabei eine Menge Informationen: ob von der Sammlerin Pollen oder Nektar oder beides gefunden wurde, was für einen Duft und welche Qualität die Nahrung hat, und wieviel es davon gibt.

Außerdem wird die Richtung der Futterquelle vom Bienenstock übermittelt. Dazu wird die Richtung nach oben als Sonnenrichtung angesehen, denn im Bienenstock ist es ja dunkel. Da unsere Biene die Nahrung in Sonnenrichtung gefunden hatte, zeigt ihr Schwänzeltanz nach oben (langer roter Pfeil). Eine andere Biene, die einen reichlich blühenden Birnbaum 30° links von der Sonne gefunden hatte, läuft beim Schwänzeltanz nicht senkrecht nach oben, sondern um 30° nach links geneigt (unteres Beispiel in Abbildung 2.5). Um die Richtung zu übermitteln, wird also der Winkel der Nahrungsquelle zur Sonne im Schwänzeltanz kodiert. Diese *Sonnenkompassorientierung* funktioniert auch noch, wenn der Himmel stark bedeckt ist. Kleine offene Himmelsstücke genügen den Bienen zur Orientierung, um über das Polarisationsmuster des Himmels die Sonnenrichtung zu ermitteln (siehe Abbildung 2.6).

Du kannst Dir diese charakteristische Polarisation des Himmels und wie sie sich

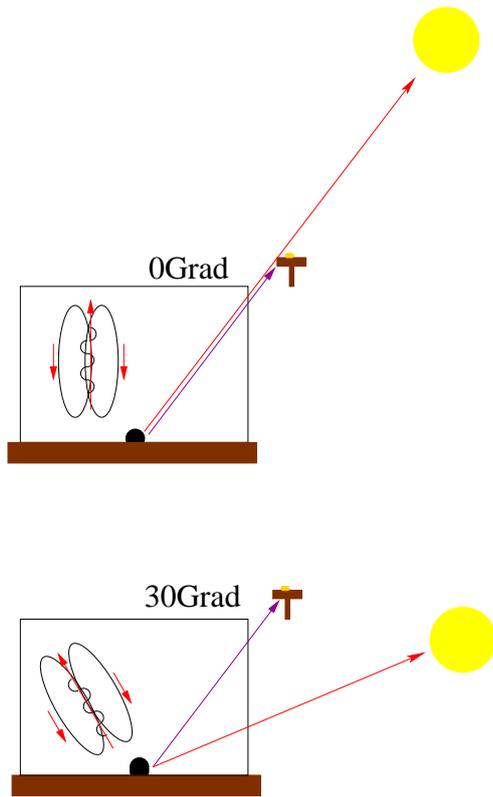


Abbildung 2.5: Sonnenkompass-Orientierung der Honigbiene und Schwänzeltanz. Im oberen Teil steht das Futter (T für Tracht) in Richtung der Sonne. Die Arbeiterinnen projizieren diese Richtung auf der senkrecht stehenden Wabe im dunklen Bienenstock nach oben. Sie teilen anderen Arbeiterinnen die Richtung mit, indem sie in der dargestellten Weise einen 'Schwänzeltanz' vollführen. Auf der Achterbahn laufen sie seitlich nach unten, dann in der Mitte nach oben mit schwänzeln (wie häufig geschwänzelt wird, steht für die Entfernung der Futterquelle), und dann wieder seitlich nach unten. Im unteren Teil steht der Futterplatz T 30° links von der Sonne. Der Schwänzellauf ist dementsprechend um 30° nach links geneigt. Nach [Frisch \(1965\)](#)

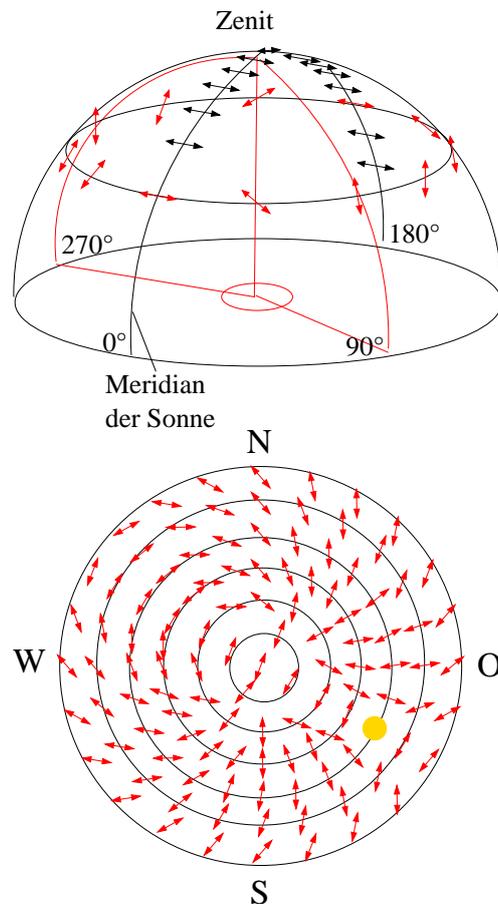


Abbildung 2.6: Das Polarisationsmuster des Himmels ändert sich in charakteristischer Weise während des Tages. Es kann von den Bienen auch erkannt werden - und damit die Tageszeit-, wenn nur ein Stück blauer Himmel zu sehen ist. Oben: Himmelskugel mit Richtung der Polarisation des Lichtes, durch Pfeile für die verschiedenen Stellen des Himmels angegeben. Unten: Blick vom Zentrum der oberen Abbildung (rote ringförmig angeordnete Pfeile) in den Himmel. Sonne in Süd-Ost-Ost (Stern). Nach [Nitschmann and Hüsing \(1987\)](#)

während des Tages mit dem Sonnengang mitdreht, mit einer Polarisations-Sternfolie ansehen (siehe Abbildung 2.7).

Werden einzelne Bienen weggefangen, wenn sie von einer Nahrungsquelle zum Bienenstock zurückkehren und hält man sie einige Zeit im Dunkeln gefangen, können sie die Richtung der Nahrungsquelle trotzdem korrekt weitergeben, wenn man sie in ihrem Stock wieder frei läßt (Abbildung 2.8). Da sie während der Gefangenschaft nicht beobachten konnten, wie die Sonne weiter gelaufen ist, müssen sie eine innere Uhr besitzen, die die 24-Stunden-Rhythmik des Sonnenlaufs besitzt. Mit dieser Uhr haben sie sich merken können, wie lange sie im Dunkeln waren, bevor sie in den Bienenstock gebracht wurden. Sie haben deshalb den Lauf der Sonne (15° pro Stunde) berücksichtigt und ihn beim Schwänzeltanz einkalkuliert.

Andere Ereignisse im Leben einer Biene werden ebenfalls mit dieser Uhr gesteuert. Zum Beispiel erinnern sie sich nach 24 Stunden wieder an Düfte und an Nahrungsquellen, die sie kennengelernt hatten. Das ist sehr praktisch, da ja viele Pflanzen ihren Nektar- und Pollen im 24-Stunden-Rhythmus abgeben.

Auch die Entfernung der Nahrung vom Stock wird übermittelt. Wenn die Nahrung weit weg ist, wackeln sie mit ihrem Hinterleib weniger, wenn die Nahrung näher am Stock war, wird er häufiger bewegt (Abbildung 2.9).

Da von den Bienen sowohl Richtung als auch Entfernung der Nahrungsquelle erfaßt werden, spricht man auch von Vektor-Navigation (Vektor: Entfernung und Richtung). Die Sonnenkompaßorientierung dient den Bienen also zur Orientierung im Raum, zum Nahrungssammeln und zur Verständigung.

Wenn die Biene die Sammlerinnen auf diese Weise informiert hat, wird der Nek-

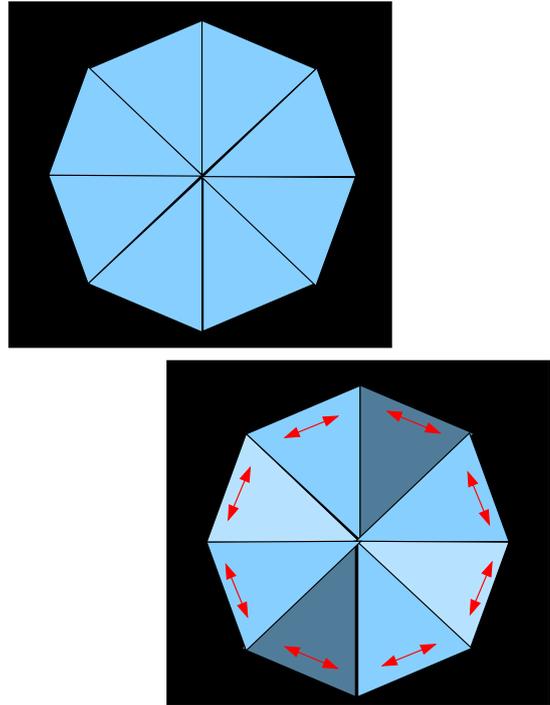


Abbildung 2.7: Schneide Dir aus einer Polarisationsfolie 8 Dreiecke aus, sodaß die Polarisationsrichtung (roter Doppelpfeil) jeweils mit der Außenkante parallel läuft. Lege sie zwischen zwei Glasscheiben und verklebe die Ränder, damit die Folien nicht verrutschen. Nun kannst Du damit das Licht einer Glühlampe (unpolarisiertes Licht, oberes Bild) und den Himmel zu verschiedenen Tageszeiten ansehen und feststellen, wo er heller oder dunkler erscheint (unteres Bild). Das Polarisationsmuster des Himmels kommt zustande, weil das Sonnenlicht in der Atmosphäre gestreut und dabei polarisiert wird. Bienen haben an den oberen Innenrändern ihrer Fasettenaugen UV-empfindliche Ommatidien, die unterschiedlich orientierte Farbstoffmoleküle besitzen. Jedes Ommatidium hat dadurch eine etwas andere Polarisationsrichtung. Mit der Reihe dieser Ommatidien sieht die Biene das Polarisationsmuster des Himmels je nach der Tageszeit unterschiedlich (siehe Abbildung 2.6), so wie Du es auch mit Deiner Sternfolie sehen kannst. Nach *Nitschmann and Hüsing (1987)*

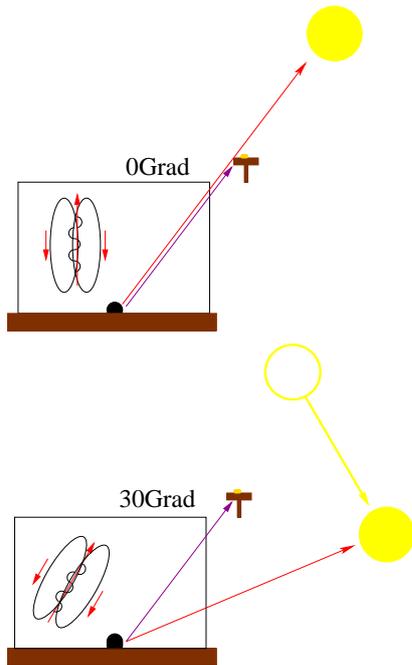


Abbildung 2.8: Oberes Bild: Biene bei ihrem Schwänzeltanz im Bienenstock: Sie hatte Futter in Richtung der Sonne gefunden und diese Richtung an andere Sammlerinnen vermittelt, indem sie auf der Wabe senkrecht nach oben läuft. Unteres Bild: Biene beim Schwänzeltanz, die vor ihrem Heimflug von der gleichen Blüte gefangen und für zwei Stunden in einem dunklen Kasten gehalten wurde. Sie wurde direkt im Stock frei gelassen, sodass sie den jetzigen Sonnenstand nicht sehen konnte. Da nach zwei Stunden die Sonne 30° weiter im Westen steht, müsste sie nun die Richtung der Nahrungsquelle mit einem Winkel von 30° rechts zur Senkrechten vermitteln. Das tut sie tatsächlich. Da sie während der Gefangenschaft nicht beobachten konnte, wie die Sonne weiter gelaufen ist, muß sie eine innere Uhr besitzen. Mit ihr hat sie sich merken können, wie lange sie im Dunkeln war, bevor sie in den Bienenstock gebracht wurde. Sie hat also den Gang der Sonne (15° pro Stunde) berücksichtigt und ihn beim Schwänzeltanz einkalkuliert

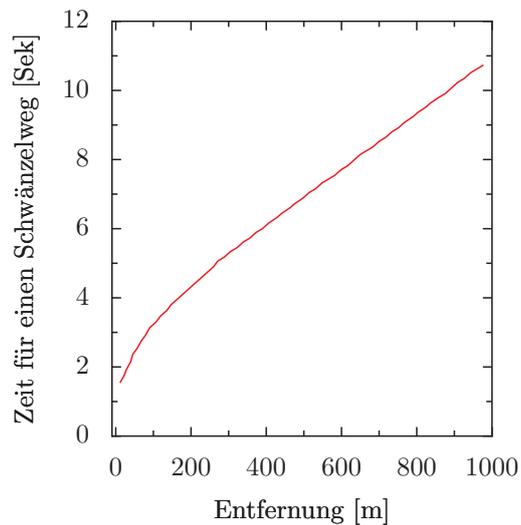


Abbildung 2.9: Beim Schwänzeltanz wird die Entfernung der Nahrungsquelle (Tracht) vom Bienenstock an andere Sammlerinnen weitergegeben, indem mit dem Hinterleib bei kurzen Flügen häufig, bei langen Flügen seltener gewackelt wird. Die Kurve zeigt, wieviel Sekunden die Sammlerin bei den verschiedenen Entfernungen der Tracht für einen Schwänzeltanz braucht. Wenn die Tracht weit weg liegt, braucht sie länger als für nahe Tracht. Nach [Frisch \(1965\)](#)

2 Blüten und Insekten

tar von ihr aus dem Magen in eine Zelle einer *Honigwabe* gebracht. Der Pollen kam in eine *Wabenzelle*, die vorbereitet wurde, damit die Bienenkönigin ein Ei hineinlegen kann (Abbildung 2.10). Aus dem Ei würde dann eine Made schlüpfen, die den vorsorglich eingebrachten Pollen fressen würde. Schließlich würde eine junge Biene schlüpfen und die nötigen Arbeiten im Bienenstock übernehmen, damit das Volk überleben kann.

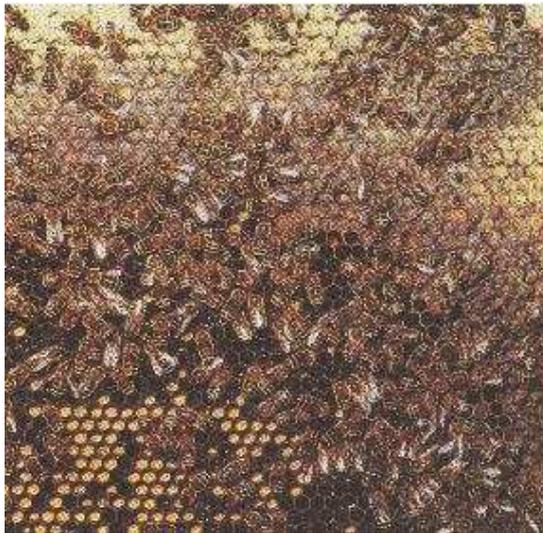


Abbildung 2.10: Blick auf Zellen mit Pollen (unten links, gelb) und unverdeckelten (Mitte und rechts unten, dunkel glänzend) und verdeckelten Honig (oben und rechte Seite, graue Deckel) in der Wabe eines Bienenstockes zur Trachtzeit

2.2 Andere Tricks der Pflanzen, um sich von Insekten bestäuben zu lassen

In Flachmooren und feuchten, landwirtschaftlich wenig genutzten moorigen Wiesen, aber auch an feuchten Stellen von trockeneren Wiesen kann man das Sumpferz-

blatt (*Parnassia palustris*) finden (Abbildung 2.11).



Abbildung 2.11: Das Sumpferzblatt *Parnassia palustris* wächst in Flachmooren und feuchten, landwirtschaftlich wenig genutzten moorigen Wiesen, aber auch an feuchten Stellen von trockeneren Wiesen. Blüht Juli bis September. Seine Blüte ist in Abbildung 2.12 größer dargestellt. Aufnahme des Autors

Seine Blüten besitzen fünf kreisförmig um dem Fruchtknoten angeordnete Staubblätter auf Stielen (Abbildung 2.12). Eins der fünf Staubblätter wird über die Spitze des Fruchtknotens geschoben, indem sich sein Stiel (*Filament*) verlängert. Der Staubbeutel öffnet sich nach oben und der Pollen kann durch Fliegen verbreitet werden, die auf der Blüte landen und sich dabei den Bauch mit Pollen einpinseln. Am nächsten Tag biegt sich der Stiel nach außen und der Staubbeutel wird am Außenrand abgeworfen. Ein neuer Staubbeutel schiebt sich zur Spitze und öffnet sich. So geht das

2.2 Andere Tricks der Pflanzen, um sich von Insekten bestäuben zu lassen

fünf Tage lang, bis alle Staubbeutel abgeworfen sind. Erst dann öffnet sich die Narbe auf der Spitze des Fruchtknotens. Wenn jetzt eine Fliege mit Pollen an ihrem Bauch von einer anderen Sumpferzblatt kommt, wird die Narbe bestäubt. Durch diesen Mechanismus kann das Sumpferzblatt nur von Pollen anderer Pflanzen der gleichen Art bestäubt werden und Selbstbefruchtung wird verhindert.

Manche Pflanzen geben ihren *Pollen* zu bestimmten Tageszeiten ab. Es ist dann sinnvoll und spart Energie, wenn die Insekten nur zu diesen Zeiten die Blüten besuchen.

Bei anderen Pflanzen wird der *Nektar* nur zu bestimmten Tageszeiten produziert. In den Urwäldern Trinidads wird *Anguria*, ein Kürbisgewächs, durch den Falter *Heliconius* befruchtet. Es gibt zwei verschiedene Arten von *Anguria*. *Anguria umbrosa* gibt seinen Nektar zwischen 7 und 12 Uhr ab. Bei der Pflanze *Anguria triphylla* steht der Nektar erst zwischen 12 bis 19 Uhr zur Verfügung (Abbildung 2.13). Der Schmetterling hat sich daran angepaßt: Es gibt zwei verschiedene Arten, von denen die eine Art *Anguria umbrosa* bestäubt und die andere Art *Anguria triphylla*. Wird die Nektarabgabe einer Blüte also auf bestimmte Tageszeiten beschränkt, können sich Insekten daran anpassen und im Laufe der Zeit eine neue Art bilden.

Auch Düfte werden oft nur zu bestimmten Tageszeiten abgegeben. Die Bestäuber solcher Pflanzen, Insekten, Vögel und Fledermäuse, benutzen ihre eigenen Uhren und haben oft besondere Mechanismen zur Orientierung, um sich den Blüten anzupassen. Das wollen wir im nächsten Abschnitt etwas genauer kennenlernen.



Abbildung 2.12: Die Blüten des Sumpferzblattes besitzen fünf kreisförmig um den Fruchtknoten angeordnete Staubblätter auf Stielen. Eins davon wird über die Spitze des Fruchtknotens geschoben, indem sich sein Stiel (Filament) verlängert. Der Staubbeutel öffnet sich nach oben und der Pollen kann durch Fliegen verbreitet werden, die auf der Blüte landen und sich dabei den Bauch mit Pollen einpinseln. Am nächsten Tag biegt sich der Stiel nach außen und der Staubbeutel wird später abgeworfen. Ein neuer Staubbeutel schiebt sich zur Spitze und öffnet sich. So geht das fünf Tage lang, bis alle Staubbeutel abgeworfen sind. Nur die Stümpfe bleiben übrig. Erst dann öffnet sich die Narbe mit drei bis vier Lappen auf der Spitze des Fruchtknotens. Wenn jetzt eine Fliege mit Pollen an ihrem Bauch von einem anderen Sumpferzblatt kommt, wird die Narbe bestäubt. Durch diesen Mechanismus kann das Sumpferzblatt nur von Pollen anderer Pflanzen der gleichen Art bestäubt werden und Selbstbefruchtung wird verhindert. Gemeinerweise bekommen die Fliegen bei dieser Blüte gar keinen Nektar. Sie lassen sich von gelbgrünen glänzenden Köpfchen täuschen, die wie Honig glänzen. Sie werden von Staubblättern gebildet, die keine Pollensäcke bilden (als feine Knöpfchen vor den Blütenblättern zu erkennen). Unerfahrene Fliegen lassen sich tatsächlich täuschen. Aufnahme des Autors. Siehe auch [Hess \(1990\)](#)

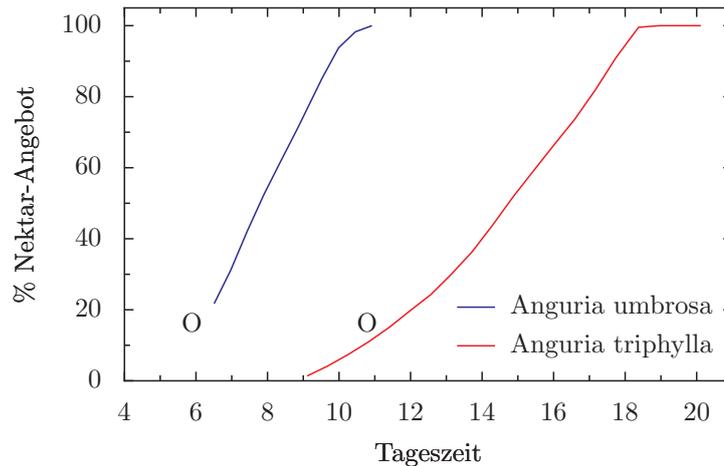


Abbildung 2.13: Die Nektarabgabe von *Anguria umbrosa*, einem Kürbisgewächs aus den Urwäldern Trinidads, erfolgt zwischen 7 und 12 Uhr (grün), die Pollenabgabe (links unten) davor. Bei *Anguria triphylla* wird der Nektar zwischen 12 und 19 Uhr abgegeben (rot), der Pollen (unten Mitte) zwischen 10 und 12 Uhr. Nach Hess (1990)

2.3 Blütenduft und Duftrhythmen

Sicherlich wißt Ihr, daß viele Pflanzen duften (oder auch stinken). Duftrosen, Gewürze wie Lavendel und Thymian, oder auch die Nachtkerze (wir sprachen über sie auf Seite 15) sind Beispiele. Mindestens 30% aller höheren Pflanzen produzieren Substanzen, die leicht verdunsten (flüchtig sind) und deshalb riechen. In höherer Konzentration sind sie für die Pflanzen gefährlich. Sie werden deshalb als ätherische Öle in speziellen Zellen, Duftfeldern oder Duftdrüsen der Blüten gelagert.

Die Duftzellen haben dünne Wände, damit die Duftstoffe leicht abgegeben werden können. Durch diese Besonderheit kann man leicht feststellen, ob eine Blüte Duftzellen oder Duftfelder besitzt. Man schneidet die Blüte ab und steckt den Stiel in Wasser. Dem hat man vorher ein wenig Neutralrot zugegeben. Neutralrot ist eine Farbe, die sich leicht in Wasser löst und den

Pflanzen nicht schadet. An den Stellen, an denen die Blüte Duftstoffe abgibt, reichert sich das Neutralrot an, weil ja dort die Zellwände zusammen mit dem Duft auch Wasser abgeben.

Das kann man sehr schön an Narzissen sehen, die zwischen den Blütenblättern und den Frucht- und Staubblättern eine Nebenkrone haben. Diese dient als Duft- und Farbmaler und sie hat auch besondere Markierungen, die im ultravioletten Licht gut zu erkennen sind¹: Färbt man Narzissenblüten mit Neutralrot, wird die gelbe Nebenkrone rot (Abbildung 2.14). Die Nebenkrone lockt die Bestäuber an. Farbige Saftmale kommen dazu. Sie zeigen die Stellen, an denen es für die Insekten Nahrung gibt.

¹wir können mit unseren Augen ultraviolettes Licht nicht sehen, Insekten und besonders Bienen können das aber. Oft haben Blüten im ultravioletten Licht Muster, die auf die Innereien der Blüte weisen und damit die Insekten an die Stellen leiten, an denen es für sie etwas zu holen gibt (und wo die Pflanze sich bestäuben lassen möchte)



Abbildung 2.16: Links: Als Beispiel einer Fledermausblume ist *Campsis radicans* gezeigt. Fledermausblumen kommen in den Tropen und Subtropen vor, haben derb gebaute Blüten mit viel Pollen und einem schleimigen Nektar. Die Blüten stehen an langen Stielen hoch über den Blättern. Aufnahme des Autors. Rechts: Fledermaus vor einer Blüte (Skizze des Autors nach einer Abbildung in Hess (1990)).

Für die Pflanzen sind diese Stellen für die Bestäubung wichtig. Insektenblumen benutzen dabei andere Farben und Düfte als Vogel- und Fledermausblumen (Abbildung 2.15 und 2.16). Vogelblumen haben Blüten, die meistens rot, aber auch blau und grün-gelb gefärbt sind und wenig duften. Sie bieten das ganze Jahr über viel Nektar an. Vogelblüten kommen in den Tropen und Subtropen vor. Es gibt über hundert Pflanzenarten mit Vogelblüten. Pflanzen mit Fledermausblüten kommen ebenfalls in den Tropen und Subtropen vor, haben derb gebaute Blüten mit viel Pollen und einem schleimigen Nektar. Sie riechen leicht säuerlich nach Früchten oder nach Buttersäure und Kohl, wie auch die Fledermäuse. Die Blüten stehen an langen Stielen hoch über den Blättern oder direkt am Stamm.



Abbildung 2.14: Links: Blühende Narzissen. Mitte und rechts: Blüte der Narzisse mit Nebenkrone, die durch Neutralrot rot gefärbt wurde. Links: Blüte im Wasser. Rechts: Blüte in Wasser mit Neutralrot. Nach Hess (1990)

Bei Pflanzen, die am Tage blühen, wirken Düfte und Duftmale auf die Befruch-



Abbildung 2.15: Als Beispiel einer Vogelblume ist eine Malve gezeigt, die von einem Rotkehlchen-Kolibri (*Archilochus colubris*) besucht und bestäubt wird. Kolibriblüten hängen frei, da die Kolibris den Nektar im Schwirrflug aus der Blüte holen. Die Blüten bieten das ganze Jahr über viel Nektar an. Nach [Mohr \(1979\)](#)

ter auf kurze Entfernungen. Sie können sich dann leichter innerhalb der Blüte orientieren. Nachtblühende Arten haben dagegen einen intensiveren Geruch, der auf weite Entfernungen wirkt. Er nimmt stark zu, wenn es dunkel wird. Duftstoffe bringen nachtaktive Motten wie zum Beispiel die Sphingiden zum Landen. Außerdem sind die Blüten von Nachtblühern weiß gefärbt, damit sie im schwachen Licht der Dämmerung und der Nacht besser von fliegenden Insekten gesehen werden können (Abbildung 2.17).

Blütendüfte sind in der Regel aus vielen Duftstoffen zusammengesetzt. Sie werden auch von der Parfümindustrie verwendet. Man holt sie mit besonderen Lösungsmitteln oder mit Wasserdampf aus den Blüten. Viele Duftstoffe werden heutzutage aber auch künstlich hergestellt ('synthetisiert'), weil man ihre chemische Zusammensetzung kennt.

Beim Enziangewächs *Exacum affine* (Abbildung 2.18) sind die blauen Blüten dauernd geöffnet, aber die Duftintensität schwankt tagesrhythmisch. Sie ist mittags am stärksten, abends, in der Nacht und morgens gering. Die Pflanzen gibt es in Blumengeschäften und Gärtnereien zu kaufen. Es lohnt sich, sie daheim zu beobachten und zu beschnuppern. Duftet sie stark, wird in Tabelle 2.1 bei der Beobachtungszeit eine 3 eingetragen, bei schwächerem Duft eine 2, bei sehr schwachem Duft eine 1. Wenn sie nicht duftet, tragen wir eine 0 ein. Die Werte können wir wieder in ein Diagramm eintragen, wie wir es bei der Bewegung der Forsythienblüten benutzt hatten (siehe die rote Kurve in Abbildung 2.19).

Es könnte jedoch auch sein, daß die Blüten immer gleich duften, unsere Nase aber zu den verschiedenen Tageszeiten unterschiedlich empfindlich ist.



Abbildung 2.17: Der Hammerstrauch *Cestrum nocturnum* blüht bei Anbruch der Nacht mit weißen Blüten, die stark duften. Die Pflanze gehört wie die Tomate und Kartoffel zu den Nachtschattengewächsen (Solanaceae).



Abbildung 2.18: Das blaue Lieschen *Exacum affine* gehört zu den Enziangewächsen. Seine blauen Blüten duften stark, besonders zur Mittagszeit

Um das zu prüfen, kann man zum Beispiel Spiritus in ein kleines Fläschchen (Nummer 1) gießen und davon Verdünnungen machen. Spiritus ist vergällter Alkohol und riecht nach Pyridin. Wenn wir die Hälfte der Lösung von Fläschchen Nummer 1 in Fläschchen Nummer 2 gießen und gleich viel Wasser zufügen, haben wir nur noch die Hälfte der Konzentration von Fläschchen Nummer 1. Dann nehmen wir die Hälfte der Lösung von Fläschchen Nummer 2, gießen es in Fläschchen Nummer 3 und fügen wieder gleichviel Wasser dazu. Dieses Fläschchen hat dann nur noch $1/4$ der Ausgangskonzentration von Fläschchen Nummer 1. So können wir uns eine Verdünnungsreihe herstellen. Die schwächste Konzentration sollte so stark verdünnt sein, daß man sie nicht mehr riechen kann. Nun können wir zu verschiedenen Tageszeiten daran riechen, bevor wir die Blüte testen. Bei welcher Flasche können wir keinen Duft mehr feststellen? Diesen Wert tragen wir in die letzte Spalte der Tabelle 2.1 ein. Der Schwellenwert (geringste noch wahrnehmbare Konzentration, zum Beispiel bei Fläschchen Nummer 8) sollte konstant sein,

2 Blüten und Insekten

wenn die Nase immer gleich empfindlich ist (siehe die blaue Kurve in [Abbildung 2.19](#)).

Tageszeit	Duftintensität	Kontrolle
7:00		
9:00		
11:00		
13:00		
15:00		
17:00		
19:00		
21:00		
23:00		

Tabelle 2.1: Duftintensität der Blüten des blauen Lieschens *Exacum affine* zu verschiedenen Tageszeiten. Kein Duft: 0, sehr schwacher Duft: 1, deutlicher Duft: 2, starker Duft: 3

Unser Experiment hat nach den Ergebnissen in [Abbildung 2.19](#) gezeigt, daß die Intensität des Blütenduftes von *Exacum affine* sich tagesperiodisch ändert.

Auch bei anderen Pflanzen konnte nachgewiesen werden, dass die Duftabgabe durch eine circadiane Uhr gesteuert wird. Aber meistens ist der Duft am Abend oder in der Nacht am stärksten und dient dazu, Insekten anzulocken, die nachts aktiv sind.

So ist es bei den Blüten des Hammerstrauchs *Cestrum nocturnum* ([Overland \(1960\)](#)) und beim echten Seifenkraut, *Saponaria officinalis* (Pflanze: [Abbildung 2.20](#), Duftkurve von *Saponaria*: [Abbildung 2.21](#)). Auch beim Porzellanstock *Hoya carnosa* (auch Wachsbblume genannt) ändert sich die Intensität des Duftes ([Altenburger and Matile \(1990\)](#)). Bei dieser Pflanze sind es wie bei den meisten anderen duftenden Pflanzen mehrere Duftkomponenten. Die verschiedenen Duftstoffe haben bei *Hoya carnosa* alle zur gleichen Zeit ihren stärksten Duft.

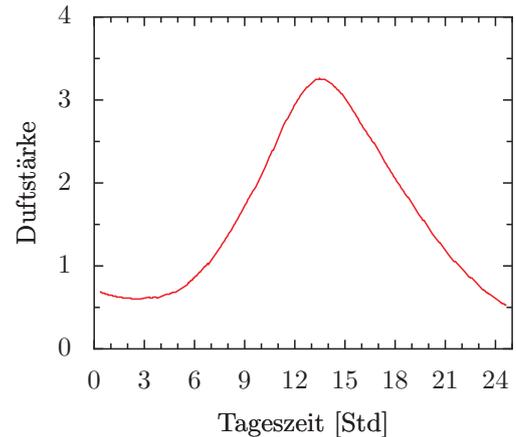


Abbildung 2.19: Diagramm des Duftrythmus von *Exacum affine*. Auf der x-Achse ist die Uhrzeit aufgetragen, auf der y-Achse die Duftstärke. Die rote Kurve zeigt die Duftstärke zu verschiedenen Zeiten (am stärksten am frühen Nachmittag)

Bei anderen Pflanzen können sich aber die Zeiten stärksten Duftes unterscheiden. Bei *Stephanotis floribunda* sind die Maxima der Duftstoffe 1-Nitro-2-Phenylethan und Methylbenzoat um 12 Stunden gegeneinander verschoben ([Matile and Altenburger \(1988\)](#) und [Abbildung 2.22](#)). Der Duft der Blüten ist also zu verschiedenen Tageszeiten bei dieser Pflanze unterschiedlich. Die bisher untersuchten Tagdufter wie die Pomeranze *Citrus aurantium* oder *Odontoglossum constrictum* zeigen keinen endogenen Rhythmus der Duftabgabe ([Abbildung 2.23](#)).

Manche Pflanzen können sogar mit Duftstoffen um Hilfe rufen, wenn Schmetterlingsraupen oder Blattläuse an ihnen fressen. Diese Duftstoffe locken natürliche Feinde der Fraßinsekten an, zum Beispiel Schlupfwespen. Die Schlupfwespen-Weibchen stechen mit ihrem Legerohr die Tiere an und legen ihre Eier in ihnen ab. Aus den Eiern schlüpfen Larven, die anfan-



Abbildung 2.20: Links das echte Seifenkraut *Saponaria officinalis*. Duftet wie der Porzellanstock *Hoya carnosa* (Mitte) am stärksten mit Einbruch der Nacht. Rechts *Stephanotis floribunda*

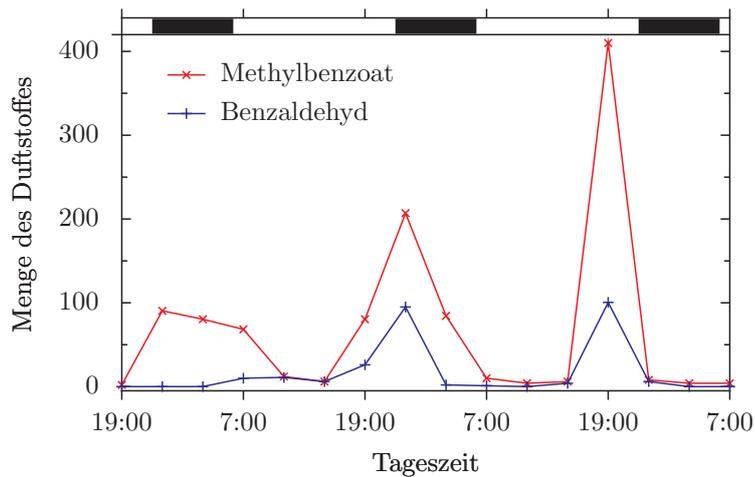


Abbildung 2.21: Die Duftproduktion des Seifenkrautes *Saponaria* wurde gemessen. Die beiden Duftstoffe Methylbenzoat (rote Kurve mit roten Meßpunkten) und Benzaldehyd (blaue Kurve mit blauen Meßpunkten, Werte wurden um das zehnfache überhöht, da die Kurve sonst zu niedrig wäre) werden jeweils abends abgegeben, aber in unterschiedlichen Mengen. Die schwarzen Balken über den Kurven zeigen an, wann Nacht ist, die hellen, wann Tag ist. Nach [Neugebauer \(1997\)](#). *saponaria-duft*

2 Blüten und Insekten

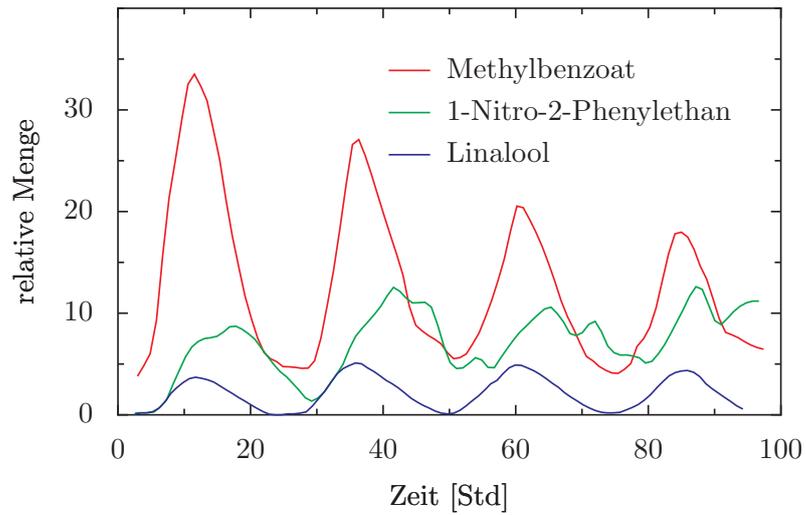


Abbildung 2.22: Die Duftproduktion bei *Stephanotis floribunda* wurde mit einem Gaschromatografen gemessen. Die beiden Duftstoffe Methylbenzoat (rote Kurve) und Linalool (blaue Kurve) werden zur gleichen Tageszeit abgegeben, aber in unterschiedlichen Mengen. Der Duftstoff 1-Nitro-2-Phenylethan (grün) hat jedoch sein Maximum 12 Stunden später als die beiden anderen Duftstoffen. Nach *Matile and Altenburger (1988)*



Abbildung 2.23: Tagdufter wie die Pomeranze (oder Bitterorange, *Citrus aurantium*), eine Zitruspflanze, oder die Orchidee *Odontoglossum constrictum* (zusammengeschnürte *Odontoglossum*) zeigen keinen endogenen Rhythmus der Duftabgabe. Aquarelle vom Autor.



Abbildung 2.24: Duftstoffe von Pflanzen locken Feinde von Fraßinsekten an wie zum Beispiel Schlupfwespen. Sie legen ihre Eier in die Raupen. Die Larven der Schlupfwespen fressen dann die Raupen von innen auf. Nach [Tumlinson et al. \(1993\)](#)

2 Blüten und Insekten

gen, die Schmetterlingsraupen oder Blattläuse von innen aufzufressen. Schlupfwespen werden aber auch durch Geruchstoffe des Kots von Raupen angelockt (Tumlinson et al. (1993), Abbildung 2.24).

2.4 Wie man mit Blattschneiderbienen Geld verdienen kann

Viele Blüten werden durch Insekten bestäubt. Ohne sie hätten wir kein Obst. Auch viele andere Kulturpflanzen sind auf Insekten angewiesen. Insekten haben also für die Menschen eine große wirtschaftliche Bedeutung.

Die Luzerne (Schneckenklee *Medicago varia*, englisch Alfalfa) ist dafür ein interessantes Beispiel (Abbildung 2.25, Dorn and Weber (1988)). Diese Kleeart ist vor allem in den Vereinigten Staaten von Nordamerika, aber auch in Europa das wichtigste Futtermittel, weil sie viel Eiweiß enthält, mehrjährig ist und Frost verträgt. Außerdem reichern die Knöllchenbakterien in den Wurzeln den Boden mit Stickstoff an. Um Samen zu erhalten, müssen die Pflanzen auf den zum Teil sehr großen Luzernefeldern bestäubt werden. Honigbienen eignen sich dafür nicht so gut. Die Blüten haben nämlich einen besonderen Auslöse-Mechanismus, mit dem sie ihren Pollen auf Insekten bringen (Abbildung 2.27). Wenn die Biene ihren Saugrüssel in die Blüte steckt, um Nektar zu suchen, wird ein Klappmechanismus in Gang gesetzt, durch den die Naht des Schiffchens aufreißt und das Schiffchen sich öffnet. Es läßt die Staubfäden und Narbe nach oben schnellen.

Ganz anders die Blattschneiderbiene *Megachile rotundata*, die wie andere Bienen zu den Hautflüglern (*Hymenoptera*) gehört (Abbildung 2.26).² Sie stammt ursprüng-



Abbildung 2.26: Blattschneiderbiene *Megachile rotundata*, ein wichtiger Bestäuber von Luzerne-Blüten. Nach Dorn and Weber (1988)

lich aus Osteuropa und Westasien und lebt nicht wie die Honigbiene in Staaten, sondern solitär (allein). Ihr macht es nichts aus, von den Pollensäcken der Luzerne einen Kinnhaken zu bekommen. Deshalb bestäubt sie sehr erfolgreich diesen Futterklee.

Die Blattschneiderbienen erscheinen nicht vor Ende Mai und im August endet ihre Flugzeit. Das ist auch die Zeit, in der die Luzerne blüht. Die Weibchen suchen sich einen Nistplatz in hohlen Pflanzenstängeln, Bohrgängen in Holz, leeren Schneckengehäusen und anderen Verstecken. Sie werden erst inspiziert, dann mit kleinen ovalen Blattstücken ausgepolstert, die sie von Luzerne- oder anderen Blättern mit den Mundwerkzeugen ausschneiden (Abbildung 2.28 und 2.29), zu einer Tüte rollen und fliegend zum Nistplatz bringen (Abbildung 2.29 unten). Dort schieben sie das Blatt in die ausgewählte Röhre

Männchen sind Winzlinge von nur 3.5 mm. Sie kommen in Ägypten vor.

²Die Blattschneiderbienen sind über die ganze Erde verbreitet. Unter ihnen gibt es die größte Bienenart der Erde, *Eumegachile pluto*. Sie ist 4 cm groß und kommt in Indonesien vor. Die kleinste Blattschneiderbiene ist *Megachile minutissima*. Die Weibchen sind nur 6 mm groß, kleine

2 Blüten und Insekten

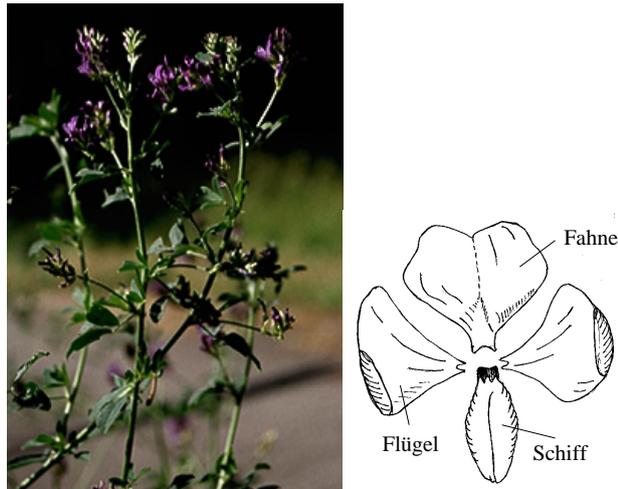


Abbildung 2.25: Luzerne (*Medicago varia*) ist die wichtigste Futterpflanze auf der Erde, weil sie viel Eiweiß enthält. Sie gehört zu den Schmetterlingsblütlern und die Blüte (rechts) hat oben eine Fahne, unten ein Schiff und links und rechts je einen Flügel

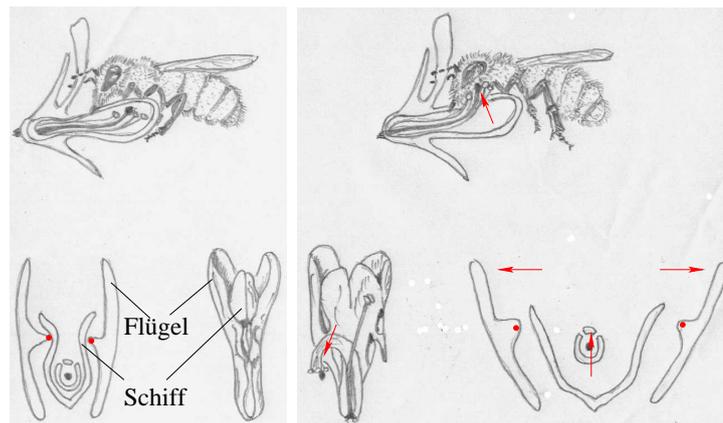


Abbildung 2.27: Bestäubungsmechanismus bei der Luzerne: Eine Blattschneiderbiene versucht, Nektar aus der Blüte einer Luzernenpflanze zu saugen (links oben). Dabei gerät sie mit ihrem Kopf an einen Klappmechanismus, der den Pollensack der Blüte auf ihr 'Kinn' schlägt (rechts oben). Pollensäcke und Stempel werden zunächst von der inneren Lippe des Schiffes unten gehalten (markiert durch rote Punkte unten links). Wenn eine Biene sich auf die Blüte setzt (rechts oben), werden die äußeren Blütenblätter (Flügel) zur Seite gedrückt (unten rechts, waagerechte Pfeile). Sie geben jetzt die vorher festgeklemmten inneren Lippenblütenblätter des Schiffes frei (rote senkrechte Pfeile unten rechts). Sie schnellen nach oben gegen das Kinn der Biene (oben rechts, roter Pfeil). Dabei gelangt der Pollen auf die Biene, und beim nächsten Blütenbesuch auf andere Blüten. Vom Autor gezeichnet nach einem Bild aus Hess (1990)

2.4 Wie man mit Blattschneiderbienen Geld verdienen kann

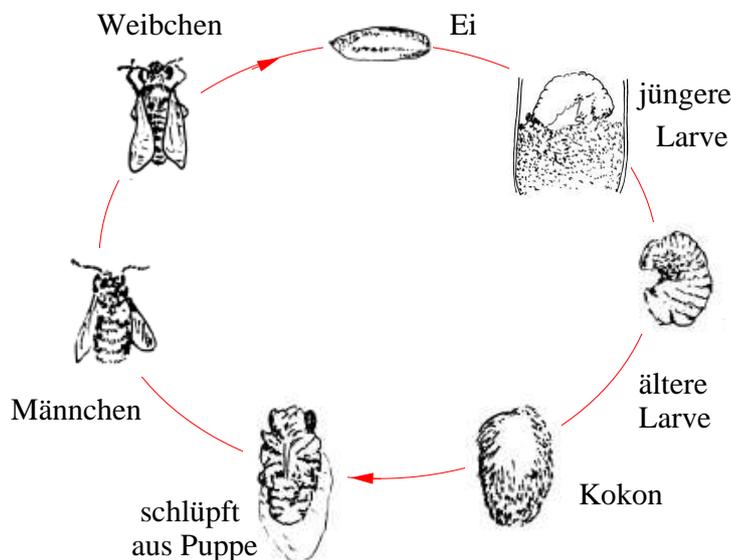


Abbildung 2.31: Lebenslauf eines Insekts mit vollkommener Verwandlung am Beispiel der Blattschneiderbiene: Aus dem Ei schlüpft eine Larve, die in einer Brutzelle mit Nahrung lebt und immer mehr wächst, bis die Larvenhaut sich nicht mehr dehnen kann. Dann wird eine neue Haut unter der alten gebildet, die alte Haut platzt und die neue Larve schlüpft aus der alten Haut. Es folgen zwei weitere Larvenstadien, bis schließlich eine Vorpuppe gebildet wird. Die Vorpuppe spinnt einen Kokon, in dem sie überwintert oder sich im Sommer direkt in eine erwachsene Biene umwandelt. Statt des sackförmigen Körpers der Larve besitzt sie einen Kopf mit Antennen, großen Augen und ganz anderen Mundwerkzeugen, einen Brustabschnitt mit vier Flügeln und sechs Beinen und einen Hinterleib, in dem sich bei den Weibchen Eier bilden und bei den Männchen Samen. Die Männchen befruchten die Weibchen und die befruchteten Eier werden dann wieder in Brutkammern auf Honig und Pollen abgelegt. Eine neue Generation von Blattschneiderbienen kann beginnen. Nach [Dorn and Weber \(1988\)](#)



Abbildung 2.28: Wenn Du ein solches Blatt entdeckst, was wie ausgestanzt aussieht, hast Du das Werk einer Blattschneiderbiene gefunden. Aquarell des Autors nach einem Bild in Müller et al. (1997)

und drücken es gegen die Röhrenwand. Sie zerkaugen die Ränder der Blattstücke. Blattsaft und Speichel dienen als Klebstoff, sodaß die Brutzelle dicht wird. Die Wände bestehen aus mehreren Lagen, der Boden aus runden Blattstücken, die nach innen umgebogen sind. Das ganze sieht aus wie ein Fingerhut. Dann trägt die Biene Pollen und Nektar ein, mischt beides zu einem leckeren Teig und füllt die Röhre zu etwa zwei Dritteln damit auf. Am Ende wird nur Nektar eingetragen und als dünne Schicht auf den Teig gegeben. Auf dieses Honigbrot wird in weniger als einer Minute ein Ei abgelegt und mit mehreren runden Blattstücken abgeschlossen (Abbildung 2.30). Damit ist die erste Brutzelle fertig. Die zweite Brutzelle wird auf der ersten nach gleicher Bauweise angelegt. Darauf kommt wieder eine Pollen/Nektar-Mischung, Nektar und ein Ei, weitere Brutzellen, bis schließlich die letzte Kinderwiege fertig ist. Mit einem dicken Pfropfen aus runden Blattstücken wird dann das ganze Kunstwerk versiegelt. Nach zwei bis vier Tagen schlüpfen die Maden aus dem Ei (Abbildung 2.30). Sie



Abbildung 2.29: Oben: Eine Blattschneiderbiene schneidet aus einem Blatt ein Stück aus, um damit eine Röhre für ihre Brut zu bauen. Unten: Kurz vor dem 'takeoff'. Wenn das letzte Stück zum Blatttrand durchgenagt ist, fliegt die Blattschneiderbiene mit der Blattschneide unter dem Bauch zum Nistplatz und kleidet dort die Brutzelle aus. Aquarelle vom Autor nach Abbildungen in Müller et al. (1997) und Dorn and Weber (1988)

2.4 Wie man mit Blattschneiderbienen Geld verdienen kann



Abbildung 2.30: Die Blattschneiderbienen benutzen röhrenförmige Gebilde wie zum Beispiel Stängel als Brutkammern. Sie trennen Stücke aus Blättern mit ihren Mundwerkzeugen aus (siehe Abbildung 2.29), mit denen die Kammern ausgelegt werden. Pollen wird eingetragen und auf die oberste Schicht kommt Nektar. Auf diesen wird ein Ei abgelegt (links) und die Kammer mit mehreren Blattstücken abgeschlossen. Nach der Eiablage (Mitte) schlüpft später eine Larve (rechts), die sich von dem Vorrat in der Brutkammer ernährt, heranwächst und sich mehrfach häutet. Skizze nach einer Abbildung in [Dorn and Weber \(1988\)](#)

können wie im Schlaraffenland leben und brauchen nur im Brei aus Pollen und Nektar zu fressen (Abbildung 2.31). Insekten haben eine äußere Körperhülle, die sich eine Weile dehnen kann, wenn die Larven immer dicker werden. Aber irgendwann ist die Haut so gespannt, daß sie platzen würde, wenn die Tiere weiter fressen würden. Sie hören dann auf zu fressen und die Haut platzt tatsächlich auf. Aber vorher hat sich schon unter der alten Haut eine neue, größere und weiche Haut gebildet. Jetzt kann die Made wieder fressen, bis sie sich schließlich wieder häuten muß. Das geschieht vier mal und dauert insgesamt zehn Tage. Der Darm ist während dieser Zeit verschlossen, damit die Brutzelle und die Nahrung nicht verunreinigt werden. Nach etwa drei Wochen ist das Futter alle. Bei der letzten Häutung wird der Darm entleert und sein Inhalt an der Innenseite der Brutzelle abgelagert. Diesmal schlüpft keine Made aus der alten Haut. Vielmehr wird ein dichter, seidig glänzender Kokon gesponnen. Die ausgewachsene Larve wird zu einer Ruhelarve. In diesem Lebensstadium, auch Vorpuppe genannt, überwintern die Tiere, bis der kalte Winter vorbei ist und die Luzerne wieder auf den Feldern wächst. Viele Insekten unterbrechen ihre Entwicklung, bevor der Winter kommt. Man sagt, sie haben eine Diapause.

Im Frühjahr wandelt sich die Vorpuppe zur Puppe um. Sie ist erst weiß, dann werden die Augen rosa bis schwarz, schließlich wird die gesamte Puppe grauschwarz. Dann wird die Puppenhaut abgestreift, die Flügel entfaltet und die weiche Körperoberfläche härtet sich. Die Larve hat sich in eine Biene umgewandelt. Sie kaut ein Loch in den Kokon und drückt den Deckel der Brutzelle auf, um ins Freie zu gelangen.

Die Biene sieht ganz anders aus als die Made. Sie hat einen Kopf mit Antennen

und großen Augen, andere Mundwerkzeuge, einen Brustabschnitt mit vier Flügeln und sechs Beinen und einen Hinterleib, in dem sich bei den Weibchen Eier bilden und bei den Männchen Samen. Die Männchen befruchten die Weibchen und die befruchteten Eier werden dann wieder in Brutkammern auf Honig und Pollen abgelegt. Eine neue Generation von Blattschneiderbienen kann beginnen.

Um Luzerne auf einem Hektar Land³ zu bestäuben, werden 5000 Weibchen gebraucht, obwohl jedes einzelne für 418 000 Samen sorgt. In den USA, wohin die Blattschneiderbienen 1930 von den Menschen gebracht wurden, gibt es inzwischen eine ganze Industrie, die *Megachile* züchtet und verkauft. Man benutzt Tabakpflanzen, aus deren Blättern die Bienen Rollen herstellen. In diesen legen sie ihre Brutkammern an. Die Blattrollen mit den Maden werden kurz vor dem Schlüpfen an Landwirte verkauft, die Luzerne anbauen, um daraus Samen zu gewinnen. Die Bienen schlüpfen und fliegen in die Felder, um Nahrung zu suchen. Dabei werden die Blüten befruchtet. Bei großen Feldern werden Hütten gebaut, in denen sich die Niströhren der Blattschneiderbienen befinden (Abbildung 2.32). Es lohnt sich für den Bauern, die Blattschneiderbienen zu kaufen, denn statt ein bis dreieinhalb Dezitonnen können sie zweiundzwanzig Dezitonnen Luzerne-Samen pro Hektar gewinnen.

Woher wissen aber die Insekten, daß der Winter kommt und es Zeit wird, in Diapause zu gehen? Denn zu warten, bis der erste Frost kommt, wäre zu riskant. Der Körper kann sich dann nicht schnell genug auf die ungünstigen Bedingungen einstellen und die Tiere würden erfrieren. Sie müssen

also andere Zeichen der Umwelt benutzen, die auf den nahenden Winter hindeuten. Die meisten Insekten benutzen dazu die Tageslänge: Im Herbst werden ja die Tage kürzer und im Winter sind sie dann viel kürzer als im Sommer. Wenn also eine bestimmte Tageslänge erreicht wird, zum Beispiel 12 Stunden am 21. September, hört die Entwicklung in einem bestimmten Lebensstadium für eine Weile auf, bis der Winter vorbei ist und die Lebensbedingungen wieder günstig sind. Darüber findet ihr mehr in Kapitel 3.

Bei der Blattschneiderbiene wird aber nicht die Tageslänge benutzt, um in Diapause zu gehen. Das würde auch nutzlos sein, weil ja die Maden in ihrer Brutkammer sind und von mehreren Schichten von Blattstücken umgeben sind, die auch noch in einem Halm, einem leeren Schneckengehäuse oder einem anderen Schutz stecken. Die Maden leben zwar im Schlaraffenland, aber im Dunkeln. Die Tageslänge können sie überhaupt nicht erkennen.

Aber sie wissen sich zu helfen. Wenn im Herbst die Nacht länger wird, ist es auch länger kalt. Wenn die Tiere also nicht die Länge der Dunkelperiode des Tages messen, sondern die Länge der kalten Zeit des Tages, hätten sie auch eine Art Jahreskalender und würden merken, daß es jetzt Herbst ist und der Winter naht. Man hat diese Fähigkeit, mit Hilfe der Temperatur die Jahreszeit zu erkennen, *Thermoperiodismus* genannt (Abbildung 2.33). Andere Insekten, die die Tageslänge (oder Nachtlänge) als Kalender benutzen, zeigen einen *Photoperiodismus*.

Wenn man die Blattrollen mit den Brutkammern im Kühlschrank bei 7°C aufbewahrt, kann die Diapause bis zu zwei Jahre dauern. Erst, wenn es einige Tage wärmer als 17°C ist, wird die Diapause gebrochen. Die Vorpuppe verwandelt sich jetzt

³ein Hektar ist eine Fläche von 100 mal 100 Meter Größe, also 10000 Quadratmeter

2.4 Wie man mit Blattschneiderbienen Geld verdienen kann

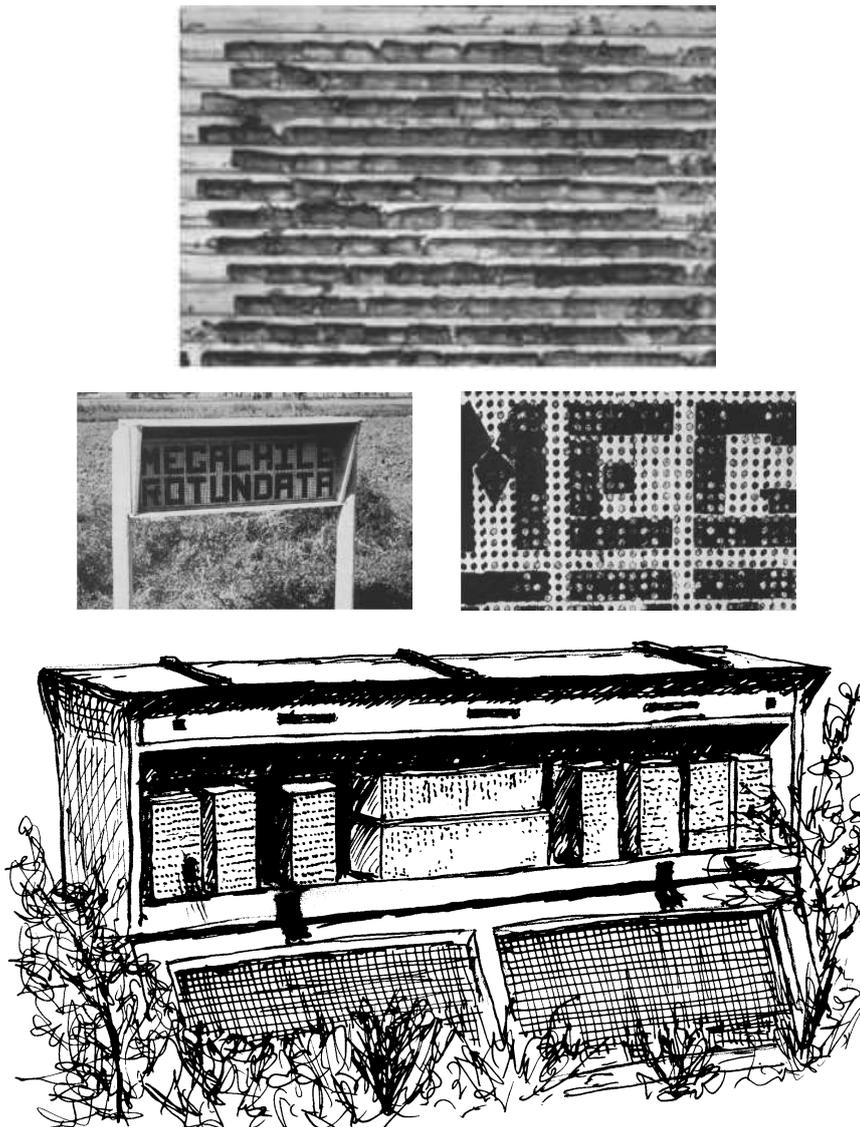


Abbildung 2.32: Nisthilfen aus Holzstücken mit langen Löchern (oben, aufgeklappt mit zahlreichen Brutzellen). Zahlreiche dieser Nisthölzer sind in einem Schutz-Unterstand auf einem Versuchsfeld untergebracht (Mitte, auf die Eingangsseite 'MEGACHILE ROTUNDATA' gepinselt). Hütten für hunderte von Niströhren der Blattschneiderbiene werden auf große Luzernefelder gebracht, auf denen Samen für die Farmer geerntet werden soll, die Luzerne als Futter anbauen (unten). Die Bienen schlüpfen aus den Brutzellen und bestäuben die Luzerne. Auf diese Weise können die Farmer mehr als zehnmal so viel Samen ernten als ohne diese Bienen. Aus [Free \(1970\)](#) (oben und Mitte) und nach [Dorn and Weber \(1988\)](#) (unten)

in eine Biene und schlüpft aus dem Winterquartier, um einen Partner zu suchen, sich zu paaren und eine neue Generation von Blattschneiderbienen in die Welt zu setzen.



Abbildung 2.33: *Thermoperiodismus* wird von den Blattschneiderbienen als Jahreskalender für ihre Winterruhe benutzt. Wenn die Länge der Tageszeit mit niedriger Temperatur (also meistens die Nacht) länger als eine bestimmte Zahl von Stunden ist, entwickeln sich die Tiere im dritten Larvenstadium nur bis zur Präpuppe. In diesem Stadium überwintern sie (sie sind in Diapause). Diese Vorpuppen sieht man in den beiden aufgeschnittenen Brutzellen. Erst im Frühjahr, wenn die Temperaturen über 17°C steigen, und das einige Tage anhält, wird diese Ruheperiode beendet. Die Tiere verpuppen sich und wandeln sich in die erwachsenen Bienen um

3 Diapause: Wie Insekten überwintern

Sicherlich hast Du Dir schon mal Gedanken gemacht, was eigentlich mit den Insekten im Winter passiert. Schmetterlinge, Fliegen, Käfer, Heuschrecken... Eine schwierige Zeit ist das in unseren Breiten-graden, mit Kälte und wenig Nahrung. Da aber jedes Jahr im Frühjahr diese Insekten wieder zu sehen sind, müssen sie auch irgendwie über den Winter kommen. Wie diese Tiere das machen und was dabei passiert, wollen wir uns in diesem Kapitel an ein paar Beispielen ansehen.

Wäre es nicht phantastisch, wenn Du Dich gelegentlich einfach irgendwohin zurückziehen könntest, um schlechte Zeiten oder schlechte Laune zu überbrücken oder um einfach für eine Weile ausschlafen zu können? Und nach einigen Tagen, Wochen oder Monaten 'Zeitvergessen' würdest Du dann wieder voll da sein? Viele Insekten können das und sie benutzen diese Fähigkeit, um den Winter oder andere ungünstige Zeiten zu überdauern.

3.1 Wie eine Zuckmücke die raffinierte Kannenpflanze austrickst

Nachdem ich in Tübingen meine Doktorarbeit geschrieben hatte, ging ich für zwei Jahre nach Ann Arbor und arbeitete dort an der Universität von Michigan bei Professor Shappirio (Abbildung 3.1). Er ist Zoologe und beschäftigte sich mit der Entwicklung von Insekten. Durch ihn lernte ich die Kannenpflanzen-Mücke *Metriocnemus*



Abbildung 3.1: *David Shappirio, Insekten-Physiologe an der Universität von Michigan in Ann Arbor (USA).*

3 Diapause: Wie Insekten überwintern

knabi und ihr merkwürdiges Biotop kennen.

Wenn man durch die Moore und Sümpfe von Michigan streift (Abbildung 3.2), findet man häufig Pflanzen, die ganz eigenartige Blätter haben. Sie sehen aus wie klei-



Abbildung 3.2: Moor bei Ann Arbor in Michigan, USA, Standort für Kannenpflanzen *Sarracenia purpurea*. Diese und ihre Kannenpflanzen-Mücken werden von Dr. Holzappel (links) und Dr. Bradshaw (rechts) seit langem untersucht. Beide sind an der Universität von Oregon. Von der Home-Seite im Internet

ne Kannen und werden deshalb auch Kannenpflanzen genannt. Oben sind die Kannenblätter offen, aber eine Art Kragen umgibt die Öffnung. Schaut man in ein Kannenblatt hinein, ist es teilweise mit Wasser gefüllt (Abbildung 3.3). Die Amerikaner nennen die Pflanze *pitcher plant*, was auf deutsch Fang-Pflanze bedeutet.

Kippt man das Wasser eines solchen Blattes in eine flache Schale (Abbildung 3.4), sieht man, warum die Pflanzen diesen seltsamen Namen bekommen haben: In der Flüssigkeit sind hunderte ertrunkener Insekten oder Teile von ihnen. Sie waren auf dem Deckel des Kannenblattes gelandet

Abbildung 3.4: Der Inhalt eines *Sarracenia*-Blattes wurde in eine Schale gegossen, um die zahlreichen ertrunkenen und zum Teil schon zersetzten Tiere zu zeigen. Von den Insektenleichen ernähren sich die Kannenpflanzen-Zuckmücken-Larven (*Metriocnemus knabi*). -Bild fehlt noch

und, vielleicht durch das Wasser im Blatt verlockt, in die Kanne hineingefallen. Das ist normalerweise für die meisten Insekten nicht weiter schlimm. Sie paddeln an den Rand des Wassers und kriechen heraus. Bei den Kannenpflanzen geht das aber nicht. Sie haben auf der Innenseite des Blattes eine raffinierte Oberfläche, von der die Insekten abrutschen. Jeder Versuch, dem Wasser in der Blattkanne zu entkommen, endet mit einem Platscher im Mini-See. Schließlich haben die Insekten keine Kraft mehr und ertrinken im Wasser.

Wenn wir ein Blatt aufschneiden und uns die innere Oberfläche genauer ansehen, erkennen wir, warum die Insekten keine Chance haben, dieser tödlichen Falle zu entkommen: Die oberste Schicht (*Epidermis*) besteht aus Zellen, deren Oberfläche (*Kutikula*) wie Dachziegeln übereinander angeordnet sind. Außerdem ist die Kutikula glatt. Es ist ein idealer Mechanismus, um zu verhindern, dass die Insekten und andere kleinen Tiere wieder aus der Kannenfalle herauskommen, nachdem sie hineingefallen sind (Abbildung 3.5).

Der Detektiv in uns will nun gern wissen, warum sich im Laufe der Evolution solche Kannenpflanzen entwickelt haben. In Mooren und Sümpfen sind Mineralstoffe, besonders aber Stickstoff, knapp. Denn in diesem Biotop gibt es viele Moose, die übereinander wachsen. Besonders das Torfmoos (*Sphagnum*) gehört dazu. Wenn die unteren

3.1 Wie eine Zuckmücke die raffinierte Kannenpflanze austrickst



Abbildung 3.3: Blühende Kannenpflanze *Sarracenia purpurea* mit Kannenblättern (links). Mitte: Kannenblatt in Nahaufnahme, Seite aufgeschnitten. Rechts: Öffnung zum Kannenblatt. Beachte die nach unten gerichteten Haare im Inneren des Eingangs. Linkes Bild von der Home-Seite Dr. Bradshaw und Dr. Holzapfel im Internet. Übrige Aufnahmen im botanischen Garten Tübingen

Moose kein Licht mehr bekommen, sterben sie ab und werden mit der Zeit zu Torf. Es gibt also für die oberen Pflanzen keinen Kontakt zum Boden mit Mineralstoffen. Sie müssen diese aus den abgestorbenen Pflanzen herausholen. Eine Pflanze, die sich Mineralstoffe und Stickstoff aus den Leichen von Insekten besorgen kann, hat also einen großen Vorteil gegenüber anderen Pflanzen.

Es gibt aber ein Insekt, welches die Kannenpflanze austrickst. Es ist eine Zuckmücke (*Chironomidae*). Ihre Larven leben im Wasser der Kannenblätter und ernähren sich von den ertrunkenen und zersetzten Tieren. Die Kannenpflanzen-Zuckmücke (englisch pitcher plant midge) heißt *Metriocnemus knabi*. Ihr Lebenszyklus ist in Abbildung 3.6 beschrieben. Nach etwa 4 Wochen (bei 23°C) ist das vierte Larvenstadium zu Ende. Die Larve wird zur Vorpuppe, kriecht aus dem Wasser und produziert mit ihren Speicheldrüsen einen gelatineartigen Kokon, der dicht über der Wasseroberfläche an der Wand der Kannen klebt. In dieser Gallertmasse liegt die Vorpuppe wie in einer Puppenwiege. Sie wandelt sich in eine Puppe um, und nach 2-3 Tagen (bei 23°C) schlüpfen die Mücken.

Die Männchen und Weibchen sind beflügelt, können deshalb aus der Kanne herausfliegen und sich paaren. Die Weibchen suchen sich eine neue Kannenpflanze und legen dort ein Paket mit vielen Eiern auf die Wasseroberfläche.

Wie bei der Blattschneiderbiene (siehe Abschnitt 2.4) müssen auch die Kannenpflanzenmücken in ein *Diapause*-Stadium eintreten, um zu überwintern (Abbildung 3.7). In Michigan (35° nördliche Breite) werden ab September keine Vorpuppen mehr gebildet. Die Tiere bleiben im letzten (vierten) Larvenstadium im Wasser der Kannenblätter. Der Stoffwechsel wird verringert und die Larven werden unempfindlich gegen Frost. So, wie wir das Wasser im Kühler unserer Autos gegen Frost sichern, wird bei ihnen Glycerol in die Körperflüssigkeit abgegeben. Nun kann das Wasser in dem Kannenblatt völlig einfrieren, ohne die Larven abzutöten. Ab Februar/März geht die Diapause zu Ende. Die Larven kriechen aus dem Wasser und verpuppen sich an den Innenwänden der Kannen, wie wir es schon von den Tieren im Sommer kennen. Bei denen gibt es jedoch keine Diapause: Die Larven verpuppen sich, die Zuck-

3 Diapause: Wie Insekten überwintern

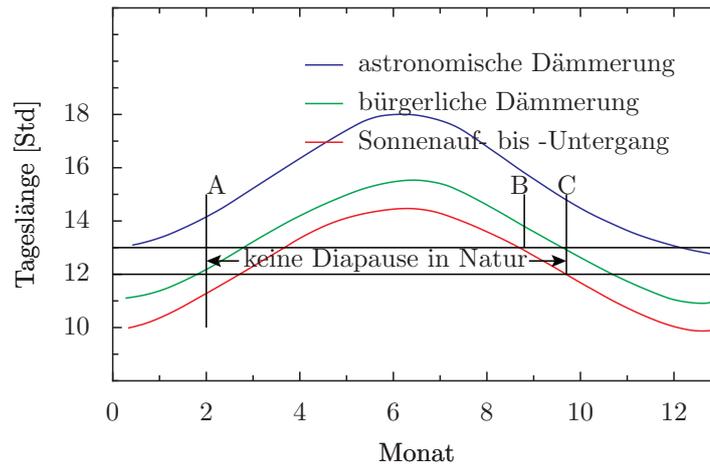


Abbildung 3.7: Ab Ende Februar/Anfang März werden im Freiland die ersten Puppen der Kannenpflanzenmücke *Metriocnemus knabi* beobachtet (A mit senkrechter Markierung). Das ist also der Termin, zu dem die Diapause beendet wird. Puppen finden sich noch bis Mitte September (B mit senkrechter Markierung). Ende September (C mit senkrechter Markierung) wurden keine Puppen mehr beobachtet. Zwischen B und C liegt also der Zeitpunkt, zu dem die Diapause stattfindet. Nach [Paris and Jenner \(1959\)](#)

mücken schlüpfen und vermehren sich, ohne daß die Entwicklung der Tiere gestoppt wird, wie es im Herbst geschieht.

Im Gegensatz zu den Blattschneiderbienen wird bei diesem Insekt die Diapause nicht durch Thermoperiodismus induziert (also durch die Länge der kühlen Zeit des Tages), sondern photoperiodisch. Es wird also die Tageslänge gemessen. Diese ändert sich ja in den gemäßigten und höheren Breitengraden im Laufe des Jahres regelmäßig. Um das richtig zu verstehen, müssen wir einen kleinen Abstecher machen und uns überlegen, wie Tag und Nacht zustande kommen und warum die Tage im Winter kürzer sind als im Sommer.

Im Laufe eines Jahres läuft die Erdkugel einmal um die Sonne. Gleichzeitig dreht sich die Erde jeden Tag einmal um ihre Achse. Da die Erdachse nicht senkrecht auf der Erde-Sonne-Linie steht, sondern um 23° geneigt ist, bekommt die nördliche Halb-

kugel an Sommertagen länger Licht als an Wintertagen. Das ist in [Abbildung 3.8](#) erklärt. Am besten schaut ihr dazu einen Erdglobus in einem dunklen Raum mit nur einem Fenster an. Wenn die Achse des Globus zum Fenster (Sonne) geneigt ist (es ist Sommerzeit auf der Nordhalbkugel) und ihr den Globus langsam und gleichmäßig um diese Achse dreht, wird ein Ort in Europa, zum Beispiel Stockholm in Schweden, länger im Licht des Fensters (der Sonne) zu sehen sein als ein Ort auf der Südhalbkugel, zum Beispiel Feuerland an der Südspitze von Südamerika. Wenn dagegen die Achse des Globus vom Fenster (Sonne) weg geneigt ist (Winterzeit auf der Nordhalbkugel), wird Stockholm kürzer im Licht des Fensters (der Sonne) zu sehen sein als ein Ort auf der Südhalbkugel. Im Sommer scheint also das Tageslicht länger als im Winter. Das ist auch auf der Südhalbkugel so, aber dort ist der Sommer in den Mona-

3.1 Wie eine Zuckmücke die raffinierte Kannenpflanze austrickst

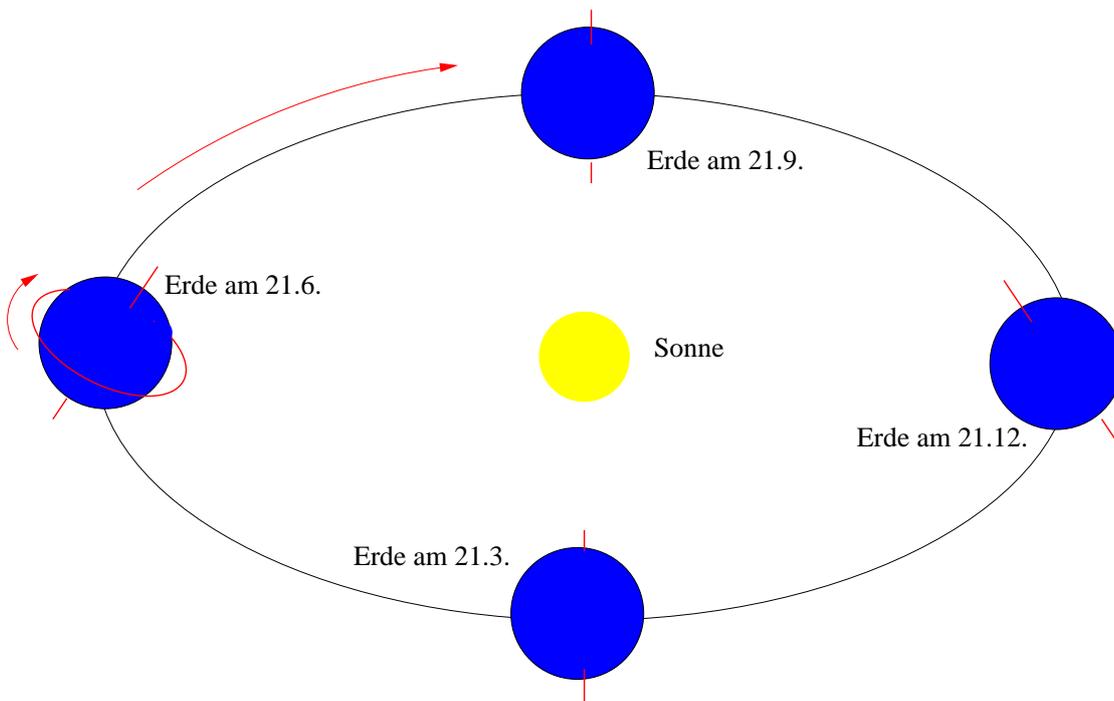


Abbildung 3.8: Im Laufe eines Jahres läuft die Erdkugel einmal um die Sonne. Gleichzeitig dreht sich die Erde jeden Tag einmal um ihre Achse. Da die Erdachse um 23° geneigt ist, bekommt die nördliche Halbkugel an Sommertagen (21.6., links) länger Licht als an Wintertagen (21.12., rechts). Das ist auch auf der Südhalbkugel so, aber dort ist der Sommer in den Monaten, in denen auf der Norhalbkugel Winter ist. Zur Tag- und Nachtgleiche (21.3., vorn, und 21.9., hinten) sind Tag und Nacht gleich lang. Die Erde ist in Wirklichkeit viel kleiner und der Abstand zur Sonne viel größer als hier gezeichnet

3 Diapause: Wie Insekten überwintern



Abbildung 3.5: Saracenia-Blatt mit eingeschnittenem Fenster, um die Flüssigkeit im Inneren und die glatten Wände zu zeigen. Insekten rutschen auf ihnen ab und haben keine Chance, aus dem Wasser im Blatt herauszukommen. Nur die Larven der Kannenpflanzen-Mücke *Metriocnemus knabi* bringt es fertig, in diesem tödlichen Teich zu leben und sich von den Insektenleichen zu ernähren

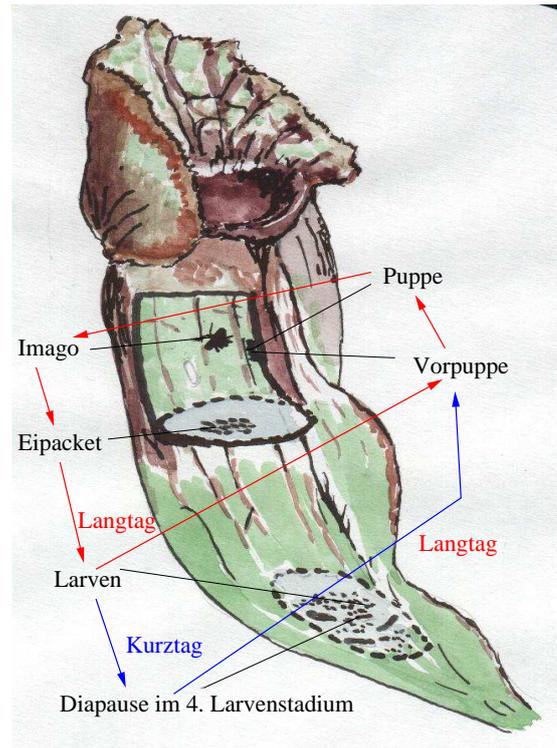


Abbildung 3.6: Die Larven der Kannenpflanzenmücke *Metriocnemus knabi* leben im Wasser der Kannenblätter von *Saracenia purpurea*. Sie ernähren sich von den ertrunkenen Insekten und häuten sich viermal. Im Langtag (Sommer) kriechen die Larven des letzten Stadiums an die Innenseite der Kannen und produzieren Gallerterte als eine Puppenwiege. Diese Vorpuppen haben sich in 2-3 Tagen (bei 23°C) in Puppen umgewandelt und dann in eine erwachsene, beflügelte, bebeinte Imago. Sie schlüpft aus dem Gallerterte-Kokon, fliegt aus dem Kannenblatt und paart sich. Die Weibchen legen ein Eipaket auf die Wasseroberfläche einer neuen Kanne. Im Kurztag bleiben die Larven im vierten Stadium im Wasser und gehen in Diapause, um zu überwintern (wobei sie völlig einfrieren können). Erst im Langtag kriechen sie aus dem Wasser, verpuppen sich und wandeln sich in eine Imago um. Die Entwicklung mit Diapause ist blau eingezeichnet. Nach *Paris and Jenner (1959)*

3.1 Wie eine Zuckmücke die raffinierte Kannenpflanze austrickst

ten, in denen auf der Norhalbkugel Winter ist. Je weiter man auf der Nordhalbkugel oder Südhalbkugel Pol-wärts geht, umso ausgeprägter sind diese Unterschiede. Abbildung 3.9 zeigt, daß die Sommertage in Stockholm länger sind als die Sommertage in Tübingen.

Nun zurück zu unseren Zuckmücken. Wenn die Tageslänge im Herbst abnimmt und schließlich nur noch 13.5 Stunden beträgt (Abbildung 3.10, Paris and Jenner (1959)), beginnt die Diapause. Man nennt die Tage im Herbst, Winter und Frühjahr Kurztage, während im Sommer Langtage vorliegen. 10 bis 14 Kurztage sind nötig, um bei den Tieren die Diapause zu induzieren. Es ist dabei gleichgültig, ob die Temperatur des Wasser in der Kanne hoch oder niedrig ist. Entscheidend ist nur die Tageslänge. Auch die Lichtbedingungen der Umgebung können stark variieren. Entscheidend ist wiederum nur die Länge des Tages. Selbst eine Lichtintensität von nur 0.00025 Lux (der Vollmond wäre dagegen blendend hell: er bringt es an klaren Tagen auf 0.5 Lux) wird von den Larven noch wahrgenommen und induziert Diapause, wenn die Kurztage beginnen. Wahrscheinlich ist das eine Anpassung an die Licht-arme Umgebung im Inneren der Kannenblätter, die noch zusätzlich durch einen Blattdeckel überdeckt werden und von Torfmoosen und anderen Pflanzen umgeben sind. Diapause gibt es auch bei anderen Kannenpflanzen-Mücken. Sie wurden von Bradshaw und seinen Mitarbeitern (Bradshaw (1972), Bradshaw and Lounibos (1972), Hard et al. (1993)) untersucht.

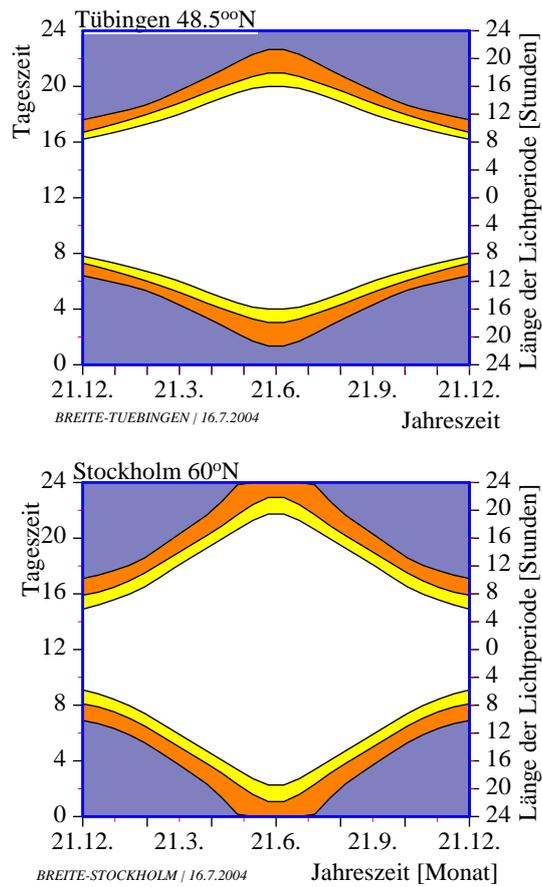


Abbildung 3.9: Je weiter polwärts ein Ort liegt, umso länger sind dort die Tage im Sommer und umso kürzer im Winter. Tübingen (oben) liegt auf dem 48.5ten Breitengrad, Stockholm (unten) auf dem 60sten. Die weiße Fläche im Inneren zeigt die Tageslänge (jeweils rechts angegeben) zu den verschiedenen Jahreszeiten (auf der waagerechten Achse) für die Zeit zwischen Sonnenaufgang und Sonnenuntergang. Vor Sonnenaufgang und nach Sonnenuntergang ist es aber schon ganz schön hell. Deshalb ist auch noch die 'bürgerliche Dämmerung' in gelb eingezeichnet und die astronomische Dämmerung in rot. Bei der bürgerlichen Dämmerung steht die Sonne 3° unter dem Horizont, bei der astronomischen Dämmerung 9° unter dem Horizont

3 Diapause: Wie Insekten überwintern

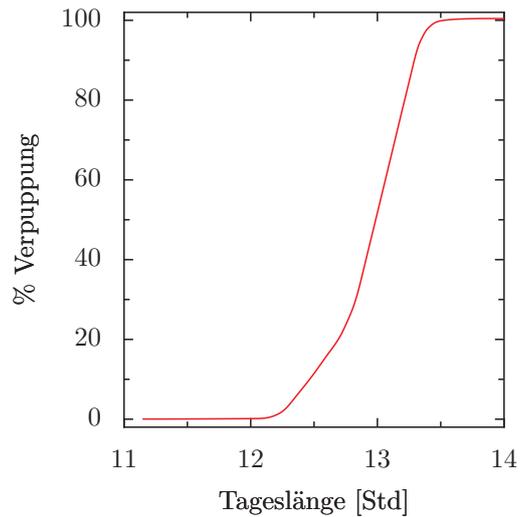


Abbildung 3.10: *Photoperiodische Reaktion bei Metriocnemus: Im Labor wurde untersucht, wie die Puppenbildung (also keine Diapause) von der Tageslänge abhängt. Nach 40 Tagen waren bei 12 Stunden Lichtperiode noch alle Tiere in Diapause, bei 13.5 Stunden waren alle Tiere verpuppt (Diapause gebrochen). Die kritische Tageslänge liegt also zwischen 12 und 13.5 Stunden. Nach Paris and Jenner (1959)*

3.2 Wenn die Kartoffeln in den Keller kommen, geht der Kartoffelkäfer in den Boden

Käfer bilden die größte Ordnung der Insekten und aller Tiere überhaupt. Es gibt mindestens eine halbe Millionen Arten. Nur bei 10% sind die Larvenstadien und die Lebensweise bekannt. Sie sind auf der gesamten Erde verbreitet und kommen in allen Kontinenten vor. Selbst im Wasser, auf Gletschern, in Höhlen und Wüsten findet man sie.

Der Kartoffelkäfer (*Leptinotarsa decemlineata*) ist an seinen 10 schwarzen Längsstreifen leicht zu erkennen (Abbildung 3.11). Er hat sich erst vor etwa 120 Jahren auf die Kartoffel umgestellt. Vorher fraß er an anderen Nachtschattengewächsen. Auch heute noch fressen Kartoffelkäfer viele Wildkartoffeln nicht. In ihnen gibt es nämlich einen giftigen Stoff, das *Demissin*, der die Tiere abschreckt. Bei den Kulturkartoffeln fehlt dieser Giftstoff oder kommt nur in geringer Konzentration vor. Deshalb werden unsere Kartoffeln vom Kartoffelkäfer attackiert. Kreuzt man die gegen den Kartoffelkäfer geschützte Wildkartoffel *Solanum demissum* mit unserer Kulturform *Solanum tuberosum*, ist das Kreuzungsprodukt zum Teil resistent gegen den Kartoffelkäfer.

Wie sieht der Lebenslauf eines Kartoffelkäfers aus? Die Weibchen legen im Frühjahr Eier ab, aus denen sich eine neue Generation entwickelt. Die Larven und Käfer fressen Kartoffelblätter. Wenn im Spätsommer und Frühherbst die Tage kürzer werden (Kurztag), hören die Käfer auf, zu fressen, ihre Geschlechtsorgane bilden sich zurück und sie können sich nicht mehr vermehren. Schließlich kriechen sie in den Bo-

den und beginnen ihre Diapause. Die Tiere atmen weniger. Die Reservestoffe Fett und Glykogen¹ werden im Körper stärker angereichert.

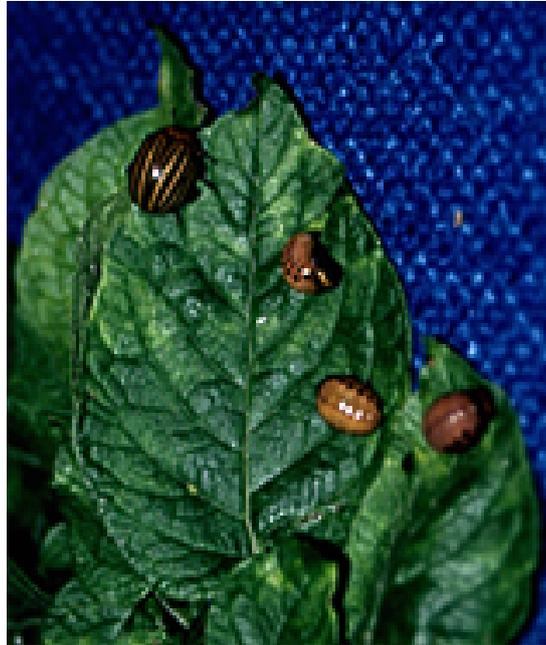


Abbildung 3.11: Kartoffelkäfer (*Leptinotarsa decemlineata*, ganz oben) und Larven fressen Blätter einer Kartoffelpflanze

Nach der Überwinterung kommen die Kartoffelkäfer im Frühjahr wieder an die Erdoberfläche und suchen neue Futterpflanzen. Fressen, Wachsen, Fortpflanzung und Diapause sind mit der Entwicklung der Futterpflanzen synchronisiert.

Weil der Kartoffelkäfer in Kartoffelfeldern großen Schaden anrichtet, wurde seine Lebensweise sehr intensiv untersucht. Man hat auch versucht, herauszubekommen, was bei der Diapause passiert. Um das zu verstehen, müssen wir uns den Kopf und das Gehirn des Kartoffelkäfers etwas genauer ansehen (Abbildung 3.12), denn vom Gehirn wird die Diapause gesteuert. Von

¹eine Art Stärke

3 Diapause: Wie Insekten überwintern

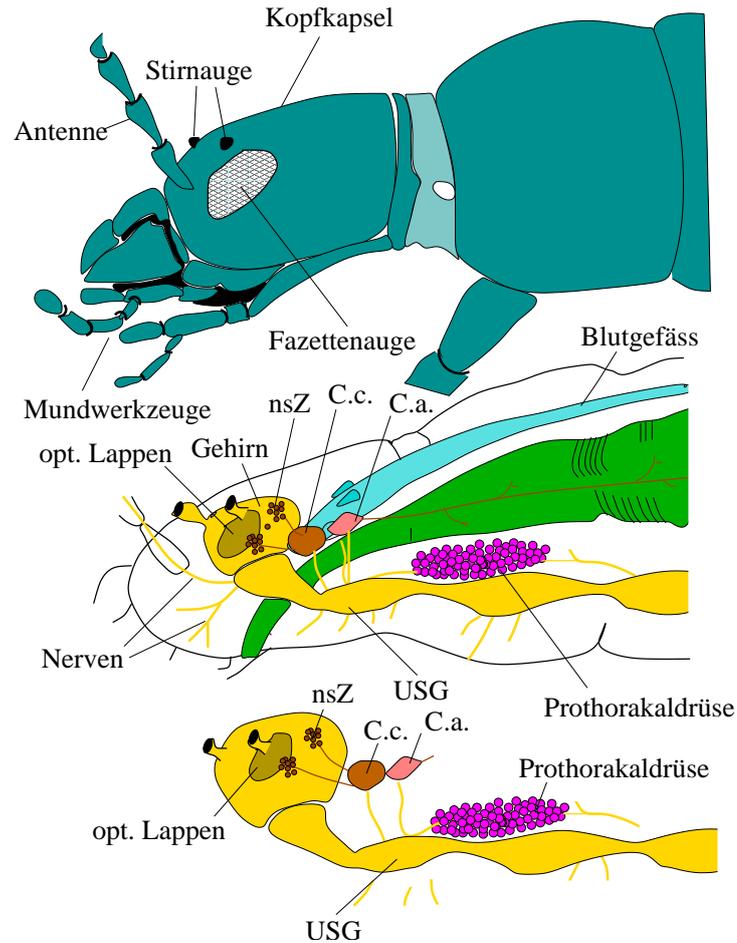


Abbildung 3.12: Seitlicher Blick auf (oben) und in den Kopf (Mitte) eines Kartoffelkäfers: Fazettenauge mit vielen kleinen Einzelaugen (Ommatidien). Darüber zwei der drei Stirnnaugen (Einzelaugen). Vorn linke Antenne aus einzelnen Gliedern. Mit ihr wird die Umwelt ertastet, gefühlt, gerochen, und die Temperatur gemessen. Vorn am Kopf die komplizierten Mundwerkzeuge. In der Kopfkapsel (Mitte) das Gehirn (gelb markiert) mit Nerven (gelb) zu den Antennen, den Stirnnaugen und zu anderen Teilen. Auf den Seiten des Gehirns die optischen Lappen (dunkleres gelb) mit Nerven von den Fazettenaugen. Sie schicken dem Gehirn die Bilder der Augen. Zwei Äste des Gehirns (gelb) ziehen um den Schlund (grün) herum zum Unterschlundganglion (USG), von dem das Nervensystem dann weiter zur Brust und zum Hinterleib verläuft. Im Gehirn Gruppen größerer Zellen (neurosekretorische Zellen nsZ, braun), die nicht nur Nervenzellen sind, sondern auch Hormone produzieren. Einige Gehirnanhänge spielen bei der Entwicklung von der Larve zum erwachsenen Tier eine entscheidende Rolle: Hinter dem Zentralhirn und oberhalb des Darmkanals die Corpora cardiaca (helleres braun) und die Corpora alata (rötliches braun). Dazu die Prothorakaldrüsen (PTD, magenta) im Brustabschnitt. Das offene Blutsystem ist hellblau markiert. Unteres Bild: wichtigste Teile im und am Gehirn, die für die Entwicklung, die Häutungen und die Umwandlung von der Larve in das erwachsene Insekt verantwortlich sind. Hier wird auch dafür gesorgt, daß die Tiere sich nicht mehr weiter entwickeln, wenn die Diapause beginnt (siehe Abbildung 3.14)

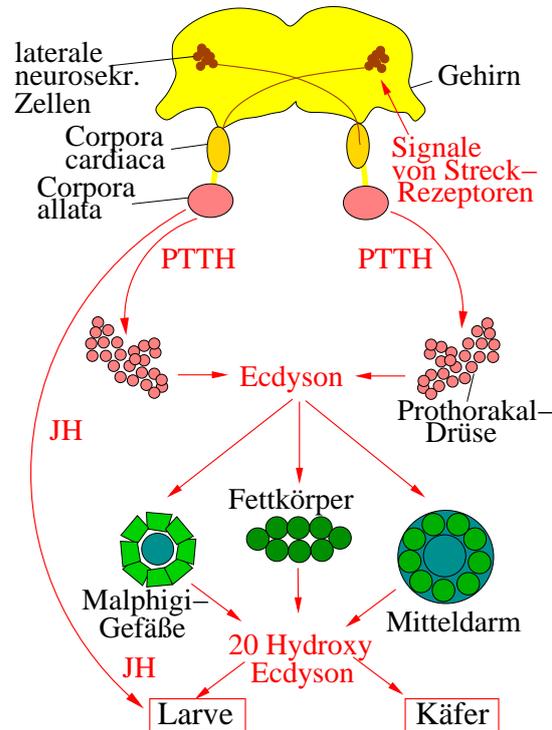


Abbildung 3.13: *Hormone steuern die Entwicklung des Kartoffelkäfers: Wenn die Larve so viel gefressen hat, daß in ihren Chitinpanzer nichts mehr reinpaßt, wird das von Streck-Rezeptoren am Vorderdarm zu neurosekretorischen Zellen nsZ im Gehirn gemeldet. Diese produzieren daraufhin das prothorakotrope Hormon PTTH. Es regt die Prothorakaldrüsen an, das Häutungshormon Ecdyson herzustellen. Dazu wird das PTTH über die Nervenbahnen der Gruppe der linken nsZ über das rechte Corpus cardiacum Cc zum rechten Corpus allatum Ca transportiert und dort an die Hämolymphe abgegeben. Das PTTH der Gruppe der rechten nsZ gelangt zum linken Ca. Die Stränge kreuzen sich also. Über die Blut-Lympe gelangt das PTTH zur Prothorakaldrüse. Es bewirkt, daß dort aus Cholesterin Ecdyson hergestellt wird, das über die Blut-Lympe zum Fettkörper, Mitteldarm und Nieren (Malphigi-Gefäße) transportiert und dort zu einem viel wirksameren Hormon, dem 20-Hydroxy-Ecdyson, umgewandelt wird. Es setzt in den Epithelzellen die Häutung in Gang. Ob sich die Larve zu einer größeren Larve häutet (links) oder über eine Puppe zu einem Käfer (rechts), wird von dem Juvenilhormon JH bestimmt, das in den Corpora allata hergestellt und in die Blut-Lympe ausgeschüttet wird. Dann häutet sich die Larve zu einer neuen Larve. Fehlt es, wird aus der Larve eine Puppe und aus dieser ein erwachsenes Tier*

3 Diapause: Wie Insekten überwintern

außen fallen uns an der Kopfkapsel² die Augen, die Antennen und die Mundwerkzeuge auf. Was im Kopf ist, zeigt der rechte Teil der Abbildung 3.12. Das ist ziemlich kompliziert. Aber um zu verstehen, wie sich der Kartoffelkäfer entwickelt und wie die Entwicklung während der Diapause unterbrochen wird, genügt es, einige Teile des Gehirns und seiner Anhänge ins Auge zu fassen. In Abbildung 3.13 ist das für die Entwicklung getan, in Abbildung 3.14 für die Diapause.

Im Käfer-Weibchen wird die Eiproduktion durch das Juvenilhormon stimuliert. Kommt der Herbst und das Kartoffel-Laub wird braun, hat auch die Stunde der Kartoffelkäfer geschlagen. Die Eiproduktion hört auf und die Tiere kriechen in die Erde, um dort den Winter zu überdauern.

Was passiert nun im Gehirn und mit den verschiedenen Hormonen (Abbildung 3.14)? Wie bei den Kannenpflanzen-Mücken wird auch beim Kartoffelkäfer der nahende Winter durch die kürzeren Tage gemeldet. Die neurosekretorischen Zellen im Gehirn senden ein Signal an die *Corpora allata*, kein Juvenilhormon mehr zu produzieren. Ohne Juvenilhormon produzieren die Eierstöcke (Ovarien) keine Eier, obwohl die Ecdyson-Produktion normal ist. Die Tiere vermehren sich nicht mehr. Auch das Verhalten ändert sich im Kurztag. Die Käfer hören auf zu fressen und kriechen in den Boden. Die Diapause beginnt.

Das wirklich das Juvenilhormon für die Eiproduktion nötig ist und ohne das Hormon Diapause eintritt, wurde durch ein Experiment gezeigt. Wenn man die Kopfkapsel eines Kartoffelkäfers öffnet und die *Corpora allata* unter dem Binoku-

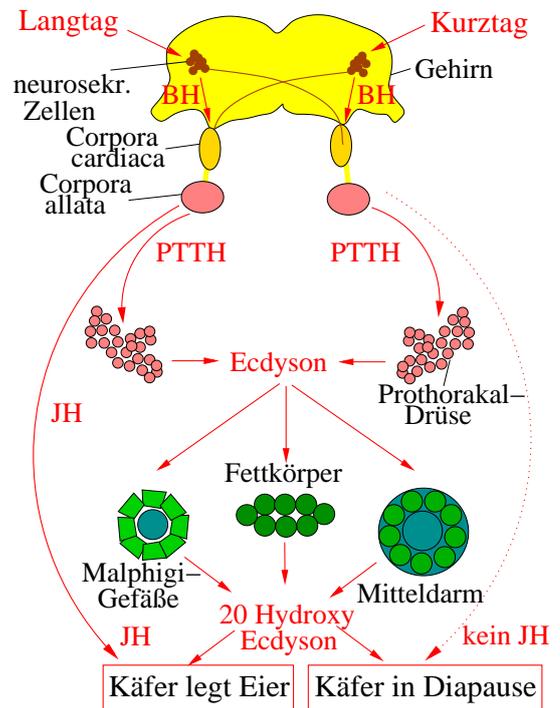


Abbildung 3.14: Hormone kontrollieren die Diapause des Kartoffelkäfers: Im Käfer-Weibchen wird im Sommer (Langtag, linke Seite) die Eiproduktion durch das Juvenilhormon stimuliert (das Brain-Hormon BH stimuliert die JH-Produktion). Im Herbst hört die Eiproduktion auf und die Tiere kriechen in die Erde, um dort den Winter zu überdauern. Im Kurztag (rechte Seite) senden die neurosekretorischen Zellen im Gehirn ein Signal an die *Corpora allata*, kein Juvenilhormon mehr zu produzieren. Ohne Juvenilhormon produzieren die Eierstöcke (Ovarien) keine Eier, obwohl die Ecdyson-Produktion normal ist. Auch das Verhalten ändert sich im Kurztag. Die Käfer hören auf zu fressen und kriechen in den Boden. Die Diapause beginnt

²wir erinnern uns: Insekten haben nicht wie wir ein Skelett aus Knochen im Inneren unseres Körpers, sondern ein Außenskelett, das den Körper wie eine Ritterrüstung umgibt. Auch der Kopf ist wie von einem Helm mit einer Kapsel aus Chitin geschützt

lar herausoperiert, beginnen die Tiere die Diapause, auch wenn Langtage, also Sommerbedingungen, herrschen. Pflanzte man die *Corpora allata* wieder ein, wird die Diapause beendet und die Tiere verhalten sich wie im Sommer.

In Abbildung 3.15 sieht man, bei welcher Tageslänge die Diapause induziert wird. Auf der waagerechten Achse des Diagramms wurde die Tageslänge aufgetragen, auf der senkrechten Achse der Prozentsatz der Tiere in Diapause. Die kritische Tageslänge, bei der etwa die Hälfte der Tiere in Diapause gehen, liegt bei 16 Stunden.

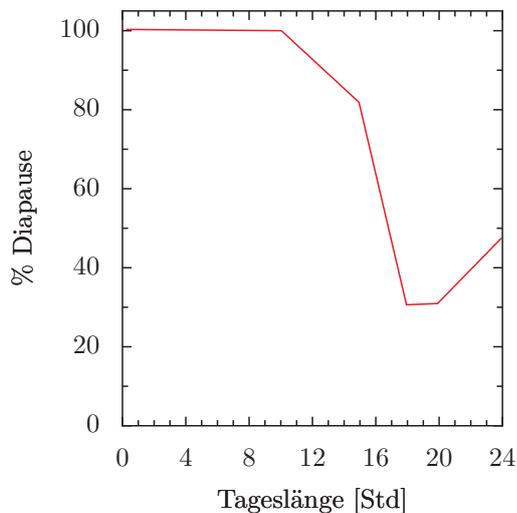


Abbildung 3.15: Kurztag induziert Diapause im Adultstadium des Kartoffelkäfers. Die kritische Tageslänge liegt bei einer Lichtperiode von etwa 16 Stunden. Im Kurztag, also im Herbst, hemmen neurosekretorische Zellen im Gehirn die *Corpora allata*. Die inaktiven *Corpora allata* produzieren kein Juvenilhormon mehr und damit werden in den Ovarien keine Eier mehr produziert. Die Tiere vermehren sich nicht mehr und die Diapause beginnt. Nach [Wil-de et al. \(1959\)](#)

Wenn Insekten oder andere Tiere und Pflanzen die Tageslänge messen, gibt es noch ein Problem: Bei den Experimenten,

mit denen man geprüft hat, bei welchen Lichtzeiten wieviel Prozent der Tiere in Diapause gehen (zum Beispiel in Abbildung 3.15), wurde eine Schaltuhr verwendet, die das Licht an- und ausschaltete. In der Natur beginnt aber der Tag mit der Morgendämmerung und endet mit der Abenddämmerung. Das Licht ist zunächst ziemlich schwach und erreicht erst nach einer gewissen Zeit eine hohe Intensität. Aber zur Zeit der Dämmerung (morgens und abends) sind die Unterschiede innerhalb kurzer Zeiten riesig groß, nämlich innerhalb einer Stunde 100 000 Lux. Das ist in Abbildung 3.16 gezeigt. Bei etwa 100 Lux sind die Änderungen pro Zeit am stärksten.

Ab wann beginnt nun für den Kartoffelkäfer (und für andere Organismen, die photoperiodisch reagieren) die Lichtzeit und wann hört sie auf? Wir hatten schon in Abbildung 3.9 gesehen, daß die Lichtzeiten des Tages unterschiedlich lang sind, je nachdem, ob man die Zeit zwischen Sonnenauf- und -untergang nimmt oder die bürgerliche Dämmerung hinzuzählt oder aber sogar die astronomische Dämmerung. Bei den Versuchen mit Kartoffelkäfern hat man zunächst die Tageslänge im Labor variiert, indem man Kunstlicht über eine Schaltuhr an- und ausmachte. Das ergab die Kurve der photoperiodischen Reaktion in Abbildung 3.15. Wir wissen aber noch nicht, wie es in der Natur ist, denn die Tiere könnten ja auch schon mit Beginn der astronomischen Dämmerung oder mit Beginn der bürgerlichen Dämmerung den Tag beginnen lassen. Dann würde sich die Kurve entsprechen verschieben. Tatsächlich wird bei vielen photoperiodischen Reaktionen bei Tieren und Pflanzen die bürgerliche Dämmerung als Beginn und Ende des Tages gewertet. Und dafür gibt es einen einfachen Grund:

Die Änderung der Lichtintensität am

3 Diapause: Wie Insekten überwintern

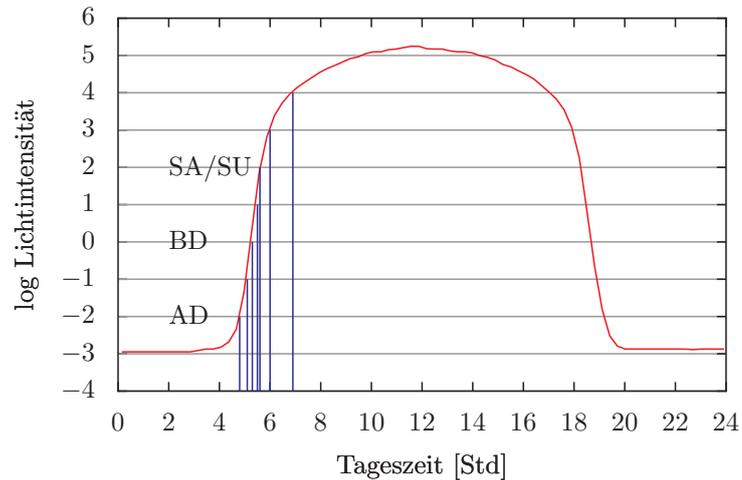


Abbildung 3.16: Die Lichtintensität ändert sich im Laufe des Tages von etwa 100 Lux bei Sonnenaufgang auf 100 000 Lux zum Mittag (in der Nähe des Äquators sogar auf 500 000 Lux), fällt dann wieder, wie sie angestiegen ist, um in einer Nacht ohne Mond auf 0.001 Lux abzufallen. Die senkrechte Achse ist logarithmisch eingeteilt, also zwischen den einzelnen Strichen der Skala ist eine ganze Potenz aufgetragen (zum Beispiel von 0 auf 100 auf 1000 auf 10000 nach oben, oder von 0 auf 0,01, 0.0001 nach unten). Bei einer normalen Skala sähen die Unterschiede also noch dramatischer aus. Angegeben sind auch die Zeit vom Sonnenauf- bis untergang, die Tageslänge einschließlich der bürgerlichen Dämmerung und die Tageslänge einschließlich der astronomischen Dämmerung. Untere Abbildung: Im Bereich der bürgerlichen Dämmerung ändert sich die Lichtintensität zwischen 10 und 100 Lux am stärksten. Das zeigen die blauen Linien, die jeweils um eine Zehner-Potenz auf der y-Achse verschoben sind. Die Werte sind am 2.4.1966 in Tübingen ($48^{\circ}32'N$, $9^{\circ}3.5'O$) bei klarem Wetter und Neumond gemessen worden. Nach [Erkert \(1969\)](#)

3.3 Wie die Seidenspinner-Babies über den Winter kommen

Morgen und Abend sind in Abbildung 3.16 durch die senkrechten Striche besonders markiert. Sie entsprechen nämlich immer einem Wert auf der Kurve, der zu einer Zehnerpotenz der Lichtintensität gehört. Da, wo die senkrechten Striche besonders eng liegen, ist die Änderung in der Helligkeit besonders rasch. Und das ist gerade der Bereich, in dem die bürgerliche Dämmerung liegt. Wenn diese Helligkeit als Lichtbeginn oder Lichtende benutzt wird, ist der Zeitpunkt besonders genau festzustellen, weil die Änderungen hier so steil sind. Die Tageslänge läßt sich also in diesem Helligkeitsbereich sehr genau bestimmen, auch wenn einmal der Himmel bewölkt ist oder im anderen Fall klares Wetter herrscht.

Neben dem Kartoffelkäfer gibt es noch eine ganze Reihe anderer Schädlinge in der Landwirtschaft, die Diapause besitzen. Dazu gehören die Baumwollmotte *Pectinophora gossypiella*, ein Schädling der Baumwolle, der Maiszünsler *Ostrinia nubilalis*, und der Kiefernspinner *Dendrolimus pini*, der Kiefern schädigt (Abbildung 3.17).



3.3 Wie die Seidenspinner-Babies über den Winter kommen

Als letztes Beispiel für Diapause wird der chinesische Seidenspinner *Bombyx mori* vorgestellt. Er gehört zur Insektenordnung der Schmetterling (*Lepidopteren*) und dort zur Familie der echten Spinner (*Bombycidae*). Er kommt in den tropischen und subtropischen Regionen vor allem in Asien vor. In China wurde aus der Seide, mit der die älteste Larve ihren Puppenkokon spinnt, Kleidung hergestellt. Dazu werden die Kokons in heißes Wasser gelegt. Der Klebstoff wird dadurch gelöst und man kann den Seidenfaden abspulen.

Abbildung 3.17: Der Kiefernspinner *Dendrolimus pini* ist ein Schädling des Waldes. Die Raupen (oben) fressen Kiefernadeln. Aquarell des Autors nach einer Abbildung in *Novak et al. (1982)*

3 Diapause: Wie Insekten überwintern

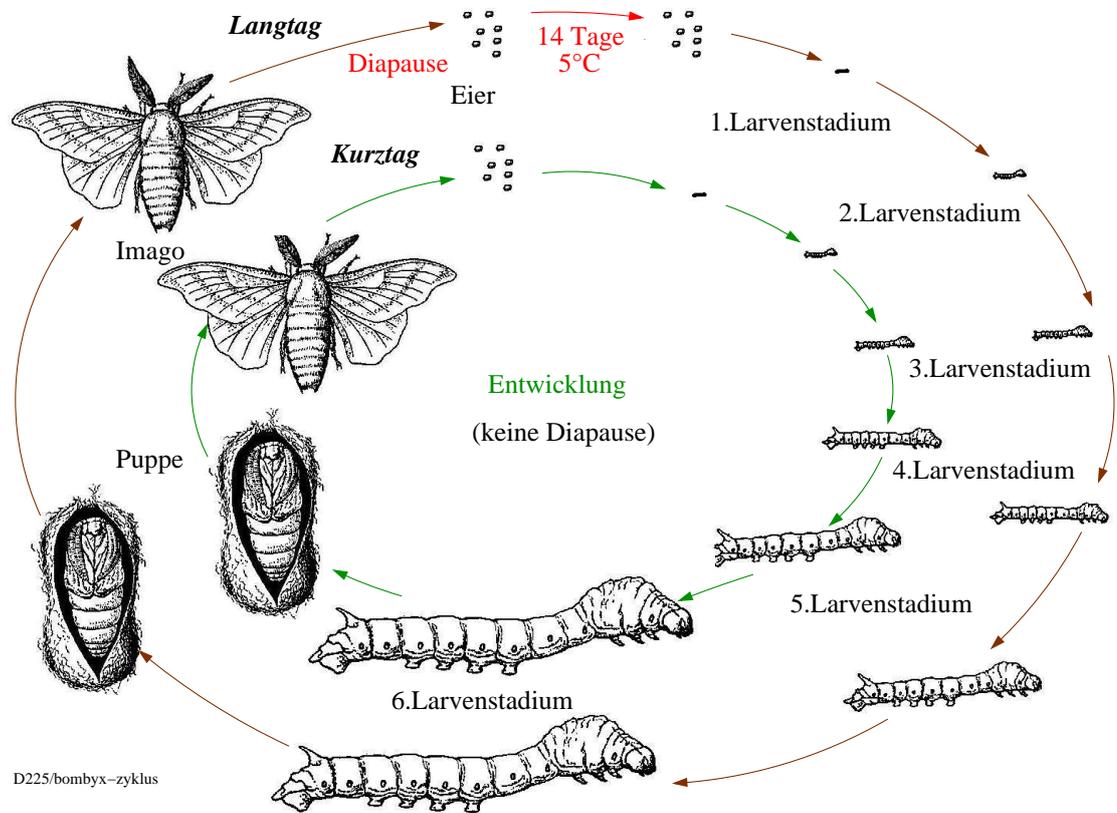


Abbildung 3.18: Die Weibchen des Seidenspinners legen im Kurztag Eier ab, die sich ohne Diapause entwickeln (innerer Kreis in der Abbildung). Aus den Eiern schlüpfen Larven, die sich vier mal häuten. Nach der letzten Häutung verpuppen sich die Tiere in einem aus Seide gesponnenen Kokon. Im Langtag entwickeln sich Weibchen, die Diapause-Eier produzieren (äußerer Kreis in der Abbildung). Sie überdauern den Winter. Diapause tritt in einem bestimmten Embryonalstadium auf. Damit sich die Embryonen weiterentwickeln, müssen sie für zwölf bis vierzehn Tage auf mindestens 5⁰ C abgekühlt werden. Das setzt eine Art 'Weckeruhr' in Gang, die bei höherer Temperatur die Diapause beendet. Die Tiere entwickeln sich über die verschiedenen Larvenstadien und über das Puppenstadium zum Falter weiter. Nach *Isobe and Goto (1980)*

3.3 Wie die Seidenspinner-Babies über den Winter kommen

Der Lebenszyklus der Tiere und die photoperiodische Steuerung der Diapause sind in Abbildung 3.18 dargestellt. Bei *Bombyx mori* findet die Diapause im Eistadium statt. Im Gegensatz zu vielen anderen Insekten mit Diapause sind die Seidenspinner Langtag-Tiere: Die Weibchen legen im Frühjahr, also in Kurztagen, Eier ab. Sie entwickeln sich ohne Diapause. Weibchen im Sommer, also in Langtagen, legen hingegen Diapause-Eier ab (Meenal et al. (1994)). Das photoperiodische Signal *Langtag* wird vom Muttertier wahrgenommen. Die Diapause beginnt in der Mitte der Embryonalentwicklung (*Blastokinese*), wenn das Ei in der Eihülle sich zu einer Art Baby-Larve entwickelt hat. Während der Diapause findet keine Zellteilung statt. Die Entwicklung wird so lange gestoppt, bis die Umgebungstemperatur für mindestens 14 Tage auf 5°C abgesunken ist. Die niedrige Temperatur beendet die Diapause. Wenn die Temperaturen wieder günstig werden, schlüpft der Embryo aus dem Ei. Verschiedene Larvenstadien werden durchlaufen, bis schließlich im letzten Stadium ein Kokon gesponnen wird. In ihm wandelt sich dann die Larve in einen Schmetterling um.

Wie beim Kartoffelkäfer hat man auch beim Seidenspinner versucht, herauszubekommen, wie die Diapause zustande kommt.

Zunächst einmal muß die Tageslänge wahrgenommen werden können. Dazu gibt es Licht-empfindliche Zellgruppen im Gehirn. Damit das Licht auch im Puppenkokon gut wahrgenommen werden kann, ist in der Kopfkapsel des Seidenspinners im Puppenstadium ein durchsichtiges Dreieck. Es liegt über den Licht-empfindlichen Zellen (Bounhiol and Moulinier (1965)). Langtag induziert bei *Bombyx mori*-Weibchen in den neurosekretorischen Zellen des Ge-

hirns ein Signal. Es gelangt über Nerven zum Unterschlundganglion. Dort wird ein Diapause-Hormon produziert und ausgeschüttet (Abbildung 3.19). Über die Hämolymphe gelangt es zu den Ovarien und bewirkt, daß die Embryonen in Diapause gehen (Nakagaki et al. (1991)). Das Diapause-Hormon ist eine Substanz aus 24 Aminosäuren und gehört zu den Neuropeptiden³. Da man genau weiß, wie es chemisch aufgebaut ist, konnte man es auch künstlich herstellen. Wird es einem Tier injiziert, geht dieses in Diapause, auch wenn es in Bedingungen lebt, unter denen es eigentlich keine Diapause geben sollte (Kurztag). Damit ist deutlich gezeigt, daß es sich tatsächlich um ein Hormon handelt, welches Diapause bewirkt.

Das Diapause-Hormon wird in zwölf neurosekretorischen Zellen im Unterschlundganglion der Puppen produziert. Die Zellen sind in drei Gruppen angeordnet, liegen auf der Unterseite des Unterschlundganglions und haben Verbindung zum *Corpus cardiacum*. Ein Gen⁴ sorgt dafür, daß das Diapause-Hormon nur im Unterschlundganglion gebildet (*exprimiert*) wird. In anderen Geweben ist es inaktiv. Das Diapause-Hormon aktiviert ein Gen, das für die Produktion von Trehalase verantwortlich ist. Dieses Enzym wird benötigt, um Glykogen zu machen. Glykogen ist eine Art chemischer Speicher für Tiere, so wie es Stärke für Pflanzen ist. Damit sich die Ovarien entwickeln können, muß das Glykogen *abgebaut* werden. Wird also Glykogen *gebildet*, können sich die Ovarien nicht entwickeln und die Tiere bleiben in Diapause.

Die Diapause der Embryonen in den Eiern wird beendet, wenn eine Kälteperiode von unter 5°C mindestens zwölf bis vierzehn Tage einwirkt (Abbildung 3.20) und

³Proteine oder auf deutsch Eiweiße bestehen aus Aminosäuren. Ein Peptid ist ein Eiweiß, das im Gegensatz zu einem Protein aus nur wenigen Aminosäuren aufgebaut ist. Neuropeptide werden in Nervenzellen hergestellt und dienen wie andere Neurotransmitter dazu, Botschaften von einem Nerv zum anderen zu senden

⁴Ein Gen ist eine Region genomischer Abschnitte und entspricht einer Erbinheit

3 Diapause: Wie Insekten überwintern

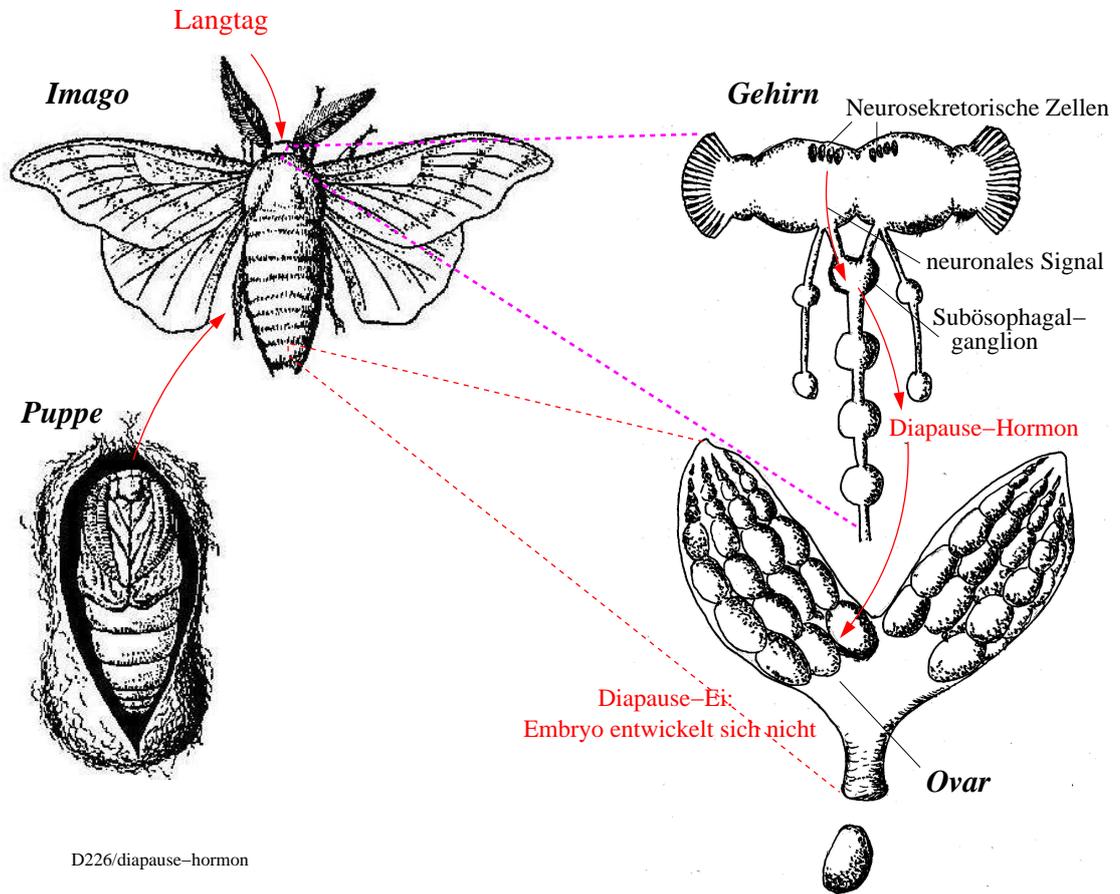


Abbildung 3.19: Durch die Langtage im Sommer werden Weibchen des Seidenspinners (*Bombyx mori*) dazu induziert, Diapause-Eier abzulegen. Das geschieht über neurosekretorische Zellen im Gehirn. Von ihnen gelangt ein Signal über Nervenbahnen zu Zellen im Unterschlundganglion, die Diapause-Hormon produzieren. Über die Hämolymphe gelangt das Diapause-Hormon zum Eierstock (Ovar). Es unterbindet dort die Embryonalentwicklung im Ei (Isobe and Goto (1980))

damit ein Enzym, die Esterase A4, aktiviert. Im Winter gibt es in der Heimat des Seidenspinners normalerweise solche niedrigen Temperaturen am Stück. Der Embryo im Ei kann sich weiter entwickeln, wenn nach der Kälte des Winters im Frühjahr die Temperatur günstig ist. Zellteilungen finden statt, der Embryo wächst und schlüpft schließlich aus der Eihülle.

Wenn die niedrige Temperatur beginnt, wird ein Enzym, die Esterase A4, verändert. Bleibt die Temperatur niedrig, ist das Enzym nach zwölf bis vierzehn Tagen aktiviert. Eine japanische Arbeitsgruppe hat herausgefunden, wie durch die Kälteperiode das Enzym aktiviert werden kann. Esterase A4 ist normalerweise mit einem Peptid verbunden, welches PIN genannt wurde. Durch diese Verbindung wird Esterase A4 inaktiv. Bei niedriger Temperatur wird aber die Verbindung von PIN und Esterase A4 aufgelöst. Das dauert bei 5°C 14 Tage. Beim Übergang zu höheren Temperaturen ändert sich der Zustand der Esterase A4 und sie wird für kurze Zeit aktiv. Glykogen wird jetzt abgebaut und die Embryonen können sich weiterentwickeln.

Wir haben es hier also mit einem molekularen Zeitmesser zu tun, der lange Zeiträume (14 Tage) wie mit einer Stoppuhr mißt. Bei der Diapause des Seidenspinner-Embryos könnte durch die niedrige Temperatur die Stoppuhr in Gang gesetzt werden. Es müssen dann zwölf bis vierzehn kalte Tage kommen, damit genug Esterase A4 von PIN befreit wird. Die Esterase wird dann bei 25°C aktiv und erlaubt den Embryonen, sich weiterzuentwickeln.

3.4 Diapause ist besser als erfrieren

Wir haben in den letzten drei Abschnitten Beispiele für Diapause bei drei Insekten kennengelernt, einer Zuckmücke, dem Kartoffelkäfer und dem Seidenspinner. Bei

ihnen wird die ungünstige Zeit in ihren Entwicklungszeitplan mit eingeplant. Sie können deshalb nicht von einem plötzlichen Kälteeinbruch im Herbst überrascht werden, weil sie schon im sicheren Diapause-Stadium sind.

Manche Insekten müssen aber eine andere Strategie anwenden. Wenn sich nämlich die Umweltbedingungen nicht regelmäßig ändern, versagt die Diapause-Strategie. Diese Tiere müssen direkt mit einem Notfallprogramm auf ungünstige Bedingungen reagieren. Man nennt das dann im Unterschied zur Diapause *Quieszenz* (Ruheperiode). Sie wird beendet, sobald die Bedingungen wieder günstig sind. Das ist wichtig für Insekten, die von ungünstigen Bedingungen überrascht werden, wenn sie sich in einem Entwicklungsstadium befinden, in dem sie nicht wegfliegen oder weglaufen können. Ein Beispiel für Quieszenz bietet die Zuckmücke *Polypedilum vanderplanki* (Abbildung 3.21). Die Larven leben in Wasseransammlungen in Vertiefungen von stark besonnten Felsen in Teilen West- und Ostafrikas (Abbildung 3.22 oben). Während der Trockenzeit verschwindet das Wasser und die Larven trocknen fast völlig aus (Hinton (1953)). Beim Eintrocknen wird der Körper und sein Stoffwechsel so verändert, daß die Tiere in diesem Zustand über viele Jahre überleben können. Man hat im Labor zeigen können, daß sie dabei alle möglichen brutalen Behandlungen wie kurze Erhitzung auf etwas über 100°C, flüssiges Helium, einen Tag absoluten Alkohol, eine Woche reines Glycerol ertragen. So viel zur Quieszenz. Sie beginnt erst, wenn die Bedingungen ungünstig werden, wenn also im Fall dieser afrikanischen Zuckmücke das Wasser in der Felsvertiefung austrocknet.

Im Gegensatz zur Quieszenz beginnt die *Diapause* schon, bevor die Umweltbedin-

3 Diapause: Wie Insekten überwintern

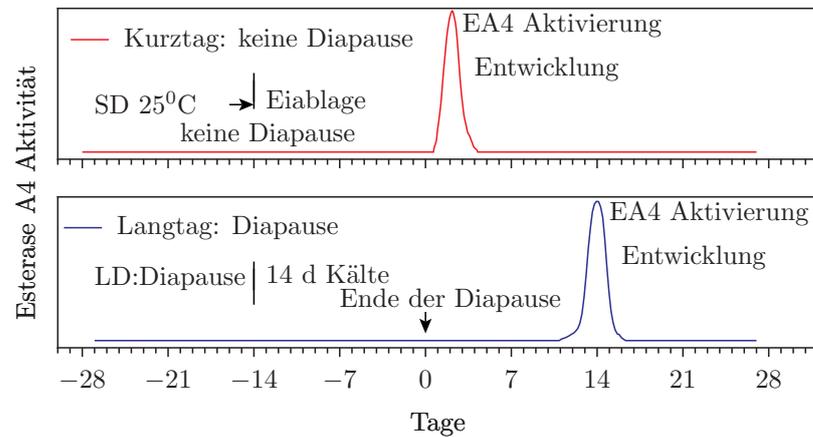


Abbildung 3.20: Oben: Im Kurztag werden von Riesenseidenspinner-Weibchen Eier abgelegt, deren Embryonen sich ohne Diapause weiterentwickeln. Sie brauchen dazu in einem bestimmten Stadium ein aktives Enzym, die Esterase A4 (rote Kurve oben). Sie entwickeln sich bei 25°C über die Larvenstadien zum Adulttier (Pfeil).

Unten: Im Langtag ist die Esterase A4 nicht aktiv, weil sie mit einem Peptid PIN verbunden ist. Deshalb bleiben die Embryonen in einem bestimmten Stadium stehen und durchlaufen eine Diapause (untere Kurve, Tage -28 bis -14). Es wird eine Kälteperiode von mindestens 5°C benötigt (untere Kurve, Tage -14 bis 0), damit sich das PIN-Peptid von der Esterase A4 lösen kann. Bei günstiger Temperatur (zum Beispiel 25°C) wird die Esterase A4 für eine kurze Zeit aktiviert und die Diapause damit beendet. Die Embryonen können sich weiterentwickeln. Die Larven schlüpfen 14 Tage nach Ende der niedrigen Temperatur-Periode. Das geschieht nicht nur im lebenden Tier, sondern auch im Reagenzglas, in dem sich PIN und die Esterase A4 befindet und zunächst gekühlt und danach in höhere Temperatur gebracht werden. Die Esterase EA4 ist also zusammen mit dem PIN Peptid ein molekularer Zeitmesser und Wecker, der den Embryo aus seinem Diapause-Schlaf weckt. Nach [Kai et al. \(1995\)](#)

3.4 Diapause ist besser als erfrieren

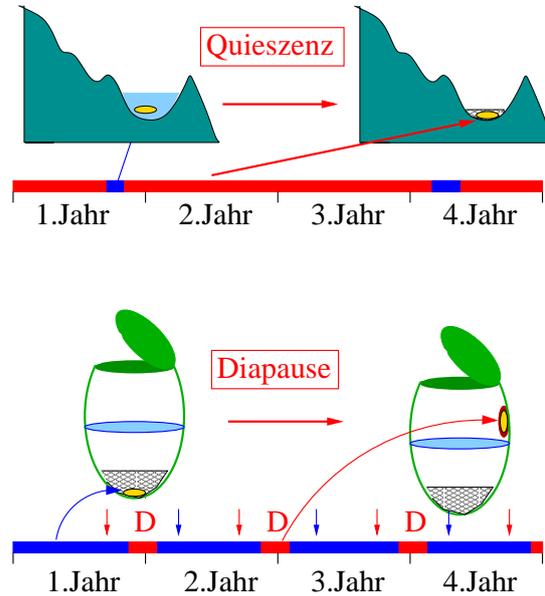


Abbildung 3.22: Oberes Beispiel: Quieszenz bei der afrikanischen Zuckmücken-Larve *Polypedilum*. Sie lebt in Wasser-gefüllten Felsvertiefungen (links). Trocknet das Wasser aus, tritt bei den Larven Quieszenz auf (rechts): Trockenheit kann für längere Zeit ohne Schaden überdauert werden. Bei der Quieszenz reagieren Insekten direkt auf ungünstige Bedingungen der Umwelt, die nicht vorausgesehen werden können, weil sie irgendwann unregelmäßig auftreten und auch lange anhalten können. Die Zeitachse zeigt in vier Jahren zweimal Regen (blau), einmal im Herbst, zwei Jahre später im Frühjahr.

Unteres Beispiel: Diapause bei Kannenpflanzen-Zuckmücken. Sie leben in Wasseransammlung eines Kannenblattes. Im Sommer entwickeln sich die Tiere ohne Ruhepause über Larven und Puppen zu einem erwachsenen Tier, das wieder Eier ablegt (links). Im Herbst (rechts) wird Diapause durch Umwelt-Faktoren (Tage werden kürzer) induziert. Kurztage kündigen zwar die ungünstigen Bedingungen an (Winter kommt bald), sind aber selbst nicht direkt schädlich sind. Die Zeitachse zeigt den regelmäßigen Winter (roter Balken) in jedem der vier Jahre und den regelmäßigen Anfang der Diapause im Herbst (roter Pfeil) und das ebenso regelmäßige Ende (blauer Pfeil) im Frühjahr jedes Jahres

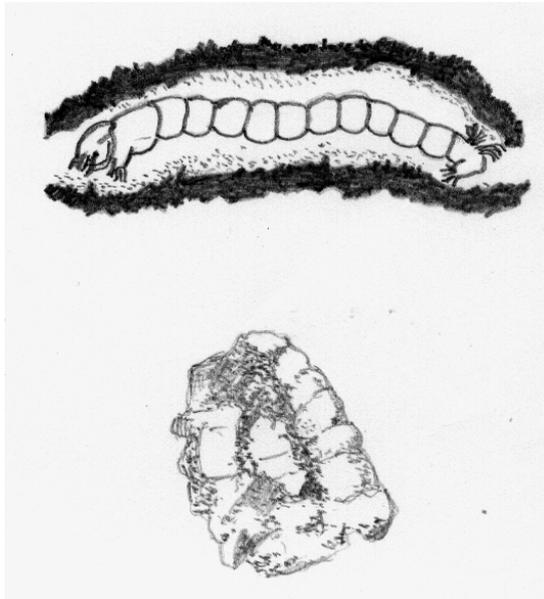


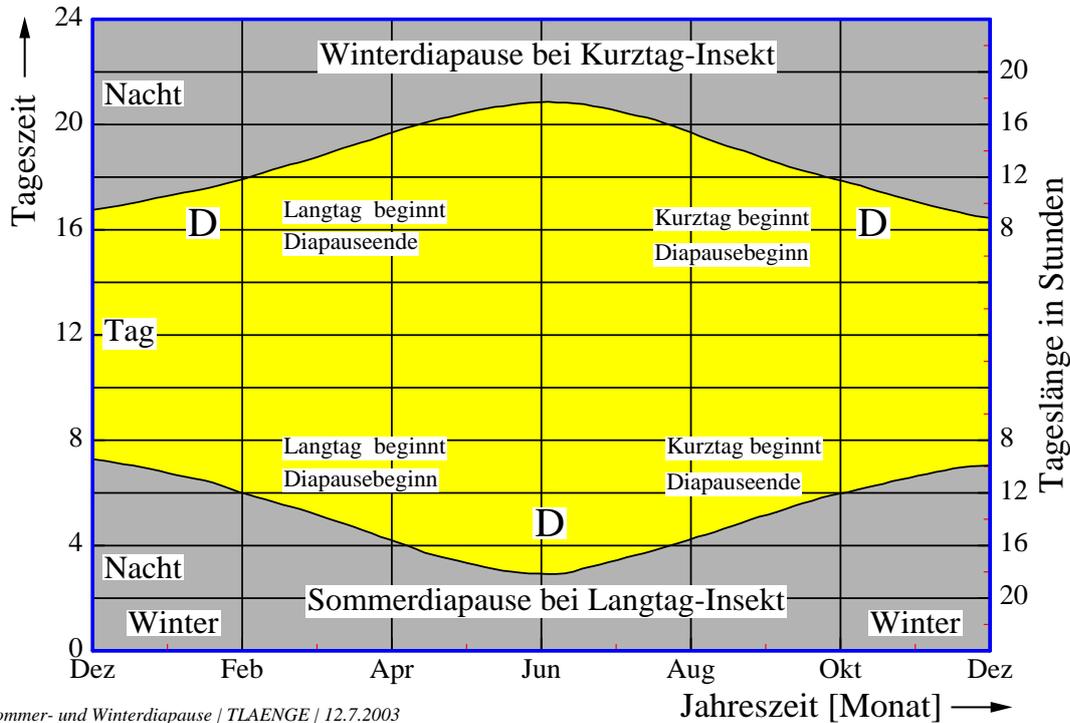
Abbildung 3.21: Die Larven der afrikanischen Zuckmücke *Polypedilum vanderplanki* leben in Röhren in Wasserpfützen in Vertiefungen von Felsen. Während der Trockenzeit verschwindet das Wasser und die Larven trocknen fast völlig aus (unten). Beim Eintrocknen wird der Körper und sein Stoffwechsel so verändert, daß die Tiere in diesem Zustand über viele Jahre überleben können (Quieszenz). Sie ertragen dabei alle möglichen brutalen Behandlungen wie kurze Erhitzung auf etwas über 100°C , flüssiges Helium, einen Tag absoluten Alkohol, eine Woche reines Glycerol. Wenn es regnet, können die Larven in ganz kurzer Zeit wieder ins aktive Leben zurückkehren (oben). Vom Autor gezeichnet nach einer Skizze (oben) und Aufnahme (unten) von Takashi Okuda, Ibaraki (Japan)

gungen ungünstig werden. Und die Diapause endet oft erst, nachdem die Umweltbedingungen schon eine Weile günstig geworden sind (Abbildung 3.22 unten).

In Gebieten der gemäßigten und höheren geographischen Breiten sind die Winter für die Entwicklung von Insekten ungünstig. Viele von ihnen gehen deshalb in Winterdiapause (Abbildung 3.23). In anderen Gebieten der Erde ist dagegen Hitze und Trockenheit ein Problem. Das gilt beispielsweise für Wüsten. Hier gehen Insekten oft in Sommerdiapause. Die photoperiodischen Bedingungen, die zur Winterdiapause führen, sind Kurztage, die zur Sommerdiapause führen, Langtage (Saunders (1982)). Zwar gibt es eine ganze Reihe von Umweltfaktoren wie Luftfeuchtigkeit, Temperatur und Qualität des Futters, die ungünstige Jahreszeiten ankündigen. Aber die Photoperiode ist der zuverlässigste und genaueste Informant und wird deshalb auch von vielen Insekten als Jahreskalender benutzt. Bereits 10 bis 15 Minuten Unterschied in der Tageslänge kann darüber entscheiden, ob Diapause eintritt oder die Entwicklung weitergeht. Nur, wenn kein Licht zum Insekt dringen kann, wie es bei den Blattschneiderbienen der Fall ist (Seite 37), wird statt der Tageslänge die Länge der niedrigen Temperatur des Tages gemessen.

Was muß nun ein Insekt können, damit es zur richtigen Zeit des Jahres in den Diapause-Zustand gehen kann? Stellen wir uns also für einen Augenblick vor, wir wären ein Insekt. Um die Jahreszeit zu erkennen, brauchen wir einen Kalender. Dazu eignet sich die Länge der täglichen Lichtzeit, denn die ändert sich ja mit der Jahreszeit gesetzmäßig. Dieser Kalender ist zunächst außerhalb von uns. Wir müssen ihn aber erkennen. Da es Licht ist, brauchen wir also Augen dafür. Die melden also am Morgen, wenn das Licht hell genug ist (bür-

3.4 Diapause ist besser als erfrieren



Sommer- und Winterdiapause | TLAENGE | 12.7.2003

Abbildung 3.23: Im Winter können sich viele Insekten nicht entwickeln. Deshalb findet man hier Winterdiapause (D). Sie beginnt im Herbst und endet im Frühjahr. Die Insekten nennt man Langtag-Insekten, weil sie im Langtag aktiv sind und sich entwickeln (obere Beschriftungen). In manchen Gebieten der Erde ist dagegen Trockenheit der begrenzende Faktor (untere Beschriftungen). Das gilt beispielsweise für Wüstengebiete. Hier findet man häufig Sommerdiapause (D). Sie beginnt im Sommer und endet im Herbst, wenn die Trockenzeit zu Ende geht. Die Tiere, die eine Sommerdiapause haben, nennt man Kurztagtiere, weil sie im Kurztag (am Ende und Anfang des Jahres) aktiv sind und sich entwickeln

gerliche Dämmerung, Abbildung 3.9), den Anfang der Lichtperiode, und am Abend, wenn es dunkel geworden ist, das Ende der Lichtperiode. Um zu wissen, wie lang die Lichtperiode ist, brauchen wir auch eine Uhr. Mit ihr können wir feststellen, ob die Lichtperiode kurz genug ist, sodaß es Zeit ist, die Diapause einzuleiten.⁵ Wir würden uns aber nicht auf nur *einen* photoperiodisch wirksamen Tag beschränken. Es ist sicherer, die Diapause einzuleiten, wenn wir *mehrere* Kurztage hintereinander gesehen und gemessen haben. Wir brauchen also auch noch einen Zähler, der die Tage aufsummiert, an denen die Tageslänge kurz war. Sind genug Kurztage gezählt, muß ein Schalter umgelegt werden, der jetzt dafür sorgt, daß die Entwicklung gestoppt und die Diapause eingeleitet wird (Abbildung 3.24).

Alle diese Vorrichtungen, photoperiodische Augen (Lichtrezeptoren), ein Meßsystem (circadiane Uhr), ein photoperiodischer Zähler und ein Schalter (Hormonsystem) befinden sich bei Insekten im Gehirn. Lichtrezeptoren empfangen die photoperiodischen Signale und unterscheiden Licht von Dunkelheit. Die Länge der Nacht (die Tageslänge wird selten verwendet) wird durch ein Meßsystem bestimmt, das dafür eine circadiane Uhr benutzt. Wenn der photoperiodische Zähler die photoperiodisch wirkenden Zyklen aufsummiert hat und genügend photoperiodisch wirksame Tage zusammengekommen sind, werden die Infor-

mationen an ein Zentrum geleitet. Es verarbeitet die integrierte Information und kontrolliert über einen photoperiodischen Schalter die Ereignisse an den Zielorganen, die für den Beginn der Diapause nötig sind.

Diapause kann in allen Stadien eines Insekts auftreten, also im Ei-, Larven-, Puppen- und Adultstadium (zu den Stadien der Entwicklung eines Insekts siehe Abbildung 2.31). Sie ist aber spezifisch für die einzelnen Arten. Jede Art hat ein Programm in seinem Erbgut, mit dem festgelegt wird, in welchem Stadium die Diapause eintritt. Vorher muß aber die Diapause durch die Tageslänge (*photoperiodisch*) induziert werden. Meistens ist das photoperiodisch empfindliche Stadium vor dem Stadium, in dem die Diapause stattfindet. Tritt die Diapause im letzten Larvenstadium auf, werden oft schon junge Larvenstadien photoperiodisch induziert. Beim Seidenspinner *Bombyx mori* sind Ei und erstes Larvenstadium photoperiodisch empfindlich. Beim Riesenseidenspinner *Philo-samia cynthia* sind die Larven im 4. und 5. Stadium auf Kurztag empfindlich.

Nur in wenigen Fällen wird die Diapause auch photoperiodisch *beendet*. So ist es beim Riesenseidenspinner *Antheraea pernyi* (Abbildung 3.25). Die Diapause wird mit den gleichen kritischen Tageslängen induziert *und* beendet (Abbildung 3.26). Normalerweise sind jedoch andere Bedingungen wie zum Beispiel eine bestimmte Zeit niedriger Temperaturen (wie beim Seidenspinner, Seite 59) oder innere Vorgänge nötig, um die Diapause zu beenden.

Während der Diapause ist der Stoffwechsel niedrig, der Wassergehalt gering und das Verhalten geändert. Es werden weder Spermien noch Eier gebildet.

Bei Insekten, die für ihre Entwicklung vom Ei zum erwachsenen Tier ein Jahr oder

⁵Bei der kritischen Tageslänge wird die Hälfte einer Tierpopulation photoperiodisch induziert. Im Fall der Diapause-Induktion des Maiszünslers sind das 14.2 Stunden (Abbildung 3.26). Bei längeren Lichtperioden würden weniger oder keine, bei kürzeren mehr oder alle Tiere in den Diapausezustand übergehen. Die Diapause wird beim Maiszünsler beendet, wenn die kritische Tageslänge wie bei der Induktion 14.2 Stunden erreicht oder überschreitet.

3.4 Diapause ist besser als erfrieren

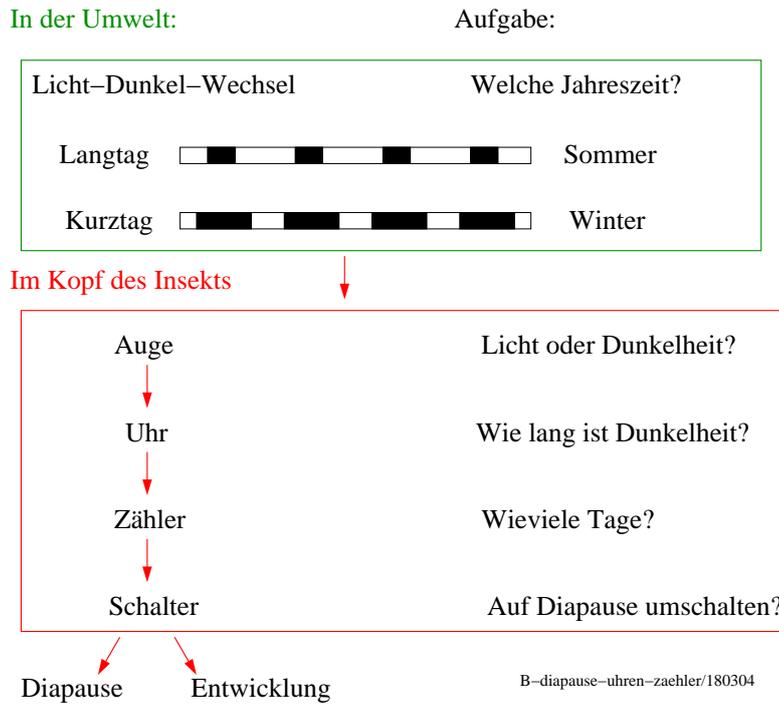
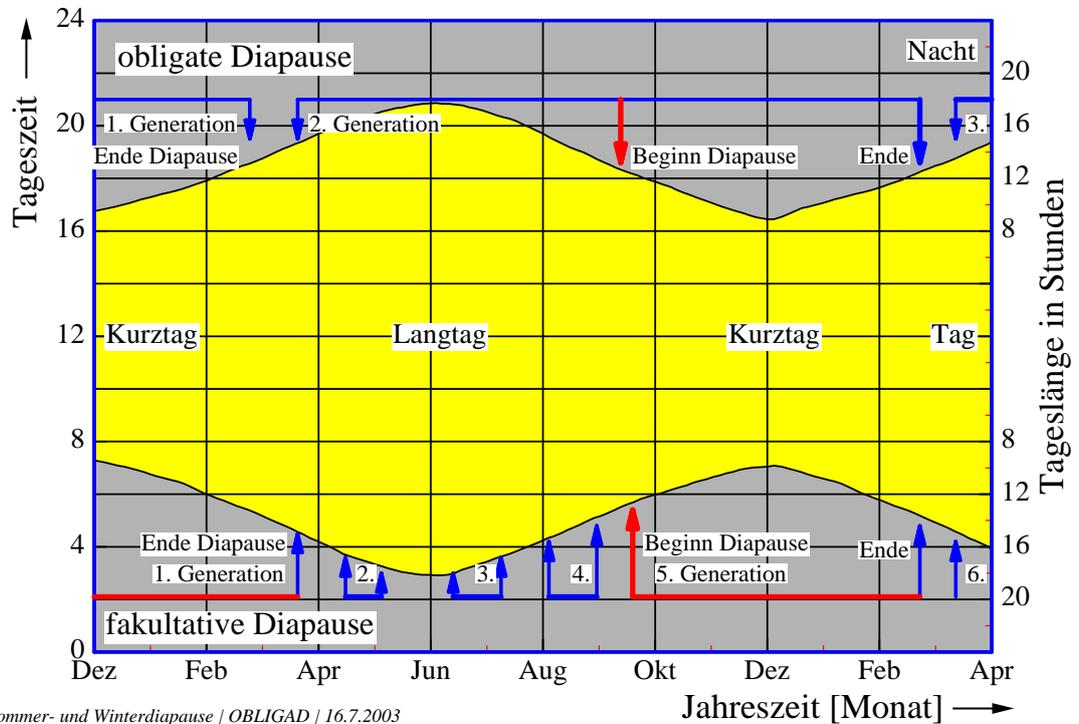


Abbildung 3.24: Um die Diapause photoperiodisch zu steuern, brauchen die Tiere: Augen, mit denen sie die Länge der Lichtperiode sehen können, eine Uhr, um die Tageslänge zu messen, einen photoperiodischen Zähler, der die Tage aufsummiert, an denen die Tageslänge so kurz (bei Kurztagstieren) oder lang (bei Langtagstieren) ist, daß Diapause induziert wird, und einen Schalter, der dafür sorgt, daß die Entwicklung gestoppt wird und die Diapause eingeleitet wird. Alle diese Vorrichtungen befinden sich bei Insekten im Gehirn

3 Diapause: Wie Insekten überwintern



Sommer- und Winterdiapause | OBLIGAD | 16.7.2003

Abbildung 3.27: Obligate Diapause gibt es bei Insekten, die nur eine Generation in einem Jahr (oder in einigen Jahren) in einem bestimmten Entwicklungsstadium haben (oberer Teil der Abbildung). Man nennt sie univoltine Arten. Im gezeigten Beispiel hat die 1. Generation (die Eltern) die Diapause Ende Februar beendet (1. blauer Pfeil). Die Eier werden im März gelegt (2. blauer Pfeil). Die zweite Generation (Kinder) entwickeln sich langsam über das Jahr hin und gehen im September in Diapause (roter Pfeil). Sie ist Ende Februar (3. blauer Pfeil) beendet. Bei multivoltinen Arten mit mehreren Generationen pro Jahr (unterer Teil der Abbildung) ist die Diapause fakultativ: Es gibt mehrere Generationen pro Jahr (blaue Pfeile) und die Diapause tritt nur in der Generation ein, in der die äußeren Bedingungen die Diapause induzieren (zum Beispiel Kurztag im Herbst, roter Pfeil, 5. Generation). In der Abbildung ist die Länge der Lichtperiode im Verlauf des Jahres gelb gefärbt (Tag), die Länge der Dunkelperiode grau (Nacht)

3.4 Diapause ist besser als erfrieren



Abbildung 3.25: Puppe eines Riesenseidenspinners *Antheraea pernyi* im Kokon, der hier aufgeschnitten ist (oben), mit Licht-Fenster in der Kutikula über dem Gehirn (unten) und der letzten Larvenhaut oben links. Die Kutikula der Puppe ist dunkel gefärbt und läßt nur wenig Licht durch. Das helle Fenster über den neurosekretorischen Zellen des Gehirns hilft dem ab

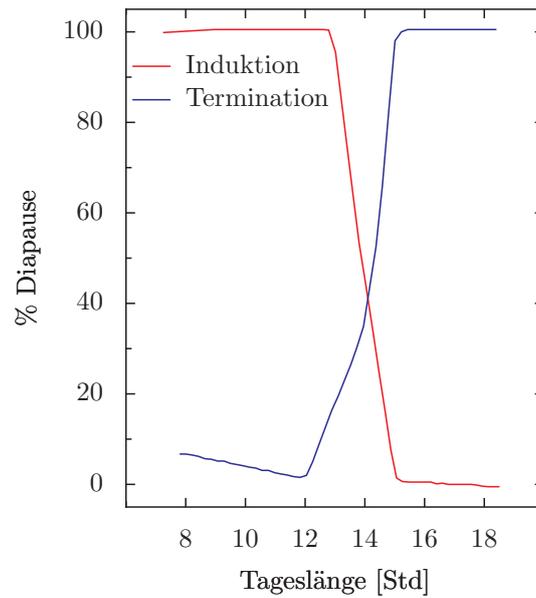


Abbildung 3.26: Der Riesenseidenspinner *Antheraea pernyi* beginnt im Herbst, wenn die Tage kürzer werden, eine Diapause. Dieses Ruhestadium findet im Puppenstadium statt (siehe Abbildung 3.25). Die rote Kurve zeigt, bei welchen Tageslängen die Diapause induziert wird. In Tagen mit 16 Stunden Licht und 8 Stunden Dunkelheit (Sommer) gibt es keine Diapause (rote Kurve bei 0%), in Tagen mit 12 Stunden Licht und 12 Stunden Dunkelheit (Mitte September) wird bei allen Tieren Diapause induziert (rote Kurve bei 100%). Im Frühjahr, wenn die Tage länger werden, wird die Diapause der Tiere beendet (blaue Kurve). Bei Tagen mit 14 Stunden Licht und 10 Stunden Dunkelheit spiegeln sich die rote und blaue Kurve. Die kritischen Tageslängen (bei der etwa die Hälfte der Tiere photoperiodisch reagieren) für Induktion der Diapause und für das Ende der Diapause sind dann gleich. Photoperiodisch empfindlich sind die letzten Larvenstadien und das Puppenstadium. Nach [Saunders \(2002\)](#), [Williams and Adkisson \(1964\)](#)

3 Diapause: Wie Insekten überwintern

sogar mehrere Jahre brauchen (*univoltine* Arten), findet die Diapause bei jedem Tier immer in einem bestimmten Stadium statt. Man nennt diese Diapause *obligat*. Bei *multivoltinen* Arten mit mehreren Generationen pro Jahr ist die Diapause *fakultativ*: Sie tritt nur in der Generation ein, in der die äußeren Bedingungen die Diapause induzieren (zum Beispiel Kurztag im Herbst, Abbildung 3.27). Die anderen Generationen entwickeln sich ohne Diapause. Bei einigen Insekten wie zum Beispiel *Bombyx mori* gibt es Stämme mit obligatorischer Diapause und andere mit fakultativer Diapause (Isobe and Goto (1980)).

3.4.1 In Gebieten der Erde mit frühem Winter beginnt die Diapause früher

Die ungünstigen Bedingungen beginnen in den verschiedenen Gebieten zu unterschiedlichen Zeiten. In den mehr Polwärts gelegenen Gebieten fangen sie in der Regel früher im Jahr an. Die Tageslängen sind also unterschiedlich. Deshalb finden wir bei Stämmen einer Art aus verschiedenen geographischen Breiten Unterschiede in der kritischen Tageslänge, bei der die Diapause induziert wird. Bei verschiedenen geographischen Rassen des Bärenspinners *Acronycta rumicis* (Abbildung 3.28) sind die Unterschiede in der kritischen Photoperiode allmählich. Beim Kohlweisling *Pieris brassicae* dagegen gibt es nur zwei geographische Rassen (Abbildung 3.28, Danilevskii (1965)).

3.4.2 Diapause-Augen

Um die Tageslänge zu messen, sind Augen oder andere Lichtempfindliche Einrichtungen (*Lichtrezeptoren*) nötig. Ihre photoperiodische Empfindlichkeit beginnt meistens

während der Dämmerung bei Werten von 10 bis 100 Lux. Auf schwächeres Licht reagieren sie nicht. In diesem Bereich ändert sich die Lichtintensität im Freien am stärksten (Abbildung 3.16). Die Photorezeptoren können jedoch unterschiedlich stark vom Außenlicht abgeschirmt sein. Sind die Tiere zur Zeit, in der sie photoperiodisch empfindlich sind, zum Beispiel in einem Kokon, sind sie schon durch schwächeres Licht erregbar.

Als photoperiodische Lichtrezeptoren kommen die Fazettenaugen, die Stirnaugen (*Ozellen*) und Lichtempfindliche Strukturen des Gehirns in Frage. Welche tatsächlich verwendet werden, ist bei den verschiedenen Insekten mit Diapause unterschiedlich (Abbildung 3.29). Verschiedene Farben des Lichtes können unterschiedlich stark wirken.

3.4.3 Diapause-Uhren

Nachdem vom Insekt der photoperiodische Reiz wahrgenommen wurde, muß eine Uhr die Tageslänge messen. Je nachdem, ob die Tageslänge unterhalb oder oberhalb eines kritischen Wertes liegt, entwickelt sich das Insekt oder es geht in den Diapausezustand über.

Wenn ein Wissenschaftler etwas untersucht, was ziemlich kompliziert ist, macht er sich oft ein Modell. Man sagt auch, er stellt eine Hypothese auf. Ein Detektiv würde wahrscheinlich auch Hypothesen aufstellen, wenn er den Fall, den er untersucht, lösen will. Er überlegt sich, wie der Diebstahl stattgefunden haben könnte und wer wohl der Dieb ist. Mit dem Modell kann man dann die Situation (Diebstahl oder Diapause) durchspielen und dabei nachsehen, ob auch alles stimmt. Wenn es Widersprüche gibt (der vermutete Dieb war zur Zeit des Diebstahls garnicht an

3.4 Diapause ist besser als erfrieren

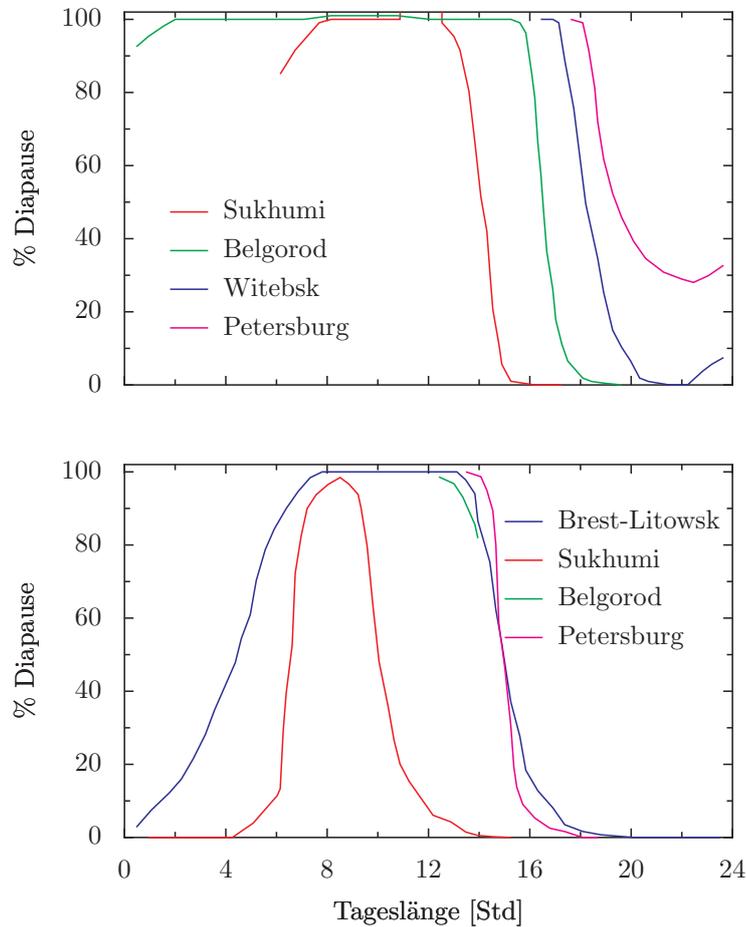


Abbildung 3.28: Geographische Rassen vom Bärenspinner *Acronycta rumicis* (oben, Petersburg hellblau 60°N, Witebsk dunkelblau 55°N, Belgorod grün 50°N, Sukhumi rot 43°N) und dem Kohlweisling *Pieris brassicae* (unten, Petersburg hellblau 60°N, Brest-Litowsk dunkelblau 52°N, Belgorod grün 50°N, Sukhumi rot 43°N) von verschiedenen geographischen Breiten in Russland. Prozent Diapause als Funktion der Tageslänge. Nach [Danilevskii \(1965\)](#). *Acronycta*-georassen

3 Diapause: Wie Insekten überwintern

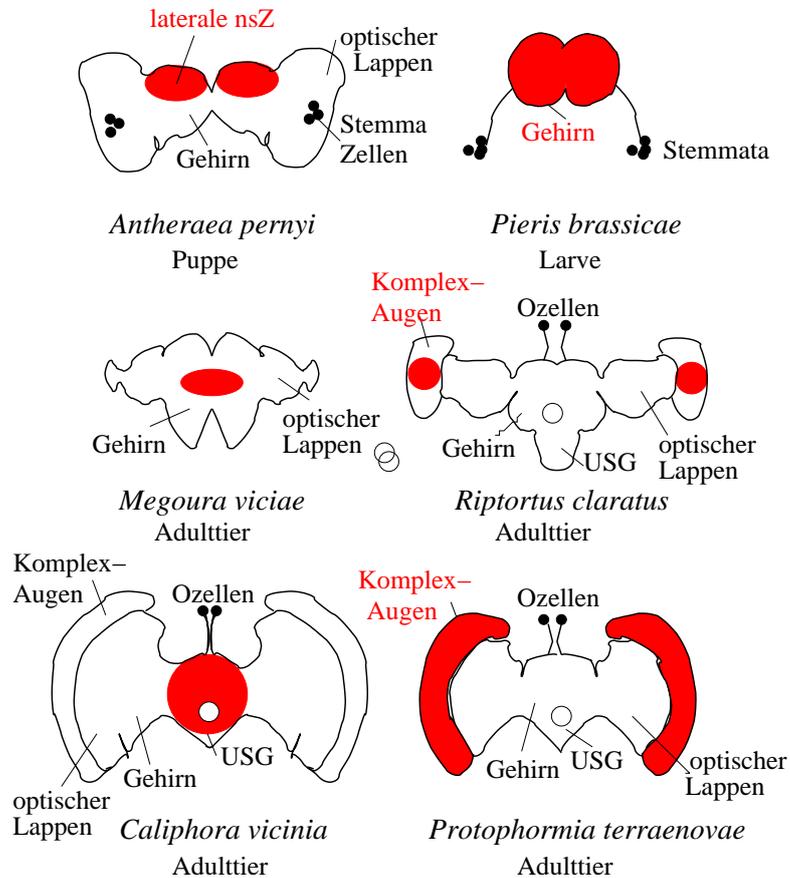


Abbildung 3.29: Photoperiodische Rezeptoren wurden in den rot markierten Gebieten der sechs Arthropoden lokalisiert (Frontalansicht des Gehirns, der optischen Lappen und der Augen). Oben links: Riesenseidenspinner *Antheraea pernyi*. Lichtrezeptoren sind die seitlichen neurosekretorischen Zellen (*laterale nsZ*, rot). Oben rechts: Kohlweisling *Pieris brassicae*. Gehirn empfindlich. Mitte links: Blattlaus *Megoura viciae*. Gehirn empfindlich. Mitte rechts: *Riptortus claratus*. Komplexaugen für photoperiodische wirkendes Licht empfindlich. Unten links: Fliege *Caliphora vicina* hat im Zentralen Teil des Gehirns photoperiodische Rezeptoren. Unten rechts: Fliege *Protophormia terraenovae* ist mit den Komplexaugen empfindlich auf photoperiodisch wirkendes Licht. Nach Numata et al. (1997)

dem Ort), muß das Modell geändert werden. Gute Detektive und Wissenschaftler arbeiten nicht nur mit einer, sondern mit mehreren Hypothesen, weil sie dann den Fall schneller klären können.

Für die Uhren, die die Tageslänge bei der photoperiodischen Induktion der Diapause messen, wurden verschiedene Modelle vorgeschlagen. Eins davon stammt von **Lewis and Saunders (1987)**. Es ist besonders interessant, weil es eine Uhr als Rückkopplungsmodell darstellt (Abbildung 3.30) und gleichzeitig auch die Zahl der Zyklen berücksichtigt, die nötig sind, um die Diapause zu induzieren. Nach diesem Modell würde ohne Licht die Schwingung ausdämpfen. Mit Licht erhöht sich die Konzentration der Substanz X, während ständig ein Teil der Substanz verloren geht. Wird das Licht nicht dauernd gegeben, sondern zum Beispiel 8 Stunden pro Tag, bekommt die gedämpfte Kurve jeden Tag einen Kick. Kommt der Kick zur richtigen Zeit (das hängt von der Länge der Lichtperiode ab), wird aus der gedämpften Kurve eine ungedämpfte (obere blaue Kurve). Jetzt ist jeden Tag die Kurve über der waagerechten Linie. Während dieser Zeit wird aber X gemacht, sodaß es sich anreichern kann und nach einer gewissen Zahl von Tagen genügend vorhanden ist, um die Diapause zu bewerkstelligen (Abbildung 3.31).

Bei dem Faktor X kann es sich um einen Stoff handeln, der je nach der photoperiodischen Behandlung die Reaktion aktiv *fördert*, die den Schalter umlegt, sodaß es zur Diapause kommt. Es könnte sich aber auch um einen Stoff handeln, der je nach der photoperiodischen Behandlung die Reaktion *hemmt*. Beides wurde bei der Diapause verschiedener Insekten gefunden und in beiden Fällen sind neurosekretorische Zellen beteiligt. Danach wird ein Mechanismus wirksam, der die Signale in Reaktionen um-

setzt, die schließlich zur Diapause führen.

3.4.4 Diapause-Zähler

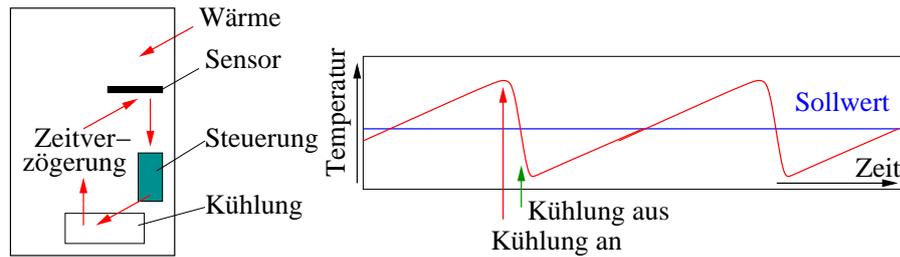
In manchen Fällen genügt zur Induktion der Diapause ein einziger photoperiodisch wirksamer Tag wie beispielsweise bei *Chaoborus americanus* (**Bradshaw (1969)**). Meistens sind jedoch mehrere *induktive Zyklen* nötig. Wie viele Zyklen nötig sind, hängt nicht von der Umgebungstemperatur ab. Es werden also bei 15°C und bei 20°C gleich viel Zyklen benötigt, um die Diapause in Gang zu setzen.

Wie der Diapause-Zähler arbeitet, kann man an einer Schlupfwespe (*Nasonia vitripennis*) gut erkennen. Diese Schlupfwespe legt ihre Eier in die Puppen von Fliegen. Sie schlüpfen und fressen die Fliege in der Puppe auf. Im Herbst, wenn die Tage kürzer werden, legt das Muttertier Eier ab, die sich nicht mehr weiter entwickeln, sondern in Diapause gehen (Abbildung 3.32). Da diese Schlupfwespen ihre Eier täglich ablegen, kann man sie sammeln und einfach warten, ob aus ihnen neue Schlupfwespen entstehen oder ob sie sich nicht weiter entwickeln, weil sie in Diapause sind. Man kann auf diese Weise sehen, wie viele Kurztage nötig sind, damit alle Nachkommen in Diapause gehen (Abbildung 3.33).

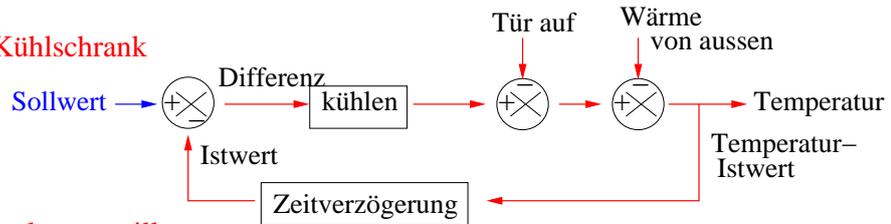
3.4.5 Was passiert vor, während und nach der Diapause in den Insekten?

Damit die Diapause vor den Unbilden der Witterung wirklich schützt, muß im Körper der Insekten einiges passieren. Der Stoffwechsel paßt sich an die ungünstigen Bedingungen in der Umwelt an. So dürfen die Körperzellen im Winter nicht einfrieren, weil sie sonst zerstört würden. Deshalb geben die Insekten Substanzen wie Glyce-

Schema Kühlschranks



Modell Kühlschranks



Rückkopplungsoszillator

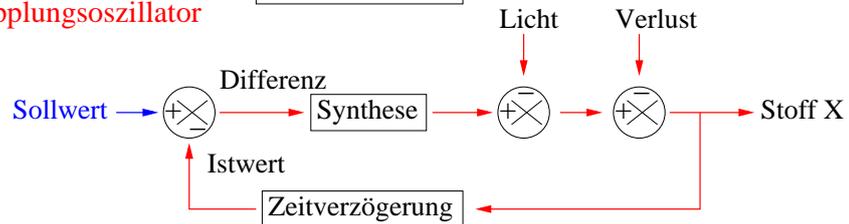


Abbildung 3.30: Modell eines Kühlschranks und der photoperiodischen Zeitmessung mit einem Rückkopplungs-Oszillator (Uhr). Links: Schema eines Kühlschranks. Ein Temperaturfühler (Sensor) stellt fest, daß die Temperatur im Kühlschrank höher als 6°C ist. Da der Sollwert mit Hilfe der Steuerung auf 6°C eingestellt war, wird der Kompressor in Gang gesetzt und der Kühlschrank gekühlt. Es dauert aber eine gewisse Zeit (Zeitverzögerung), bis der Sollwert erreicht ist und meistens geht dann die Temperatur auch noch etwas tiefer als der Sollwert. Die rote Kurve oben rechts zeigt den Temperaturverlauf mit Anstieg der Temperatur, Kühlung an (roter Pfeil), Kühlung aus (grüner Pfeil). Das ganze wiederholt sich periodisch. Mitte: Ein Modell für den Kühlschrank. Der Sollwert (6°C) der Temperatur im Kühlschrank wird mit dem Ist-Wert verglichen. Gibt es eine positive Differenz (zum Beispiel 8°C), wird gekühlt. Die Temperatur sinkt und wird, mit Zeitverzögerung, wieder mit dem Sollwert verglichen, bis kein Unterschied mehr da ist. Dann hört die Kühlung auf. Weil aber der Kühlschrank nicht ideal isoliert ist, kommt Wärme hinein und die Temperatur steigt. Der Vorgang wiederholt sich und führt zu Schwingungen, wie wir sie schon oben rechts in der Abbildung sahen. Wird die Tür des Kühlschranks geöffnet, kommt zusätzlich Wärme hinein und die Kurve würde sich verschieben (nicht gezeigt). Unten: Modell eines Oszillators (einer Uhr), bei dem die Menge einer Substanz X mit einem Sollwert verglichen wird. Ist der Istwert geringer als der Sollwert, wird mehr von X synthetisiert. Weil dauernd etwas X verloren geht (Verlust), und weil die Rückkopplung zum Sollwert zeitverzögert ist, kommt es zu Schwingungen. Wie Licht wirkt, ist im Text erklärt. Es ist mit dem Öffnen der Tür des Kühlschranks vergleichbar. Nach [Lewis and Saunders \(1987\)](#), [Saunders and Lewis \(1987a\)](#), [Saunders and Lewis \(1987b\)](#)

3.4 Diapause ist besser als erfrieren

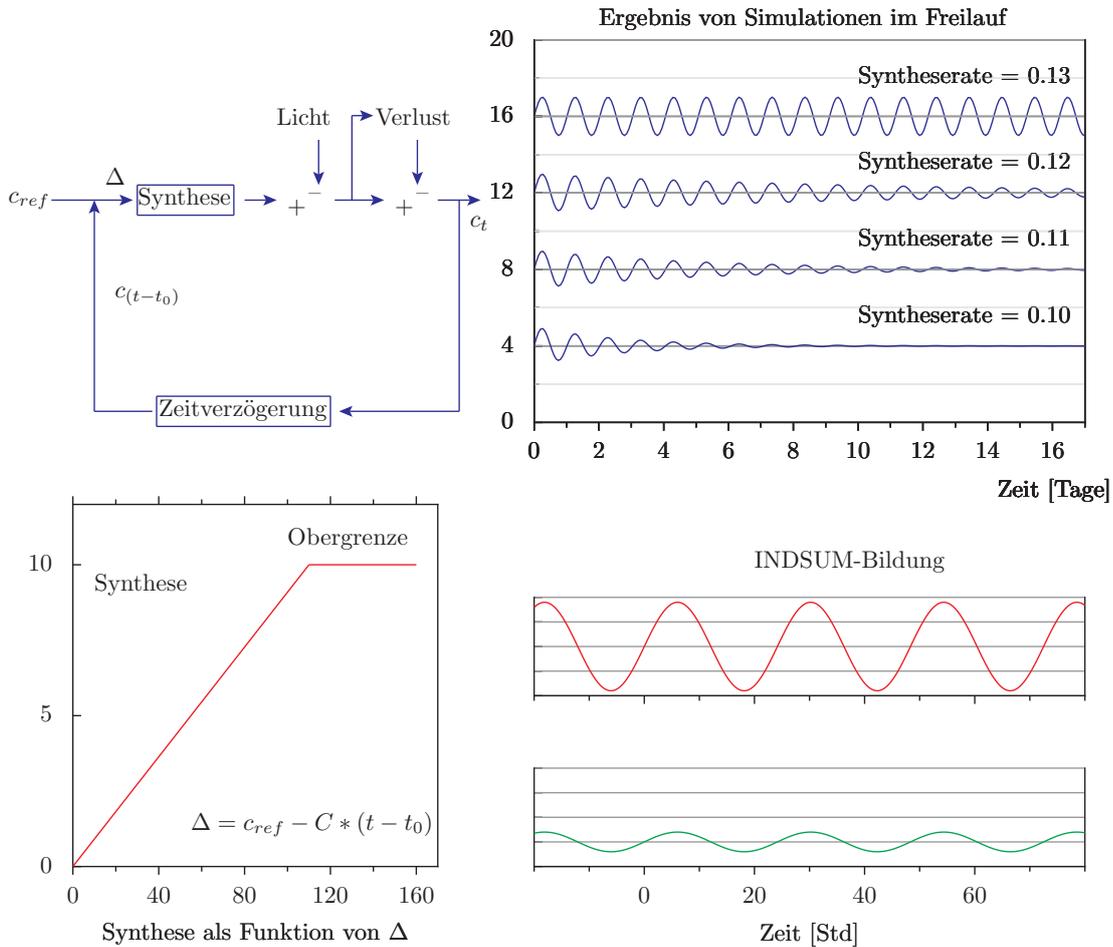


Abbildung 3.31: Modell der photoperiodischen Zeitmessung und des photoperiodischen Zählers. Links Modell eines Oszillators, wie er bereits in Abbildung 3.30 gezeigt wurde. Ohne Licht würde die Schwingung ausdämpfen, wie rechts in der unteren blauen Kurve gezeigt. Licht erhöht die Konzentration der Substanz X, während ständig ein Teil der Substanz verloren geht. Wird das Licht nicht dauernd gegeben, sondern zum Beispiel 8 Stunden pro Tag, bekommt die gedämpfte Kurve jeden Tag einen Kick. Kommt der Kick zur richtigen Zeit (das hängt von der Länge der Lichtperiode ab), wird aus der gedämpften Kurve eine ungedämpfte (obere blaue Kurve). Jetzt ist jeden Tag die Kurve über der waagerechten Linie. Während dieser Zeit wird aber X gemacht, sodaß es sich anreichern kann und nach einer gewissen Zahl von Tagen genügend vorhanden ist, um die Diapause zu bewerkstelligen. Nach [Lewis and Saunders \(1987\)](#), [Saunders and Lewis \(1987a\)](#), [Saunders and Lewis \(1987b\)](#)

3 Diapause: Wie Insekten überwintern

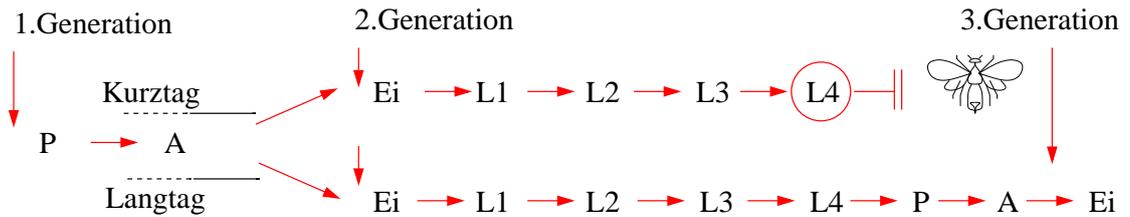


Abbildung 3.32: Die Schlupfwespe *Nasonia vitripennis* legt ihre Eier in die Puppen von Fliegen. Sie schlüpfen und fressen die Fliege in der Puppe auf. Im Langtag, also im Sommer, werden Eier abgelegt, aus denen Larven werden, die sich mehrfach häuten. Nach der Umwandlung in eine erwachsene Schlupfwespe paaren sich die Tiere, legen wieder Eier in Raupen und eine neue Sommergeneration wächst heran (unterer Teil der Abbildung). Im Herbst, wenn die Tage kürzer werden, legt das Muttertier Eier ab, die sich bis zum letzten Larvenstadium entwickeln und dann in Diapause gehen (oberer Teil der Abbildung). Nach [Saunders \(1966\)](#)

rol und Sorbitol als Gefrierschutzmittel in ihre Leibeshöhle ab und schützen auf diese Weise die Hämolymphe (das Blut) vor Frost. Die Insekten machen also das gleiche, was auch wir tun, wenn wir das Kühlwasser unserer Automotoren mit Glycerol vor dem Einfrieren schützen. Diese Flüssigkeiten erniedrigen den Gefrierpunkt, bei dem das Wasser normalerweise in Eis übergeht. Auch bei den Insekten wird damit das Einfrieren verhindert. Außerdem werden Reservestoffe wie Fette, Eiweiße und Kohlenhydrate im Körper der Insekten gebildet. Die Tiere können dann lange von ihren Reserven zehren, auch wenn sie keine Nahrung mehr aufnehmen. Damit nicht zu viel Wasser verloren geht, wird die Kutikula des Insektenpanzers durch zusätzliches Wachs gegen Austrocknen geschützt. Alle diese Umstellungen und Vorsichtsmaßnahmen müssen stattfinden, bevor die Diapause beginnt. Wie wird das durch die Tageslänge induziert?

Wir hatten bereits ein Schema kennengelernt (Abbildung 3.24), das zeigt, wie das Licht durch photoperiodische Augen wahrgenommen wird, seine Länge mit ei-

ner inneren Uhr bestimmt wird, die Zahl der wirksamen Tage mit einem photoperiodischen Zähler aufsummiert wird und dann, wenn alles 'stimmt', ein photoperiodischer Schalter im Körper die Entwicklung des Insekts in einem bestimmten Stadium stoppt: Die Diapause beginnt. Wir hatten auch schon einige Beispiele kennengelernt, bei denen die Vorgänge und Hintergründe der Diapause beschrieben wurden (Seite 56, 62). Jetzt wollen wir uns etwas mit den Dingen beschäftigen, die im Gehirn und den Anhangsdrüsen des Gehirns ablaufen, damit die Diapause beginnen kann. Dazu müssen wir aber noch einmal einen Blick auf das Gehirn der Insekten werfen (siehe Abbildung 3.12, 3.13 und 3.14).

Im Gehirn und im Unterschlundganglion befinden sich in verschiedenen Regionen neurosekretorische Zellen. Sie produzieren Hormone, die für Entwicklung und Diapause wichtig sind. Auch Anhangsdrüsen des Gehirns wie die Corpora cardiaca, die Corpora allata und die Prothorakaldrüsen spielen dabei eine wichtige Rolle.

Bei der *Diapause erwachsener Insekten* wie zum Beispiel beim Kartoffelkäfer

3.4 Diapause ist besser als erfrieren

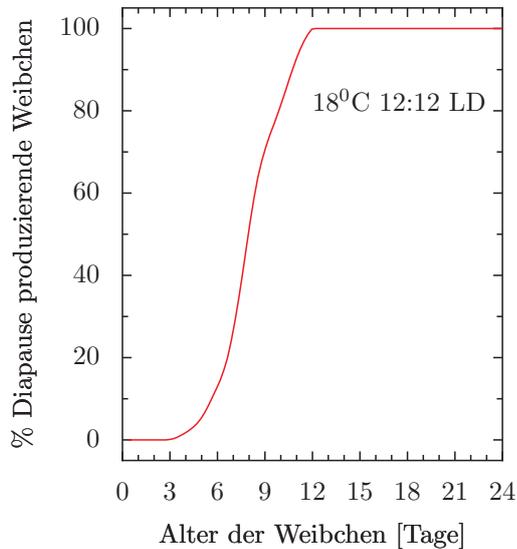


Abbildung 3.33: *Photoperiodischer Zähler bei der Schlupfwespe Nasonia vitripennis.* Im Herbst, wenn die Tage kürzer werden (in dieser Abbildung sind es Tage mit 12 Stunden Licht und 12 Stunden Dunkelheit), legt das Muttertier Eier ab, die sich bis zur Puppe entwickeln und dann in Diapause gehen. Da diese Schlupfwespen ihre Eier täglich ablegen, kann man sie sammeln und einfach warten, ob aus ihnen neue Schlupfwespen entstehen oder ob sie sich nicht weiter entwickeln, weil sie in Diapause sind. Man kann auf diese Weise sehen, wie viele Kurztage nötig sind, damit alle Nachkommen in Diapause sind. Bei fünf Kurztage gehen nur einige wenige Tiere in Diapause, während sich die meisten anderen Tiere dieses Geleges weiterentwickeln. Zwölf Tage Kurztage führt dazu, dass alle abgelegten Eier im Puppenstadium die Diapause durchmachen. Nach [Saunders \(1966\)](#)

(schau Dir dazu noch einmal die Abbildung [3.14](#) im Unterabschnitt [3.2](#) an) stimulieren die neurosekretorischen Zellen im Gehirn die Prothorakaldrüsen, Ecdyson herzustellen. Außerdem bewirken sie, daß die Corpora allata Juvenilhormon produzieren. Im Kurztag wird zwar weiterhin Ecdyson in den Prothorakaldrüsen synthetisiert und ausgeschüttet, aber die Corpora allata werden jetzt veranlaßt, kein Juvenilhormon mehr zu bilden. Ohne Juvenilhormon können aber die Eierstöcke (Ovarien, Einzahl: Ovar) der Weibchen keine Eier bilden. Parallel dazu ändert sich das Verhalten. Die Adulttiere hören auf zu fressen und kriechen in den Boden. Die Käfer treten in die Diapause ein. Werden beim Kartoffelkäfer die *Corpora allata* entfernt, wird Diapause induziert. Werden *Corpora allata* in diapausierende Tiere implantiert, entwickeln sich die Tiere. Kurztag hemmt also die Produktion und Abgabe von Juvenilhormon, die Reproduktion unterbleibt und die Diapause beginnt. Die Ecdyson-Produktion ist aber ganz normal.

Wenn die Diapause nicht im adulten Stadium erfolgt, sondern im Larven-, Puppen- oder Nymphenstadium, ist ebenfalls Mangel an Hormon Ursache dafür. Allerdings ist es jetzt nicht das Juvenilhormon, welches fehlt, sondern das Ecdyson (Abbildung [3.34](#)). Beispiele dafür sind der Rieseidenspinner *Hyalophora cecropia*, der Maiszünsler *Ostrinia nubilalis*, der Kohlweisling *Pieris rapae*, und die Fleischfliege *Sarcophaga*. Wenn die neurosekretorischen Zellen im Gehirn einige Zeit Kurztag wahrgenommen haben, bilden sie kein Gehirnhormon mehr. Fehlt das Gehirnhormon, bildet die Prothorakaldrüse kein Ecdyson. Dadurch wird die Entwicklung gestoppt. Im Langtag werden die neurosekretorischen Zellen wieder angeregt, Gehirnhormon zu produzieren. Es aktiviert die Corpora car-

3 Diapause: Wie Insekten überwintern

diaca und die Corpora allata (zwei Anhangsdrüsen des Gehirns) und auch die Prothorakaldrüse im Thorax (der Brust der Insekten). Das Häutungshormon Ecdyson kann in der Prothorakaldrüse wieder produziert und abgegeben werden und die Tiere können sich weiterentwickeln und häuten.

Das ist aber nicht immer so (die Natur spielt). In anderen Fällen, bei denen die Diapause bei den *Larven* auftritt, bleibt das endokrine System *aktiv* (Abbildung 3.35). Die Larven können sich zwar häuten, es kommt aber zu keiner Verpuppung. Das Gehirn bewirkt, daß in den *Corpora allata* Juvenilhormon gebildet und ausgeschüttet wird. Damit sich die Larven häuten können, muß aber auch die Prothorakaldrüse funktionieren und Ecdyson ausschütten. Das ist hier aber nicht der Fall. Ein Beispiel dafür ist der Zünsler *Diatraea grandiosella*. Bei seiner *Larven-Diapause* ist der Stoffwechsel niedrig, der Körper enthält wenig Wasser, Fettreserven sind angelegt, die Umwandlung zum erwachsenen Insekt (Metamorphose zum Adulttier) ist gehemmt, die Bewegung der Tiere stark eingeschränkt. Zum Teil finden fortlaufende Larvenhäutungen statt. Diese Art der Larvendiapause wird durch höhere Umgebungstemperaturen oder durch die richtige Photoperiode (bei den meistens Beispielen in unseren Breitengraden durch Langtag) beendet.

Am häufigsten findet die Diapause im *Puppenstadium* statt. Das gilt vor allem für Schmetterlinge und Fliegen. Auch hier ist der Stoffwechsel gedrosselt. Die Kraftwerke der Zellen (Mitochondrien) sind weniger aktiv. Es findet keine Umwandlung in das geflügelte Insekt statt.

Die Puppen sind meistens nicht mehr photoperiodisch empfindlich (das heißt, die photoperiodische Induktion der Puppen-

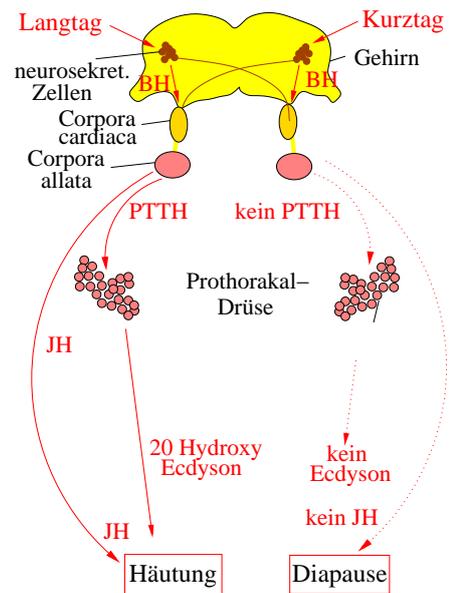


Abbildung 3.34: *Diapause im Larven-, Puppen- und Nymphenstadium wird durch Mangel an Hormon induziert. Beispiele dafür sind der Riesenseidenspinner Hyalophora cecropia, der Maiszünsler Ostrinia nubilalis, der Kohlweising Pieris rapae, und die Fleischfliege Sarcophaga. Linke Seite: Wenn die neurosekretorischen Zellen im Gehirn einige Zeit Kurztag wahrgenommen haben, bilden sie kein Gehirn-hormon mehr. Fehlt das Gehirn-hormon, bildet die Prothorakaldrüse kein Ecdyson. Dadurch wird die Entwicklung gestoppt. Rechte Seite: Im Langtag werden die neurosekretorischen Zellen wieder angeregt, Gehirn-hormon zu produzieren. Es aktiviert die Corpora cardiaca und die Corpora allata (zwei Anhangsdrüsen des Gehirns) und auch die Prothorakaldrüse im Thorax (der Brust der Insekten). Das Häutungshormon Ecdyson kann in der Prothorakaldrüse wieder produziert und abgegeben werden und die Tiere können sich weiterentwickeln und häuten. Nach Williams (1952)*

3.4 Diapause ist besser als erfrieren

diapause geschieht in einem Larvenstadium). Aber auch hier gibt es Ausnahmen: Bei den Riesenseidenspinnern *Hyalophora cecropia* und *Antheraea pernyi* reagieren auch die Puppenstadien noch auf die Tageslänge. Die Diapause kann durch Kurztag während der Puppenruhe verlängert, durch Langtag unterbrochen werden.

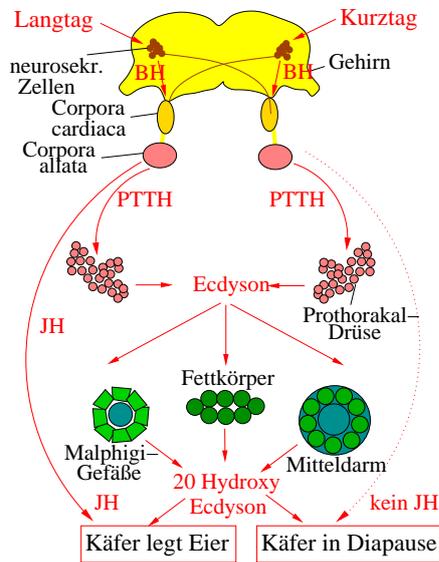


Abbildung 3.35: Rechte Hälfte: Im Kurztag wird beim Zünsler *Diatraea grandiosella* im Larvenstadium Diapause induziert: Das Gehirn veranlaßt die Corpora allata, Juvenilhormon zu bilden und auszuschütten. Die Prothorakaldrüse schüttet aber kein Ecdyson aus (weil kein Brainhormon BH gebildet wird). Deshalb können sich die Tiere nicht zur Puppe häuten. Die Larven gehen in Diapause. Links: Im Langtag wird wie im Kurztag von den neurosekretorischen Zellen des Gehirns die Corpora allata dazu gebracht, Juvenilhormon zu bilden und auszuschütten. Zusätzlich wird jetzt aber auch die Prothorakaldrüse ange-regt, Ecdyson auszuschütten. Deshalb können sich die Tiere häuten und zur Puppe (und Imago) weiterentwickeln. Nach Yin and Chippendale (1973)

3.4.6 Diapause: Ein Thema mit Variationen

Wie oft in der Natur laufen Vorgänge meistens nicht stur nach festen Regeln ab, sondern es gibt Ausnahmen und Modifikationen. So ist es auch bei der Induktion der Diapause durch die Photoperiode. Sie kann durch die Umgebungstemperatur, das Nahrungsangebot und die Qualität der Nahrung modifiziert werden. Meistens hemmt hohe Temperatur die Diapause, während niedrige Temperatur sie fördert. In einigen Fällen wird die kritische Tageslänge mit steigender Temperatur kürzer. Meistens ist sie aber nicht von der Temperatur abhängig, jedenfalls nicht innerhalb eines gewissen Temperaturbereichs. So ist es auch bei der Fleischfliege *Sarcophaga*, wie in Abbildung 3.36 dargestellt. Zwischen 15 und 18°C bleibt die kritische Tageslänge konstant. Steigt aber die Temperatur auf 20°C oder höher, gehen die Tiere im Puppenstadium nicht mehr in das Diapausestadium, sondern entwickeln sich ohne Ruhepause weiter.

Andererseits gibt es auch Fälle, in denen die Diapause bei höheren Temperaturen eintritt, zum Beispiel bei *Abraxas miranda* (Masaki (1980)). Die Tiere entwickeln sich im Kurztag und bei niedriger Temperatur. Bei höherer Temperatur gehen sie in Diapause über. Oft gibt es für die photoperiodische Induktion der Diapause optimale Temperaturen. Bei tropischen Arten ist

3 Diapause: Wie Insekten überwintern

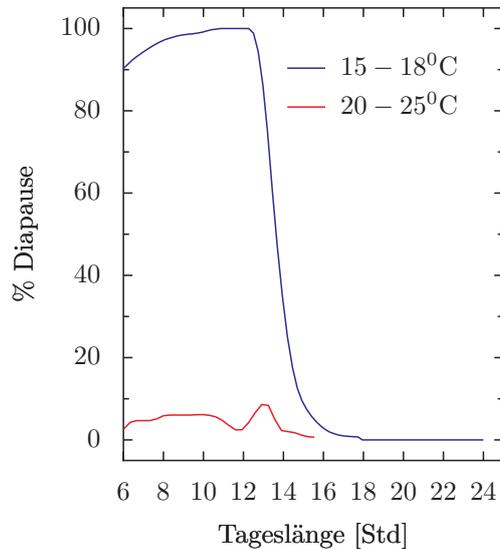


Abbildung 3.36: Die Fleischfliege *Sarcophaga* entwickelt sich in Tagen mit kurzen Lichtperioden (kürzer als 13.5 Stunden) nicht mehr weiter, sondern bleibt im Puppenstadium in Diapause. Das zeigt der Verlauf der blauen Kurve: Der Prozentsatz der Tiere in Diapause ist in Kurztagen hoch. Zwar sinkt er bei sehr kurzen Lichtzeiten pro Tag wieder ab (ganz linker Teil der blauen Kurve), aber in der Natur kommen in den Breitengraden, in denen diese Untersuchungen gemacht wurden, nicht vor. Bei längeren Lichtzeiten von *Sarcophaga* tritt keine Diapause auf (niedrige Werte der blauen Kurve im rechten Teil der Abbildung). Der Verlauf dieser Kurve ist unabhängig von der Umgebungstemperatur. Zwischen 15 und 18°C ist er gleich. Anders aber bei 20°C und höheren Temperaturen (rote Kurve). Dann tritt bei den Tieren fast keine Diapause mehr ein. Nach [Saunders \(1971\)](#)

diese meistens höher als bei Insekten aus gemäßigten Breiten (zum Beispiel bei *Oedipoda miniata* 27-28°C).

Auch die Art oder Menge der Nahrung kann die Diapause beeinflussen. Bei der Baumwollmotte *Pectinophora* wird bei hohem Ölgehalt der Baumwollsamens die Diapause erleichtert. Die Zuckmücke *Chaoborus* geht normalerweise im Kurztag in Diapause. Steht ihr aber viel Nahrung zur Verfügung, wird die Diapause unterdrückt ([Bradshaw \(1970\)](#)).

3.4.7 Diapause für die Nachkommen

Die Diapause der Insekten ist genetisch programmiert. Das kann man sehen, wenn wir die Diapause von Tieren der gleichen Art, aber von verschiedenen Breitengraden der Erde miteinander vergleichen. Man nennt solche Tierpopulationen *geografische Rassen*. Von der Fruchtfliege *Drosophila littoralis* (Abbildung 3.37) gibt es eine ganze

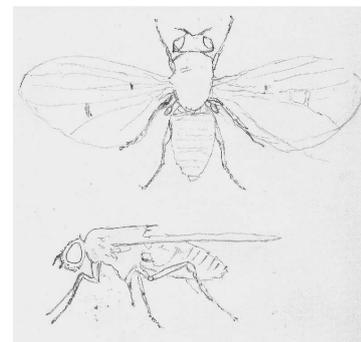


Abbildung 3.37: Weibchen der Fruchtfliege *Drosophila littoralis*. Vom Autor skizziert nach einer Abbildung von [Hilary Burn](#)

Reihe von geografischen Rassen von Nordskandinavien bis zum Kaukasus (Abbildung 3.38). Die Tiere von Oulu bleiben in Diapause, solange die Lichtperiode des Tages 19 Stunden oder weniger beträgt. Wir müssen daran denken, das Oulu ziemlich weit

3.4 Diapause ist besser als erfrieren

im Norden liegt und dort im Sommer die helle Zeit des Tages sehr lange dauert. Erst bei noch längeren Lichtzeiten im Sommer, zum Beispiel bei 21 Stunden Sonnenlicht pro Tag, hört die Diapause auf und die Tiere können sich weiter entwickeln. Das ist mit der blauen Kurve in Abbildung 3.39 gezeigt. Hohe Werte bedeuten, alle Tiere sind in Diapause. Nur der Wert bei 21 Stunden Lichtzeit ist niedrig. Bei dieser Tageslänge haben fast alle Tiere die Diapause beendet und sich weiter entwickelt.

Vergleicht man die blaue Kurve mit der roten, die von den Tieren der südlichen Rasse aus dem Kaukasus stammt, sieht man einen großen Unterschied: Bei diesen Tieren ist die Diapause schon bei 13.5 Stunden Sonnenlicht pro Tag beendet. Bei 12 Stunden Lichtzeit pro Tag sind fast alle Tiere in Diapause.

Man nennt die Länge der Lichtzeit, bei der etwa die Hälfte aller Tiere die Diapause beenden (oder in Fällen, wo die Diapause induziert wird: bei der etwa die Hälfte aller Tiere die Diapause beginnen), die *kritische Tageslänge*. Sie beträgt also bei der *Oulu*-Rasse 19 bis 20 Stunden und bei der *Kutaisi*-Rasse 12.5 bis 13 Stunden.

Paart man ein Weibchen der Rasse *Oulu* mit einem Männchen der südlichen Rasse *Kutaisi* aus dem Kaukasus, liegt die kritische Tageslänge der Nachkommen bei etwa 17 Stunden, also etwa in der Mitte der kritischen Tageslängen der Eltern-Tiere. Man sagt, die Nachkommen zeigen ein *intermediäres* Verhalten.

Wenn geographische Rassen ihre kritische Tageslänge an die Tageslicht-Bedingungen der Breitengrade im Laufe des Jahres anpassen können, hat das einen großen Vorteil: Sie sind in der Lage, diejenige Tageslänge für das Ende der Diapause zu benutzen, bei der keine Gefahr mehr besteht, zu erfrieren, wenn sich die Tiere

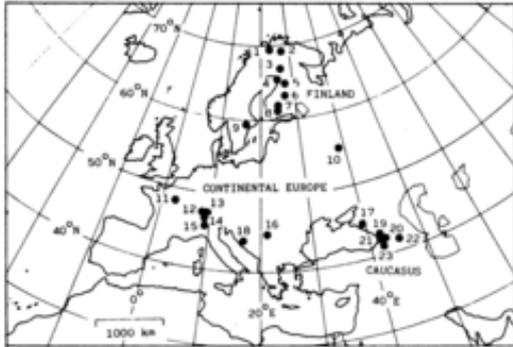


Abbildung 3.38: Die Fruchtfliege *Drosophila littoralis* (Abbildung 3.37) ist von Nordskandinavien (zum Beispiel Oulu, Finnland, 65° nördliche Breite, Nr. 4) bis in den Kaukasus (zum Beispiel Kutaisi, 42° nördliche Breite, Nr. 20) verbreitet und kommt in den verschiedenen Gebieten als geographische Rassen vor. 1 Kilpisjärvi, 2 Inari, 3 Rovaniemi, 4 Oulu, 5 Paltamo, 6 Kuopio, 7 Padasjoki, 8 Hollola, 9 Strängnäs, 10 Moskau, 11 Paris, 12 Dietikon, 13 Zürich, 14 Gersau, 15 Tessin, 16 Baile Herkulane, 17 Krasnodar, 18 Biograd, 19 Kho-bi, 20 Kutaisi, 21 Udoti, 22 Tbilisi, 23 Batumi. Aus [Lankinen \(1985\)](#)

3 Diapause: Wie Insekten überwintern

weiter entwickeln. Das ist aber bei Tieren in der Umgebung von Oulu ganz anders als bei den Tieren im Kaukasus. Dort müssen die Tage mindestens 19 Stunden Licht haben, hier im Kaukasus genügen bereits 13 Stunden Licht pro Tag.

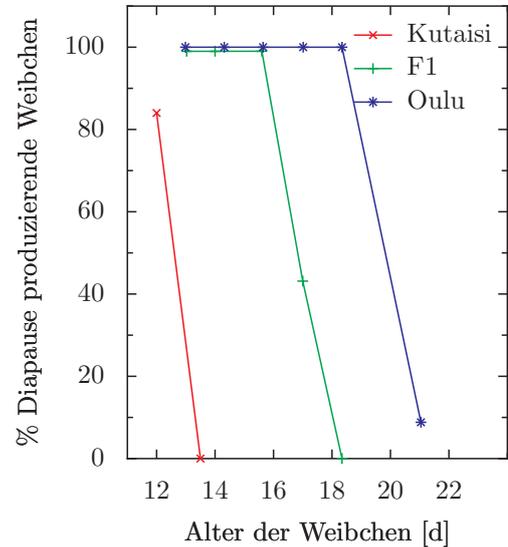


Abbildung 3.39: Die blaue Kurve zeigt, wieviel Prozent der Tiere einer nördlichen Rasse von *Drosophila littoralis* von Oulu, Finnland (65° nördliche Breite) bei verschiedenen Lichtperioden des Tages noch in Diapause sind (hohe Werte) oder ihre Ruhezeit beendet haben (niedrige Werte). Die rote Kurve zeigt die Situation bei einer Rasse Kutaisi aus dem Süden (Kaukasus). Die kritische Tageslänge (im Text erklärt) der Rasse Oulu beträgt 19 Stunden und 42 Minuten. Bei der Kaukasus-Rasse Kutaisi sind es nur 12 Stunden und 36 Minuten. Kreuzt man die beiden Rassen miteinander, liegt die kritische Tageslänge der Kinder-Generation zwischen derjenigen der beiden Eltern, nämlich bei 16 Stunden und 18 Minuten. Nach Lumme (1982)

4 Der Sonnenkompaß des Strandflohkrebses

Strandflohkrebse können sich am Meeresstrand mit einem inneren Sonnenkompaß orientieren und schnell zum Meer zurückfinden, wenn es zu trocken wird. Ist die Sonne von Wolken bedeckt, aber noch blauer Himmel zu sehen, hilft ihnen das Polarisationsmuster des Himmels bei der Orientierung. Nachts richten sie sich nach dem Mond.

Vielleicht bist Du schon einmal am Meeresstrand gewesen (Abbildung 4.1). Dort gibt es ganz unterschiedliche Zonen, je nachdem, ob sie nahe am Meer oder weiter landeinwärts liegen. Sie sind verschieden feucht, ihr Salzgehalt unterscheidet sich, Wind beeinflusst den Sand ganz anders, wenn er trocken ist oder feucht. Diese Zonen verschieben sich regelmäßig durch die Gezeiten (Ebbe und Flut) und unregelmäßig durch Stürme. Die Tierwelt auf dem Strand und im Sand muß sich ständig an die wechselnden Lebensbedingungen anpassen. Manche Tiere halten sich in einer ganz bestimmten Zone auf oder versuchen, diese immer wieder zu erreichen. Andere dagegen durchwandern die Zonen und verhalten sich dabei ganz unterschiedlich.

Ein italienischer Wissenschaftler, Leo Pardi, und seine Kollegin, Felicita Scapini, haben an der italienischen Ostküste einen Strandflohkrebs (*Talitrus saltator*) untersucht. Er gehört zu den Amphipoden (*Malacostracae*, Abbildung 4.2). Das ist eine Ordnung der Krebstiere. Normalerweise stellen wir uns unter Krebsen größere Tiere vor, aber es gibt auch sehr kleine. Die Kellerasseln zum Beispiel gehören



Abbildung 4.1: *Strand-Biotop des Strandflohkrebses Talitrus saltator mit Bedingungen, die sich ständig durch die Gezeiten und durch Stürme und hohe Fluten verändern. Italienische Küste bei Florenz. Gezeichnet von Mareike Förster nach einem Foto in Pardi and Scapini (1987)*

4 Der Sonnenkompaß des Strandflohkrebses

zu den Krebstieren. Auch der Strandflohkrebs ist relativ klein. Man findet ihn häufig an den europäischen Küsten am Strand in der Nähe der Hochwasserlinie (Abbildung 4.1). Tags über vergräbt er sich im feuchten (nicht zu nassen) Sand. Nachts wandert er bis zu 100 Meter ins Inland. Kommt der Tag und wird es zu trocken, hüpfert er zum Wasser. Dazu braucht er nicht das Meer zu sehen. Er kann wie die Bienen die Sonne als Kompass benutzen. Die Höhe der Sonne spielt dabei keine Rolle. Die Sonne wird gewissermaßen auf den Horizont herunterprojiziert und der Winkel zwischen Sonne und Richtung zum Meer als Kompaß verwendet. Wie bei der Sonnenkompaß-Orientierung der Bienen wird auch von diesen Strandflohkrebsen eine Tagesuhr benötigt, die über den Lauf der Sonne während des Tages informiert.

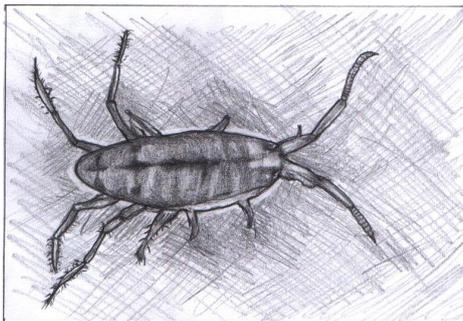


Abbildung 4.2: *Strandfloh* *Talitrus saltator* (*Amphipoden*), ein *Krebstier*. Gezeichnet von Mareike Förster nach einem Foto in *Pardi and Scapini (1987)*

Je nachdem, wie die Küste verläuft, unterscheidet sich die Fluchrichtung der jeweiligen Population. Liegt die Küste im Norden, fliehen die Tiere auch nach Norden. Liegt sie im Westen, suchen sie in dieser Richtung ihr Heil. Die Fluchrichtung ist für jede Population festgelegt. Werden Elterntiere mit verschiedenen Fluchrich-

tungen miteinander gepaart, benutzen die Nachkommen eine dazwischen liegende Fluchrichtung.

Wenn die Sonne nicht direkt zu sehen ist, weil sie hinter Wolken steht, können die Krebse wie die Bienen (siehe Seite 22) auch das Muster des polarisierten Lichtes am Himmel zur Orientierung benutzen. Es werden am Tage noch weitere Orientierungshilfen benutzt wie Landmarken und die Neigung des Strandes. Sogar ein Magnetkompaß wird eingesetzt. Ohne diese zusätzlichen Hilfen ist die astronomische Richtungsweisung schlechter. In der Nacht wird der Mond zur Orientierung benutzt (*Papi and Pardi (1953)*, *Papi (1960)*).

Wie wurde nun gezeigt, daß die Tiere sich nach der Sonne orientieren? *Pardi and Scapini (1987)* haben dazu Strandflohkrebsen gefangen und in die Mitte eines Glaskolbens gebracht (Abbildung 4.3). Er war an den Seiten mit einem undurchsichtigen Plastik-Schirm umgeben. Dadurch konnten die Tiere die Sonne sehen, aber nicht das Meer und das Land. Wie zu erwarten, sprangen sie in die übliche Richtung zum Meer davon. Ein durchsichtiges Papier wurde auf einen Spiegel gelegt, der unter dem Boden montiert war. Auf dem Papier wurden die Tiere mit einem Bleistift nachgezeichnet. Man kann dazu natürlich auch ein Bild mit einer normalen oder digitalen Kamera machen und dann die Bilder auswerten. Wenn das Meer im Westen liegt, sehen die Bilder etwa so aus, wie es in Abbildung 4.4 gezeigt ist.

Nun haben die beiden Wissenschaftler nicht nur die Landschaft, sondern auch die Sonne durch eine Pappe abgeblendet. Mit einem Spiegel wurde sie aber von einer anderen Seite auf die Tiere gelenkt. Die Tiere flüchten jetzt so, als ob die Spiegelsonne die echte wäre (Abbildung 4.5).

Diese Krebse sind also in der Lage, mit

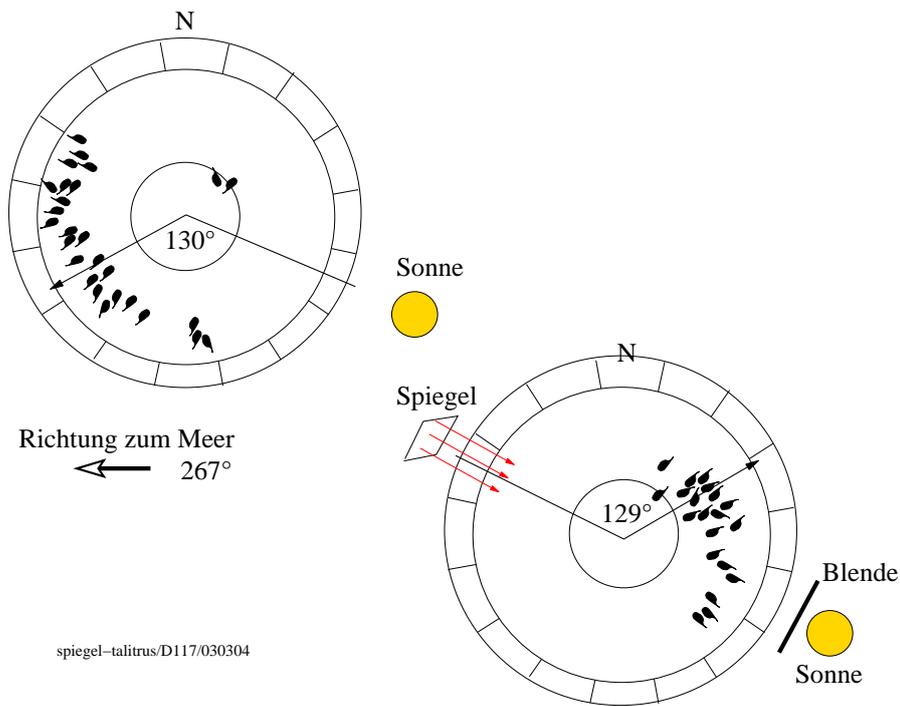


Abbildung 4.5: Sonnenkompaßorientierung des Strandflohkrebses *Talitrus saltator*. Er kann sich bei seiner Flucht zum Meer (großer Pfeil, 267°) nach der Sonne orientieren (rechts unten, 130° zur Sonne). Wird die Sonne mit einem Spiegel umgelenkt und die direkte Sonneneinstrahlung durch eine Blende verhindert, richtet *Talitrus* sich nach der Spiegel-Sonne (links oben, 129° zur Spiegel-Sonne). N Norden. Nach *Pardi and Scapini (1987)*

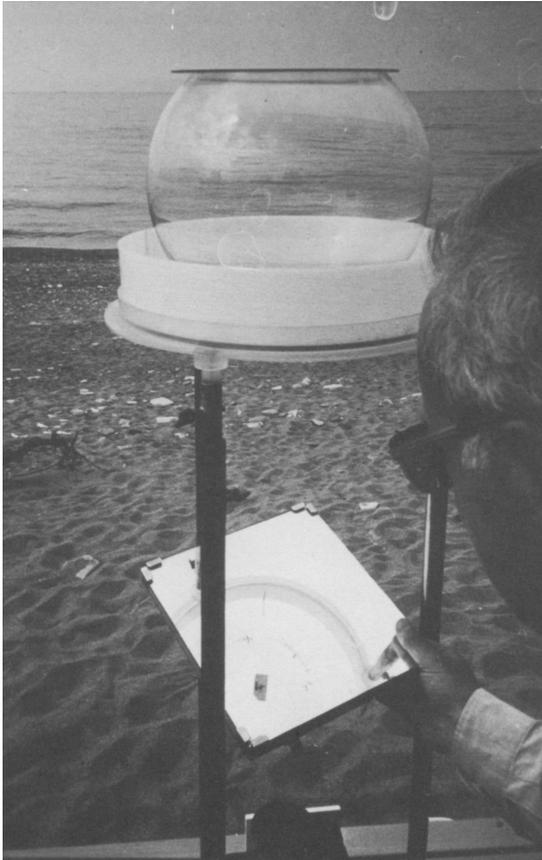


Abbildung 4.3: Strandflohkrebse wurden am Strand gefangen und in die Mitte des Bodens eines Glaskolbens gebracht. Sie flüchteten von dort in die Richtung des Meeres, obwohl ein undurchsichtiger Plastik-Schirm verhinderte, daß die Landschaft gesehen wurde. Ein durchsichtiges Papier wurde auf einen Spiegel gelegt, der unter dem Boden montiert war. Auf dem Papier wurden die Tiere mit einem Bleistift nachgezeichnet (siehe Abbildung 4.4). Nach *Pardi and Scapini (1987)*

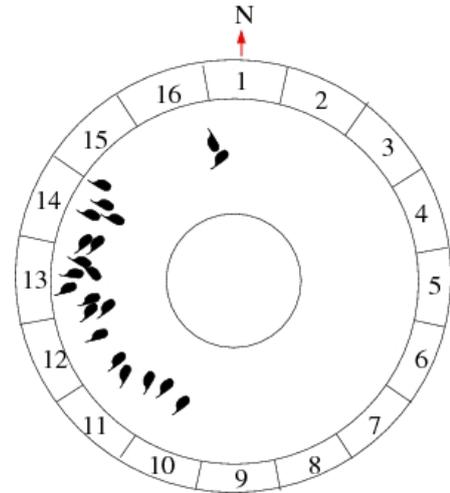


Abbildung 4.4: Die Fluchtrichtung von Strandflohkrebsen in einem Glaskolben (Abbildung 4.3) wird durch die Tiere auf dem Bild angezeigt. Sie flüchteten nach Westen in die Richtung des Meeres. Nach *Pardi and Scapini (1987)*

ihrem Sonnenkompaß den augenblicklichen Winkel zur Sonne festzustellen und daraus die Fluchtrichtung abzuleiten. Wenn die Tiere sich wirklich nach der Sonne orientieren, müssen sie aber ihren Orientierungswinkel allmählich ändern. Denn die Sonne wandert ja vom Osten nach Westen. Das können sie tatsächlich: Die Sonnenwanderung wird von den Tieren einkalkuliert und kompensiert. Sie müssen also, wie wir es schon bei den Bienen gesehen hatten, eine innere Uhr besitzen, an der sie die Zeit und damit den augenblicklichen Sonnenstand ablesen können.

Wenn sie aber eine innere Uhr haben, mit der sie den Lauf der Sonne berücksichtigen können, müßten sie eine falsche Richtung einschlagen, wenn man ihre innere Uhr verstellt. Dazu brachten die Wissenschaftler die Tiere in einen künstlichen Licht-Dunkel-Wechsel. Der stimmte nicht mit dem natürlichen Tag überein, sondern

begann 6 Stunden früher und endete 6 Stunden früher (also ein um 6 Stunden verfrühter Tag). Wenn man jetzt die Tiere ins Freie bringt und ihre Fluchtrichtung testet, war sie um 90° verschoben. In einem weiteren Versuch wurde der Tag um 6 Stunden verspätet. Auch hier wird die Fluchtrichtung um 90° gegenüber der im normalen Tag geändert, aber in die andere Richtung. Die Fluchtrichtung der Tiere hatte sich also verändert, wenn ihre innere Uhr verstellt worden war (Abbildung 4.6).

4.1 Weitere Beispiele für Sonnenkompaßorientierung

Auch bei Ameisen (Santschi (1911), Brun (1914), neuere Arbeit Wehner (1998)) und Spinnen (Papi (1955), siehe Abbildung 4.7) wurde Sonnenkompaßorientierung nachgewiesen. Die Uferspinne *Arctosa cinerea* kommt an europäischen Flüssen von Finnland bis zu den Mittelmeerländern vor. Italienische Populationen konnten sich in Skandinavien im Sommer zu Sonnenzeiten, die ihnen unbekannt waren, nicht orientieren. Die lokalen skandinavischen Populationen orientieren sich dagegen auch zur Mitternachtssonne.

Wanderheuschrecken sind ständig auf Wanderschaft und kehren nicht in die Gebiete zurück, aus denen sie kamen. Es gibt zehn typische Wanderheuschreckenarten. *Locusta migratoria* ist die häufigste. Ihre Schwärme können einige tausend Kilometer weit wandern (bis zu 5000 Kilometer wurden bei einem Schwarm nachgewiesen). Sie folgen dabei dem Wind, orientieren sich aber auch nach Sonne und Mond.

Unter den Schmetterlingen macht der Monarch (*Danaus plexippus*) Wanderungen bis zu 3000 km (Abbildung 4.8). Im Spätsommer und Herbst kann man jeden Tag

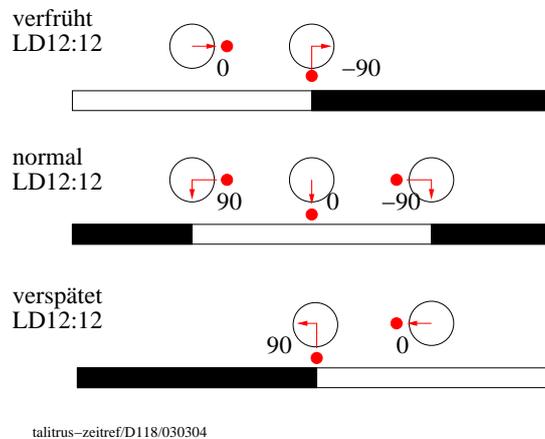


Abbildung 4.6: Verschiebt man den Licht-Dunkel-Wechsel für Strandflohkrebs durch eine künstliche Beleuchtung, die nicht mit dem natürlichen Tag übereinstimmt, wird die Zeitreferenz der Tiere auch verschoben und ihre Orientierung verändert sich entsprechend: Ein um 6 Stunden verfrühter Licht-Dunkel-Wechsel (oben) ändert die Synchronisation der Tagesuhr der Tiere so, daß sie morgens um 6 Uhr (ihre innere Uhr sagt ihnen, es ist Mittag) in Richtung Sonne flüchten und um 12 Uhr so laufen, wie die Kontrollen (Mitte) es abends tun würden (es ist nach ihrer verstellten inneren Uhr ja auch ihr Abend). Ein um 6 Stunden verspäteter Licht-Dunkel-Wechsel (unten) ändert die Synchronisation der Tagesuhr der Tiere so, daß sie um 12 Uhr (ihr Morgen) nach Osten flüchten statt nach Süden. Um 18 Uhr laufen sie so, wie die Kontrollen (Mitte) es mittags tun würden (es ist ja auch ihr Mittag). Die Orientierung richtet sich also nach der inneren Uhr. Nach Pardi and Scapini (1987)

4 Der Sonnenkompaß des Strandflohkrebses



Abbildung 4.7: Die Uferspinne *Arctosa cinerea* (links neben ihrer Höhle, rechts von vorn) besitzt eine Sonnenkompaßorientierung. Sie kommt nicht nur an Flüssen der Mittelmeerländer vor, sondern auch an skandinavischen. Spinnen von italienischen Populationen, die im Sommer nach Skandinavien verfrachtet wurden, konnten sich zu Sonnenzeiten, die ihnen unbekannt waren, nicht orientieren. Tiere der lokalen skandinavischen Populationen orientieren sich dagegen auch zur Mitternachtssonne richtig. Bilder zum Beispiel unter http://www.jki.bund.de/nn_806766/DE/pressestelle/Spinne__j/Spinne2007.html, http://www.deutschewildtierstiftung.de/aktuelles/natur_des_jahres/2007/spinne.php?PHPSESSID=ab00b...

Tausende von Faltern auf der Wanderung von Kanada und den nordöstlichen und nordwestlichen Staaten der USA zu den Ländern um den Golf von Mexiko, Californien und das nördliche Mittelamerika beobachten (Abbildung 4.9). Im Frühjahr fliegen sie wieder aus ihren Winterquartieren zurück in die Sommerquartiere. Man hat Falter in den Sommerquartieren markiert und in ihren Winterquartieren, die oft auf sehr kleine Gebiete beschränkt sind, wiedergefunden. Sie hatten Entfernungen zwischen 1700 und 3000 Kilometer zurückgelegt. Die gleichen Tiere hatten die lange Reise überstanden. Es war nicht so, daß sie unterwegs blieben, Eier ablegten und erst die Nachkommen weiter nach Süden zogen. Auf der Rückreise in den Norden sind es aber wohl Nachkommen der Südfieger. Auch hier verwenden die Tiere einen Sonnenkompaß. Die Raupen fressen nur an Seidenpflanzen (*Asclepias*) und die Tiere sind deshalb auf Gebiete beschränkt, in denen

diese Pflanzen vorkommen.

Auch andere Schmetterlinge wandern über große Strecken, wie zum Beispiel der Kohlweisling (siehe [Johnson \(1969\)](#)).



Abbildung 4.8: Tausende von Monarch-Faltern (*Danaus plexippus*) fliegen jedes Jahr von ihren nördlichen Sommerquartieren in die südlichen Winterquartiere. Hier hat sich ein Schwarm auf dem Zweig eines Nadelbaumes niedergelassen (siehe Abbildung 4.9). Aquarell vom Autor nach einem Bild in Günther et al. (1989)

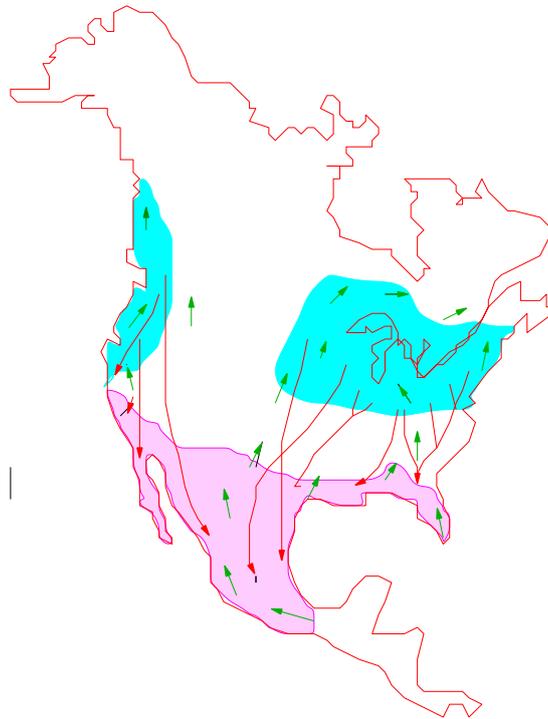


Abbildung 4.9: Der Monarch-Falter (*Danaus plexippus*) fliegt jedes Jahr im Spätsommer und Herbst von seinen Sommerquartieren in Kanada und den nordöstlichen und nordwestlichen Staaten der USA (hellblaue Gebiete, rote Pfeile) in die Winterquartiere in den Ländern um den Golf von Mexiko, Californien und das nördliche Mittelamerika (magenta Gebiete, grüne Pfeile). In den Sommer- und Winterquartieren wachsen Seidenpflanzen (*Asclepias*), auf die sich die Raupen spezialisiert haben. Sie können sich nicht von anderen Pflanzen ernähren. Nach Schmidt-Koenig (1975)

4 Der Sonnenkompaß des Strandflohkrebses

5 Unsere Kopfuhr

Auch der Mensch scheint einen Zeitsinn zu haben. Jedenfalls können manche Menschen mit einer 'Kopfuhr' nachts zu bestimmten Zeiten aufwachen, ohne eine Uhr zu benutzen. Vielleicht hast auch Du eine Kopfuhr? In diesem Kapitel wird gezeigt, wie Du das mit einem umgebauten Wecker feststellen kannst.

In diesem Buch wurde gezeigt, daß Lebewesen -Tiere und Pflanzen- innere Uhren besitzen, die ihnen helfen, sich an die zeitlichen Gegebenheiten der Umwelt anzupassen.

So können sich Bienen an bestimmte Zeiten erinnern, zu denen es bei Pflanzen Nektar oder Pollen zu holen gibt. Können auch wir Menschen uns vornehmen, zu bestimmten Zeiten etwas bestimmtes zu tun?

Es gibt ein Buch von [Clauser \(1954\)](#), in dem berichtet wird, daß manche Menschen zu bestimmten Zeiten der Nacht aufwachen können, wenn sie sich das abends vorgenommen haben. Sie können sich zum Beispiel sagen: Ich möchte heute Nacht um 3 Uhr wach werden. Oft benutzen sie dann noch bestimmte Riten. Sie klopfen zum Beispiel vor dem Insbett gehen drei mal an die Bettkante. Diese Menschen schlafen ganz normal ein, schlafen tief und gut und wachen kurz vor oder nach dem vorgenommenen Zeitpunkt auf (Abbildung 5.2). Clausen hat diese Fähigkeit auf eine *Kopfuhr* zurückgeführt, die beim Menschen vielleicht ähnlich wie bei den Bienen funktioniert und als Wecker benutzt werden kann.

Ich habe einmal mit Schülern der Gesamtschule in Tübingen einen Versuch ge-

macht, um herauszubekommen, ob auch der moderne Mensch noch diese Kopfuhr besitzt. Wir haben einige Batteriebetriebene Weckeruhren an Schüler verteilt. Sie sollten sich am Abend vornehmen, zu einer bestimmten Zeit aufzuwachen. Die Wecker waren alle auf 12 Uhr gestellt und blieben auf dieser Zeit stehen, weil zwischen den einen Kontakt der Batterie und der Batterie-Halterung ein Stück Pappe geschoben war (Abbildung 5.1). Es konnte also kein Strom fließen. Den Schülern wurde gesagt, sie sollten dieses Pappstück einfach herausziehen, wenn sie nachts aufwachten, wie sie es sich vorgenommen hatten. Sie sollten nicht auf ihre Uhr schauen, sondern einfach wieder einschlafen.

Am nächsten Tag brachten sie ihre Weckeruhren mit, die jetzt liefen. Man brauchte nur auf die Weckeruhr zu schauen und die Stunden zurückrechnen, um zu wissen, wann sie die Uhr in Gang gesetzt hatten, als sie den Kontakt zur Batterie herstellten. Wenn sich zum Beispiel ein Schüler vorgenommen hatte, um 4:30 aufzuwachen und sein Wecker zeigte morgens, als er um 8:00 in die Schule kam, 3 Uhr, dann wußte er und die Mitschüler, daß er drei Stunden vorher aufgewacht war, also um 5:00 Uhr. Er war also eine halbe Stunde zu spät aufgewacht. Bei diesem Versuch gab es tatsächlich einige Schüler, die die vorgenommene Zeit ziemlich genau trafen und dann aufwachten. In der Abbildung 5.2 sind einige Beispiele gezeigt von Leuten, die den vorgenommenen Zeitpunkt (0 in der Abbildung) ziemlich genau trafen.

5 Unsere Kopfuhr

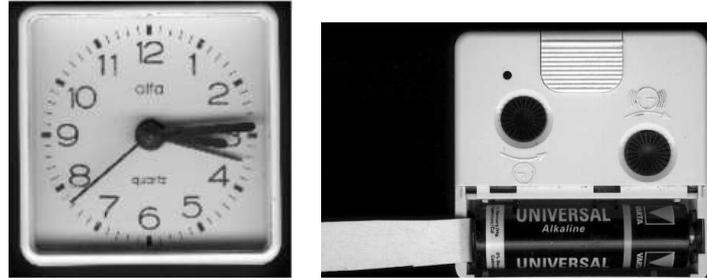


Abbildung 5.1: Weckeruhr wird am Abend auf 12 Uhr gestellt und ein Papierstreifen zwischen Batterie und Halterung geschoben. Wird in der Nacht beim Aufwachen (geplant: 3:30 Uhr) die Pappe herausgezogen, läuft der Wecker von da ab, weil wieder Kontakt zur Batterie ist. Am nächsten Tag braucht man nur auf die Weckeruhr zu schauen (zum Beispiel 8:00 Morgens) und die Stunden zurückrechnen (hier: 3 Stunden 14 Minuten), um zu wissen, zu welcher Zeit in der Nacht die Uhr in Gang gesetzt wurde, wann man also aufwachte ($8:00 \text{ minus } 3:14 = 4:46 \text{ Uhr}$, also 1 Stunde und 18 Minuten nach dem geplanten aufwachen. Da war also in diesem Fall wohl nichts mit einer genauen Kopfuhr. Jedenfalls wäre der Zug weg, wenn man sich auf diese Uhr verlassen hätte

Es ist nicht bekannt, ob Kopfuhr und circadiane Uhr beim Menschen das gleiche ist. Vielleicht habt ihr ja Lust, das mal bei Euch in der Schule herauszubekommen.

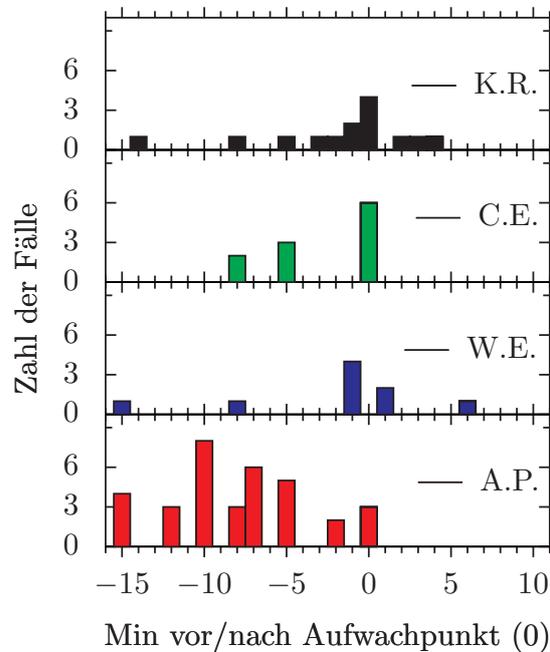


Abbildung 5.2: Einige Menschen besitzen eine Kopfuhr. Durch sie können sie ohne Wecker nachts zu einer bestimmten Zeit aufwachen. Hier sind Beispiele gezeigt, bei denen die vier Personen A. P., W. E., C. E. und K. R. ihre Kopfuhr ziemlich wirkungsvoll benutzen konnten. Auf der waagerechten Achse ist die Zeit aufgetragen, zu der die Person aufwachte (0 ist die Zeit, die sie sich zum Aufwachen vorgenommen hatte, zum Beispiel 4:00 bei einer Person, 2:30 bei einer anderen). Auf der senkrechten Achse ist aufgetragen, wie oft die betreffende Person zu welcher Zeit dann tatsächlich aufwachte. C. E. ist zum Beispiel in einer Nacht 15 Minuten vor dem geplanten Zeitpunkt aufgewacht. In einer anderen Nacht waren es 8 Minuten vorher. In vier Nächten wachte sie eine Minute vor, in zwei Nächten eine Minute nach dem vorgenommenen Zeitpunkt auf. In zwei weiteren Versuchsnächten wachte sie jeweils 6 beziehungsweise 10 Minuten später auf. Nach [Clauser \(1954\)](#)

5 *Unsere Kopfuhr*

6 Was Ihr für die Versuche braucht und wo man es her bekommt

Hier ist zusammengestellt, was Du brauchst und beachten mußt, wenn Du die im Buch erwähnten Beobachtungen und Versuche machen willst.

6.1 Zu den Versuchen

Im folgenden sind die verschiedenen Beobachtungen und Versuche zusammengestellt und was Du dazu brauchst. Du solltest zu den einzelnen Themen noch einmal den Text lesen, auf den verwiesen wird.

Forsythien-Blüten beobachten: Auf Seite 4 ist beschrieben, wie man die Bewegung der Forsythienblüten beobachten und fotografieren kann. Hast Du eine Videokamera oder eine digitale Kamera zur Verfügung oder kannst Dir eine ausleihen, solltest Du dafür sorgen, daß sie sicher steht. Am besten wäre ein Stativ. Mit einem Draht- oder Infrarot-Auslöser verwackeln die Bilder nicht.

Die Bilder können auf einen Computer übertragen werden (dazu mußt Du die Anleitungen lesen oder es Dir zeigen lassen). Den Blütenzipfelabstand kannst Du auf dem Bildschirm vermessen. Dazu gibt es unter Linux ein Programm (kruler), welches einen Millimeterstab auf dem Bildschirm erzeugt. Die Werte lassen sich in ein Tabellenkalkulations-Programm übertragen und dann grafisch darstellen.

Feuriges Käthchen *Kalanchoe*: Die *Ka-*

lanchoe Blütenblattbewegung ist auf Seite 8 beschrieben.

Kalanchoe-Samen ist winzig. Er ist dieser CD beigelegt. Mit Sand vermischte Gartenerde in einen Blumentopf füllen und als oberste Schicht ganz fein ausgesiebte Erde nehmen. Auf diese wird der Samen gestreut. Er darf nicht von Erde bedeckt werden. *Kalanchoe* ist nämlich ein Lichtkeimer: Der Samen braucht Licht zum Keimen. Am besten im Juni aussäen. Wenn die Pflänzchen zu dicht stehen, mit einem Zahnstocher herausnehmen und in kleine Blumentöpfe pflanzen (die Gärtner nennen das 'pikieren'). Die Pflanzen wachsen im Sommer, ohne Blüten zu bilden. Erst im Herbst, wenn die Tage kürzer werden, werden Blütenknospen angelegt, und im Dezember hast Du dann ein interessantes und schönes Weihnachtsgeschenk. Wer nicht so lange warten will, kann den Pflanzen auch im Sommer Wintertag geben: Man muß die Pflanzen dann über Nacht für 13 Stunden verdunkeln. Wenn man das für etwa zwei Wochen gemacht hat, fangen sie nach einiger Zeit an, Blütenknospen zu bilden.

Wie die Bewegung der Blütenzipfel beobachtet werden kann, ist auf Seite 8 beschrieben.

Für Quer- und Längsschnitte durch Blütenzipfel brauchst Du Holundermark (Ast eines Holunders abbrechen

und in Stücke schneiden). Das Mark herauschneiden und mit Wasser befeuchten. Mit einer neuen Rasierklinge einen Schlitz hineinschneiden und in diesem das Blütenblatt einklemmen. Je nachdem, ob Du einen Querschnitt oder einen Längsschnitt machen möchtest, muß der Blütenzipfel verschieden orientiert sein. Zum Beobachten brauchst Du ein Präpariermikroskop oder ein normales Mikroskop. Frage in der Schule danach (Bücher zum Mikroskopieren siehe Seite 105). Objektträger und Deckgläschen kannst Du in der Schule ausleihen oder in einem Geschäft für Laborbedarf kaufen. Ein feiner Pinsel hilft, die Schnitte in einen Wassertropfen auf dem Objektträger zu übertragen.

Wenn Du die Blütenblattbewegung unter konstanten Bedingungen beobachten willst, eignet sich ein dunkler Kellerraum. Gewöhnlich sind die Temperaturen im Keller ziemlich gleichmäßig. Grünes Licht bekommst Du, wenn Du eine weiße Leuchtstoffröhre mit einer grünen Kunststoff-Folie umwickelst (Cinemo-id oder Rosco, Dedo Weigert Film GmbH, Karl Weinmair Str. 10, 80807 München). Du kannst Dir auch eine Klimabox bauen, wie in [Engelmann \(2004a\)](#) beschrieben.

Kleinere Mengen von Chemikalien (zum Beispiel Zucker für die *Kalanchoe*-Blüten) lassen sich mit einer Briefwaage abwägen.

Kaiserwinden blühen auf: Das ist auf Seite 14 beschrieben. Samen der Kaiserwinde *Pharbitis nil* ist dieser CD beigelegt. Am besten in Wasser über Nacht vorquellen und dann je drei bis

vier Samen pro Blumentopf aussäen. Laß die Pflanzen auf dem Balkon oder im Garten im Topf wachsen oder pflanze sie direkt in den Garten. Sie brauchen einen sonnigen Platz und einen langen Stab, an dem sie winden können. Beobachte die Blüten früh am Morgen, wenn sie noch tütenförmig eingerollt sind, wie sie sich dann im Laufe des Morgens öffnen und gegen Abend verwelken.

Eine Blumenuhr: Die Blumenuhr ist auf Seite 14 beschrieben. Im folgenden sind die Pflanzen aufgestellt, die sich zu den verschiedenen Tageszeiten öffnen. Es wird auch beschrieben, wann sie blühen (römische Zahlen), wo man sie findet und/oder wie sie angezogen werden (fehlt noch). Nach [Hess \(1990\)](#) Seite 217 (nur Öffnungszeiten) und nach Zander, zitiert nach Beling (ZVP 9 259 1929) in [Jores \(1937\)](#), einige Einträge von Bünning, auch Korrekturen der Daten (mit Öffnungszeiten o und Schliesszeiten z):

- 4-5 Wildrose *Rosa canina* VI, lichte Wälder und Gebüsch, Waldränder, Hecken, Weiden. Besonders häufig in mittleren Gebirgslagen
- 5 Klatschmohn *Papaver rhoeas* V-VII, Getreideäcker, Schutt, gemein
- 5-6 ausdauernder Lein *Linum perenne* VI-VIII?
- 6 Wegwarte *Cichorium intybus* VII-VIII, Wegränder, Raine, Weiden, verbreitet. Auf Lehm
- 6-7 Wald-Weidenröschen *Epi-lobium angustifolium* VII-VIII, Waldlichtungen, Kahlschläge, Wald- und Wegränder, Heiden,

- Trümmerschutt, häufig.
- 7 Huflattich *Tussilago farfara* III-IV, Kahlschläge, Schutt, Bahndämme, verbreitet
 - 7-8 Ackerwinde *Convolvulus arvensis* VI-X, Äcker, Weinberge, Schutt, Wegränder, gemein
 - 8-9 Stengelloser Enzian *Gentiana clusii*
 - 9-10 Tulpen *Tulipa spec*
 - 10-11 Zierliches Tausendgüldenkraut *Centaureum pulchellum*
 - 11-12 Blutwurz *Potentilla erecta* VI-X, lichte Wälder, Kahlschläge, Heiden, Magerrasen, auf sauren Böden verbreitet. Magerkeitszeiger.
 - 18 Jelängerjelier *Lonicera caprifolium* VI-VIII?
 - 18-19 gewöhnliche Nachtkerze *Oenothera biennis* VI-VIII, Wegränder, Eisenbahndämme, Sandfelder, Steinbrüche, Flußufer
 - 19-20 Stechapfel *Datura stramonium* VI-IX, Schuttplätze an Wegen, zerstreut. Giftig!
 - 20-21 Nickendes Leimkraut *Silene nutans* III-IX, sonnige, trockene Hügel, lichte Gebüsch und Wälder, verbreitet
 - 21-22 Königin der Nacht *Selenicereus grandiflorus*
 - o 3-5 z 9-10 Wiesenbocksbart *Tragopogon pratensis* V-VII, trockene Wiesen, Wegränder, häufig
 - o 3-4 dreifarbiges Winde *Convolvulus tricolor* VI-X?
 - o 4-5 z 11-12 Dachpippau *Crepis tectorum*
 - o 4-5 z 10 wilde Zichorie *Cichorium intybus* VI-VIII, Wegränder, Raine, Weiden, verbreitet. Besonders auf Lehmboden
 - o 5-6 z 8-10 gemeiner Löwenzahn *Taraxacum officinale* IV-V, Wiesen, Grasplätze, Driften, gemein
 - o 6-7 z 10 Ackergänsedistel *Sonchus arvensis* VII-X, Äcker, häufig. Lehmzeiger
 - o 7 z 17 weisse Seerose *Nymphaea alba* VI-VIII, nährstoff-freie, stehende Gewässer, verbreitet
 - o 7-8 z 15-16 ästige Graslilie *Anthericum ramosum*
 - o 7-8 z 15 bärtige Zaserblume *Mesembryanthemum barbatum*
 - o 8 z 15-16 Ackergauchheil *Anagallis arvensis* VI-X, Äcker, Gärten, gemein
 - o 9 z 12 Ackerringelblume *Calendula arvensis* VI-X, Äcker, Weinberge in Süddeutschland, wärmeliebend
 - o 17 *Nyctago hortensis*
 - o 9-10 z 15-16 *Mesembryanthemum crystallinum*
 - o 10-11 z 14-15 rotblühende Stranddistel *Arenaria rubra*
 - o 10-11 gelbe Taglilie *Hemerocallis flava*
 - o 10-11 doldenblütige Vogelmilch *Ornithogalum umbellatum* IV-V, Wiesen, Gärten, Weinberge, Äcker, zerstreut
 - o 10-11 Malven, fast alle Arten *Malva spec.*, zum Beispiel Wegmalve *Malva neglecta* VI-IX, Wege, Mauern, Schutt, Dorfpflanze
 - z 16-17 zweiteilige Wunderblume *Mirabilis dichotoma*
 - z 17-18 Nachtkerze, verschiedene Arten *Oenothera* VI-VIII, Weg-

ränder, Eisenbahndämme, Sandfelder, Steinbrüche, Flußufer

- z 18-19 Storchschnabel *Geranium daucifolium*
- z 21-22 nächtliche Silene *Silene nocturna*
- o nachmittags weisse Nachtnelke *Melandrium album* V-X, Gebüsch, Kulturland, Schutt, verbreitet

Falteruhr Beginn oder stärkste Flugaktivität verschiedener Tag- und Nachtfalter. Angegeben ist auch, wo und zu welchen Jahreszeiten die Falter in Deutschland vorkommen. Nach Hess (1990) S.219

- 2 Segelfalter *Iphiclides podalirius*
- 3 Gammaeule *Autographa bractea*
- 4 Blaukernaug
- 5 Widderchen *Lycastes zygana exulans*
- 8 Bläuling *Cyanus (Lycaenidae)*
- 9 Grosser Kohlweissling *Pieris brassicae*
- 10 Taubenschwänzchen *Macroglossum stellatorium*
- 11 Admiral *Vanessa atalanta*
- 18 Wolfsmilchschwärmer *Celerio euphorbiae*
- 19 Totenkopfschwärmer *Acherontia atropos*
- 20 Tigermotte *Spilosoma mont-hastri*
- 21 Ligusterschwärmer *Sphinx ligustri*

Blüte der Nachtkerzen öffnet sich: Auf Seite 15 findest Du das Öffnen der Nachtkerzenblüten beschrieben. Samen von *Oenothera biennis* kannst Du Dir von einer Pflanze besorgen. Wenn

an den Blütenständen oben noch Blüten sind, können unten bereits Samen in den Hülsen stecken. Du kannst sie im Garten aussäen. Sie blühen aber erst im zweiten Jahr. Samen sind auch dieser CD beigefügt. Besser ist es, in einem Garten nach blühenden Pflanzen zu sehen. Vielleicht kannst Du ja auch fragen, ob Du eine Pflanze ausgraben kannst. Wenn man sie einmal im Garten hat, vermehren sie sich ziemlich stark.

Zur Anzucht genügt normale Gartenerde. Die Pflanze blüht von Juni bis Ende Oktober. Jeden Abend zwischen 20 Uhr und 22 Uhr kannst Du beobachten, wie sich die Blüten öffnen.

Bienen auf Farben dressieren: Auf Seite 20 ist beschrieben, wie man Bienen auf Farben dressieren kann. Du brauchst dazu farbiges Papier (Schreibwarengeschäft oder mit dem PC am Drucker ausdrucken), Glasscheiben zum Abdecken und etwas Honig.

Vom Bientanz (Seite 21) gibt es einen Film vom Institut für den wissenschaftlichen Film in Göttingen, Nonnenstieg 72. Er heißt *Entfernungs- und Richtungsweisung bei der Honigbiene - Rund- und Schwänzeltanz* und wurde von Karl von Frisch und Martin Lindauer hergestellt. Bestellnummer IWF C 1335.

Wie Bienen das Polarisationsmuster des Himmels sehen können, ist auf Seite 22 beschrieben. Polarisationsfolien aus Kunststoff kann man bei www.edmundoptics.de kaufen (Linear polarizing Film, 2*2 inch, zwei Quadrate, Bestellnummer M43-781). Wie man sich daraus eine 'Bienenbrille' bauen kann, ist im folgenden beschrieben

ben. Sie zeigt Dir, wie eine Biene den Himmel zu verschiedenen Tageszeiten sieht. (fehlt)

Bestäubung beim Sumpferzblatt: Auf Seite 26 ist die Bestäubung beim Sumpferzblatt beschrieben. Die Pflanze findest Du in Flachmooren und auf feuchten moorigen Wiesen, aber auch an feuchten Stellen von trockeneren Wiesen.

Blütenduft: Ab Seite 32 sind einige Beobachtungen und Versuche zum Blütenduft beschrieben. Die Nebenkronen von Narzissen kannst Du mit Neutralrot färben, indem Du ein wenig Farbstoff in Wasser löst und die Stängel der Blüten hineinstellst. An den Stellen, an denen die Blüte Duftstoffe abgibt, reichert sich das Neutralrot an, weil dort die Zellwände zusammen mit dem Duft auch Wasser abgeben. Beim Enziangewächs *Exacum affine*, dem blauen Lieschen, schwankt die Duftintensität tagesrhythmisch (siehe Seite 32). Die Pflanzen gibt es in Blumengeschäften und Gärtnereien zu kaufen. Du kannst sie daheim beobachten. Als Duftstoff zur Kontrolle eignet sich zum Beispiel Spiritus, der mit einem riechenden 'Vergällungsmittel' versetzt ist, damit er nicht getrunken wird.

Auf Seite 33 wird das Echte Seifenkraut *Saponaria officinalis* erwähnt. Du findest die Pflanze an Wegrändern und Ufern. Gelegentlich wird sie auch im Garten als Zierpflanze gehalten. Sie wird 30 bis 60 cm groß und blüht von Juni bis September.

Den Porzellanstock *Hoya carnosa* (auch Wachtblume genannt) kannst Du in Blumenläden kaufen oder Dir

von jemandem, der die Zierpflanze hat, einen kleinen Trieb mit Blättern geben lassen. Im Wasser eines Gefäßes bildet er nach einiger Zeit Wurzeln. Du kannst ihn dann in einen Blumentopf mit Gartenerde pflanzen und warten, bis er blüht, um den Duft und die tagesperiodische Änderung in der Intensität kennenzulernen.

Luzerne-Blüten: Auf Seite 37 wird der Bestäubungsmechanismus der Luzerne beschrieben. Auf Luzernefeldern kannst Du die Blüten studieren und mit einem Hölzchen den Bestäubungsmechanismus in Gang setzen. Wenn Du Glück und Geduld hast, kannst Du auch beobachten, wie eine Biene eine Blüte besucht und dabei diesen Mechanismus betätigt. Die Blattschneiderbiene *Megachile rotundata* kommt in Deutschland nur am Kaiserstuhl vor, aber es gibt zahlreiche andere Wildbienen, die Blüten der Luzerne befliegen.

Blattschneiderbienen *Megachile rotundata* kann man in den USA kaufen. Sie befinden sich in ihren Brutröhrchen aus trockenen Blattstückchen und schlüpfen einige Zeit nachdem sie aus dem Kühlschrank genommen wurden.

Globus und die Jahreszeiten: Um zu sehen, wie Sommer und Winter mit ihren unterschiedlich langen Tageszeiten zustande kommen, kannst Du einen Globus verwenden (beschrieben auf Seite 48). Ein Ball tut es aber auch. Du mußt ihn so halten und drehen, daß die Drehachse etwa 23° zur Lichtquelle (Fenster in dunklem Raum) geneigt ist.

Kartoffelkäfer: Kartoffelkäfer (siehe Seite

53) findest Du auf Kartoffelfeldern. Sowohl die Larven als auch die Käfer sind sehr auffällig gefärbt. Wenn Du im Herbst noch Tiere findest, kannst Du diese in ein hohes Glas stecken, das zur Hälfte mit Sand gefüllt ist. Decke das Glas mit einem Netz ab und füttere täglich mit Kartoffelblättern, bis der Käfer in die Erde kriecht. Halte dann das Glas an einem kühlen Ort, zum Beispiel im Keller. Im Frühjahr kommt der Käfer wieder an die Oberfläche.

Kopfuhr: Einen Wecker mit Batterie kannst Du so präparieren, daß er sich als 'Stopuhr' eignet. Auf Seite 93 ist das beschrieben. Damit kannst Du prüfen, ob Du eine gute Kopfuhr besitzt.

6.2 Weiteres zu den Versuchen

Hier sind noch weitere Dinge aufgeführt, die Du für die Versuche und Messungen brauchst.

Chemikalien: Zucker, Neutralrot (Drogerie), Spiritus (vergällter Alkohol mit Riechstoff).

Glassachen: Glasscheiben (Glaser), Objektträger für mikroskopische Beobachtungen, Deckgläschen zum Abdecken mikroskopischer Schnitte (beides in Geschäften für Laborbedarf)

Geräte: Briefwaage zum Abwägen kleinerer Mengen von Chemikalien

Tiere: Honigbienen lassen sich leicht auf Blüten beobachten. Imker zeigen Dir sicherlich gern, wie es in einem Bienenstock aussieht. Es gibt auch eine Reihe von Filmen über Bienen

und ihr Verhalten. Blattschneiderbienen *Megachile rotundata* kann man sich aus den USA schicken lassen. Adresse: xx. Die Zuckmücke *Metriocnemus knabi* kommt in den nördlichen Staaten der USA und Kanada vor. In Europa gibt es eine verwandte Art, *Metriocnemus martinii*, die im Wasser von Baumhöhlen lebt. Mir ist nicht bekannt, wie sie überwintert. Vielleicht kannst Du es herausbekommen. Kiefernspinner *Dendrolimus pini* an Kiefern. Seidenspinner *Bombyx mori*. Die Riesenseidenspinner *Philosamia cynthia*, *Hyalophora cecropia* und *Antheraea pernyi* kann man auf Insektenbörsen im Puppenstadium kaufen. Die für die Falteruhr (Abbildung ??) aufgeführten Schmetterlinge (Seite 6.1) kannst Du im Freien beobachten. Es gibt gut illustrierte Schmetterlingsbücher. Schlupfwespe (*Nasonia vitripennis*). Fleischfliege *Sarcophaga*. Fruchtfliege *Drosophila littoralis*. Strandflohkrebs *Talitrus saltator*. Uferspinne *Arctosa cinerea*. Monarch-Falter *Danaus plexippus*.

Pflanzen: Luzerne *Medicago sativa*, *Stephanotis floribunda*, Wachsblume *Hoya carnosa*, Limepflanze *Citrus aurantium*, Orchidee *Odontoglossum constrictum*, *Exacum affine*, Hammerstrauch *Cestrum nocturnum*, Narzisse *Narcissus*, Sumpferzblatt *Parnassia palustris*, feuriges Käthchen *Kalanchoe blossfeldiana*, Zweig vom Holunder, Kaiserwinde *Pharbitis*, amerikanische Nachtkerze *Oenothera biennis*, Schmetterlingsblumen, Bienenblumen, Vogelblumen, Fledermausblumen, die für die Blumenuhr (Seite 14) aufgeführten Pflanzen (siehe Seite 98).

Sonstiges: Millimeterpapier, Zentimetermaßstab oder Dreieck mit Millimeter-Einteilung, Farbpappe, schwarzes Papier/Pappe, Pinzette, Rasierklingen, Küvette mit Kunststoffscheibe, Fläschchen, Thermometer, Spiegel

6.3 Messungen, Auswertungen, Computer

Das Internet ist Dein Freund, wenn Du Auskünfte brauchst über Firmen, bei denen man Dinge kaufen kann, die Du für Versuche brauchst, und für viele andere Informationen.

Über Messungen, Auswertungen und den Einsatz von Computern findest Du mehr in [Engelmann \(2004a\)](#). Ich verwende als Betriebssystem Linux. Es ist kostengünstig, zuverlässig und es gibt durch Linux-Gruppen (suche im Internet nach Linux-User-Group) gute Unterstützung bei Problemen¹. Wenn Du mit einem anderen Betriebssystem arbeitest (zum Beispiel von Microsoft) und nicht völlig auf Linux umsteigen möchtest, kannst Du Dir eine Knoppix CD kaufen (von Hans Knopper oder Buchhandlung Lehmanns in verschiedenen Städten in Deutschland). Sie enthält in gepackter Form die Debian-Distribution mit zahlreichen Programmen. Du steckst die CD in Dein CD-Laufwerk und kannst dann unter Linux arbeiten, ohne Dein anderes System zu beeinflussen. Man kann auch Linux neben einem anderen Betriebssystem auf dem Rechner installieren.

¹zum Beispiel die Linux-User Group Tübingen, der ich sehr viel Hilfe verdanke: lug-tuebingen@jura.uni-tuebingen.de

6 Was Ihr für die Versuche braucht und wo man es her bekommt

7 Nachwort

7.1 Für die Leseratten: Weitere Bücher. Filme

Es gibt zwei Bücher über Bewegungen bei Pflanzen, [Hensel \(1981\)](#) und [Simons \(1994\)](#), die viele zusätzliche Informationen geben über das hier Erzählte. In beiden werden auch Versuche beschrieben. Von [Engelmann and Klemke \(1983\)](#) ist ein Buch erschienen, in dem Versuche über rhythmische Vorgänge bei Pflanzen und Tieren vorgestellt werden. Es ist leider vergriffen, aber vielleicht noch in Bibliotheken zu haben. Ein neueres Praktikumsbuch *Rhythmen in Organismen* gibt es im Internet unter [Engelmann \(2004a\)](#). Ebenfalls im Internet ist ein Buch über *Rhythmen des Lebens* zu finden ([Engelmann \(2007\)](#)). Das ist allerdings mehr für Studenten und Fachleute gedacht. Einige Bücher über interessante Ausflüge in die Natur für Kinder sind von [Paatz \(1938\)](#), [Paatz \(1947\)](#), und [Bauer and Mühlbauer \(1990\)](#) erschienen, aber leider alle vergriffen.

Um Mikroskopieren zu lernen, gibt es einige Bücher: [Drews \(1992\)](#), [Gerlach \(1987\)](#), [Jung \(1998\)](#), eine grundlegende Einführung in die Mikroskopie und ihre Techniken, [Kremer \(2002\)](#), ein neues Buch zur Mikroskopie, reich und schön bebildert, mit genauen Anleitungen, eine Fundgrube für mikroskopische Übungen und Hinweise in die Mikrowelt, [Nachtigall \(1998\)](#) mit praktischen Anleitungen und Vorschlägen zur Auswahl von Objekten. Ich empfehle besonders [Wanner \(2004\)](#).

Ich habe einige weitere Bücher geschrieben oder bin noch dabei, sie zu schreiben.

Sie befassen sich ebenfalls mit Themen, die mit rhythmischen Vorgängen bei Lebewesen zu tun haben - mein Spezialgebiet als Wissenschaftler: *Wie Pflanzen wachsen und sich bewegen*: [Engelmann \(2004c\)](#), *Bio-kalender: Das Jahr im Leben der Pflanzen und Tiere*: [Engelmann \(2009a\)](#), *Rhythmen in Strukturen von Pflanzen*: [Engelmann \(2004b\)](#), *Fliegende Uhren - Die Uhren der Taufliede*: [Engelmann \(2009b\)](#), *Uhren, die nach dem Mond gehen. Einfluss des Mondes auf die Erde und ihre Lebewesen*: [Engelmann \(2009c\)](#), *Unsere inneren Uhren - Biologische Zeitmessung bei Menschen und anderen Säugern*: [Engelmann \(2008\)](#), *Rhythmen des Lebens - Eine Einführung anhand ausgewählter Themen und Beispiele*: [Engelmann \(2007\)](#), *Rhythmen in Organismen - Beobachten, experimentieren, messen und auswerten*: [Engelmann \(2004a\)](#).

Über Bienen gibt es einige Lehrfilme, die von Schulen und anderen Einrichtungen vom Institut für den wissenschaftlichen Film in Göttingen ausgeliehen werden können. Ich führe einige davon hier auf¹:

- *Farbensinn der Bienen*: [Frisch and Lindauer \(1977\)](#)
- *Sprache der Bienen*: [Frisch \(1936\)](#)
- *Entwicklung der Honigbiene*: [Frisch \(1950a\)](#)

¹die Bezeichnungen C3 oder ähnlich sind die Bestellnummern der Filme. Kataloge des Göttinger Institutes sind in den meisten Schulen oder können von dort besorgt werden: Institut für den wissenschaftlichen Film, Nonnenstieg72, 37075 Göttingen

- *Entfernungs- und Richtungsweisung bei der Honigbiene -Rund- und Schwänzeltanz:* Frisch and Lindauer (1978) 72070 TÜBINGEN
Tel. 07072-68325
EMail: engelmann@uni-tuebingen.de
- *Nachweis des Farbensehens bei der Honigbiene:* Frisch and Lindauer (1977)
- *Pollen- und Nektarsammeln der Honigbiene:* Frisch (1950b)

7.2 Zum Schluß einen Hinweis auf Mängel und Pläne

Ich habe dieses Buch gern geschrieben, aber dabei gemerkt, daß es viel schwieriger ist, ein Sachbuch für junge Leser zu schreiben als eine wissenschaftliche Arbeit. Ich weiß auch, daß es noch viele Mängel hat und bitte deshalb die ‘Versuchskaninchen’, die es als erste zum Lesen bekommen, Eltern, Kinder, Lehrer, um Rückmeldungen (Fehler, Vergessenes, Unverständliches oder Mißverständliches, ...). Nur so kann es besser werden.

Geplant ist, bestimmte Bilder als kleine Animationen auf dem PC erscheinen (zum Beispiel die *Kalanchoe*-Blütenblattbewegung in Zeitrafferaufnahmen). Parallel dazu plane ich auch, das Buch als CD zur Verfügung zu stellen, wobei die Hülle groß genug sein soll, um auch einige Samen, Chemikalien und Hilfsmittel (zum Beispiel Polarisationsfolien, um wie eine Biene den Himmel ansehen zu können) aufnehmen zu können.

Schließlich möchte ich mich gern mit einem Fachmann oder einer Fachfrau zusammen tun, um einen Film über das hier angeschnittene Thema zu drehen.

Meine Adresse ist
Wolfgang Engelmann
Schlossgartenstrasse 22

Literaturverzeichnis

- Altenburger, R. and Matile, P. (1990). Further observations on rhythmic emission of fragrance in flowers. *Planta*, 180(2):194–197. **32**
- Arnold, C. G. (1959). Die Blütenöffnung bei *Oenothera* in Abhängigkeit vom Licht-Dunkelrhythmus. *Planta*, 53:198–211. **17**
- Baer, F. and Mühlbauer, R. (1990). *Der schwarze Stein*. Bertelsmann, München. **105**
- Bounhiol, J.-J. and Moulinier, C. (1965). L'opacité crânienne et ses modifications naturelles et expérimentelles chez le ver à soie. *C. R. Acad. Sci.*, 261:2739–2741. **61**
- Bradshaw, W. E. (1969). Major environmental factors inducing the termination of larval diapause in *Chaoborus americanus* Johannsen (Diptera: Culicidae). *Biol. Bull.*, 139:2–8. **75**
- Bradshaw, W. E. (1970). Interaction of food and photoperiod in the termination of larval diapause in *Chaoborus americanus* (Diptera: Culicidae). *Biol. Bull.*, 139:476–484. **82**
- Bradshaw, W. E. (1972). Photoperiodic control in the initiation of diapause by *Chaoborus americanus*. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, 65:755–756. **51**
- Bradshaw, W. E. and Lounibos, L. P. (1972). Photoperiodic control of development in the pitcher-plant mosquito, *Wyeomyia smithii*. *Can. J. Zool.*, 50:713–719. **51**
- Brun, R. (1914). *Die Raumorientierung der Ameisen*. Gustav Fischer. **89**
- Böer, F. (1948). Lindauer Bilderbogen Nr. 5. *Jan Thorbeck Verlag, Sigmaringen*. **16**
- Clauser, C. (1954). *Die Kopfuhr*. Stuttgart. **93, 95**
- Danilevskii, A. S. (1965). *Photoperiodism and seasonal development of insects*. Oliver and Boyd, Edinburgh and London, first english edition edition. **72, 73**
- Dorn, M. and Weber, D. (1988). *Die Luzerne-Blattschneiderbiene*. Neue Brehm-Bücherei, Ziemsen Verlag Wittenberg. **37, 39, 40, 41, 43**
- Draws, R. (1992). *Mikroskopie als Hobby. Faszinierende Einblicke in die Natur*. Falken-Verlag Niedernhausen. **105**
- Duden-Lexikonredaktion, editor (1969). *Duden-Lexikon in drei Bänden*. Dudenverlag Bibliographisches Institut. **15**
- Engelmann, W. (2004a). Rhythmen in Organismen - Beobachten, experimentieren, messen und auswerten. <http://tobias-lib.ub.uni-tuebingen.de/volltexte/2009/3790>. **10, 98, 103, 105**
- Engelmann, W. (2004b). Rhythmen in Strukturen von Organismen. <http://tobias-lib.ub.uni-tuebingen.de/volltexte/2009/3793>. **105**

- Engelmann, W. (2004c). Wie Pflanzen wachsen und sich bewegen. <http://tobias-lib.ub.uni-tuebingen.de/volltexte/2009/3777>. 105
- Engelmann, W. (2007). Rhythmen des Lebens - Eine Einführung anhand ausgewählter Themen und Beispiele. <http://tobias-lib.ub.uni-tuebingen.de/volltexte/2009/3799>. 105
- Engelmann, W. (2008). Unsere inneren Uhren - Biologische Zeitmessung bei Menschen und anderen Säugern. <http://tobias-lib.ub.uni-tuebingen.de/volltexte/2009/3773>. 105
- Engelmann, W. (2009a). Biokalender - Das Jahr im Leben der Pflanzen und Tiere. <http://tobias-lib.ub.uni-tuebingen.de/volltexte/2009/3768>. 105
- Engelmann, W. (2009b). Fliegende Uhren - Die Uhren der Taufliege. <http://tobias-lib.ub.uni-tuebingen.de/volltexte/2009/3795>. 105
- Engelmann, W. (2009c). Uhren, die nach dem Mond gehen. Einfluss des Mondes auf die Erde und ihre Lebewesen. <http://tobias-lib.ub.uni-tuebingen.de/volltexte/2009/3766>. 105
- Engelmann, W. and Klemke, W. (1983). *Biorhythmen. Biologische Arbeitsbücher*, volume 34. Quelle und Meyer Heidelberg. 12, 105
- Erkert, H. G. (1969). Die Bedeutung des Lichtsinnes für Aktivität und Raumorientierung der Schleiereule (*Tyto alba guttata* Brehm). *Z. vergl. Physiologie*, 64:37–70. 58
- Forel, A. (1910). *Das Sinnesleben der Insekten*. Reinhardt, München. 20
- Free, J. B. (1970). *Insect pollination of crops*. Acad. Press, London. 43
- Frisch, K. v. (1936). Sprache der Bienen. Film C4, IWF Göttingen, Institut für den wissenschaftlichen Film, Nonnenstieg 72, Göttingen. 105
- Frisch, K. v. (1950a). Entwicklung der Honigbiene. Film C607, IWF Göttingen, Institut für den wissenschaftlichen Film, Nonnenstieg 72, Göttingen. 105
- Frisch, K. v. (1950b). Pollen- und Nektarsammeln der Honigbiene. Film C606, IWF Göttingen. 106
- Frisch, K. v. (1965). Tanzsprache und Orientierung der Bienen. *Springer Berlin*. 20, 23, 25
- Frisch, K. v. and Lindauer, M. (1977). Nachweis des Farbensehens bei der Honigbiene. Film C1263, IWF Göttingen, Institut für den wissenschaftlichen Film, Nonnenstieg 72, Göttingen. 105, 106
- Frisch, K. v. and Lindauer, M. (1978). Entfernung- und Richtungsweisung bei der Honigbiene - Rund- und Schwänzeltanz. Film C1335, IWF Göttingen, Institut für den wissenschaftlichen Film, Nonnenstieg 72, Göttingen. 106
- Gerlach, D. (1987). *Mikroskopieren - ganz einfach. Das Mikroskop und seine Handhabung. Objekte aus dem Alltag*. Frankh-Kosmos, Stuttgart. 105
- Günther, K., Hannemann, H.-J., Hiecke, F., Königsmann, E., and Schumann, H. (1989). *Urania Tierreich - Insekten*. Urania-Verlag, Leipzig, Jena, Berlin. 91

- Hard, J. J., Bradshaw, W. E., and Holzapfel, C. M. (1993). The genetic basis of photoperiodism and evolutionary divergence among populations of the pitcher-plant mosquito, *Wyeomyia smithii*. *Am. Nat.*, 142:457–473. **51**
- Hensel, W. (1981). *Pflanzen in Aktion. Krümmen, Klappen, Schleudern*. Spektrum Akademischer Verlag Heidelberg, Berlin, Oxford. **105**
- Hess, D. (1990). *Die Blüte*. Ulmer Stuttgart, 2 edition. **16, 20, 27, 28, 29, 38, 98, 100**
- Hinton, H. E. (1953). Some adaptations of insects to environments that are alternately dry and flooded, with some notes on the habits of the Stratimyidae. *Trans. Soc. Brit. Entom.*, 11:209–227. **63**
- Isobe, M. and Goto, T. (1980). Diapause hormones. In Miller, T. A., editor, *Neurohormonal techniques in insects*, pages 216–243. Springer New York, Heidelberg, Berlin. **60, 62, 72**
- Johnson, C. (1969). *Migration and dispersal of insects by flight*. Methuen, London. **90**
- Jores, A. (1937). Die 24-Stunden-Periodik in der Biologie. In Junk, W., Oppenheimer, C., and Weisbach, W., editors, *Tabulae Biologicae*, volume 14-1. Uitgeverij Dr. W. Junk, Den Haag. **16, 98**
- Jung, A. (1998). *Angewandte Mikroskopie*. Verlag Grobbel, Friedeburg. **105**
- Kai, H., Kotani, Y., Miao, Y., and Azuma, M. (1995). Time Interval Measuring Enzyme for Resumption of Embryonic Development in the Silkworm, *Bombyx mori*. *Journal of Insect Physiology*, 41:905–910. **64**
- Kremer, B. (2002). *Das große Kosmos Buch der Mikroskopie*. Kosmos Stuttgart. **105**
- Lankinen, P. (1985). Geographical variation in circadian eclosion rhythm and photoperiodic adult diapause in *Drosophila littoralis*. *J. Comparative Physiology*. **83**
- Lewis, A. D. and Saunders, D. S. (1987). A damped circadian oscillator model of an insect photoperiodic clock. I. Description of the model based on a feedback control system. *J. theoret. Biology*, 128:47–59. **75, 76, 77**
- Lumme, J. (1982). The genetic basis of the photoperiodic timing of the onset of winter dormancy in *Drosophila littoralis*. *Acta Universitatis Ouluensis*, 16(129 Biologica):1–42. **84**
- Masaki, S. (1980). Summer diapause. *Annual Review of Entomology*, 25:1–25. **81**
- Matile, P. and Altenburger, R. (1988). Rhythms of fragrance emission in flowers. *Planta*, 174:242–247. **32, 34**
- Meenal, A., Mathur, V. B., and Rajan, R. K. (1994). Role of light during incubation of silkworm eggs and its effect on rearing performance and diapause. *Indian Journal of Sericulture*, 33:139–141. **61**
- Mohr, U. (1979). *Neues Tierlexikon in Farbe von A bis Z*. Buch und Zeit Verlagsgesellschaft mbH, Köln. **30**
- Müller, A., Krebs, A., and Amiet, F. (1997). *Bienen. Mitteleuropäische Gattungen, Lebensweise, Beobachtung*. Naturbuch-Verlag; Weltbild-Verlag GmbH Augsburg. **40**

- Nachtigall, W. (1998). *Mikroskopieren. Technik und Objekte*. BLV Verlag München, 3 edition. 105
- Nakagaki, M., Takei, R.-R., and Nagashima, E. (1991). Cell cycles in embryos of the silkworm, *Bombyx mori*: G-2-arrest at diapause stage. *Roux's Archives of Developmental Biology*, 200:223–229. 61
- Neugebauer, A. (1997). Duftrhythmen ausgewählter Blütenpflanzen. Master's thesis, Universität Tübingen. 33
- Nitschmann, J. and Hüsing, J. (1987). *Lexikon der Bienenkunde*. Edition Leipzig, tosa. 23, 24
- Novak, V., Hrozinka, F., and Stary, B. (1982). *Atlas schädlicher Forstinsekten*. Enke, Stuttgart, 2 edition. 59
- Numata, H., Shiga, S., and Morita, A. (1997). Photoperiodic receptors in arthropods. *Zool.Sc.*, 14:187–197. 74
- Overland, L. (1960). Endogenous rhythm in opening and odor of flowers of *Cestrum nocturnum*. *Am. J. Bot.*, 47:378–382. 32
- Paatz, H. (1938). *Abenteuer in Doktor Kleinerachers Garten*. Verlag des Druckhauses Tempelhof, Berlin. 1, 105
- Paatz, H. (1947). *Doktor Kleineracher führt Dieter in die Welt*. Verlag des Druckhauses Tempelhof, Berlin. 1, 105
- Papi, F. (1955). Experiments on the sense of time in *Talitrus saltator* (Montagu)(Crustacea Amphipoda). *Experientia*, 11:201–202. 89
- Papi, F. (1960). Orientation by night: The moon. *Cold Spring Harb. Symp. quant. Biol.*, 25:475–480. 86
- Papi, F. and Pardi, L. (1953). Ricerche sull'orientamento di *Talitrus saltator* (Montagu) (Crustacea Amphipoda) II. *Z. vergl. Physiologie*, 35:490–518. 86
- Pardi and Scapini (1987). *Die Orientierung der Strandflohkrebe im Grenzbeereich Meer/Land*. Akademie der Wissenschaften und Literatur, Mainz. Fischer Verlag Stuttgart, New York. 85, 86, 87, 88, 89
- Paris, O. H. and Jenner, C. E. (1959). Photoperiodic control of diapause in the pitcher plant midge, *Metriocnemus knabi*. In Withrow, R. B., editor, *Photoperiodism and related phenomena in plants and animals*, pages 601–624. American Association for the advancement of Science, Washington D.C. 48, 50, 51, 52
- Santschi (1911). Observations et remarques critiques sur le mécanisme de l'orientation chez le fourmis. *Rev. Suisse Zool.*, 19:301–339. 89
- Saunders, D. S. (1966). Larval diapause of maternal origin II. The effect of photoperiod and temperature on *Nasonia vitripennis*. *J. Insect Physiology*, 12:569–581. 78, 79
- Saunders, D. S. (1971). The temperature compensated pp clock 'programming' development and pupal diapause in the flesh-fly, *Sarcophaga argyrostoma*. *JIP*, 17:801–812. 82
- Saunders, D. S. (1982). *Insect clocks*. Pergamon Press New York, 2 edition. 66
- Saunders, D. S. (2002). *Insect clocks*. Elsevier, Amsterdam, Boston, London, New York, Oxford, Paris, San Diego, San Francisco, Singapore, Sydney, Tokyo, 3 edition. 71

- Saunders, D. S. and Lewis, R. D. (1987a). A damped circadian oscillator model of an insect photoperiodic clock II. Simulations of the shapes of the photoperiodic response curves. *J. theoretical Biology*, 128:61–71. [76](#), [77](#)
- Saunders, D. S. and Lewis, R. D. (1987b). A damped circadian oscillator model of an insect photoperiodic clock III. Circadian and ‘hourglass’ responses. *J. theoretical Biology*, 128:61–71. [76](#), [77](#)
- Schmidt-Koenig (1975). *Migration and homing in animals*. Springer Berlin, Heidelberg, New York. [91](#)
- Simons, P. (1994). *Pflanzen in Bewegung. Das Muskel- und Nervensystem der Pflanzen*. Birkhäuser, Basel, Boston, Berlin. [105](#)
- Tumlinson, J. H., Lewis, W. J., and Vet, L. E. M. (1993). How parasitic wasps find their hosts. *Scientific American*, 268(march):46–52. [35](#), [36](#)
- Wanner, G. (2004). *Mikroskopisch-Botanisches Praktikum*. Thieme Stuttgart, New York. [105](#)
- Wehner, R. (1998). Der Himmelskompass der Wüstennameisen. *Spektrum der Wissenschaft*, 2:56–67. [89](#)
- Wilde, J. d., Duintjer, C. S., and Mook, L. (1959). Physiology of diapause in the adult Colorado beetle (*Leptinotarsa decemlineata*). I. The photoperiod as a controlling factor. *J. Insect Physiol.*, 3:75–85. [57](#)
- Williams, C. M. (1952). Physiology of insect diapause. IV. The brain and prothoracic glands as an endocrine system in the *Cecropia* silkworm. *Biol. Bull. Mar. Biol. Lab., Woods Hole*, 103:120–138. [80](#)
- Williams, C. M. and Adkisson, P. L. (1964). Physiology of insect diapause. XIV. An endocrine mechanism for the photoperiodic control of pupal diapause in the oak silkworm, *Antheraea pernyi*. *Biol. Bull. Mar. Biol. Lab. Woods Hole*, 127:511–525. [71](#)
- Winfree, A. (1976). The morning glory’s strange behavior. *Horticulture*, 54:42–51. [14](#)
- Yin, C.-M. and Chippendale, G. M. (1973). Juvenile hormone regulation of the larval diapause of the southwestern corn borer, *Diatraea grandiosella*. *J. Insect Physiol.*, 19:2403–2420. [81](#)

Literaturverzeichnis

Index

- Abraxas miranda*, 81
Acronycta rumicis, 72
Ameisen, 89
Anguria, 27
Antheraea pernyi, 68, 80
Arbeiterbiene, 21
Arctosa cinerea, 89
Asclepias, 90
astronomische Dämmerung, 57
- Bärenspinner, 72
Bücher, 105
bürgerliche Dämmerung, 57
Baumwollmotte, 59, 81
Bestäubungsmechanismus, 101
Biene, 101
Bienen, 19
Bienenblumen, 19
Blüte, 19
Blütenblatt, 6
Blütenblattbewegung, 98
Blütenduft, 30, 101
Blütenstaub, 19
Blütenzipfel, 7
Blastokinese, 61
Blattschneiderbiene, 37, 101
Blumenstetigkeit, 20
Blumenuhr, 14, 98
Bombyx mori, 59, 72
Brutzelle, 40
- Cestrum nocturnum*, 32
Chaoborus, 77, 82
Chemikalien, 102
Chironomidae, 47
circadiane Uhr, 13, 68, 94
- Citrus aurantium*, 32
Computer, 6
Corpora allata, 56, 78
Corpus cardiacum, 61, 78
- Dämmerung, 57
Danaus plexippus, 89
Demissin, 53
Dendrolimus pini, 59
Diapause, 41, 42, 47, 51, 53, 61, 63, 77, 78
 fakultativ, 72
 obligat, 68
Diatraea grandiosella, 80
Dressurversuche, 20
Drosophila littoralis, 82
Duft, 20
Duftabgabe, 20
Duftfeld, 28
Duftstoffe, 32
Duftzellen, 28
- Ecdyson, 78
Embryonalentwicklung, 61
Entfernung der Nahrung, 24
Epidermis, 9, 46
Esterase, 61
Exacum affine, 30, 101
- Falteruhr, 100
Fazettenauge, 72
Fledermausblume, 29
Fleischfliege, 79, 81
Fliege, 80
Fluchtrichtung, 86, 89
Forsythie, 4
Forsythienblüten, 97

Index

- Fremdbefruchtung, 19
Fruchtfliege, 82
geografische Rasse, 72, 82
Geräte, 102
Gezeiten, 85
Glassachen, 102
Globus, 101
Glycerol, 47, 63, 77
Glykogen, 53, 61
Hämolymphe, 61, 77
Häutung, 41
Hammerstrauch, 32
Heliconius, 27
Helium, 63
Honigmagen, 21
Honigwabe, 26
Hormon, 78
Hoya carnosa, 32, 101
Hyalophora cecropia, 79, 80
Hypothese, 72
induktive Zyklen, 77
innere Uhr, 13, 88
Insekten, 19
Insekten-Gehirn, 78
Insektenbestäubung, 37
Insektenblume, 29
Internet, 103
Ionen-Pumpen, 10
Jahreskalender, 42
Juvenilhormon, 56, 78
Kaiserwinde, 98
Kalanchoe, 7, 97
Kamera, 4
Kannenpflanzen, 46
Kannenpflanzen-Mücke, 45
Kartoffel, 53
Kartoffelkäfer, 53, 78, 101
Kaukasus, 82
Kiefernspinner, 59
Kohlweisling, 72, 79, 90
Kokon, 41
Kopfuhr, 93, 102
Krebstiere, 85
Kutikula, 46, 78
Larvendiapause, 80
Lavendel, 28
Lebenszyklus, 47
Lehrfilme, 105
Leptinotarsa decemlineata, 53
Lichtintensität, 51
Lichtkeimer, 97
Lichtrezeptor, 68, 72
Linne, 14
Locusta migratoria, 89
Luzerne, 42, 101
Madagaskar, 7
Magnetkompaß, 86
Maiszünsler, 59, 79
Medicago varia, 37
Megachile rotundata, 37, 42, 101
Mensch, 93
Metamorphose, 80
Metriocnemus knabi, 46, 47
Mikroskop, 6, 98
Mirabilis jalapa, 14
Mitochondrien, 80
Modell, 72
Monarch, 89
Moor, 46
Motorzellen, 10
multivoltine Art, 68
Nachtblüher, 30
Nachtkerze, 15
Nachtkerzenblüte, 100
Nahrungsangebot, 81
Narzisse, 28, 101
Nasonia vitripennis, 77
Nektar, 19, 40
Neuropeptiden, 61
neurosekretorische Zelle, 56, 77, 78
Neutralrot, 101
Nordskandinavien, 82

- Objektträger, 9
Odontoglossum constrictum, 32
Oedipoda miniata, 81
Oenothera biennis, 15, 100
Ostrinia nubilalis, 59, 79
 Oulu, 82
 Ovar, 79
 Ovarien, 56
 Ozelle, 72

 Papillenzellen, 9
 Parenchymzellen, 9
Parnassia palustris, 26
Pectinophora, 59, 81
 Pflanzen, 102
 Pflaster-Epithel, 10
Pharbitis, 14, 98
Philosamia cynthia, 68
 Photoperiode, 80
 photoperiodische Augen, 68
 photoperiodischer Zähler, 68
 Photoperiodismus, 42, 48
Pieris brassicae, 72
Pieris rapae, 79
 PIN, 63
 pitcher plant, 46
 Polarisations-Sternfolie, 24
 Polarisationsmuster, 22
 polarisiertes Licht, 86
 Pollen, 19, 40
Polypedilum vanderplanki, 63
 Pomeranze, 32
 Porzellanstock, 32, 101
 Präpariermikroskop, 6, 98
 Prothorakaldrüse, 78
 Puppe, 80
 Puppenkokon, 61
 Puppenstadium, 80

 Quieszenz, 63

 Rückkopplungsmodell, 77
 Reservestoffe, 78
 Riesenseidenspinner, 68, 79, 80
 Rundtanz, 22

 Saftmal, 28
Saponaria officinalis, 32, 101
Sarcophaga, 79, 81
 Schalter, 68
 Schlupfwespe, 32, 77
 Schmetterling, 19, 80
 Schneckenklee, 37
 Schwänzeltanz, 22
 Schwingungsdauer, 13
 Seidenpflanze, 90
 Seidenspinner, 59
 Seifenkraut, 32, 101
 Selbstbefruchtung, 19
 Shappirio, 45
 Sommerdiapause, 67
 Sommerquartier, 90
 Sonnenkompaß, 85, 86
 Sonnenkompassorientierung, 22
 Sorbitol, 77
 Speicheldrüse, 47
Sphagnum, 46
 Spiegel, 86
 Staubblätter, 26
Stephanotis floribunda, 32
 Stirnauge, 72
 Strandflohkrebs, 85
 Sumpf, 46
 Sumpfh Herzblatt, 26, 101

 Tagblüher, 29
 Tageslänge, 42, 61
 kritische, 72, 81
Talitrus saltator, 85
 Temperatur, 13
 Temperatur-Kompensation, 14
 Thermoperiodismus, 42
 Thymian, 28
 Tiere, 102
 Torfmoos, 46
 Trehalase, 61

 Uferspinne, 89
 ultraviolettes Licht, 28
 Umgebungstemperatur, 81

Index

univoltine Arten, 68
Unterschlundganglion, 61, 78

Vektor-Navigation, 24
Vogelblume, 29
Vorpuppe, 41, 47

Wabenzelle, 26
Wanderheuschrecken, 89
Wanderungen, 89
Winterdiapause, 67
Winterquartier, 90

Zünsler, 80
Zeitsinn, 20
Zuckmücke, 47, 82