



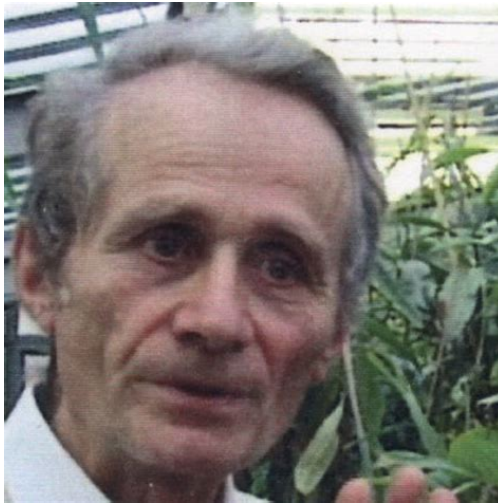
Blumenuhren Zeitgedächtnis Zeitvergessen

Universität Tübingen 2016

**Wolfgang Engelmann
Bernd Antkowiak**

Blumenuhren, Zeit-Gedächtnis und Zeit-Vergessen

Wolfgang Engelmann und Bernd Antkowiak
Universität Tübingen 2016



Copyright 1998 Wolfgang Engelmann. Korrigiert August 2002 und Mai 2004. 2007 wurden Text und Bilder überarbeitet. Neuauflage 2016.

Dieses Buch besteht aus 209 Seiten. Es 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 und Inkscape unter Linux angefertigt. Für die Diagramme wurde PyxPlot verwendet. Eine ältere englische und deutsche Version stehen unter <http://nbn-resolving.de/urn:nbn:de:bsz:21-opus-38007> und <http://nbn-resolving.de/urn:nbn:de:bsz:21-opus-38017> zur Verfügung.

Karlheinz Baumann gewidmet aus
Bewunderung für seine Naturfilme

Inhaltsverzeichnis

1	Blumenuhren	3
1.1	Öffnen, Schließen und Welken von Blüten . . .	3
1.1.1	Wie sich <i>Kalanchoe</i> -Blüten bewegen . .	4
1.1.2	Innere Uhr öffnet <i>Kalanchoe</i> -Blüten . .	11
1.1.3	Tages-Uhr bei verschiedenen Temperaturen	14
1.2	Eine Blumenuhr im Schulgarten	16
2	Blüten und Insekten	23
2.1	Vom Zeit-Sinn der Bienen	28
2.2	Bestäubungstricks der Pflanzen	39
2.3	Blüten-Duft und Duft-Rhythmen	44
2.4	Mit Blattschneider-Bienen Geld verdienen . . .	57
3	Unsere Kopf-Uhr	71
4	Diapause: Wie Insekten überwintern	77
4.1	Zuckmücke trickst Kannenpflanze aus	78
4.2	Kartoffelkäfer vergräbt sich im Herbst	88
4.3	Wie die Seidenspinner über den Winter kommen	101
4.4	Diapause ist besser als erfrieren	106
4.4.1	Diapause in Gebieten mit frühem Winter	116

4.4.2	Diapause-Augen	119
4.4.3	Diapause-Uhren	122
4.4.4	Diapause-Zähler	123
4.4.5	Was passiert während der Diapause . .	123
4.4.6	Diapause: Ein Thema mit Variationen .	130
4.4.7	Diapause für die Nachkommen	132
5	Der Sonnenkompass des Strandflohkrebses	139
5.1	Weitere Beispiele für Sonnenkompass	146
6	Beobachtungen, Filme	153
6.1	Video-Aufnahmen	153
6.2	Liste der Filme	155
7	Was braucht Ihr für die Versuche?	161
7.1	Feuriges Käthchen <i>Kalanchoe</i>	161
7.2	Kaiserwinden blühen auf	163
7.3	Eine Blumen-Uhr	163
7.4	Falteruhr	166
7.5	Blüte der Nachtkerzen öffnet sich	166
7.6	Bienen auf Farben dressieren	167
7.7	Bestäubung beim Sumpferzblatt	168
7.8	Blütenduft	168
7.9	Luzerne-Blüten	169
7.10	Elektrisches Potential von Blüten	169
7.11	Globus und die Jahreszeiten	170
7.12	Kartoffelkäfer	170
7.13	Schlupfwespe <i>Nasonia vitripennis</i>	171
7.14	Kopf-Uhr	172
7.15	Kannenpflanzen: Anlocken von Insekten, UV .	172
7.16	Weiteres zu den Versuchen	173

8	Messungen, Auswertungen, Computer	175
A	Anhang	177
A.1	Diapause-Modell für <i>Sarcophaga</i>	177
A.2	Weitere Bücher, Filme	181
A.3	Dank, Bitten, Adressen	185
	Literaturverzeichnis	186

Abbildungsverzeichnis

1.1	Feuriges Käthchen <i>Kalanchoe</i>	5
1.2	Blütenblatt-Bewegung von <i>Kalanchoe</i> messen .	6
1.3	<i>Kalanchoe</i> Blüten in der Nacht und am Tage .	7
1.4	Wie man eine <i>Kalanchoe</i> -Blüte schneidet	8
1.5	Warum sich die <i>Kalanchoe</i> -Blüte bewegen kann	9
1.6	Eine Motor-Zelle von <i>Kalanchoe</i> und ihre Saugkraft	10
1.7	Motor-Zellen öffnen und schließen die Blüte . .	12
1.8	Papillenzellen der <i>Kalanchoe</i> -Blüte und Saugkraft	13
1.9	Bewegung der Blüten bei zwei Temperaturen .	15
1.10	Wie die Kaiserwinde auf blüht und verwelkt . .	17
1.11	Carl von Linne	18
1.12	Eine Blumenuhr	19
1.13	Eine Falter-Uhr	20
1.14	Die Nachtkerze	21
1.15	Spektakel am Abend: Die Nachtkerze blüht auf	22

2.1	Bestäubungsmechanismus <i>Salvia</i>	24
2.2	Beispiel einer Schmetterlings-Blume	25
2.3	Beispiel für Bienen-Blumen	26
2.4	Training von Bienen auf Farben	30
2.5	Tanz der Bienen	32
2.6	Sonnenkompass-Orientierung der Honigbiene	33
2.7	Polarisationsmuster des Himmels	35
2.8	Himmel mit Polarisations-Folie betrachten	36
2.9	Innere Uhr der Bienen	37
2.10	Wie Bienen die Entfernung der Tracht weitersagen	38
2.11	Eine Wabe im Bienenstock	40
2.12	Sumpferzblatt: Jeden Tag ein neuer Staubbeutel	42
2.13	Nektarabgabe am Morgen oder nachmittags	43
2.14	Wo Blüten duften: Neutralrot verrät es	45
2.15	Vogelblume	47
2.16	Fledermausblume	48
2.17	Hammerstrauch blüht und duftet in der Nacht	48
2.18	Vom Mittagsduft des blauen Lieschens	49
2.19	Tagesgang des Duftens vom blauen Lieschen	51
2.20	Beispiele für duftende Dufter	52
2.21	Duft-Produktion des Seifenkrautes	53
2.22	Duft-Produktion bei <i>Stephanotis</i>	54
2.23	Tag-Dufter Pomeranze und <i>Odontoglossum</i>	55
2.24	Pflanzen schreien nach Hilfe	56
2.25	Luzerne, eine wichtige Futterpflanze	58
2.26	Blattschneider-Biene <i>Megachile</i>	58
2.27	Der ‘Kinnhaken’ der Luzerne	60
2.28	Von Blattschneider-Biene geplündertes Blatt	61
2.29	Blattschneider-Biene bei der Arbeit	61
2.30	Eiablage und Larve der Blattschneider-Biene	63

2.31	Lebenslauf eines Insektes	64
2.32	Nisthilfen und Hütten für Blattschneider-Bienen	67
2.33	<i>Megachile</i> : Thermoperiodismus als Jahreskalender	69
3.1	Ein Wecker für Kopf-Uhr-Versuch	72
3.2	Kopf-Uhr des Menschen	73
4.1	Kannenpflanze <i>Saracenia purpurea</i>	79
4.2	Lebenszyklus von <i>Metriocnemus</i>	81
4.3	Diapause von <i>Metriocnemus</i> im Freiland	83
4.4	Warum es bei uns Sommer und Winter gibt . .	85
4.5	Sommertage in Stockholm	86
4.6	Sommertage in Tübingen	87
4.7	Photoperiodische Reaktion von <i>Metriocnemus</i> .	89
4.8	Kartoffelkäfer	91
4.9	Kopf des Kartoffelkäfers von außen	92
4.10	Kopf des Kartoffelkäfers von innen	93
4.11	Kartoffelkäfer: Hormone steuern Entwicklung .	94
4.12	Kartoffelkäfer: Hormone kontrollieren Diapause	96
4.13	Tageslänge und Diapause beim Kartoffelkäfer .	97
4.14	Tagesgang der Lichtintensität	99
4.15	Kiefernspinner <i>Dendrolimus pini</i>	100
4.16	Lebenszyklus des Seidenspinners <i>Bombyx mori</i>	103
4.17	Diapausehormon des Seidenspinners	104
4.18	Diapause der Embryonen des Riesenseidenspinners	107
4.19	Eine afrikanische Zuckmücke: Hart im Nehmen	108
4.20	Unterschied zwischen <i>Quieszenz</i> und <i>Diapause</i>	110
4.21	Winter-Diapause und Sommer-Diapause	112
4.22	Diapause: Augen, Uhren, Zähler und Schalter .	114
4.23	Puppe eines Riesenseidenspinners	115
4.24	Diapause eines Riesenseidenspinners	117

4.25	Obligate und fakultative Diapause	118
4.26	Ökotypen beim Bärenspinner und Kohlweissling	120
4.27	Photoperiodische Rezeptoren	121
4.28	Entwicklung der Schlupfwespe <i>Nasonia</i>	124
4.29	Photoperiodischer Zähler bei der Schlupfwespe	125
4.30	Steuerung der Diapause durch Hormonmangel	129
4.31	Diapause des Zünslers <i>Diatraea</i>	131
4.32	Diapause bei der Fleischfliege <i>Sarcophaga</i>	133
4.33	Fruchtfliege <i>Drosophila littoralis</i>	134
4.34	Verbreitung der Fruchtfliege <i>Drosophila littoralis</i>	135
4.35	<i>Drosophila</i> : Diapause bei geographischen Rassen	137
5.1	Biotop eines Strandflohkrebses	140
5.2	Strandfloh <i>Talitrus</i>	141
5.3	Sonnenkompass-Orientierung Strandflohkrebs	143
5.4	Bild von Strandflohkrebsen im Glaskolben	144
5.5	Sonnenkompass des Strandflohkrebses	145
5.6	Fluchtrichtung <i>Talitrus</i> und innere Uhr	147
5.7	Sonnenkompass-Orientierung bei einer Uferspinne	148
5.8	Monarch-Falter auf großer Reise	149
5.9	Sommer- und Winterquartiere des Monarch-Falters	152
A.1	Modell Kühlschranks, Zeitmessung	178
A.2	Zähler im Lewis-Saunders Modell	180
A.3	Modell photoperiodische Zeitmessung und Zähler	182

Tabellenverzeichnis

2.1	Duft-Intensität des blauen Lieschens und Tageszeit	50
-----	--	----



Einleitung

Dieses Buch wurde 1998 zum ersten Mal veröffentlicht, 2002, 2004 und 2007 überarbeitet. Inzwischen ist einiges mehr über die angeschnittenen Themen bekannt geworden. Deshalb habe ich Bernd Antkowiak gefragt, ob er sich mit mir an einer Neuauflage beteiligen möchte. Nicht nur der Text, sondern auch die Illustrationen sollten überarbeitet werden. Wir haben eine Reihe von Kurz-Filmen angefertigt, die Bewegungen bei Pflanzen illustrieren (Seite 155 und folgende).

Die Einteilung des Buches wurde beibehalten, aber die Reihenfolge der fünf Kapitel geändert. Im Kapitel 1 werden einige Beispiele vorgestellt für Pflanzen, deren Blüten sich zu bestimmten Tageszeiten öffnen und/oder schließen. Das kann einmalig sein, wenn die Blüten sich öffnen und dann so bleiben, bevor sie nach einiger Zeit verwelken und Samen bilden (zB verschiedene Kaiserwinden wie *Pharbitis nil*, Videos auf Seite 158, die Graslilie *Anthericum ramosum*, Video auf Seite 156, *Cichorium intybus*, Videos auf Seite 156). Es gibt aber auch Blüten, die sich hintereinander mehrere Tage öffnen und schließen, bevor sie welken (zB *Kalanchoe blossfeldiana*, Videos auf Seite 157, zahlreiche Asteraceen wie *Bellis perennis*, Video auf Seite 156, *Taraxacum officinalis*, Video auf Seite 158, *Tragopogon pratensis*, *Calendula officinalis*, *Centaurea cyanis*, Video auf Seite 156, Mittagsblumen wie *Delosperma sutherlandii*, Video Seite 157, Seerosen wie *Nymphaea alba*, Videos Seite 158, Hahnenfußge-

wächse wie *Ranunculus aconitifolius*, *Ranunculus ficaria*, Video auf Seite 158).

Im Kapitel 2 gehen wir auf das Zusammenspiel von Insekten und Blüten ein, durch die Blüten befruchtet werden und diese Insekten an Nahrung kommen. Für Bienen ist dabei ihr Zeit-Gedächtnis wichtig, durch das sie Pollen- und Nektar-Angebote der Blüten dann wahrnehmen, wenn sie von den Pflanzen zur Verfügung gestellt werden.

Eine besondere Art des Zeit-Gedächtnisses gibt es auch bei Menschen, die Kopf-Uhr. Dieser Zeit-Sinn befähigt manche Personen, zu einer bestimmten Tages- oder Nachtzeit bestimmte Aktionen durchzuführen, ohne Uhren und andere Zeitgeber zu Hilfe zu nehmen. Darüber wird in Kapitel 3 berichtet.

Neben einem solchen Zeit-Gedächtnis gibt es auch ein Zeit-Vergessen: Insekten können ungünstige Zeiten überdauern, indem sie in eine Diapause eintreten. In diesem Zustand können sie Kälte, Hitze oder Trockenheit überleben und Energie einsparen. Der Zustand kann Jahre andauern. Vier verschiedene Beispiele werden dazu in Kapitel 4 vorgestellt.

In Kapitel 5 wird am Beispiel eines Strandflohkrebses illustriert, wie sich Tiere mit Hilfe der Sonne im Raum orientieren, um in eine bestimmte Richtung zu fliehen. Weitere Beispiele für diesen Sonnenkompass werden wir vorstellen.

Schließlich schlagen wir einige Versuche vor (Kapitel 7). Wir erwähnen Bücher, mit denen der Leser die besprochenen Themen vertiefen kann, und Filme, die die Themen dieses Buches illustrieren.

1. Blumenuhren

Hier geht es um Pflanzen, deren Blüten sich tagesperiodisch öffnen und schließen, was mehrere Tage anhalten kann wie bei Kalanchoe blossfeldiana. Andere Pflanzen blühen zu bestimmten Tages- oder Nacht-Zeiten auf, um dann zu verwelken. Welche Mechanismen dem zugrunde liegen, ist teilweise untersucht. Eine Blumenuhr lässt sich in einem Schulgarten anlegen.

1.1. Öffnen, Schließen und Welken von Blüten

In einem Übersichtsartikel von [van Doorn und Meeteren \(2003\)](#) werden zahlreiche Beispiele für das Öffnen, Schließen und Verwelken von Blüten gegeben. Die Autoren beschreiben die verschiedenen Arten des Öffnens und Schließens, zB bei *Oenothera* (siehe Seite 18). Rasches Öffnen kommt auch zustande, wenn die Ränder der Kelchblätter durch besondere Strukturen zusammengehalten werden, bis die Blütenblätter sich entfalten und durch Druck die Kelchblätter voneinander trennen. Verschiedene Typen lassen sich unterscheiden (zB Deckel bei der Mohnblüte).

Das feurige Käthchen *Kalanchoe blossfeldiana*¹ ist auf der

¹Tiere und Pflanzen bekommen einen Namen, bei dem der erste Teil (hier: *Kalanchoe*) die Gattung wiedergibt (die Gattung Mensch wäre

östlich von Afrika gelegenen Insel Madagaskar heimisch. Dort wächst es an trockenen Standorten. Damit die Pflanze in der heißen Zeit nicht vertrocknet, entwickelt sie dann dicke fleischige Blätter, in denen Wasser gespeichert werden kann. Diese Eigenschaft und wie die Jahreszeit bewirken kann, dass die Blätter fleischig werden, wurde vor allem in Göttingen intensiv untersucht ([Bünsow, 1953](#); [Harder, 1948](#)).

Nach dem Winter in Madagaskar fängt sie an zu blühen. Eine Pflanze kann bis zu 300 der kleinen tief roten Blüten tragen. Jede Blüte produziert zahlreiche Samen, die winzig und sehr leicht sind.

Die Pflanzen werden oft um die Weihnachtszeit in Blumen-Geschäften und Gärtnereien verkauft, und das hat zwei Gründe. Zum einen sehen sie hübsch aus, zum anderen gehören sie zu den Kurztag-Pflanzen. Das sind Pflanzen, die im Kurztag zum Blühen kommen, also in unserer Winterzeit. Die Blumen-Gärtnereien können dann die blühenden Pflanzen zu Advent, Weihnachten und zum Jahresende verkaufen.

1.1.1. Wie sich *Kalanchoe*-Blüten bewegen

Aber *Kalanchoe blossfeldiana* sieht nicht nur schön aus. Sie kann nämlich auch ihre Blüten-Zipfel bewegen: Am Morgen öffnen sich die Blüten, am Abend schließen sie sich, und in der

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 Artnamen wird klein geschrieben. Andere Arten der gleichen Gattung sind *Kalanchoe daigremontiana* (regsames Brutblatt, siehe [Wikipedia](#)) für unser Pflanzen-Beispiel und *Homo heidelbergensis* für eine ausgestorbene Menschen-Art

Nacht sind sie völlig geschlossen. Das kann sich bis zu zwei Wochen jeden Tag wiederholen, bis dann schließlich die Blüten verwelken und die vielen winzigen Samen reifen. Geöffnete und geschlossene Blüten sind in Abbildung 1.1 gezeigt und das rechte Bild zeigt das Öffnen und Schließen schematisch. Zwei Videos (siehe Seite 157) zeigen Zeit-gerafft das Öffnen und Schließen der Blüten am Blütenstand einer Pflanze im Licht-Dunkel- Wechsel mit 12 Std Licht und 12 Std Grünlicht. Letzteres wirkt für die Pflanze wie Dunkelheit, weil grünes Licht von ihr nicht absorbiert wird -deshalb sehen Blätter grün aus, weil das nicht absorbierte Licht im Grünbereich des Spektrums liegt.

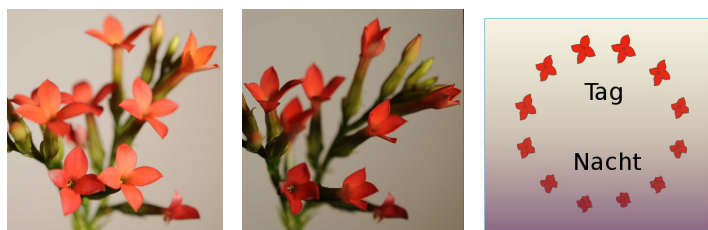


Abbildung 1.1.: Blüten vom feurigen Käthchen *Kalanchoe blossfeldiana* am Tag geöffnet (links), nachts schließen sie sich (Mitte). Die Blüten haben vier Zipfel über der Blüten-Röhre. Am Fuß der Blüte ist ein grüner Kelch und ein Blüten-Stiel. Wie die Blüten-Blätter sich während des Tages öffnen und während der Nacht schließen, ist rechts in Abständen von zwei Std schematisch gezeigt.

Die Blüten lassen sich somit als Uhr benutzen. Mehr noch, man braucht dazu gar nicht die gesamte Pflanze: Wir brechen einzelne Blüten mit einer Pinzette ab und stecken sie mit

Abbildung 1.2: *Kalanchoe-Blüten stecken in Löchern einer Kunststoff-Scheibe, die auf einem mit Wasser gefüllten Gefäß schwimmt. Sie können zB alle drei Std von oben fotografiert werden. Die Blüten öffnen sich am Tage (wie hier gezeigt) und schließen sich in der Nacht, wie es auch an der Pflanze geschieht.*



dem Blütenstil in Löcher einer dünnen Kunststoffscheibe. Die Scheibe schwimmt auf einem Wassergefäß (Abbildung 1.2). Beobachten wir die Blüten, sehen wir, dass sie sich weiter hin am Morgen öffnen und in der Nacht schließen.

Jetzt wird der Detektiv in uns wach und fragt: Wie können sich die Blüten-Blätter bewegen? Und wie erfährt die Blüte, dass es Nacht ist, sie sich schließen muss, oder dass es Tag ist, sie sich öffnen muss?

Um die erste Frage zu beantworten, müssen wir uns die Blüten etwas genauer ansehen. Sie bestehen aus einem grünen Kelch über dem Blüten-Stil, einer roten Blüten-Röhre, vier roten Blüten-Blättern und dem Fruchtknoten mit Narbe und Staub-Blättern (Abbildung 1.3). Bewegen tun sich die Zipfel der Blüten. Sie biegen sich am Tage nach außen - die Blüten öffnen sich. Nachts gehen sie nach oben - die Blüten schließen sich. Die Zipfel müssen wir uns genauer ansehen, um zu verstehen, wie sie sich bewegen.

Wir schneiden von einem Blüten-Zipfel mit einer Rasierklinge möglichst dünne Schnitte ab und sehen sie uns in einen Tropfen



Abbildung 1.3: Kalanchoe Blüten in der Nacht (links) und am Tage (rechts). In der Nacht sind die Blüten-Zipfel 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 1.5](#), [1.6](#) und [1.7](#).

Wasser auf einem Objektträger² unter dem Mikroskop³ an ([Abbildung 1.4](#)).

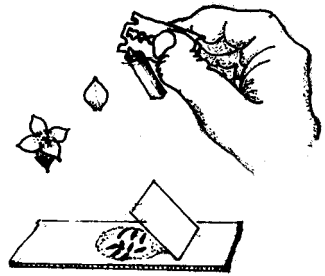
Dazu schälen wir mit einem Messer das Mark von einem Holunder-Zweig heraus. Es wird angefeuchtet und in der Längsrichtung von oben mit einer neuen Rasierklinge (Achtung, sehr scharf!) eingekerbt. Dann klemmen wir den Zipfel eines Blüten-Blattes in die Kerbe, so dass die Spitze gerade noch heraus schaut. Mit der Klinge schneiden wir nun quer zur Längsrichtung vom Mark sehr dünne Scheiben ab (nicht drücken, sondern ziehen). Die Schnitte werden mit einer angefeuchteten Pinsel-Spitze abgenommen und in einen Wassertropfen auf einen Objektträger gelegt. Die mit abgeschnittenen Markscheiben 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 Deck-Gläschen mit der Kante auf den Objektträger gestellt und langsam auf den Wassertropfen gekippt. Unter einem Mikroskop kann man sich nun den besten Schnitt aussuchen.

Unter dem Mikroskop sieht man dann die Zellen in den verschiedenen Geweben des Blüten-Zipfel. Es gibt eine obere

²ein Stück Glas, 76 mal 26 mm groß. Bekommt man in Geschäften für Labor-Bedarf

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

Abbildung 1.4: Im Mark von einem Holunder-Zweig werden vom Zipfel eines Blüten-Blattes von Kalanchoe mit einer Rasierklinge sehr dünne Scheiben abgeschnitten und auf einem Objektträger unter einem Mikroskop beobachtet.



Schicht (*Epidermis*), deren Zellen wie Papillen gebaut sind (etwa wie ein unten flacher Luftballon, siehe Abbildung 1.5). Sie sind rot gefärbt. Darunter sind etwa 15 Schichten sogenannter *Parenchymzellen*. Das sind locker angeordnete Zellen mit viel Luft-Räumen dazwischen. Die unterste Schicht stellt ein *Pflaster-Epithel* dar mit verzahnten Zellen (unterer rechter Teil der Abbildung).

Die Parenchym Zellen bewirken, dass sich die Blüten-Blätter öffnen und schließen können. Sie werden deshalb auch Motor-Zellen genannt. Wie funktioniert das? Dazu müssen wir uns eine solche Motor-Zelle etwas genauer ansehen (Abbildung 1.6). Die Motor-Zellen schrumpfen und schwellen je nach dem Salzgehalt ihrer Vakuolen. Der Salzgehalt⁴ kann durch Ionen⁵-Pumpen in der Membran zwischen dem Zellsaft und der Vakuole verändert werden. Die untere Epidermis dient vermutlich als biegsames

⁴mit Salz ist hier nicht Kochsalz (Natriumchlorid) gemeint, wie wir es für unser Essen verwenden, sondern Salze im chemischen Sinn, zB Kaliumchlorid

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

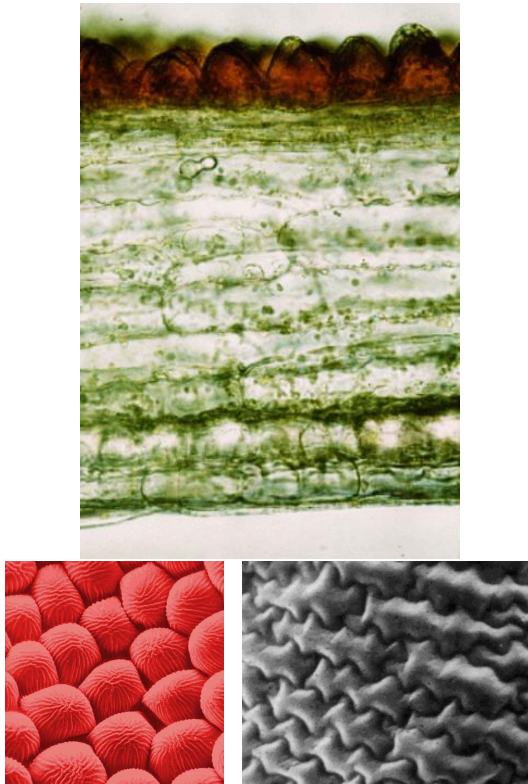


Abbildung 1.5.: Oben: Längs-Schnitt durch ein Blüten-Blatt zeigt eine obere Schicht sogenannter Epidermis Zellen, die wie Papillen gebaut sind. Sie sind rot gefärbt. Darunter sind mehrere Schichten sogenannter Parenchym Zellen. Die untere Epidermis stellt ein Pflaster-Epithel dar: Die Zellen sind miteinander verzahnt. Raster-Mikroskop-Aufnahme der oberen (unten links) und unteren Epidermis (unten rechts).)

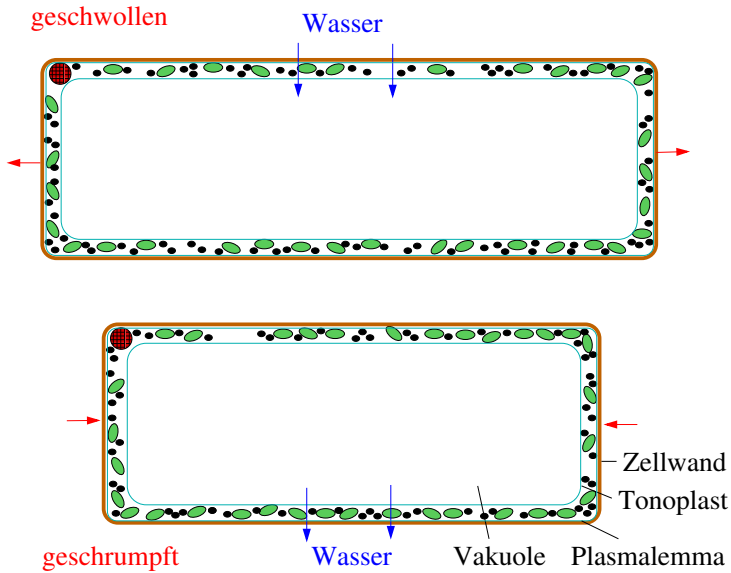


Abbildung 1.6.: Eine Motor-Zelle von Kalanchoe besteht aus der Wand (dick), dem Zellplasma und einer inneren Blase (Vakuole). Zwischen Zellplasma und Wand ist eine Membran, die Plasmalemma genannt wird, zwischen Zellplasma und Vakuole ist der Tonoplast. Im Zellplasma gibt es einen Zellkern (größeres Gebilde links oben) und Organellen für ganz verschiedene Aufgaben. 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 Wasser-Sack, 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.

Widerlager für die sich streckenden oder schrumpfenden Motorzellen im Parenchym. Die obere Epidermis kann mit ihren Papillenzellen sich vergrößern, wenn die Motor-Zellen im Inneren des Blüten-Blattes ihre Länge verändern. Wie das ablaufen könnte, ist in Abbildung 1.7 dargestellt.

Auch die Papillenzellen können schwellen und schrumpfen (Abbildung 1.8).

1.1.2. Eine innere Uhr öffnet und schließt die *Kalanchoe* Blüten

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 Keller-raum beobachten, in dem die ganze Zeit ein schwaches grünes⁶ Licht brennt. Das ist im zweiten Teil des Videos (Seite 157) zu sehen, in dem das grüne Licht auch am Tag und in der folgenden Nacht brannte. Welche Überraschung: Auch ohne Licht-Dunkel-Wechsel bewegen sich die Zipfel der Blüten noch tagesperiodisch. Meistens ist im Keller auch die Temperatur am Tag und in der Nacht gleich. Temperatur-Unterschiede können also nicht dafür verantwortlich sein, dass die Blüten sich noch rhythmisch bewegen.⁷ Messen wir nun die Dauer

⁶bei weißem Licht bewegen sich die Blüten nicht mehr. Grünes Licht 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 g auf 1 l oder 6.8 g auf 100 ml Zucker zufügen. Dann bewegen sich die Blüten viel länger als im reinen Wasser.

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

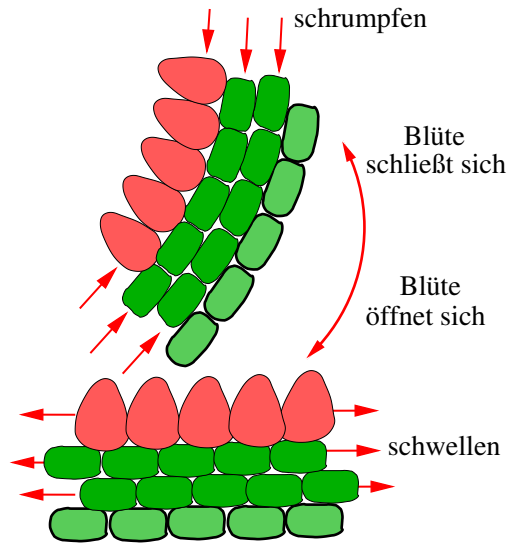


Abbildung 1.7.: Die Motor-Zellen schrumpfen und schwellen je nach dem Salzgehalt ihrer Vakuolen (siehe Abbildung 1.8). Wenn sie schwellen, werden die Parenchym-Zellen länger (unterer Teil der Abbildung, rote Pfeile. Hier in diesem Schema sind nur zwei Schichten von Zellen gezeigt statt 15). Die untere 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).

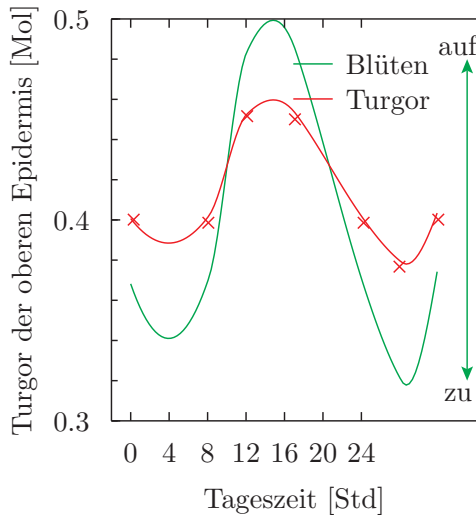


Abbildung 1.8.: Die Weite der geöffneten Blüten wurde gemessen (rote Punkte mit Kurve) und zu den angegebenen Zeiten (grüne Kurve) die Saugkraft der Zellen bestimmt. Dazu wurde von einer Blüte zum jeweiligen Zeitpunkt die obere Epidermis, also die Papillenzellen, mit einer Pinzette abgezogen und ihre Saugkraft bestimmt (wie das gemacht wird, ist bei [Engelmann und Klemke \(1983\)](#) beschrieben). Wenn die Saugkraft steigt (rote Kurve geht nach oben), öffnen sich die Blüten, wenn sie fällt, schließen sie sich.

einer Schwingung⁸ dieser Blütenblatt-Bewegung im grünen Dauer-Licht (und bei konstanter Temperatur), ist sie nicht mehr genau 24 Std, sondern nur noch 22 Std. Die Blüten öffnen sich also jeden Tag zwei Std früher als im normalen Tag mit Licht-Dunkel-Wechsel. Sie besitzen offenbar eine innere Uhr, die regelt, wann sie sich öffnen und schließen. Diese Uhr ist um zwei Std schneller als der normale Tag mit seinen 24 Std. Man nennt diese Uhr deshalb circadiane Uhr (von lateinisch circa = ungefähr und dies = der Tag).

1.1.3. Die Tages-Uhr 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 ersonnen und eingebaut, die dafür sorgen, dass sie unabhängig von der Temperatur gleich schnell laufen. Circadiane Uhren besitzen ebenfalls einen Mechanismus, der ihre Periode von der Temperatur der Umgebung unabhängig macht. Werden *Kalanchoe* Blüten in schwachem grünen Dauer-Licht bei 15 °C und bei 20 °C beobachtet, ist die Periode nur wenig verschieden (siehe Abbildung 1.9). 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 unterschiedliche Umwelt-Temperaturen absichert. Man sagt, sie ist Temperatur-kompensiert.

⁸das ist die Zeit zwischen ganz geöffneten Blüten bis zum nächsten Zeitpunkt der ganz geöffneten Blüten und wird Perioden-Länge oder kurz Periode genannt

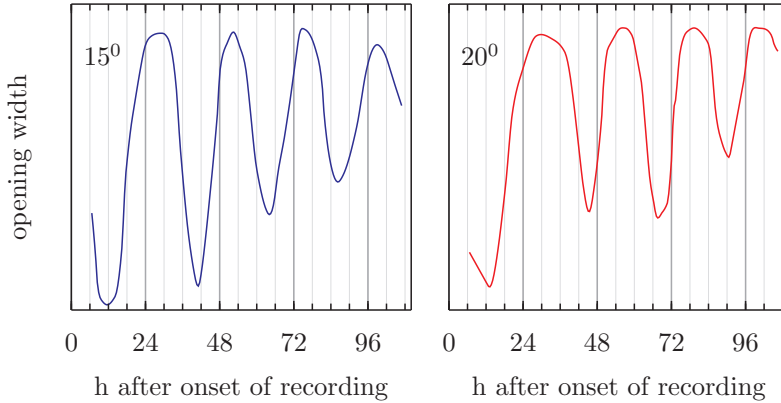


Abbildung 1.9.: Die Bewegung der Kalanchoe Blüten wurde bei einer Temperatur von 15°C (blau) und 20°C (rot) zu verschiedenen Zeiten gemessen und in die beiden Diagramme eingetragen. Bei beiden Temperaturen öffnen (Werte steigen an) und schließen (Werte fallen) sich die Blüten rhythmisch. Die stärkste Öffnung ist zwar bei 20°C etwas früher als bei 15°C, aber das gilt auch für die folgenden drei Tage. Die Perioden zwischen den maximalen Öffnungen sind aber fast gleich. Die Uhren in den Motor-Zellen laufen also gleich schnell. Nach [Oltmanns \(1960\)](#).

1.2. Eine Blumenuhr im Schulgarten

Wir haben gerade am feurigen Käthchen *Kalanchoe* gesehen, dass sie ihre Blüten jeden Tag öffnet und schließt.⁹ Erst, wenn die Blüten befruchtet sind und die Samen gebildet werden, hört diese Bewegung auf und die Blüten verwelken.

Andere Pflanzen können ihre Blüten zu ganz bestimmten Tageszeiten öffnen. Das lässt sich zB 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 1.10, Winfree 1976 und zwei Videos auf Seite 158).

Bei *Pharbitis* beruht das Öffnen und Schließen der Blüten auf Bewegungen der Mittelrippe der Blütenblätter. Diese werden durch Turgoränderungen der inneren Epidermiszellen erzeugt (Kaihara und Takimoto, 1981).

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 Blüten-Blätter etwa um 4 Uhr am Nachmittag öffnet.¹⁰

⁹Leider hat man *Kalanchoe* Pflanzen gezüchtet, bei denen sich die Blüten nicht mehr bewegen. Man dachte wohl, dass sie so auch am Abend attraktiv aussehen, wenn sie ihre Blüten *nicht* schließen. Wie viel 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, oder zieht sie aus Samen von einem Botanischen Garten an.

¹⁰Wie 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 Zeitpunkt von der Blüten-Farbe abzuhängen (Email vom 4. Februar 2002)

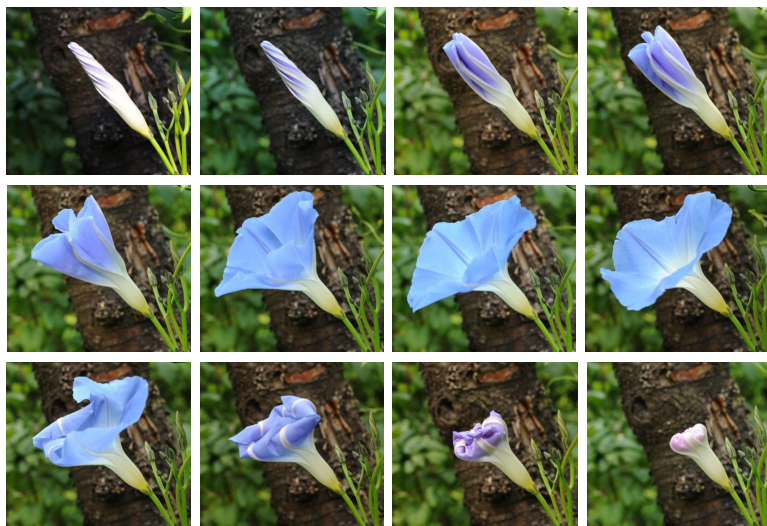


Abbildung 1.10.: Die Blüten der Kaiserwinde *Pharbitis* blühen am Morgen auf, indem sich die zusammengerollten Blütenblätter der Knospe entrollen. Am späten Morgen sind sie geöffnet. Am Nachmittag schließen sie sich und am Abend verwelken sie (bei höherer Luft-Temperatur verwelken die Blüten früher als bei kühlem Wetter). Für den nächsten Tag werden sich neue Blüten öffnen. Einzelne Bilder aus einem Videofilm, siehe Seite 158.

Linné (Abbildung 1.11) hat 1751 eine Blumen-Uhr konstruiert: Verschiedene Pflanzen werden in einer Art Uhr-Kreis so auf einem runden Garten-Beet angeordnet, dass sie ihre Blüten zu den entsprechenden Tages- und Nacht-Zeiten öffnen oder schließen (Abbildung 1.12).

Abbildung 1.11: 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, sondern zu bestimmten Zeiten stärker produzieren. Man kann also auch eine Schmetterlings-Uhr aufstellen (siehe Abbildung 1.13)

Aus Nordamerika stammt die Nachtkerze *Oenothera biennis* (Familie der *Onagraceae*). In unseren Gärten wurde sie wegen ihrer schönen großen gelben Blüten eingebürgert (Abbildung 1.14). 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 1.15). Dieses Spektakel müsst Ihr Euch unbedingt einmal ansehen. Die

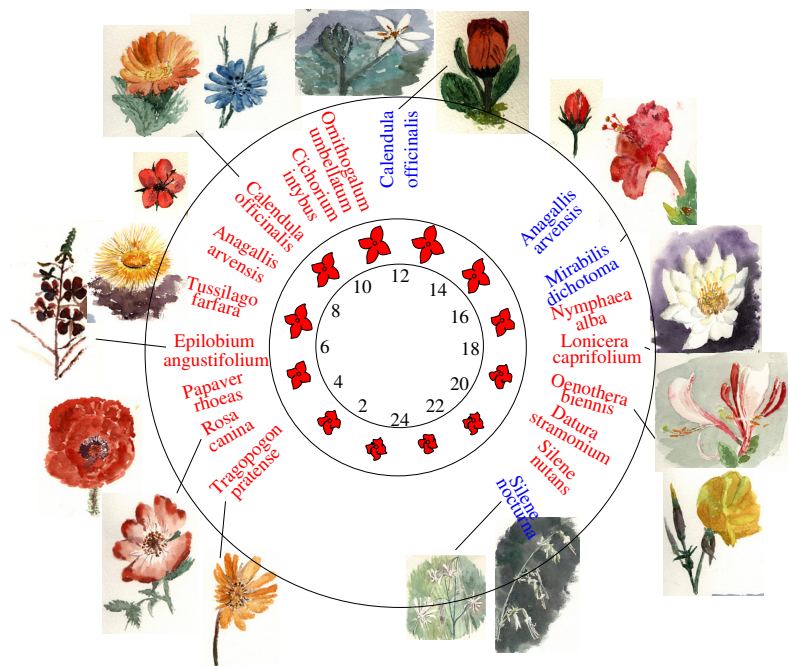


Abbildung 1.12.: Eine Blumenuhr: Von 12 Uhr über 24 Uhr bis 12 Uhr öffnen sich Blüten (o, Namen rot) oder schließen sich (s, Namen blau). Bilder am Rande, in der Mitte Kalanchoe Blüten zu verschiedenen Tageszeiten (siehe Abbildung 1.1). Namen der Pflanzen im Uhrzeigersinn: o 8 Anagallis arvensis, o 9 Calendula arvensis, o 6 Cichorium intybus, o 10-11 Ornithogalum umbellatum, z 12 Calendula arvensis, z 15-16 Anagallis arvensis, z 16-17 Mirabilis dichotoma, z 17 Nymphaea alba, o 18 Lonicera caprifolium, o 19-20 Datura stramonium, o 20-21 Silene nutans, z 21-22 Silene nocturna, o 3-5 Tragopogon pratense, o 4-5 Rosa canina, 5 Papaver rhoeas, 6-7 Epilobium angustifolium, 7 Tussilago farfara. Nach [Hess \(1990\)](#); [Böer \(1948\)](#); [Jores \(1937\)](#). Vom Autor WE aquarelliert. Auf Seite 163 sind diese und weitere Pflanzen auch mit deutschem Namen angegeben, zT mit Video-Hinweisen.

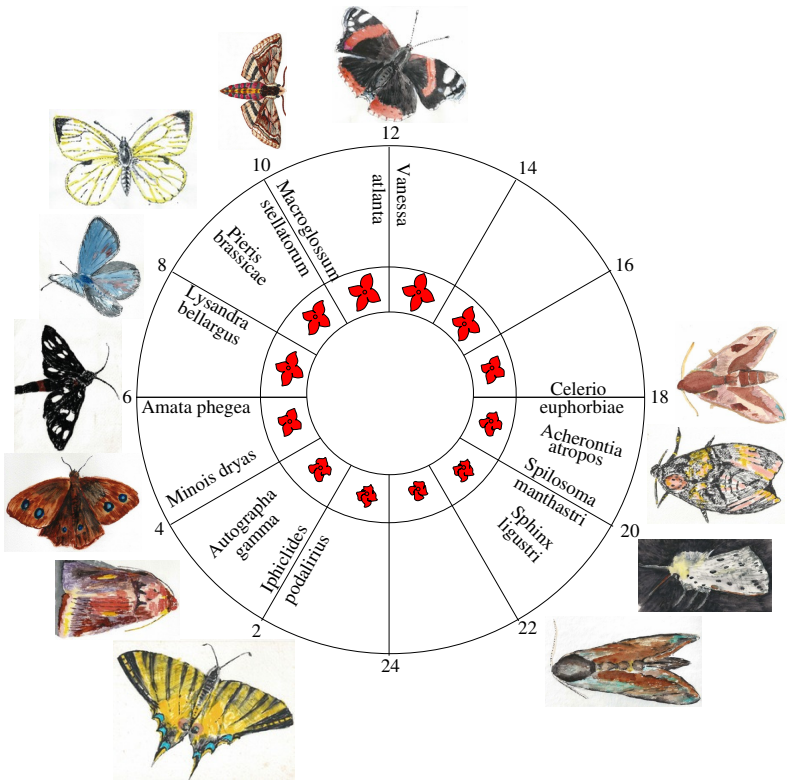


Abbildung 1.13.: Diese Falteruhr zeigt, zu welchen Tageszeiten (Zahl vor den Namen) die abgebildeten Tag- und Nachtfalter aktiv werden oder sind. Von 8 Uhr im Uhrzeigersinn: 8 Bläuling *Lysandra bellargus*, 9 Großer Kohlweissling *Pieris brassicae*, 10 Taubenschwänzchen *Macroglossum stellatorum*, 11 Admiral *Vanessa atalanta*, 18 Wolfsmilchschwärmer *Celerio euphorbiae*, 19 Totenkopfschwärmer *Acherontia atropos*, 20 Tigermotte *Spilosoma manthastri*, 21 Ligusterschwärmer *Sphinx ligustri*, 2 Segelfalter *Iphiclides podalirius*, 3 Gammaeule *Autographa bractea*, 4 Blaukernauge *Minois dryas*, 5 Weißfleck-Widderchen *Amata phegea*. Bilder aquarelliert von WE nach Hess (1990) und anderen Vorlagen.



Abbildung 1.14: 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 1.15). Gleichzeitig strömt die Blüte einen süßlichen Duft aus, der Nachtfalter anlockt.

Blüten-Blätter entfalten sich ruckartig, weil die Kelchblätter an ihren Rändern mit einem Reißverschluss artigen Mechanismus verbunden sind. Durch den Druck der sich entfaltenden Blütenblätter reißt der Verschluss plötzlich auf 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 Dauer-Licht wird dieses Öffnen der Blüten beibehalten. Es wird also von einer circadianen Uhr gesteuert (Arnold, 1959).

Bei *Oenothera lamarckiana* hemmt blaues Licht (400 bis 510 nm) das Öffnen der Blüten. Es wirkt auf das untere Drittel der Kelchblätter (Saito und Yamaki, 1967).



Abbildung 1.15.: 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 Min haben, während die letzten fünf Bilder in wenigen Minuten entstanden. Aufnahmen vom Autor WE.

2. Blüten und Insekten

Viele Blütenpflanzen werden durch Insekten bestäubt. Fremd-Befruchtung ist für sie vorteilhaft. Angelockt werden die Insekten durch Düfte, Farben und besondere Blüten-Formen. 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 Tages-Uhr und einen Sonnen-Kompass.

Warum gibt es so viele Blüten-Pflanzen, 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 bestäuben (siehe zB Abbildung 2.1). Dadurch wird verhindert, dass Blüten mit dem eigenen Blütenstaub bestäubt werden. Für Organismen ist Fremd-Bestäubung besser als Selbst-Bestäubung, da dann das Erbgut sich stärker unterscheidet. Aus diesem Grunde gibt es viele Mechanismen, die Selbst-Befruchtung unterbinden (Beispiel in Abbildung 2.1). Auch bei uns Menschen ist es in der Regel so, dass nahe Verwandte nicht heiraten. Und wenn es Inzest gibt, wie bei den Pharaonen, haben die Kinder oft Erbkrankheiten (Shaw, 1992; Hopkins, 1980), <http://de.wikipedia.org/wiki/Inzest>.

Die Blüten haben sich im Laufe der Entwicklung des Lebens auf der Erde (*Evolution*) an bestimmte Insekten-Gruppen angepasst, von denen sie bestäubt werden. Schmetterlings-Blumen

(Abbildung 2.2) werden von Schmetterlingen bestäubt (Abbildung 2.2), Bienenblumen (Abbildung 2.3) von Bienen.

Abbildung 2.1: Bei der Blüte des Wiesen-salbei *Salvia pratensis* wird das Staubblatt (braun) durch einen Hebelmechanismus auf den Rücken des Thorax gedrückt und der Pollen abgestreift, wenn eine Biene versucht, an den Nektar zu gelangen. Bild vom Autor WE nach [Reith et al \(2007\)](#); dort Näheres.



Parallel dazu haben sich auch die Insekten an die Blüten angepasst. Für sie ist es wichtig, die blühenden Pflanzen zu finden, sich an gute Nektar- und Pollen-Spender zu erinnern und auch die Zeit zu behalten, zu denen die Nahrung von den Pflanzen angeboten wird. In einem Buch von [Hess \(1990\)](#) wird darüber und über andere Zusammenhänge zwischen Blüten und Insekten ausführlich berichtet.

Die Insekten werden vor allem durch den Pollen und den Nektar der Blüten als Nahrungs-Quelle angelockt, wobei Farbe, Form, Muster und Düfte wichtig sind. Bei Hummeln (*Bombus terrestris*) wurde gezeigt, dass auch elektrische Felder um die Blüten eine Rolle spielen ([Clarke et al, 2013](#)). Auch diese variieren in Muster und Struktur, zum Teil an einer Blüte innerhalb



Abbildung 2.2.: *Phlox als Beispiel einer Schmetterlings-Blume. Nachtfalter holen sich von ihren Blüten nur Nektar und benutzen dazu einen langen Rüssel, den sie ausrollen und in die Blüten-Röhre stecken, um den Nektar heraus zu saugen. Dementsprechend sind Schmetterlings-Blumen mit einer langen Blüten-Röhre ausgestattet und bieten viel Nektar an. Außerdem duften sie stark, um die Nachtfalter auch über weite Strecken anzulocken.*



Abbildung 2.3.: Links: Biene streift Pollen von einem Weidenkätzchen und formt daraus Pollen-Höschen an den Hinterbein-Schienen. Mitte: Biene saugt Nektar an einer Borretsch-Blüte (Gurkenkraut *Borago officinalis*, blüht Juni bis Herbst). Rechts: Bienen-Besuch am Thymian. Bienen-Blumen 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 mittel-stark und oft Honig-artig. Bienen-Blumen sind am Tag geöffnet und die Bienen müssen auf der Blüte landen können. Aufnahmen Autor WE.

von Sekunden, eine Reklame, die schnell und dynamisch auf ihre Bestäuber wirkt.

Fliegende Insekten wie Bienen und Hummeln haben normalerweise eine positiv geladene Oberfläche, während Blüten oft ein negatives Potential besitzen. Dadurch kann der Pollen leichter übertragen werden und er haftet besser. Je nach dem Pollenzustand ändert sich das Potential der Blüten. Hummeln, die selbst eine Ladung tragen, können diese Felder und ihre Veränderungen empfinden und so den Blühzustand und die Blütenart feststellen. Ähnliches wurde von Bienen (*Apis mellifera*) berichtet (Referenzen in [Clarke et al 2013](#)).

Blüten und Stängel von *Petunia* und anderen Pflanzen (*Gerbera*, *Digitalis*, *Geranium* und *Clematis*) besitzen ein elektrisches Feld, das durch anfliegende und landende Hummeln beeinflusst wird. Es kann durch elektrostatisch gefärbtes Pulver sichtbar gemacht werden, wobei die Dichte des Pulvers die Feldstärke auf der Oberfläche der Blüten widerspiegelt (siehe das Experiment auf Seite [169](#)). Eine 30 cm hohe Pflanze weist im elektrischen Feld der Atmosphäre eine Potentialdifferenz von 30 V gegenüber der Erde auf.

Das Potential ändert sich bereits vor dem Landen (siehe Video [Elektrisches Feld](#)), wird also durch direkte elektrostatische Induktion zwischen der Ladung der Biene und der Blüte bewirkt. Bestäuber können Blütensignale beeinflussen, indem sie Duftmarken auf den Blütenblättern hinterlassen oder Blütensignale wie Farbe, Form und Feuchtigkeit initiieren, was in Zeiten von Minuten und Stunden geschieht. Die Potentialänderungen hingegen finden in Sekunden statt. Durch die elektrischen Felder können die Bienen schneller und genauer

lernen, welche Blüten gute Nahrung spenden (Referenzen in [Clarke et al 2013](#)).

Zum Teil bieten Blüten auch Schutz und Wärme.

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 Nektar-Angebot, Abgabe von Düften, Wärme-Produktion. 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 vorteilhaft, 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 Blumen-Stetigkeit. Sie ist besonders gut bei Bienen entwickelt. Für die Pflanzen bedeutet Blumen-Stetigkeit, dass die Bienen Pollen der gleichen Art transportieren und damit die Blüten dieser Art sicher bestäuben.

2.1. Vom Zeit-Sinn der Bienen

Bienen lassen sich leicht auf Futter dressieren. Das hatte [Forel \(1910\)](#) beim Frühstücken 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 Futter-Quelle. Forell vermutete, dass die Bienen einen Zeit-Sinn haben, der ihnen bei der Suche nach Nahrung hilft. Eine Art innere Uhr erinnert die Bienen daran, dass es demnächst Marmelade geben wird.

Später hat von Frisch und seine Schülerinnen und Schüler zahlreiche Dressur-Versuche durchgeführt. Dazu boten sie den Bienen konzentriertes Zuckerwasser an und gleichzeitig bestimmte Signale wie Farbe, Duft, Blüten-Form. Wenn die Bienen zB gelernt hatten, Zuckerwasser in einer kleinen Schale auf einer blauen Pappen-Scheibe zu finden, kamen sie nach der erfolgreichen Dressur auch dann zu dieser blauen Scheibe, wenn die Schale nur Wasser ohne Zucker enthielt (Abbildung 2.4). Die Wissenschaftler fanden dabei heraus, dass folgende Signale für die Bienen bei ihrer Suche nach Nahrung wichtig sind: Duft, Farbe, Zeit und Blüten-Form. Düfte sind besonders wichtig. Sie wirkten bereits bei einem einzigen Anflug. Für Farben brauchten die Bienen drei bis vier Dressur-Zeiten, für die Uhrzeit, zu denen das Zuckerwasser angeboten wurde, sechs bis zehn, und für die Blüten-Formen 30 bis 40. Warum Düfte so stark wirken, ist leicht einzusehen: Duft-Gemische sind für Blüten charakteristisch und Düfte können im Stock leicht an die anderen Sammlerinnen weiter vermittelt werden. Die Erinnerung an den Duft verschwindet nach einiger Zeit, kommt aber nach 24 Std wieder zur Geltung. Weil Pollen und Nektar und die damit verbundenen Signale wie der Duft der 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 Arbeiter-Biene eine neue Quelle für Nahrung 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 so die Nahrung schneller und sparen dabei Energie. Wie sie

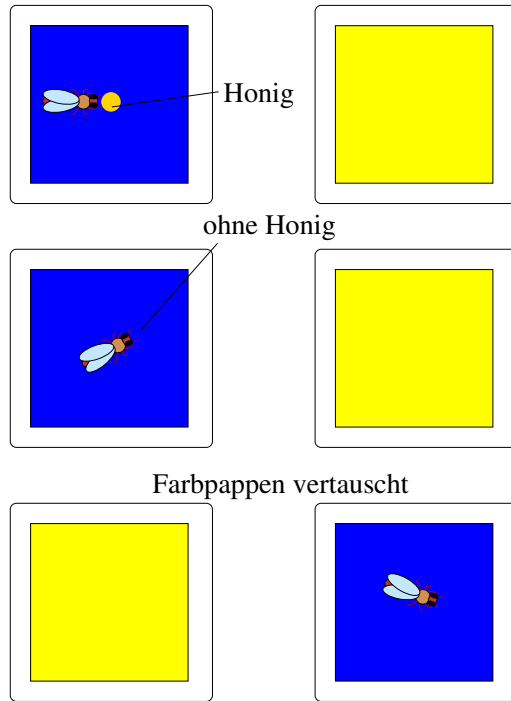


Abbildung 2.4.: Bienen werden auf eine bestimmte Farbe, hier blau, trainiert, indem man ihnen etwas Honig auf einer Glasplatte anbietet. Unter dem Glas befindet sich eine farbige Pappe. Die Glasplatte über der gelben Pappe bleibt frei. Nach dem Training wird eine Glasplatte ohne Honig auf die farbige Pappe 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.

das machen, wird in Abbildung 2.5 und z.B. unter Bientanz erklärt.

Die Biene war im Frühjahr zur Zeit der Obst-Blüte 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 Honig-Magen gespeichert. Als sie knall voll war, flog sie zurück zum Stock. Dort landete sie auf dem Eingangs-Brett 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 2.6 unter dem Bienen-Korb 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 wie viel es davon gibt.

Außerdem wird die Richtung der Futter-Quelle vom Bienenstock übermittelt. Dazu wird die Richtung nach oben als Sonnen-Richtung angesehen, denn im Bienenstock ist es ja dunkel. Da unsere Biene die Nahrung in Sonnen-Richtung 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

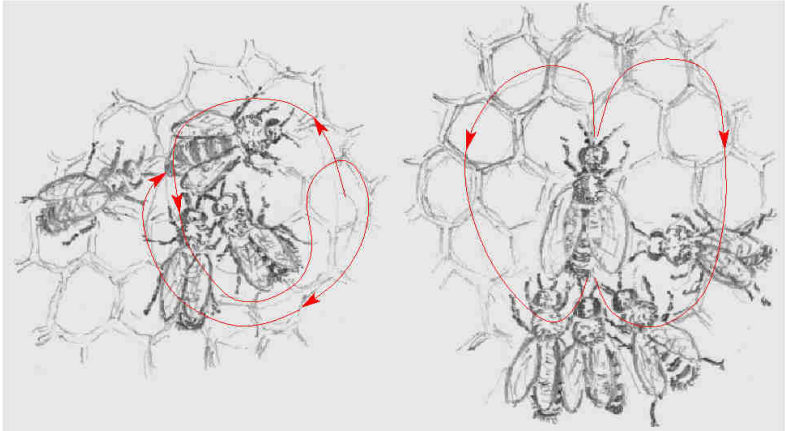


Abbildung 2.5.: *Flugbienen können anderen Sammlerinnen in der Bienen-Beute mitteilen, in welcher Richtung eine Futterquelle liegt und wie weit sie entfernt ist. Auch Duft und Qualität der Nahrung wird übermittelt. Links: Rund-Tanz. Die Sammlerin tanzt auf der senkrecht im Bienenstock hängenden Wabe in Kreisen, wobei sie immer wieder die Tanz-Richtung 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 Rund-Tanz in einen Sichel-Tanz über (nicht gezeigt). Rechts: Schwänzeltanz. Ist die Tracht 250 m 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 Futter-Quelle. Wie das geschieht, ist in [Abbildung 2.6](#) und unter [Bientanz](#) erklärt.*

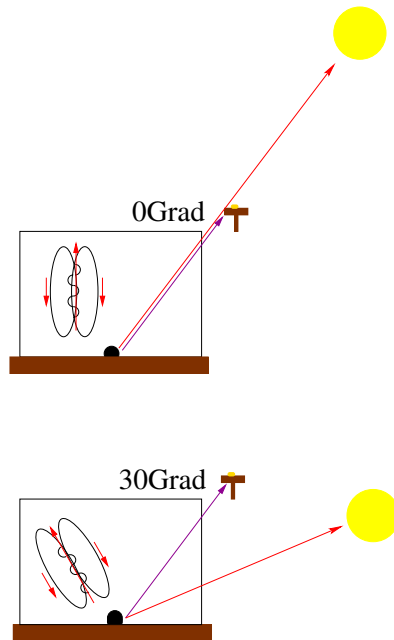


Abbildung 2.6.: Sonnenkompass-Orientierung der Honigbiene und Schwänzeltanz. Im oberen Teil steht das Futter (T für Tracht) in Richtung der Sonne. Die Arbeiterinnen projizieren diese Richtung auf der senkrecht stehenden Wabe im dunklen Bienenstock nach oben. Sie teilen anderen Arbeiterinnen die Richtung 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 Futter-Quelle), und dann wieder seitlich nach unten. Im unteren Teil steht der Futter-Platz T 30^0 links von der Sonne. Der Schwänzellauf ist dementsprechend um 30^0 nach links geneigt. Nach [von Frisch \(1965\)](#).

(untereres Beispiel in Abbildung 2.6). Um die Richtung zu übermitteln, wird also der Winkel zwischen der Nahrungsquelle und Sonne im Schwänzeltanz kodiert. Diese *Sonnenkompass-Orientierung* funktioniert auch noch, wenn der Himmel stark bedeckt ist. Kleine offene Stellen des Himmels genügen den Bienen zur Orientierung, um über das Muster der Polarisation die Richtung der Sonne zu ermitteln (siehe Abbildung 2.7 und *Polarisationsmuster*). Du kannst Dir diese charakteristische Polarisation des Himmels und wie sie sich während des Tages mit dem Sonnengang mitdreht, mit einer zirkulären Polarisationsfolie¹ ansehen (siehe Abbildung 2.8).

Werden einzelne Bienen abgefangen, wenn sie von einer Nahrungsquelle zum Bienenstock zurückkehren und hält man sie einige Zeit im Dunkeln gefangen, können sie die Richtung zur Nahrungsquelle trotzdem korrekt weitergeben, wenn man sie wieder in ihren Stock frei lässt (Abbildung 2.9). Da sie während der Gefangenschaft nicht beobachten konnten, wie die Sonne weiter gelaufen ist, müssen sie eine innere Uhr besitzen, die die 24-Std-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 Std) berücksichtigt und ihn beim Schwänzeltanz einkalkuliert.

Andere Ereignisse im Leben einer Bienen werden ebenfalls mit dieser Uhr gesteuert. Zum Beispiel erinnern sie sich nach 24 Std wieder an Düfte und an Nahrungsquellen, die sie ken-

¹in Foto-Geschäften für Kameralinsen, aber auch im Internet-Handel als billige Folien zu bekommen. Auch Sonnenbrillen können verwendet werden (vor dem Kauf prüfen, ob sie wirklich polarisieren, indem man in den Himmel schaut)

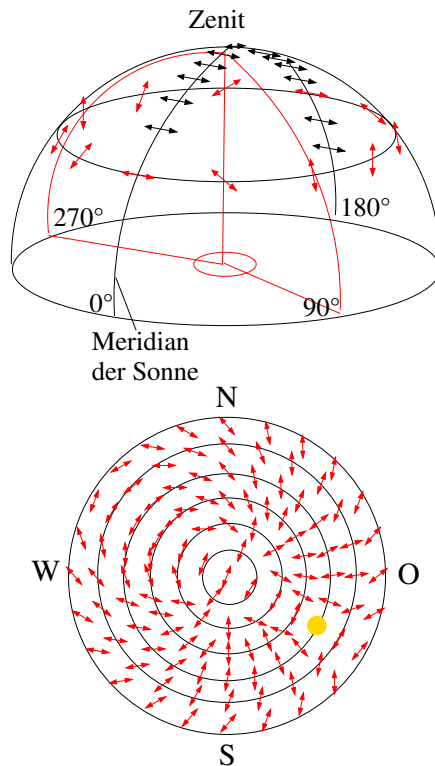


Abbildung 2.7.: Das Polarisationsmuster des Himmels ändert sich in charakteristischer Weise während des Tages. Es kann von den Bienen auch erkannt werden - und damit die Tageszeit -, wenn nur ein Fleck blauer Himmel zu sehen ist. Oben: Himmels-Kugel mit Richtung der Polarisierung des Lichtes, durch Pfeile 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 (gelber Kreis). Nach [Nitschmann und Hüsing \(1987\)](#).

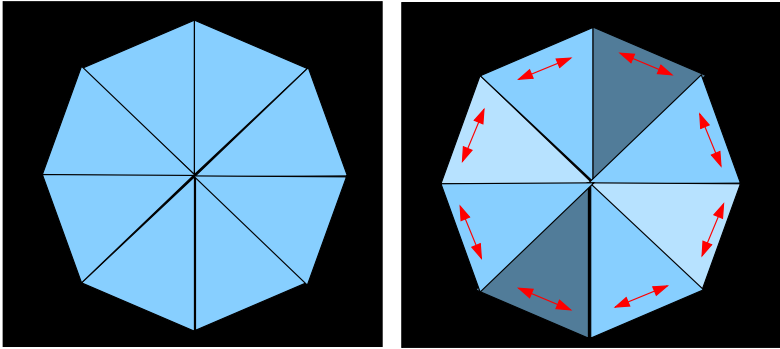


Abbildung 2.8.: Schneide Dir aus einer Polarisationsfolie 8 Dreiecke aus, sodass die Polarisationsrichtung (roter Doppelpfeil) jeweils mit der Außenkante parallel läuft. Lege sie zwischen zwei Glasscheiben und verklebe die Ränder, damit die Folien nicht verrutschen. Nun kannst Du damit das Licht einer Glühlampe (nicht polarisiertes 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 Fazettenaugen UV-empfindliche Ommatidien, die unterschiedlich orientierte Farbstoff-Moleküle 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 2.7), so wie Du es auch mit Deiner Sternfolie sehen kannst. Nach [Nitschmann und Hüsing \(1987\)](#).

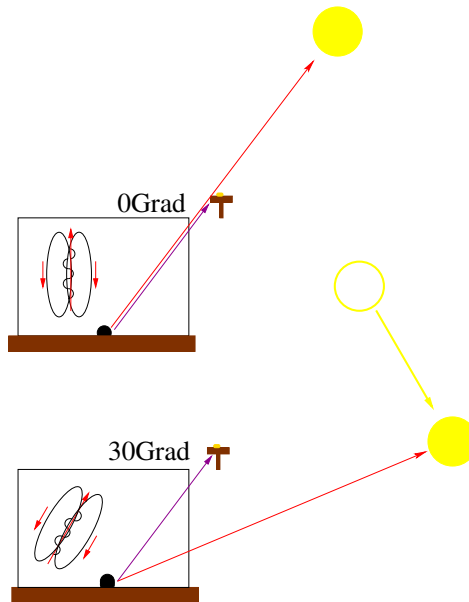


Abbildung 2.9.: Oben: Biene beim Schwänzeltanz im Bienenstock: Sie hatte Futter in Richtung der Sonne gefunden und das an andere Sammlerinnen vermittelt, indem sie auf der Wabe senkrecht nach oben läuft. Unten: Die Biene wurde vor ihrem Heimflug von der Blüte gefangen und für 2 Std im Dunklen gehalten, dann direkt im Bienenstock frei gelassen, sodass sie den jetzigen Sonnenstand nicht sehen konnte. Da nach 2 Std die Sonne 30° weiter im Westen steht, müsste sie die Nahrungsquelle mit einem Winkel von 30° rechts zur Senkrechten vermitteln, was sie auch tut. Da sie im Dunklen nicht sehen konnte, wie die Sonne weiter gelaufen ist, muss sie eine innere Uhr besitzen, mit der sie sich die Zeit im Dunklen merken konnte, bevor sie in den Bienenstock gebracht wurde. Sie hat also den Gang der Sonne (15° pro Std) berücksichtigt und ihn beim Schwänzeltanz einkalkuliert.

nengelernt hatten. Das ist sehr praktisch, da ja viele Pflanzen ihren Nektar- und Pollen im 24 Std-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 2.10).

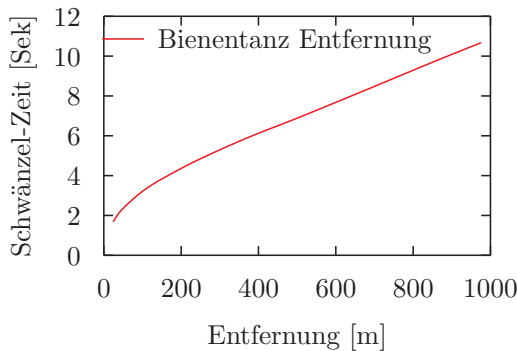


Abbildung 2.10.: Beim Schwänzeltanz wird die Entfernung der Nahrungsquelle (Tracht) vom Bienenstock an andere Sammlerinnen weitergegeben, indem mit dem Hinterleib bei kurzen Flügen häufig, bei langen Flügen seltener gewackelt wird. Die Kurve zeigt, wie viel Sekunden die Sammlerin bei den verschiedenen Entfernungen der Tracht für einen Schwänzelweg braucht. Wenn die Tracht weit weg liegt, braucht sie länger als für nahe gelegene Tracht. Nach [von Frisch \(1965\)](#).

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 Sammeln von Nahrung und zur Verständigung.

Wenn die Biene die anderen Sammlerinnen auf diese Weise informiert hat, wird von ihr der Nektar aus dem Magen in eine Zelle einer *Honig-Wabe* gebracht. Der Pollen kommt in eine *Waben-Zelle*, die vorbereitet wurde, damit die Bienenkönigin ein Ei hineinlegen kann (Abbildung 2.11). Aus dem Ei würde dann eine Made schlüpfen, die sich von dem eingebrachten Pollen ernährt. Schließlich würde eine junge Biene schlüpfen und die nötigen Arbeiten im Bienenstock übernehmen, damit das Volk überleben kann.

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

In Flach-Mooren und feuchten, landwirtschaftlich wenig genutzten moorigen Wiesen, aber auch an feuchten Stellen von trockeneren Wiesen kann man das Sumpferzblatt (*Parnassia palustris*) finden (Abbildung 2.12). 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 abgeworfen. Ein neuer Staubbeutel schiebt sich zur Spitze und öffnet sich. So geht das 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 einem anderen Sumpferzblatt kommt, wird die Narbe bestäubt. Durch



Abbildung 2.11.: Blick auf Zellen mit Pollen (rechts, gelb) und ungedeckeltem (links oben nach rechts unten, glänzend) und gedeckeltem Honig (graue Deckel) in der Wabe eines Bienenstockes zur Zeit der Tracht. Aufnahme des Autors WE, Dank an unseren Kollegen und Imker Walter Mayer.

diesen Mechanismus kann das Sumpfherzblatt nur von Pollen anderer Pflanzen der gleichen Art bestäubt werden und Selbst-Befruchtung wird verhindert.



Abbildung 2.12.: Sumpfh Herzblatt *Parnassia palustris* wächst in Flach-Mooren und feuchten Stellen von Wiesen. Blüht Juli bis September. Blüten mit fünf um den Fruchtknoten angeordneten Staubblättern. Eins davon schiebt sich über die Spitze des Fruchtknotens, indem sich sein Stiel (Filament) verlängert. Der Staubbeutel öffnet sich nach oben, Fliegen landen auf der Blüte, pinseln sich dabei den Bauch mit Pollen ein und verbreiten ihn. Am nächsten Tag biegt sich der Stiel nach außen, der Staubbeutel wird später abgeworfen. Ein neuer Staubbeutel schiebt sich zur Spitze und öffnet sich. So geht das fünf Tage lang. Dann sind alle Staubbeutel abgeworfen, 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 Sumpfh Herzblatt kommt, wird die Narbe bestäubt. So wird das Sumpfh Herzblatt nur von Pollen anderer Pflanzen bestäubt und Selbst-Befruchtung 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 Blüten-Blättern zu erkennen). Unerfahrene Fliegen lassen sich tatsächlich täuschen. Aufnahme des Autors WE. Siehe auch [Hess \(1990\)](#).

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 Kürbis-Gewächs, durch den Falter *Heliconius* befruchtet. Dort gibt es 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

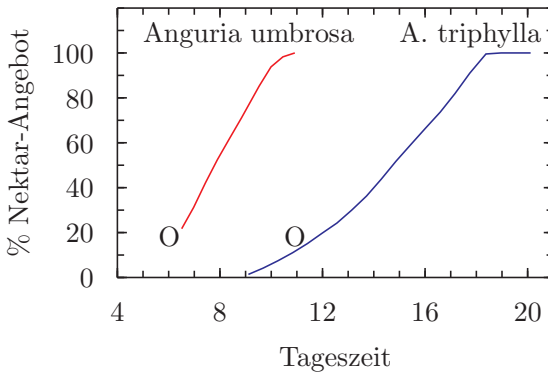


Abbildung 2.13.: *Anguria umbrosa*, ein Kürbisgewächs aus den Urwäldern Trinidads, gibt Nektar zwischen 7 und 12 Uhr ab (rot) und den Pollen davor (Kreis links unten). Bei *Anguria triphylla* wird der Nektar zwischen 12 und 19 Uhr abgegeben (blau), der Pollen (Kreis unten Mitte) zwischen 10 und 12 Uhr. Nach Hess (1990).

hat sich daran angepasst: Es gibt zwei verschiedene Arten, von denen die eine *Anguria umbrosa* bestäubt und die andere

Anguria triphylla. Wird der Nektar also nur zu bestimmten Tageszeiten abgegeben, 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 eigene Uhren und besondere Mechanismen, um die Blüten zu finden. Das wollen wir im nächsten Abschnitt etwas genauer kennenlernen.

2.3. Blüten-Duft und Duft-Rhythmen

Sicherlich wisst Ihr, dass viele Pflanzen duften (oder auch stinken). Duft-Rosen, Gewürze wie Lavendel und Thymian, oder auch die Nachtkerze (wir sprachen über sie auf Seite 18) 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, Duft-Feldern oder Duft-Drüsen der Blüten gelagert.

Die Duft-Zellen haben dünne Wände, damit die Duftstoffe leicht abgegeben werden können. Durch diese Besonderheit kann man leicht feststellen, ob eine Blüte Duft-Zellen oder Duft-Felder 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 Nebenkronen haben. Diese dient als Duft- und Farbmaler und sie hat auch besondere Markierungen, die im ultravioletten Licht gut zu erkennen sind²: Färbt man Narzissen-Blüten mit Neutralrot, wird die gelbe Nebenkronen rot (Abbildung 2.14). Die Neben-



Abbildung 2.14.: Links: Blühende Narzissen. Mitte und rechts: Blüte der Narzisse mit Nebenkronen, die durch Neutralrot gefärbt wurde. Mitte: Blüte im Wasser. Rechts: Blüte im Wasser mit Neutralrot. Nach [Hess \(1990\)](#).

krone lockt die Bestäuber an. Farbige Saftmale kommen dazu. Sie zeigen die Stellen, an denen es für die Insekten Nahrung gibt. Für die Pflanzen sind diese Stellen für die Bestäubung wichtig. Insekten-Blumen benutzen dabei andere Farben und Düfte als Vogel- und Fledermaus-Blumen (Abbildung 2.15 und 2.16). Vogel-Blumen haben Blüten, die meistens rot, aber auch blau und grün-gelb gefärbt sind und wenig duften. Sie bieten

²wir 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 bestäubt wird)

das ganze Jahr über viel Nektar an. Vogel-Blüten kommen in den Tropen und Subtropen vor. Es gibt über hundert Pflanzenarten mit Vogel-Blüten. Pflanzen mit Fledermaus-Blüten 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.

Bei Pflanzen, die am Tage blühen, wirken Düfte und Duftmale auf kurze Entfernungen auf die Befruchter. Sie können sich dann leichter innerhalb der Blüte orientieren. Nachts blühende Arten haben dagegen einen intensiveren Geruch, der auf weite Entfernungen wirkt. Er nimmt stark zu, wenn es dunkel wird. Duftstoffe bringen nachts aktive Motten wie zB die Sphingiden zum Landen. Außerdem sind die Blüten von Nacht-Blüchern weiß gefärbt, damit sie im schwachen Licht der Dämmerung und der Nacht besser von fliegenden Insekten gesehen werden können (Abbildung 2.17).

Blüten-Düfte sind in der Regel aus vielen Duftstoffen zusammengesetzt. Sie werden auch von der Parfüm-Industrie 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), dem blauen Lieschen, sind die blauen Blüten dauernd geöffnet, aber die Intensität des Duftes schwankt tagesperiodisch. Sie ist mittags am stärksten, abends, in der Nacht und morgens gering. Die Pflanzen gibt es in Blumen-Geschäften und Gärtnereien



Abbildung 2.15.: Als Beispiel einer Vogel-Blume ist eine Malve gezeigt, die von einem Rotkehlchen-Kolibri (*Archilochus colubris*) besucht und bestäubt wird. Kolibri-Blüten 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 \(1979\)](#).



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 WE. Rechts: Fledermaus vor einer Blüte (Skizze des Autors WE nach einer Abbildung in [Hess 1990](#)).

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 Nachtschatten-Gewächsen (Solanaceae). Aufnahme von WE im Botanischen Garten Tübingen.



zu kaufen. Es lohnt sich, sie daheim zu beobachten und zu beschnuppern. Duftet sie stark, wird in Tabelle 2.1 bei der Beobachtungs-Zeit 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 in ein Diagramm eintragen (siehe die rote Kurve in Abbildung 2.19).



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

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

Um das zu prüfen, kann man zB 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 die gleiche Menge Wasser zufügen, haben wir nur noch die Hälfte der Konzentration.

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 Ausgangs-Konzentration 1. So können wir uns eine Verdünnungs-Reihe 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 Schwellen-Wert (geringste noch wahrnehmbare Konzentration, zB bei Fläschchen Nummer 8) sollte konstant sein, wenn die Nase immer gleich empfindlich ist.

Tageszeit	Duft-Intensität	Kontrolle
7:00		
9:00		
11:00		
13:00		
15:00		
17:00		
19:00		
21:00		
23:00		

Tabelle 2.1.: *Duft-Intensität 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

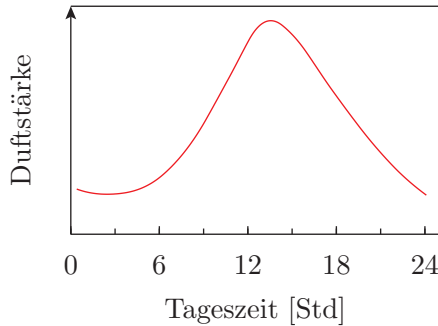


Abbildung 2.19.: Diagramm des Duft-Rhythmus des blau-lieschens *Exacum affine*. Auf der x-Achse ist die Uhrzeit aufgetragen, auf der y-Achse die Duft-Stärke. Die rote Kurve zeigt die Duft-Stärke zu verschiedenen Zeiten (am stärksten am frühen Nachmittag).

2.19 zeigt, dass die Intensität des Blüten-Duftes von *Exacum affine* sich tagesperiodisch ändert.

Auch bei anderen Pflanzen konnte nachgewiesen werden, dass die Duft-Abgabe 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* (Abbildung 2.20, Duft-Kurve von *Saponaria*: Abbildung 2.21). Auch beim Porzellanstock *Hoya carnos*a (auch Wachsblume genannt) ändert sich die Intensität des Duftes (Altenburger und Matile, 1990). Bei dieser Pflanze sind es wie bei den meisten anderen duftenden Pflanzen mehrere Duft-



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

Komponenten. Die verschiedenen Duftstoffe haben bei *Hoya carnosa* alle zur gleichen Zeit ihren stärksten Duft.

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 Std gegeneinander verschoben (Matile und 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 Duft-Abgabe (Abbildung 2.23).

Manche Pflanzen können sogar mit Duftstoffen um Hilfe rufen, wenn Schmetterlings-Raupen oder Blattläuse an ihnen fressen. Diese Duftstoffe locken natürliche Feinde der Fraßinsekten an, zB Schlupfwespen. Die Weibchen der Schlupfwespen stechen mit ihrem Lege-Stachel die Tiere an und legen ihre Eier in ihnen ab. Aus den Eiern schlüpfen Larven, die anfangen, die Schmetterlingsraupen oder Blattläuse von innen aufzufressen.

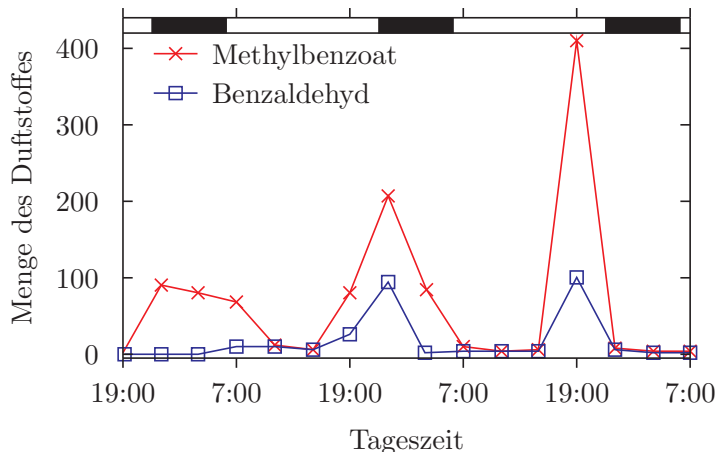


Abbildung 2.21.: Die Duft-Produktion des Seifenkrautes *Saponaria* wurde gemessen. Die beiden Duftstoffe Methylbenzoat (rote Kurve mit roten Meßpunkten) und Benzaldehyd (blaue Kurve mit blauen Meßpunkten, diese Werte wurden zehnfach erhöht, da die Kurve sonst zu niedrig wäre) werden jeweils abends abgegeben,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

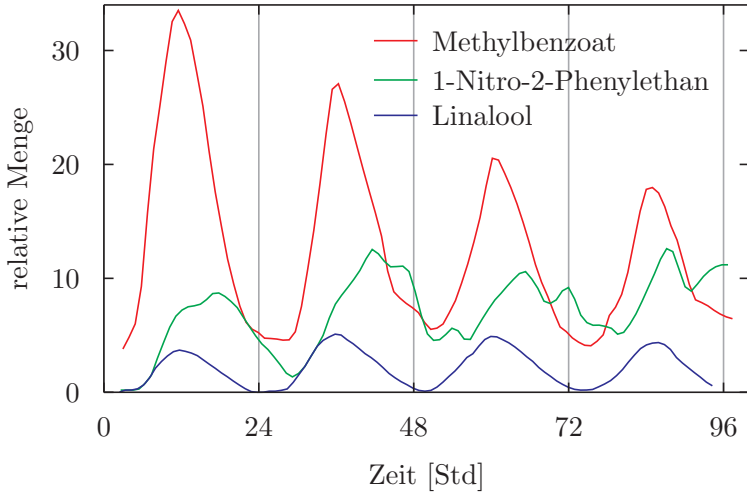


Abbildung 2.22.: Die Duft-Produktion bei *Stephanotis floribunda* wurde mit einem Gas-Chromatografen gemessen. Die beiden Duftstoffe Methylbenzoat (rote Kurve) und Linalool (blaue Kurve) werden zur gleichen Tageszeit abgegeben, aber in unterschiedlichen Mengen. Der Duftstoff 1-Nitro-2-Phenylethan (grün) hat jedoch sein Maximum 12 Std später als die beiden anderen Duftstoffe. Nach [Matile und Altenburger \(1988\)](#).



Abbildung 2.23.: Tag-Dufter wie die Pomeranze (oder Bitterorange, *Citrus aurantium*), eine Zitrus-Pflanze, oder die Orchidee *Odontoglossum constrictum* (zusammengeschnürte *Odontoglossum*) zeigen keinen endogenen Rhythmus der Duft-Abgabe. Aquarelle vom Autor WE.



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

Schlupfwespen werden aber auch durch Geruchstoffe des Kots von Raupen angelockt (Tumlinson et al 1993, Abbildung 2.24).

2.4. Wie man mit Blattschneider-Bienen 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 sativa* ssp. *varia*, englisch Alfalfa³) ist dafür ein interessantes Beispiel (Abbildung 2.25, Dorn und Weber 1988). Diese Klee-Art 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 Knöllchen-Bakterien in den Wurzeln den Boden mit Stickstoff an. Um Samen zu erhalten, müssen die Pflanzen auf den zum Teil sehr großen Luzerne-Feldern bestäubt werden. Honigbienen eignen sich dafür nicht so gut. Die Blüten benutzen nämlich einen besonderen Auslöse-Mechanismus, mit dem sie ihren Pollen auf Insekten bringen: Wenn die Biene ihren Rüssel in die Blüte steckt, um Nektar zu saugen, öffnet sich das Schiffchen, Staubfäden und Narbe schnellen aus dem Kiel nach oben und treffen die Unterseite des Kopfes (Abbildung 2.27). Das mögen die Honigbienen nicht. Ältere Bienen haben deshalb gelernt, den Nektar seitlich aus der Blüte zu rauben, sodass kein Pollen auf die nächsten Blüten übertragen wird.

³Spanisch alfalfez, das sich vom arabischen al-fisfisa, “frisches Futter”, ableitet



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.

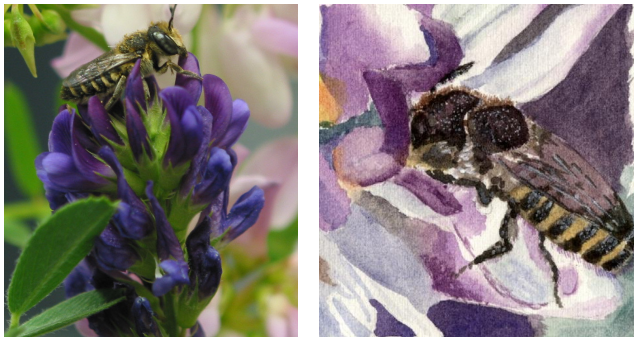


Abbildung 2.26.: Blattschneider-Biene *Megachile rotundata*, ein wichtiger Bestäuber von Luzerne-Blüten. Aufnahme von Theresa Pitts-Singer (links, siehe Dank, auf Seite 185) und Aquarell von WE (rechts) nach [Dorn und Weber \(1988\)](#).

Der Blattschneider-Biene *Megachile rotundata* macht es aber nichts aus, von den Pollensäcken der Luzerne einen Kinnhaken zu bekommen. Deshalb bestäubt sie sehr erfolgreich diesen Futter-Klee. Sie gehört wie andere Bienen zu den Hautflüglern (*Hymenoptera*) (Abbildung 2.26, siehe Pitts-Singer und Cane 2011 und www.ars.usda.gov/npa/beelab).⁴ Ursprünglich stammt sie aus Osteuropa und West-Asien. Sie lebt nicht wie die Honigbiene in Staaten, sondern solitär (allein).

Die Blattschneider-Bienen 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 Pflanzen-Stängeln, Bohrgängen in Holz, leeren Schnecken-Gehäusen und anderen Verstecken. Sie werden erst inspiziert, dann mit kleinen ovalen Blatt-Stücken 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 rechts). Dort schieben sie das Blatt in die ausgewählte Röhre und drücken es gegen die Wand. Sie zerkauen die Ränder der Blattstücke. Blatt-Saft 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 Teig und füllt die Röhre zu etwa zwei Dritteln damit auf. Am

⁴Die Blattschneider-Bienen sind über die ganze Erde verbreitet. Die Gattung *Megachile* enthält fast 1500 Arten. Unter ihnen gibt es die größte Bienen-Art der Erde, *Eumegachile pluto*. Sie ist 4 cm groß und kommt in Indonesien vor. Die kleinste Blattschneider-Biene ist *Megachile minutissima*. Die Weibchen sind nur 6 mm groß, kleine Männchen sind Winzlinge von nur 3.5 mm. Sie kommen in Ägypten vor.

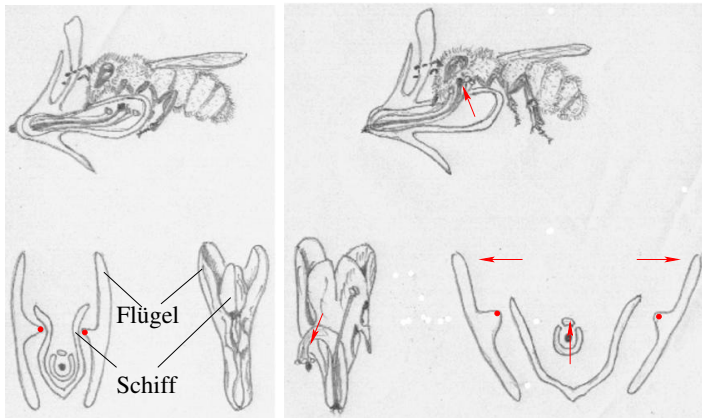


Abbildung 2.27.: Bestäubungsmechanismus bei der Luzerne: Eine Blattschneider-Biene versucht, Nektar aus der Blüte einer Luzernen-Pflanze zu saugen (links oben). Dabei gerät sie mit ihrem Kopf an einen Klapp-Mechanismus, der den Pollensack der Blüte auf ihr ‘Kinn’ schlägt (rechts oben). Pollensäcke und 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 Blüten-Blätter (Flügel) zur Seite gedrückt (unten rechts, waagerechte Pfeile). Sie geben jetzt die vorher festgeklebten inneren Lippenblüten-Blätter des Schiffes frei (roter senkrechter Pfeil 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 Blüten-Besuch auf andere Blüten. Vom Autor WE gezeichnet nach einem Bild aus [Hess \(1990\)](#).



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



Abbildung 2.29.: Links: Eine Blattschneider-Biene schneidet aus einem Blatt ein Stück aus, um damit eine Röhre für ihre Brut zu bauen. Rechts: Kurz vor dem 'takeoff'. Wenn das letzte Stück zum Blattrand durch genagt ist, fliegt die Blattschneider-Biene mit der Blatt-Tüte unterm Bauch zum Nistplatz und kleidet dort die Brutzelle aus. Aquarelle vom Autor nach Abbildungen in Müller et al (1997) und Dorn und Weber (1988).

Ende wird nur Nektar eingetragen und als dünne Schicht auf den Teig gegeben. Auf dieses Honigbrot wird in weniger als einer Min 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 können wie im Schlaraffenland leben und den Brei aus Pollen und Nektar fressen (Abbildung 2.31). Insekten haben eine Körperhülle, die sich eine Weile dehnen kann, während die Larven immer größer 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 Brutzelle und 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 Ruhe-Larve. 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

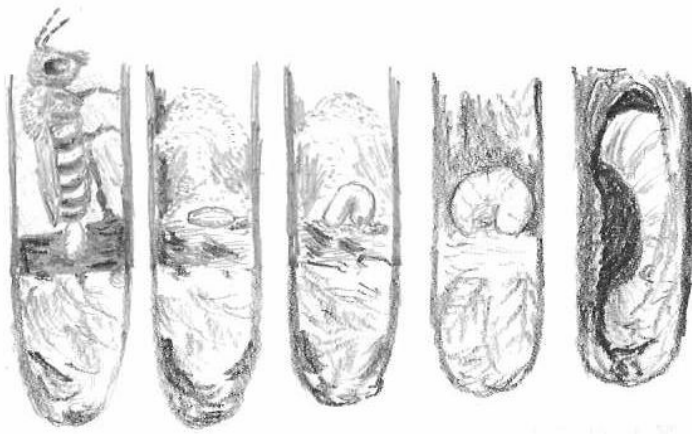


Abbildung 2.30.: Die Blattschneider-Bienen benutzen röhrenförmige Gebilde wie zB Stängel als Brutkammern. Sie trennen Stücke aus Blättern mit ihren Mundwerkzeugen (siehe Abbildung 2.29), mit denen die Kammern ausgelegt werden. Pollen wird eingetragen und auf die oberste Schicht kommt Nektar. Auf diesen wird ein Ei abgelegt (links) und die Kammer mit mehreren Blattstücken abgeschlossen. Nach der Ei-Ablage bleibt die Larve im Chorion (Nr 2), im zweiten Larvenstadium schlüpft sie (Nr 3), ernährt sich vom Vorrat in der Brutkammer, wächst heran und häutet sich mehrfach (Nr 4) bis zur Präpuppe (Nr 5), die in Diapause eintritt. Skizze von WE nach Abbildungen in [Dorn und Weber \(1988\)](#) und [Pitts-Singer und Cane \(2011\)](#).

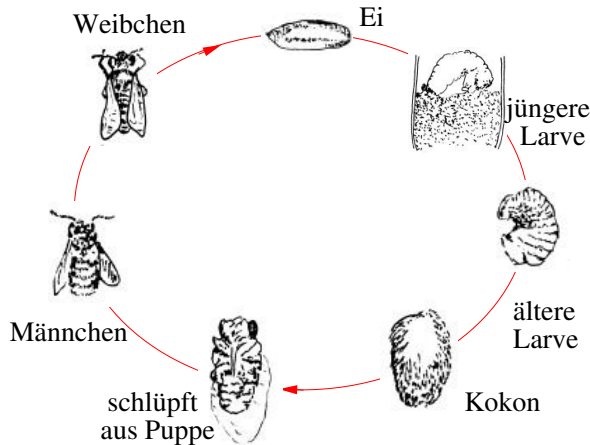


Abbildung 2.31.: Lebenslauf eines Insektes mit vollkommener Verwandlung am Beispiel der Blattschneider-Biene: Aus dem Ei schlüpft eine Larve, die in einer Brutzelle mit Nahrung lebt und wächst, bis die Larvenhaut sich nicht mehr dehnen kann. Eine neue Haut hat sich unter der alten gebildet, diese platzt und die neue Larve verlässt die alte Haut. Nach zwei weiteren Larvenstadien wird schließlich eine Vorpuppe gebildet. Diese spinnt einen Kokon, in dem sie überwintert oder sich im Sommer direkt in eine erwachsene Biene umwandelt. Statt des Sack-förmigen Körpers der Larve besitzt sie einen Kopf mit Antennen, großen Augen und ganz anderen Mundwerkzeugen, einen Brust-Abschnitt mit vier Flügeln und sechs Beinen und einen Hinterleib. Die Männchen befruchten die Weibchen und die befruchteten Eier werden dann wieder in Brutkammern auf Honig und Pollen abgelegt. Eine neue Generation von Blattschneider-Bienen beginnt. Gezeichnet vom Autor WE nach [Dorn und Weber \(1988\)](#).

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 Haut der Puppe abgestreift, die Flügel entfalten sich und die weiche Oberfläche des Körpers härtet aus. Die Larve hat sich in eine Biene umgewandelt. Sie frisst 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 Brust-Abschnitt 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 Blattschneider-Bienen kann beginnen.

Um Luzerne auf einem Hektar Land⁵ zu bestäuben, werden 5 000 Weibchen gebraucht, obwohl jedes einzelne für 418 000 Samen sorgt. In den USA, wohin die Blattschneider-Bienen 1930 gelangten, gibt es inzwischen eine ganze Industrie, die *Megachile* züchtet und verkauft. Man benutzt Tabak-Pflanzen, 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 Pollen und Nektar zu suchen. Wie effektiv *Megachile* arbeitet, zeigt folgender Vergleich: Für 100 kg Samen müssen 100 000 Honigbienen 6 Std,

⁵ein Hektar ist eine Fläche von 100 mal 100 m, that is 10000 m²

318 Hummeln 2 Std, 75 Wildbienen und 1 *Megachile* 1 Std arbeiten. Ein Weibchen bestäubt 9-40 Blüten pro Min. Bei großen Feldern werden Hütten gebaut, in denen sich die Nist-Röhren der Blattschneider-Bienen befinden (Abbildung 2.32). Es lohnt sich für den Farmer, diese Bienen zu kaufen, denn statt 150 kg pro Hektar ohne sie kann er mit ihnen 1 300 kg Luzerne-Samen ernten.

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, zB 12 Std 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 4.

Bei der Blattschneider-Biene 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 wenn im Herbst die Nacht länger wird, ist es auch länger kalt. Wenn die Tiere also nicht die Länge der Dunkelperiode

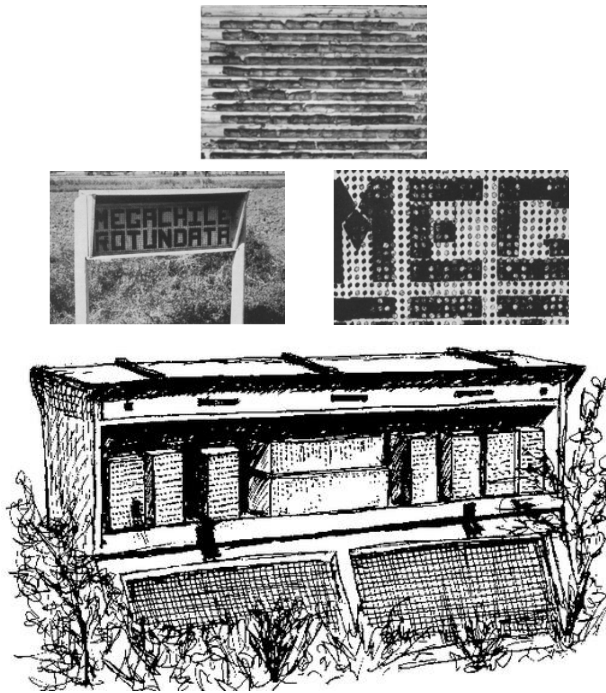


Abbildung 2.32.: Nisthilfen aus Holzstücken mit langen Löchern (oben, aufgeklappt mit vielen Brutzellen). Zahlreiche dieser Nisthölzer sind in einem Schutz-Unterstand auf einem Versuchsfeld untergebracht (Mitte, auf die Eingangsseite 'ME-GACHILE ROTUNDATA' gepinselt). Hütten für hunderte von Niströhren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

des Tages messen, sondern die Länge der kalten Zeit des Tages, hätten sie auch eine Art Jahres-Kalender 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 Blatt-Rollen 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 in eine Biene und schlüpft aus ihrem Winter-Quartier, um einen Partner zu suchen, sich zu paaren und eine neue Generation von Blattschneider-Bienen in die Welt zu setzen.



Abbildung 2.33.: *Thermoperiodismus* wird von den Blattschneider-Bienen als Jahres-Kalender 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 Larven-Stadium nur bis zur Präpuppe. In diesem Stadium überwintern sie (sie sind in Diapause). Diese Vorpuppen sieht man in den beiden aufgeschnittenen Brutzellen links. Rechts eine Brutzelle (Aufnahme von Theresa Pitts-Singer, siehe Anhang A.3). 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. Unsere Kopf-Uhr

Auch der Mensch scheint einen Zeit-Sinn zu haben. Jedenfalls können manche Menschen mit einer ‘Kopf-Uhr’ nachts zu bestimmten Zeiten aufwachen, ohne eine Uhr zu benutzen. Vielleicht hast auch Du eine Kopf-Uhr? In diesem Kapitel wird gezeigt, wie Du das mit einem Wecker feststellen kannst.

Wir haben gesehen, dass Tiere und Pflanzen innere Uhren besitzen, mit deren Hilfe sie sich an die zeitlichen Gegebenheiten der Umwelt anpassen. 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 zB sagen: Ich möchte heute Nacht um 3 Uhr wach werden. Oft benutzen sie dann noch bestimmte Riten. Sie klopfen zB vor dem Schlafen gehen drei mal an die Kante des Bettes. Diese Menschen schlafen ganz normal ein, ruhen tief und gut und wachen kurz vor oder nach dem vorgenommenen Zeitpunkt auf (Abbildung [3.2](#)). Clauser hat diese Fähigkeit auf eine *Kopf-Uhr* zurückgeführt, die beim Menschen vielleicht ähnlich wie bei den Bienen funktioniert und als Wecker benutzt werden kann.

Schon im vorletzten Jahrhundert berichtete [Child \(1892\)](#),

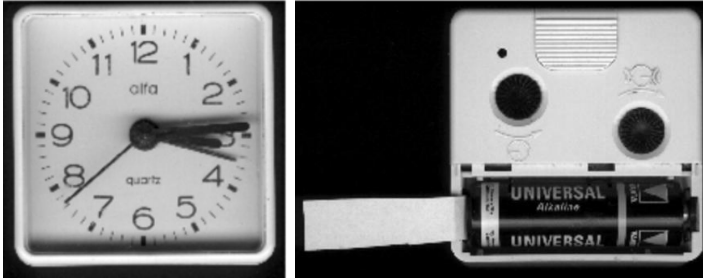


Abbildung 3.1.: Ein Wecker wird am Abend auf 12 Uhr gestellt und ein Papierstreifen zwischen Batterie und Halterung geschoben (rechts). Wird in der Nacht beim Aufwachen (geplant: 3:30 Uhr) die Pappe herausgezogen, läuft der Wecker von da ab, weil wieder Kontakt zur Batterie besteht. Am nächsten Tag braucht man nur auf den Wecker zu schauen (zB 8:00 morgens) und die Stunden zurück zu rechnen (hier: 3 Std 14 Min), 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 Std und 18 Min nach dem geplanten Aufwachen. Da war also in diesem Fall wohl nichts mit einer genauen Kopf-Uhr. Jedenfalls wäre der Zug weg, wenn man sich auf diese Uhr verlassen hätte.

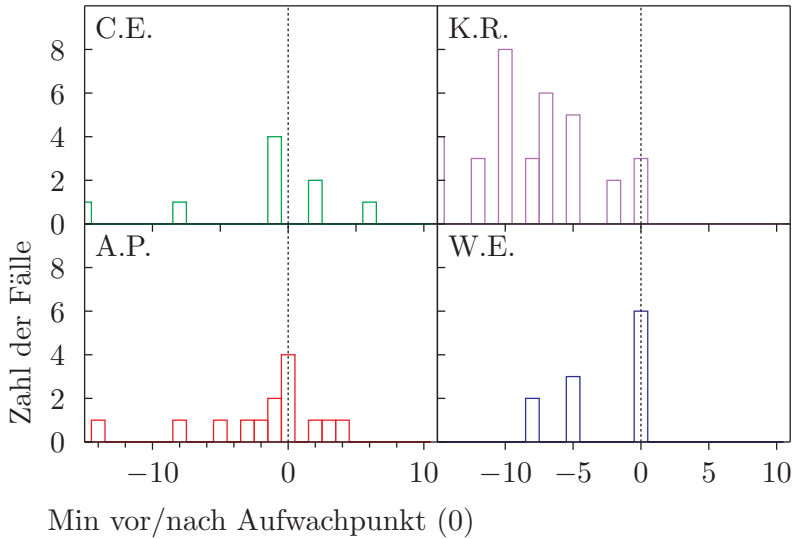


Abbildung 3.2.: Einige Menschen besitzen eine Kopf-Uhr. Durch sie können sie ohne Wecker nachts zu einer bestimmten Zeit aufwachen. Hier sind Beispiele gezeigt, bei denen die vier Personen A. P., W. E., C. E. und K. R. ihre Kopf-Uhr ziemlich wirkungsvoll benutzen konnten. Auf der waagerechten Achse ist die Zeit aufgetragen, zu der die Person aufwachte (0, Punkt-Linie, ist die Zeit, die sie sich zum Aufwachen vorgenommen hatte, zB 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. W. E. ist zB in einer Nacht 15 Min vor dem geplanten Zeitpunkt aufgewacht. In einer anderen Nacht waren es 8 Min vorher. In vier Nächten wachte sie 1 Min vor, in zwei Nächten 2 Min nach dem vorgenommenen Zeitpunkt auf. In einer weiteren Versuchs-Nacht wachte sie 6 Min später auf. Nach [Clauser \(1954\)](#).

dass von 200 Befragten über die Hälfte angab, sie könnten zu einer vor dem Einschlafen festgelegten Stunde aufwachen, ohne vorher oft auf zu wachen. Spätere Untersuchungen zur Kopf-Uhr des Menschen wurden von Ikeda und Hayashi (2012); Moorcroft und Breitenstein (2000); Moorcroft et al (1997) durchgeführt. Welche Zeitgeber für dieses Selbst-Aufwachen (self awakening) in Frage kommen, die im Schlaf wirken, wird diskutiert. Eine innere Uhr oder andere mögliche Mechanismen des Zeit-Schätzens wie der REM-Schlaf¹ kommen in Frage.

Einer der Autoren (WE) hat einmal mit Schülern der Gesamtschule in Tübingen einen Versuch gemacht, um herauszubekommen, ob auch der moderne Mensch noch diese Kopf-Uhr besitzt. Wir haben einige Batterie-betriebene Wecker an Schüler verteilt. Sie sollten sich am Abend vornehmen, zu einer bestimmten Zeit auf zu wachen. Die Wecker waren alle auf 12 Uhr gestellt und blieben auf dieser Zeit stehen, weil zwischen einen Kontakt der Batterie und der Batterie-Halterung ein Streifen aus dünner Pappe geschoben war (Abbildung 3.1). Es konnte also kein Strom fließen. Den Schülern wurde gesagt, sie sollten diesen Streifen 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 Wecker mit, die jetzt liefen. Man brauchte nur auf die Zeiger zu schauen und die Stunden zurück zu rechnen, um zu wissen, wann sie die Uhr in Gang gesetzt hatten, als sie den Kontakt zur Batterie herstellten. Wenn sich zB ein Schüler vorgenommen hatte, um 4:30 auf zu

¹Rapid Eye Movement oder auch paradoxer Schlaf ist eine Schlafphase, die durch schnelle Augenbewegungen und andere Merkmale wie 4 bis 8 Hz Thetawellen und langsame Alphawellen im EEG() gekennzeichnet ist und eigentlich nur im Wachzustand zu finden ist

wachen 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 Std vorher aufgewacht war, also um 5:00 Uhr. Er war also eine halbe Std zu spät aufgewacht. Bei diesem Versuch gab es tatsächlich einige Schüler, die die vorgenommene Zeit ziemlich genau trafen und dann aufwachten. In der Abbildung 3.2 sind einige Beispiele gezeigt von Leuten, die den vorgenommenen Zeitpunkt (0 in der Abbildung) ziemlich genau trafen.

Heutzutage ist es einfacher, eine digitale Kamera oder eine Handy-Kamera nachts beim Aufwachen zu bedienen, nachdem man vorher eingestellt hat, dass Datum und Uhrzeit im Bild angezeigt wird. Man braucht dann nur am Morgen das Bild aufzurufen und die Zeit abzulesen.

Es ist nicht bekannt, ob bei der Kopf-Uhr die circadiane Uhr benutzt wird. Vielleicht habt ihr ja Lust, das mal bei Euch oder bei Freunden und Bekannten herauszubekommen (Vorschlag: Wenn jemand mit verlässlicher Kopf-Uhr eine Reise über Zeitzonen hinweg macht, sollte das vorgenommene Aufwachen noch nach der Heimatzeit erfolgen, weil die circadiane Uhr einige Tage braucht, bis sie umgestellt ist. Auch während der Zeitumstellung, die zwei mal im Jahr erfolgt, könnte man prüfen, ob die Kopfuhr nach der alten Zeit läuft.

4. 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 Breitengraden, mit Kälte und wenig Nahrung. Da aber jedes Jahr im Frühjahr diese Insekten wieder zu sehen sind, müssen sie auch irgendwie über den Winter gekommen sein. 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 'Zeit-Vergessen' 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.

4.1. Wie eine Zuckmücke die raffinierte Kannenpflanze aus trickst

Einer der Autoren (WE) ging als Post-Doktorand für zwei Jahre nach Ann Arbor und arbeitete dort an der Universität von Michigan bei David Shappirio. Als Zoologe beschäftigte er sich mit der Entwicklung von Insekten. Durch ihn lernte er die Kannenpflanzen-Mücke *Metriocnemus knabi* und ihr merkwürdiges Leben kennen.

Wenn man durch die Moore und Sümpfe von Michigan streift, findet man häufig Pflanzen, die Kannen-artige Blätter haben und deshalb Kannenpflanzen genannt werden. Oben sind die Kannen-Blätter offen, aber eine Art Kragen umgibt die Öffnung. Schaut man in ein solches Blatt, ist es teilweise mit Wasser gefüllt (Abbildung 4.1). Die Amerikaner nennen die Pflanze *pitcher plant*, was auf deutsch Fang-Pflanze bedeutet.

Kippt man das Wasser eines solchen Blattes in eine flache Schale, 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 Kannen-Blattes gelandet und 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 Oberfläche, von der die Insekten abrutschen. Jeder Versuch, dem Wasser in der Kanne zu entkommen, endet im Mini-See. Schließlich haben die Insekten keine Kraft mehr und ertrinken.

Wenn wir ein Blatt aufschneiden und uns die innere Oberfläche genauer ansehen, erkennen wir, warum die Insekten keine



Abbildung 4.1.: Blühende Kannenpflanze *Sarracenia purpurea* mit Kannen-Blättern (links). Mitte: Kannen-Blatt mit aufgeschnittenem Fenster. Rechts: Öffnung zum Kannen-Blatt. Linkes Bild von der Internet Seite Dr. Bradshaw und Dr. Holzapfel (mit Erlaubnis). Übrige Aufnahmen vom botanischen Garten Tübingen (WE).

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 kleine Tiere wieder aus der Kannen-Falle herauskommen (Abbildung 4.1).

Kürzlich wurde entdeckt, dass die Fangapparate von fleischfressenden Pflanzen wie *Sarracenia*, *Nepenthes* und *Dionaea muscipula* ihre Beute auch durch Blaulicht (430–480 nm) anlocken, dessen Emission durch UV-Licht induziert wird (Kurup et al, 2013). Der Beutefang wird drastisch reduziert, wenn der leuchtende Teil des Peristoms abgedeckt oder abgeschnitten wird. Am Tag ist das Leuchten nicht zu sehen, wohl aber im Dunkeln. Es werden vor allem nachtaktive Insekten gefangen,

und das schwache UV Streulicht, das nachts zur Erde gelangt, genügt, um das Leuchten anzuregen. Insekten sehen zunächst das Peristom bläulich schimmern. Wenn sie dort landen, leuchtet es aus dem Inneren heraus blau. Sogar die Flüssigkeit in den Kannenblättern fluoresziert. Die Insekten werden also von den Pflanzen so gefangen, wie die Menschen es mit Blaulichtfallen tun. Phenole scheinen für das Leuchten verantwortlich zu sein.

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 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 aus trickst. Es ist eine Zuckmücke (*Chironomidae*). Ihre Larven leben im Wasser der Kannen-Blätter und ernähren sich von den ertrunkenen und zersetzten Tieren. Die Kannenpflanzen Zuckmücke (englisch *pitcher plant midge*) heißt *Metriocnemus knabi*. Ihr Lebenszyklus ist in Abbildung 4.2 beschrieben. Nach etwa 4 Wochen (bei 23⁰ C) ist das vierte Larven-Stadium zu Ende. Die Larve kriecht aus dem Wasser und produziert mit ihren Speicheldrüsen einen Gelatine artigen Kokon dicht über der Wasseroberfläche an der Wand der Kanne. In dieser Puppen-Wiege wird die Larve zur Vorpuppe. Sie wandelt sich in eine Puppe

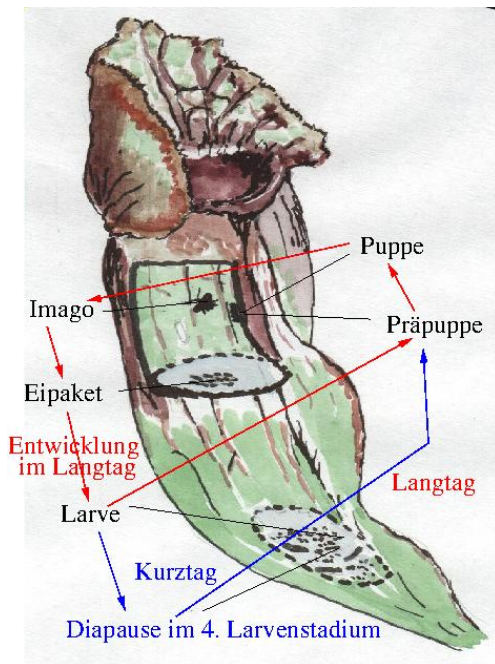


Abbildung 4.2.: Lebenszyklus von *Metriocnemus* in *Saracenia Kanne*: Weibchen legen auf dem Wasser Eipaket ab (im aufgeschnittenen Fenster sichtbar). Die Larven schlüpfen und ernähren sich von ertrunkenen Insekten. Sie häuten sich vier mal und im Langtag (Sommer) kriechen die Larven des letzten Stadiums an die Innenseite der Kannen, werden in einem Gallert-Kokon zur Vorpuppe und zur Puppe, aus der die Imago schlüpft. Sie fliegt aus der Kanne, paart sich und legt wieder ein Eipaket ab. Im Kurztag bleiben die Larven im vierten Stadium im Wasser und überwintern in Diapause. Erst im Langtag kriechen sie aus dem Wasser, verpuppen sich und werden zur Imago. Nach *Paris und Jenner (1959)*.

um, und nach 2-3 Tagen (bei 23⁰ C) schlüpfen die Mücken. Die Männchen und Weibchen sind beflügelt, können deshalb aus der Kanne heraus fliegen und sich paaren. Die Weibchen suchen sich eine neue Kannenpflanze und legen dort ein Paket mit vielen Eiern auf die Wasseroberfläche.

Wie bei der Blattschneider-Biene (siehe Abschnitt 2.4) durchlaufen auch die Kannenpflanzen Mücken ein *Diapause*-Stadium, um zu überwintern (Abbildung 4.3). In Michigan (35⁰ nördliche Breite) werden ab September keine Vorpuppen mehr gebildet. Die Tiere bleiben im letzten (vierten) Larven-Stadium im Wasser der Kannen-Blätter. 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 Kannen-Blatt 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. Über den Sommer hinweg gibt es jedoch keine Diapause: Die Larven verpuppen sich, die Zuckmücken schlüpfen und vermehren sich, ohne dass die Entwicklung der Tiere im letzten Larven-Stadium gestoppt wird, wie es im Herbst geschieht.

Im Gegensatz zu den Blattschneider-Bienen 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,

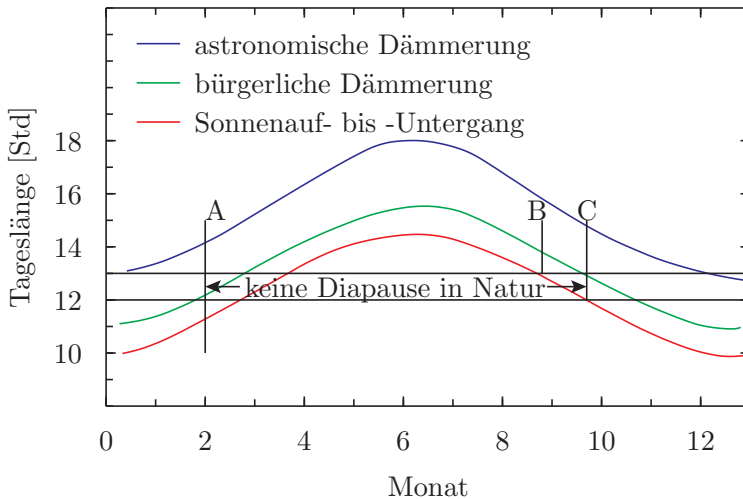


Abbildung 4.3.: Ab Ende Februar/Anfang März werden im Freiland die ersten Puppen der Kannenpflanzen Mücke *Metriocnemus knabi* beobachtet (A mit senkrechter Markierung). Das ist also der Termin, zu dem die Diapause beendet wird. Puppen finden sich noch bis Mitte September (B mit senkrechter Markierung). 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 und Jenner \(1959\)](#).

wie Tag und Nacht zustande kommen und warum die Länge des Tageslichtes im Winter kürzer ist 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 Achse der Erde nicht senkrecht auf der Erde-Sonne-Linie steht, sondern um 23° geneigt ist, bekommt die nördliche Halbkugel an Sommertagen länger Licht als an Wintertagen. Das ist in Abbildung 4.4 erklärt. Am besten schaut ihr dazu einen Globus in einem dunklen Raum mit nur einem Fenster an. Wenn die Achse des Globus zum Fenster (Sonne) geneigt ist (es ist Sommerzeit auf der Nord-Halbkugel) und ihr den Globus langsam und gleichmäßig um diese Achse dreht, wird ein Ort in Europa, zB Stockholm in Schweden, länger im Licht des Fensters (der Sonne) zu sehen sein als ein Ort auf der Süd-Halbkugel, zB Feuerland an der Südspitze von Südamerika. Wenn dagegen die Achse des Globus vom Fenster (Sonne) weg geneigt ist (Winterzeit auf der Nord-Halbkugel), wird Stockholm kürzer im Licht des Fensters (der Sonne) zu sehen sein als ein Ort auf der Süd-Halbkugel. Im Sommer scheint also das Tageslicht länger als im Winter. Das ist auch auf der Süd-Halbkugel so, aber dort ist der Sommer in den Monaten, in denen auf der Nord-Halbkugel Winter ist. Je weiter man auf der Nord-Halbkugel oder Süd-Halbkugel zum Pol kommt geht, umso ausgeprägter sind diese Unterschiede. Abbildung 4.5 zeigt, dass die Sommertage in Stockholm länger sind als die Sommertage in Tübingen (Abbildung 4.6).

Nun zurück zu unseren Zuckmücken. Wenn die Tageslänge im Herbst abnimmt und schließlich nur noch 13.5 Std beträgt (Abbildung 4.7, Paris und Jenner, 1959), beginnt die Diapause. Im Herbst, Winter und Frühjahr sind Kurztage, im Sommer

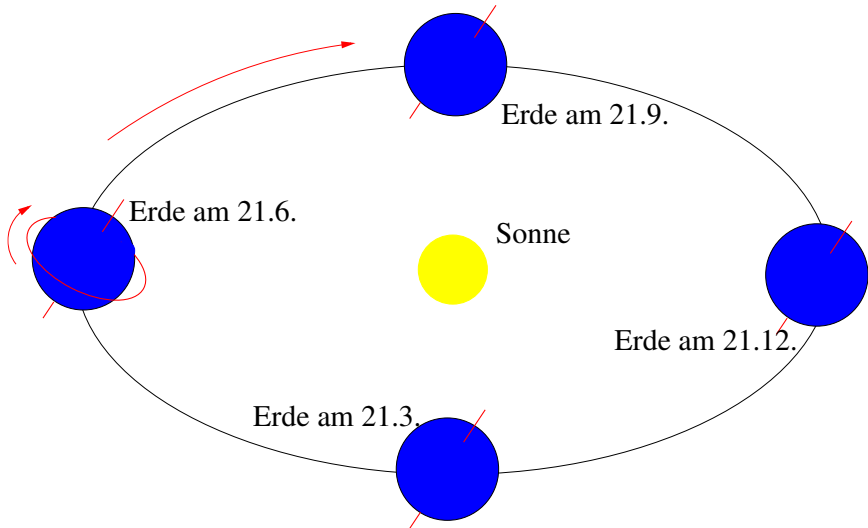


Abbildung 4.4.: Im Laufe eines Jahres läuft die Erdkugel einmal um die Sonne. Gleichzeitig dreht sich die Erde jeden Tag einmal um ihre Achse. Da die Achse um 23° geneigt ist, bekommt die nördliche Halbkugel an Sommertagen (21.6., links) länger Licht als an Wintertagen (21.12., rechts). Das ist auch auf der Süd-Halbkugel so, aber dort ist der Sommer in den Monaten, in denen auf der Nord-Halbkugel Winter ist. Zur Tag- und Nacht-Gleiche (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.

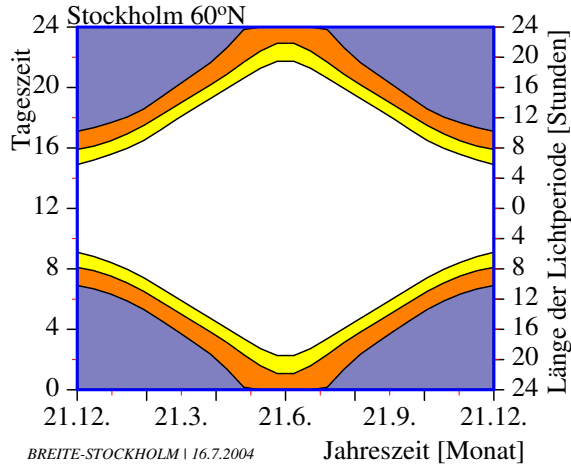


Abbildung 4.5.: Je näher ein Ort zum Pol liegt, desto länger sind dort die Tage im Sommer und desto kürzer im Winter. Stockholm liegt auf dem 60ten Breitengrad. Weiße Fläche: Tageslänge (rechts angegeben) zu den verschiedenen Jahreszeiten (waagerechte Achse) für die Zeit zwischen Sonnenaufgang und Sonnenuntergang. Vor Sonnenaufgang und nach Sonnenuntergang ist es aber schon ganz schön hell. Deshalb ist auch noch die 'bürgerliche Dämmerung' (Sonne 3° unterm Horizont) in gelb eingezeichnet und die astronomische Dämmerung (Sonne 9° unterm Horizont) in rot.

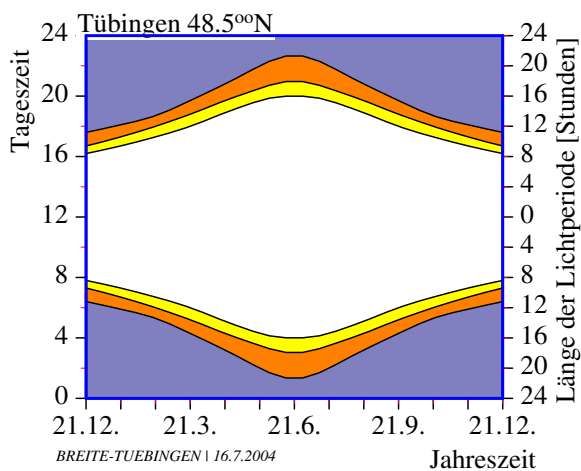


Abbildung 4.6.: Tübingen liegt auf dem 48.5ten Breitengrad.
 Sonst wie Abbildung 4.5.

Langtage. 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 Licht-Bedingungen der Umgebung können stark variieren. Entscheidend ist wiederum nur die Länge des Tages. Selbst eine Licht-Intensität 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 Kannen-Blätter, die noch zusätzlich einen Deckel besitzen und von Torf-Moosen und anderen Pflanzen umgeben sind. Diapause gibt es auch bei anderen Kannenpflanzen-Mücken. Sie wurden von Bradshaw und seinen Mitarbeitern ([Bradshaw, 1972](#); [Bradshaw und Lounibos, 1972](#); [Hard et al, 1993](#)) untersucht.

4.2. 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 Larven-Stadien 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 Längs-Streifen leicht zu erkennen (Abbildung 4.8). Er hat sich erst vor etwa 120 Jahren auf die Kartoffel umgestellt.

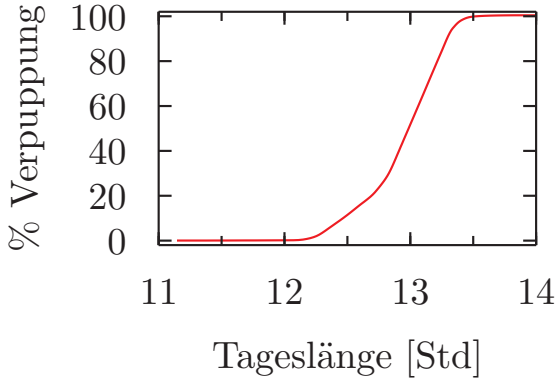


Abbildung 4.7.: Photoperiodische Reaktion von *Metriocnemus*: Im Labor wurde untersucht, wie die Puppenbildung (das heißt, keine Diapause) von der Tageslänge abhängt. Nach 40 Tagen mit 12 stündigen Lichtperioden befanden sich noch alle Tiere in Diapause, während bei 13.5 stündigen Lichtperioden alle Tiere sich verpuppt hatten (Diapause gebrochen). Die kritische Tageslänge liegt also zwischen 12 und 13.5 Std. Nach [Paris und Jenner \(1959\)](#).

Vorher fraß er an anderen Nachtschatten-Gewächsen. Auch heute noch fressen Kartoffelkäfer die Blätter vieler Wild-Kartoffeln nicht. In ihnen gibt es nämlich eine Gift, das *Demissin*, das die Tiere abschreckt. Bei den Kultur-Kartoffeln fehlt dieses Gift oder kommt nur in geringer Konzentration vor. Deshalb werden die Blätter unserer Kartoffeln vom Kartoffelkäfer gefressen. Kreuzt man die gegen den Kartoffelkäfer geschützte Wild-Kartoffel *Solanum demissum* mit unserer Kultur-Form *Solanum tuberosum*, ist das Produkt der Kreuzung 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 Kartoffel-Blätter. Wenn im Spätsommer und Früh-Herbst 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 Boden und beginnen ihre Diapause. Die Tiere atmen weniger. Die Reserve-Stoffe Fett und Glykogen¹ werden im Körper stärker angereichert.

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

Weil der Kartoffelkäfer in Kartoffel-Feldern großen Schaden anrichtet², wurde seine Lebensweise sehr intensiv untersucht. Man hat auch versucht, herauszubekommen, was bei der Dia-

¹eine Art Stärke

²In "Schüler experimentieren" hat Daniel Schütz 1997 mit 12 Jahren einen Fütterungsversuche beim Kartoffelkäfer durchgeführt. 100 Käfer fressen in ihrem Leben über 1 kg Kartoffelblätter, eine Larve in einer Woche fast 1 g und ein Käfer in einer Woche 1.63 g



Abbildung 4.8.: Kartoffelkäfer (*Leptinotarsa decemlineata*, links) und Larven (rechts) fressen Blätter einer Kartoffelpflanze. Eigelege und Larven des Käfers rechts.

pause passiert. Um das zu verstehen, müssen wir uns den Kopf und das Gehirn des Kartoffel-Käfers etwas genauer ansehen (Abbildung 4.9), denn vom Gehirn wird die Diapause gesteuert. Von außen fallen uns an der Kopf-Kapsel³ die Augen, die Antennen und die Mundwerkzeuge auf (Abbildung 4.9). Was im Kopf ist, zeigt Abbildung 4.10. 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 4.11 ist das für die Entwicklung getan, in Abbildung 4.12 für die Diapause.

Im Weibchen wird die Ei-Produktion durch das Juvenilhorn stimuliert. Kommt der Herbst und das Kartoffel-Laub wird braun, hat auch die Stunde der Kartoffelkäfer geschlagen.

³wir erinnern uns: Insekten haben nicht wie wir ein Skelett aus Knochen im Inneren unseres Körpers, sondern ein Außen-Skelett, das den Körper wie eine Ritter-Rüstung umgibt. Auch der Kopf ist wie von einem Helm mit einer Kapsel aus Chitin geschützt

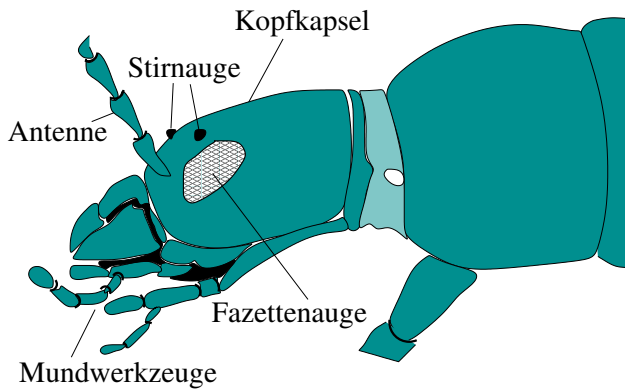


Abbildung 4.9.: Seitlicher Blick auf den Kopf eines Kartoffelkäfers: Facetten-Auge mit vielen kleinen Einzel-Augen (Ommatidien). Darüber zwei der drei Stirn-Augen (Einzel-Augen). Vorn linke Antenne aus einzelnen Gliedern. Mit ihr wird die Umwelt ertastet, gefühlt, gerochen, und die Temperatur gemessen. Vorn am Kopf die komplizierten Mundwerkzeuge.

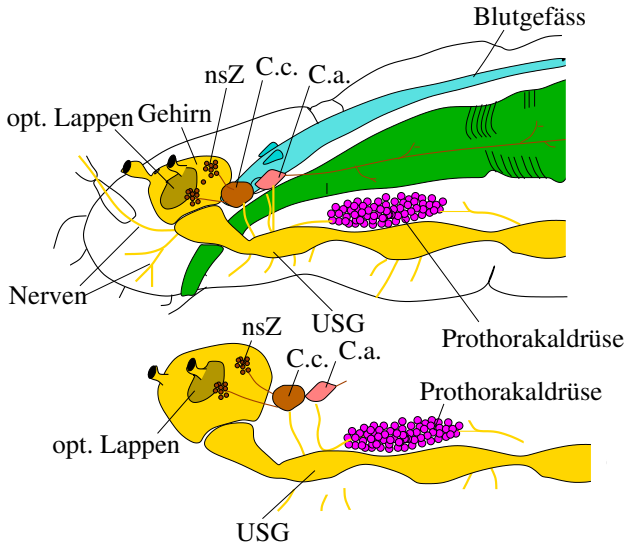


Abbildung 4.10.: In der Kopf-Kapsel Gehirn (gelb markiert) mit Nerven (gelb) zu Antennen, Stirn-Augen und anderen Teilen. Seitlich optische Lappen (dunkleres gelb) mit Nerven von Facetten-Augen. Sie schicken dem Gehirn Bildinformationen. Zwei Äste des Gehirns (gelb) ziehen um den Schlund (grün) herum zum Unterschlund-Ganglion (USG), von dem das Nervensystem dann weiter zur Brust und zum Hinterleib verläuft. Im Gehirn neurosekretorische Zellen (braun), die auch Hormone produzieren. Einige Gehirn-Anhänge sind für die Entwicklung von der Larve zum erwachsenen Tier wichtig: Hinterm Zentral-Gehirn und über dem Darm-Kanal die Corpora cardiaca (helleres braun) und die Corpora allata (rötliches braun). Im Brust-Abschnitt die Prothorakal-Drüsen (PTD, magenta). Offenes Blut-System hellblau markiert. Unteres Bild: wichtigste Teile im und am Gehirn, die für Entwicklung, Häutung und Umwandlung von der Larve ins erwachsene Insekt verantwortlich sind.

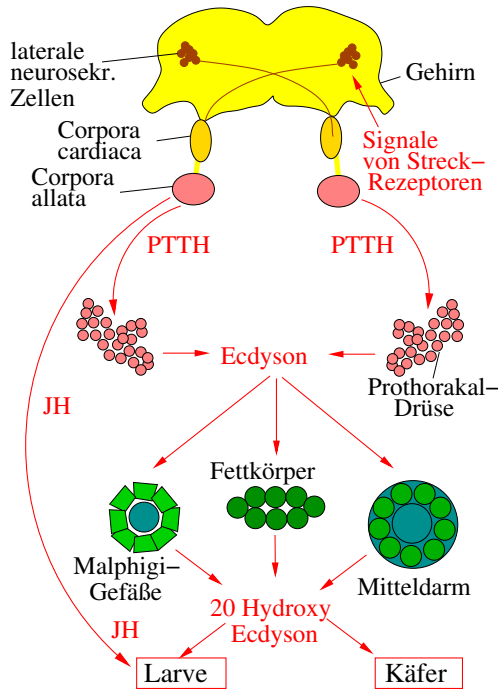


Abbildung 4.11.: Wenn die Larve so viel gefressen hat, dass sie nicht mehr in ihren Panzer passt, melden das Streck-Rezeptoren am Vorderdarm den neurosekretorischen Zellen nsZ im Gehirn. Diese produzieren dann prothorakotropes Hormon PTTH, welches über die Blut-Lympe die Prothorakaldrüse erreicht. Dort wird aus Cholesterin Ecdyson hergestellt. Es wird über Blut-Lympe zu Fettkörper, Mitteldarm und Nieren (Malphigi-Gefäße) transportiert und dort zu dem viel wirksameren 20-Hydroxy-Ecdyson umgewandelt. Es setzt in den Epithel-Zellen die Häutung in Gang. Ob sich die Larve zu einer Larve häutet (links) oder zum Käfer umwandelt (rechts), wird vom Juvenilhormon JH bestimmt. Fehlt es, wird aus der Larve ein Käfer.

Es werden keine Eier mehr produziert und die Tiere kriechen in die Erde, um dort den Winter zu überdauern.

Was passiert nun im Gehirn und mit den verschiedenen Hormonen (Abbildung 4.12)? 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 Ecdyson weiter normal produziert wird. 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.

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

In Abbildung 4.13 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 Std.

Wenn Insekten oder andere Tiere und Pflanzen die Tageslänge messen, gibt es noch ein Problem: Bei den Experimenten, mit denen man geprüft hat, bei welcher Dauer der Lichtperiode wie viel Prozent der Tiere in Diapause gehen (zB in Abbildung 4.13), wurde eine Schalt-Uhr verwendet, die das Licht an- und ausschaltete. In der Natur beginnt aber der Tag mit der

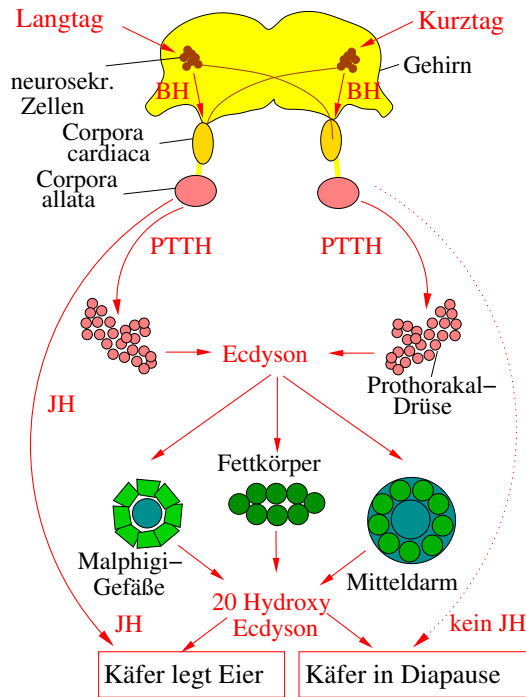


Abbildung 4.12.: Hormone kontrollieren Diapause: Im Langtag (Sommer, links) stimuliert das Brain-Hormon BH die Produktion des Juvenilhormons (JH) und dieses die Produktion der Eier. Im Herbst hört das auf. Im Kurztag (rechts) signalisieren die nsZ den Corpora allata, kein JH mehr zu machen. Ohne JH bilden die Ovarien keine Eier, obwohl Ecdyson normal produziert wird. Auch das Verhalten ändert sich. Die Käfer hören auf zu fressen und kriechen in den Boden, um zu Überwintern. Die Diapause beginnt.

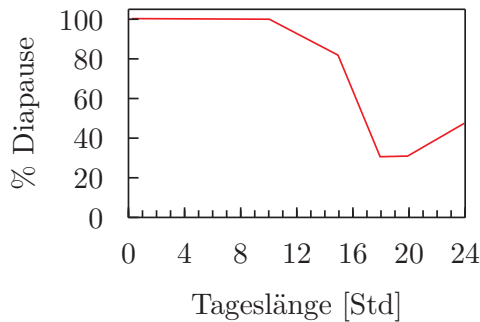


Abbildung 4.13.: Kurztag induziert Diapause im Adult-Stadium des Kartoffelkäfers. Die kritische Tageslänge liegt bei einer Lichtperiode von etwa 16 Std. Im Kurztag, also im Herbst, hemmen neurosekretorische Zellen im Gehirn die Corpora allata. Die inaktiven Corpora allata produzieren kein Juvenil-hormon mehr und damit werden in den Ovarien keine Eier mehr produziert. Die Tiere vermehren sich nicht mehr und die Diapause beginnt. Nach [de Wilde et al \(1959\)](#)

Morgen-Dämmerung und endet mit der Abend-Dämmerung. 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 Std bis zu 100 000 Lux. Das ist in Abbildung 4.14 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 Licht-Periode und wann hört sie auf? Wir hatten schon in Abbildung 4.5 gesehen, dass die Licht-Perioden des Tages unterschiedlich lang sind, je nachdem, ob man die Zeit zwischen Auf- und Untergang der Sonne misst 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 künstliches Licht über eine Schalt-Uhr an- und ausmachte. Das ergab die Kurve der photoperiodischen Reaktion in Abbildung 4.13. 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 entsprechend 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 Licht-Intensität am Morgen und Abend sind in Abbildung 4.14 durch die senkrechten Striche besonders markiert. Sie entsprechen nämlich immer einem Wert auf der Kurve, der zu einer Zehnerpotenz der Licht-Intensität gehört.

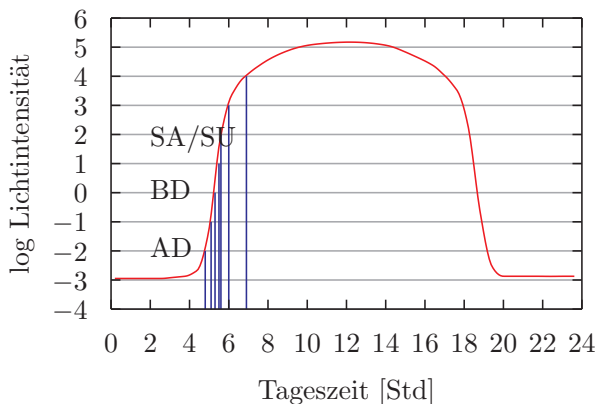


Abbildung 4.14.: Die Licht-Intensität ändert sich im Laufe des Tages von etwa 100 Lux bei Sonnenaufgang auf 100 000 Lux zum Mittag (in der Nähe des Äquators sogar auf 500 000 Lux), fällt dann wieder, wie sie angestiegen ist, um in einer Nacht ohne Mond auf 0.00 Lux abzufallen. Die senkrechte Achse ist logarithmisch eingeteilt, also zwischen den einzelnen Strichen der Skala ist eine ganze Größenordnung aufgetragen (zB 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 Aufgang der Sonne (SA) bis zu ihrem Untergang (SU), die Tageslänge einschließlich der bürgerlichen Dämmerung (BD) und die Tageslänge einschließlich der astronomischen Dämmerung (AD). Untere Abbildung: Im Bereich der BD ändert sich die Lichtintensität zwischen 10 und 100 Lux am stärksten. Das zeigen die blauen Linien, die jeweils um eine Größenordnung auf der y-Achse verschoben sind. Die Werte sind am 2.4.1966 in Tübingen (48°32'N, 9°3.5'O) bei klarem Wetter und Neumond gemessen worden. Nach [Erkert \(1969\)](#).

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 Beginn oder Ende der Lichtperiode benutzt wird, ist der Zeitpunkt besonders genau festzustellen, weil die Änderungen hier so steil sind. Die Tageslänge läßt sich also in diesem Bereich der Helligkeit 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 Baumwoll-Motte *Pectinophora gossypiella*, ein Schädling der Baumwolle, der Maiszünsler *Ostrinia nubilalis*, und der Kiefernspinner *Dendrolimus pini*, deren Raupen Kiefern schädigen (Abbildung 4.15).



Abbildung 4.15.: Der Kiefernspinner *Dendrolimus pini* ist ein Schädling des Waldes. Die Raupen (rechts) fressen Kiefernadeln. Aquarell des Autors WE nach einer Abbildung in [Novak et al \(1982\)](#).

4.3. Wie die Seidenspinner über den Winter kommen

Als letztes Beispiel für Diapause wird der chinesische Seidenspinner *Bombyx mori* vorgestellt. Er gehört zur Insekten-Ordnung der Schmetterlinge (*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 Puppen-Kokon spinnt, Kleidung hergestellt. Dazu werden die Kokons in heißes Wasser gelegt. Der Klebstoff wird dadurch gelöst und man kann den Seidenfaden abspulen.

Der Lebenszyklus der Tiere und die photoperiodische Steuerung der Diapause sind in Abbildung 4.16 dargestellt. Bei *Bombyx mori* findet die Diapause im Ei-Stadium 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 von der Mutter wahrgenommen. Die Diapause beginnt in der Mitte der Embryonalentwicklung (*Blastokinese*), wenn das Ei in der Ei-Hülle sich zu einer Art Baby-Larve entwickelt hat. Während der Diapause findet keine Zellteilung statt. Die Entwicklung wird so lange gestoppt, bis die Temperatur der Umgebung für mindestens 14 Tage auf 5⁰ C abgesunken ist. Die niedrige Temperatur beendet die Diapause. Wenn die Temperaturen wieder günstig werden, schlüpft der Embryo aus dem Ei. Verschiedene Larven-Stadien 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 Gruppen von Zellen im Gehirn. Damit das Licht auch im Puppen-Kokon gut wahrgenommen werden kann, ist in der Kopf-Kapsel des Seidenspinners im Puppen-Stadium ein durchsichtiges Dreieck. Es liegt über den Licht-empfindlichen Zellen ([Bounhiol und Moulinier, 1965](#)). Langtag induziert bei den Weibchen in den neurosekretorischen Zellen des Gehirns ein Signal. Es gelangt über Nerven zum USG. Dort wird ein Diapause-Hormon produziert und ausgeschüttet (Abbildung 4.17). 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 Neuropeptiden⁴. 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 Unterschlund-Ganglion der Puppen produziert. Die Zellen

⁴Proteine 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

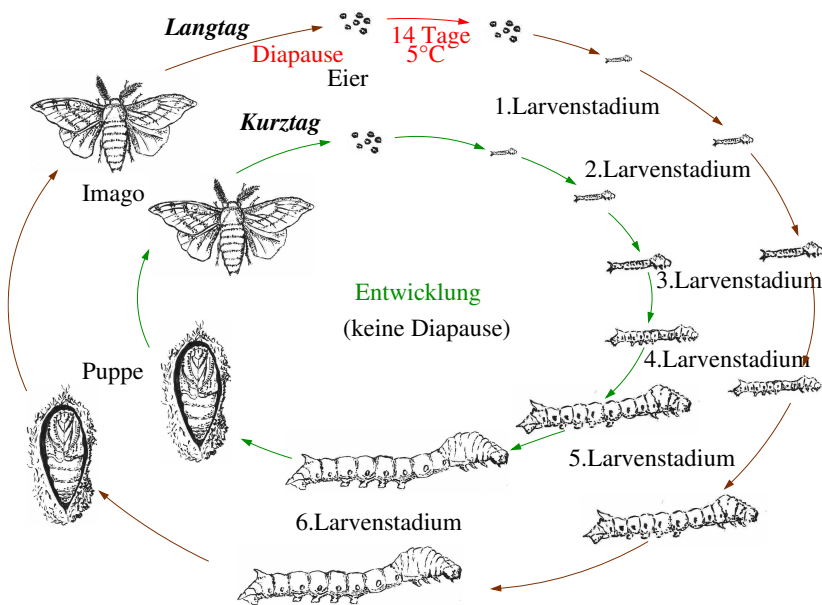


Abbildung 4.16.: Die Weibchen des Seidenspinners legen im Kurztag Eier ab, die sich ohne Diapause entwickeln (innerer Kreis in der Abbildung). Aus den Eiern schlüpfen Larven, die sich vier mal häuten. Nach der letzten Häutung verpuppen sich die Tiere in einem aus Seide gesponnenen Kokon. Im Langtag entwickeln sich Weibchen, die Diapause-Eier produzieren (äußerer Kreis in der Abbildung). Sie überdauern den Winter. Diapause tritt in einem bestimmten embryonalen Stadium auf. Damit sich die Embryonen weiterentwickeln, müssen sie für zwölf bis vierzehn Tage auf mindestens 5°C abgekühlt werden. Das setzt eine Art 'Wecker' in Gang, der bei höherer Temperatur die Diapause beendet. Die Tiere entwickeln sich über die verschiedenen Larven-Stadien und über das Puppen-Stadium zum Falter weiter. Nach *Isobe und Goto (1980)*.

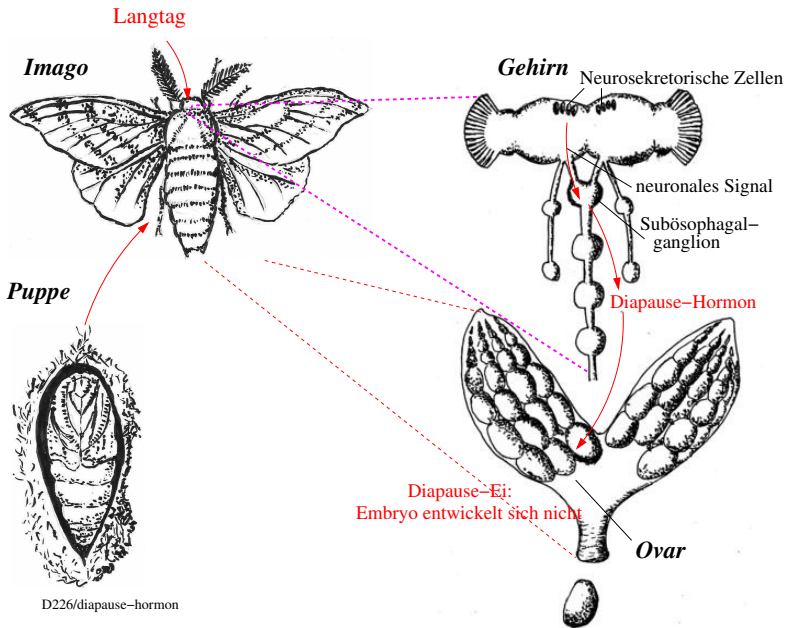


Abbildung 4.17.: Durch die Langtage im Sommer werden Weibchen des Seidenspinners (*Bombyx mori*) dazu induziert, Diapause-Eier abzulegen. Das geschieht über neurosekretorische Zellen im Gehirn. Von ihnen gelangt ein Signal über Nervenbahnen zu Zellen im Unterschlund-Ganglion, die Diapause-Hormon produzieren. Über die Hämolymphe gelangt das Diapause-Hormon zum Eierstock (Ovar). Es unterbindet dort die Embryonalentwicklung im Ei. Nach (Isobe und Goto, 1980).

sind in drei Gruppen angeordnet, liegen auf der Unterseite des Unterschlund-Ganglions und haben Verbindung zum *Corpus cardiacum*. Ein Gen⁵ sorgt dafür, dass das Diapause-Hormon nur im Unterschlund-Ganglion 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 5⁰ C mindestens zwölf bis vierzehn Tage einwirkt (Abbildung 4.18) und 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 5⁰ C 14 Tage. Beim Übergang zu höheren Temperaturen ändert sich der Zustand der Esterase A4 und sie wird für

⁵Ein Gen ist ein Abschnitt auf einem Chromosom und entspricht einer Erbinheit

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.

4.4. 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 den Zeitplan ihrer Entwicklung mit eingeplant. Sie können deshalb nicht von einem plötzlichen Kälteeinbruch im Herbst überrascht werden, weil sie schon im sicheren Stadium der Diapause sind.

Manche Insekten müssen aber eine andere Strategie anwenden. Wenn sich nämlich die Umwelt-Bedingungen nicht regelmäßig ändern, versagt diese Strategie. Die Tiere müssen dann direkt mit einem Notprogramm 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 weg fliegen oder weg laufen können. Ein Beispiel für Quieszenz bie-

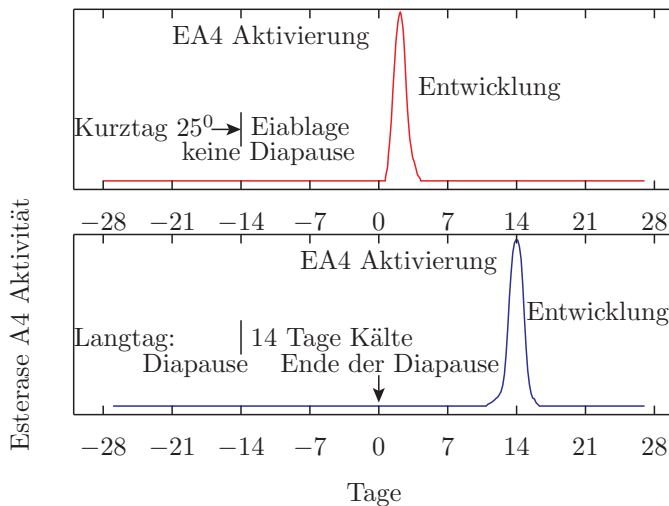


Abbildung 4.18.: Oben: Im Kurztag legt Weibchen Eier ab, deren Embryonen sich ohne Diapause weiterentwickeln. Dazu wird aktive Esterase A₄ benötigt (rote Kurve). Sie entwickeln sich zum Adulttier (Pfeil). Unten: Im Langtag ist die Esterase A₄ nicht aktiv, weil sie mit einem Peptid PIN verbunden ist. Die Embryonen bleiben in einem bestimmten Stadium stehen (Diapause, untere Kurve, Tage -28 bis -14). Eine Kälteperiode von mindestens 5° C wird benötigt (untere Kurve, Tage -14 bis 0), damit sich das PIN-Peptid von der Esterase A₄ lösen kann. Bei günstiger Temperatur (zB 25° C) wird die Esterase A₄ für kurze Zeit aktiviert und die Diapause beendet. Die Embryonen entwickeln sich und die Larven schlüpfen 14 Tage nach Ende der niedrigen Temperatur. Das geschieht 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 mit dem PIN Peptid ist also ein molekularer Zeitmesser und Wecker, der den Embryo aus seinem Diapause-Schlaf weckt. Nach Kai et al (1995).

tet die Zuckmücke *Polypedilum vanderplanki*, eine Chironomide (Abbildung 4.19). Die Larven leben in Wasser-Ansammlungen

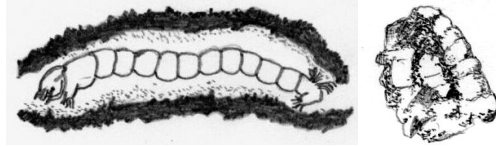


Abbildung 4.19.: Die 2-3 mm langen Larven der afrikanischen Zuckmücke *Polypedilum vanderplanki* leben in selbst gebauten Röhren in Wasser-Pfützen in Vertiefungen von Felsen (links). Während der Trocken-Zeit verschwindet das Wasser und die Larven trocknen fast völlig aus (rechts). Beim Eintrocknen wird 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 kurzes Erhitzen auf etwas über 100⁰ C, flüssiges Helium, einen Tag in absolutem Alkohol, eine Woche in reinem Glycerol. Wenn es regnet, können die Larven in ganz kurzer Zeit wieder ins aktive Leben zurückkehren (links). Vom Autor WE gezeichnet nach einer Skizze (links) und Aufnahme (rechts) von Takashi Okuda, Ibaraki (Japan). Video-Film auf der Homepage von Takashi Okuda: [Homepage Takashi Film Polypedilum](#).

in Vertiefungen von stark besonnten Felsen in Teilen West- und Ostafrikas (Abbildung 4.20 oben). Während der Trocken-Zeit 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 kurzes Erhitzen auf etwas über 100⁰ C, flüssiges Helium, einen Tag in absolutem Alkohol, eine Woche in reinem 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 Vertiefung des Felsen austrocknet. Werden die ausgetrockneten Larven angefeuchtet, nehmen sie innerhalb von 20 Min wieder ihre normale Gestalt an. Dazu gibt es einen Film im Internet auf der Homepage von Takashi Okuda: [Homepage Takashi Film Polypedilum](#), und vom Kosmos-Verlag in Stuttgart soll ein Experimentierkasten mit getrockneten Larven verkauft werden, sodass man die Wiederbelebung durch anfeuchten beobachten kann. Dazu gibt es noch den Film auf einer DVD, der auch das Biotop in Afrika zeigt. Die Schutzmechanismen des anhydrobiotischen Zustandes⁶ wurden untersucht ([Cornette und Kikawada, 2011](#)). Trehalose und G3LEA Proteine⁷ spielen dabei eine Rolle. Auch andere Tiere wie zB *Milnesium tardigradum*, ein Bärtierchen (Tartigraden), ein Nematode aus der Familie der Plectidae⁸, und die Dauereier des Salinenkrebsses *Artemia franciscana*⁸, Bewohner von Binnensalzwässern, können im Zustand der Anhydrobiose das Austrocknen überstehen ([Wharton, 2011](#); [Erkut et al, 2011](#)).

Im Gegensatz zur Quieszenz beginnt die *Diapause* schon, bevor die Bedingungen der Umwelt ungünstig werden. Und die Diapause endet oft erst, nachdem die Bedingungen schon eine Weile wieder günstig geworden sind (Abbildung 4.20 unten).

⁶Leben ohne Wasser

⁷Group 3 late embryogenesis abundant proteins

⁸ aus der Familie der Artemiidae und der Ordnung der Kiemenfüßer

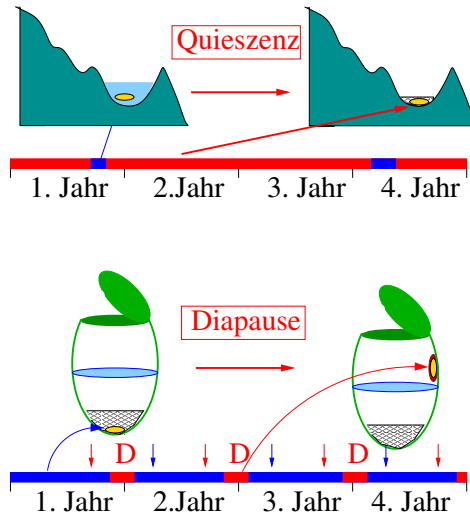


Abbildung 4.20.: Oben: Quieszenz bei Polypedilum. Die Larven leben in Wasser-gefüllten Fels-Vertiefungen (links). Trocknet das Wasser aus, tritt bei den Larven Quieszenz auf (rechts): Trockenheit wird für längere Zeit ohne Schaden überdauert. Die Insekten reagieren direkt auf ungünstige Bedingungen, die nicht vorausgesehen werden können, weil sie unregelmäßig auftreten und auch lange anhalten können. Die Zeit-Achse zeigt in vier Jahren zweimal Regen (blau), einmal im Herbst, zwei Jahre später im Frühjahr.

Unten: Diapause bei Kannenpflanzen-Zuckmücken. Sie leben im Wasser eines Kannen-Blattes. Im Sommer entwickeln sich die Tiere über Larven und Puppen zu einem adulten Tier, das wieder Eier ablegt (links). Im Herbst (rechts) wird Diapause durch Umwelt-Faktoren (Tage werden kürzer) induziert. Kurztage kündigen die ungünstigen Bedingungen an (Winter kommt bald), sind aber selbst nicht direkt schädlich. Zeit-Achse 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 jeden Jahres.

In den gemäßigten und höheren geographischen Breiten sind die Winter für die Entwicklung von Insekten ungünstig. Viele von ihnen gehen deshalb in Winter-Diapause (Abbildung 4.21). In anderen Gebieten der Erde ist dagegen Hitze und Trockenheit ein Problem. Das gilt beispielsweise für Wüsten. Hier gehen Insekten oft in Sommer-Diapause. Die photoperiodischen Bedingungen, die zur Winter-Diapause führen, sind Kurztage, die zur Sommer-Diapause führen, Langtage (Saunders, 2002). Zwar gibt es eine ganze Reihe von Umwelt-Faktoren 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 Jahres-Kalender benutzt. Bereits 10 bis 15 Min 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 Blattschneider-Bienen der Fall ist (Seite 58), 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 Lichtperiode, 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 (bürgerliche Dämmerung, Abbildung 4.5), 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.⁹ 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 4.22).

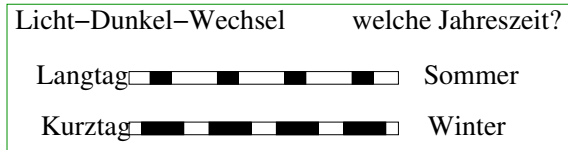
Alle diese Vorrichtungen, photoperiodische Augen (Licht-rezeptoren), ein Mess-System (circadiane Uhr), ein photoperiodischer Zähler und ein Schalter (Hormonsystem) befinden sich bei Insekten im Gehirn. Licht-Rezeptoren empfangen die photoperiodischen Signale und unterscheiden Licht von Dunkelheit. Die Länge der Nacht (die Tageslänge wird selten verwendet) wird durch ein Mess-System 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 Informationen an ein Zentrum geleitet. Es verarbeitet die integrierte Information und kontrolliert über einen photoperiodischen Schalter die Ereignisse an den Ziel-Organen, die für den Beginn der Diapause nötig sind.

Diapause kann in allen Stadien auftreten, also im Ei, in

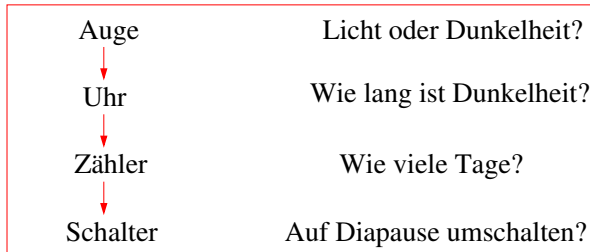
⁹Die kritische Tageslänge zeigt, wann die Hälfte einer Tier-Population photoperiodisch induziert ist. Im Fall der Diapause-Induktion des Maiszünslers sind das 14.2 Std (Abbildung 4.24). Bei längeren Lichtperioden würden weniger oder keine, bei kürzeren mehr oder alle Tiere in den Diapause-Zustand übergehen

In der Umwelt:

Aufgabe:



Im Kopf des Insekts



 Diapause Entwicklung

B–diapause–uhren–zaehler–e/240:

Abbildung 4.22.: 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.

Larven, Puppen und im Adultstadium eines Insektes (zu den Stadien der Entwicklung 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 Larven-Stadium auf, werden oft schon junge Larven-Stadien photoperiodisch induziert. Beim Seidenspinner *Bombyx mori* sind Ei und erstes Larven-Stadium photoperiodisch empfindlich. Beim Riesenseidenspinner *Philosamia 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 4.23). Die Diapause wird mit den gleichen



Abbildung 4.23.: Puppe eines Riesenseidenspinners *Antheraea pernyi* im Kokon, der hier aufgeschnitten ist und auch seine letzte Larvenhaut zeigt (links). Rechts: Licht-Fenster in der Kutikula über dem Gehirn. 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.

kritischen Taggeslängen induziert *und* beendet (Abbildung 4.24). Normalerweise sind jedoch andere Bedingungen wie zB eine bestimmte Zeit niedriger Temperaturen (wie beim Seidenspinner, Seite 101) oder innere Vorgänge nötig, um die Diapause zu beenden.

Während der Diapause ist der Stoffwechsel niedrig, der Wasser-Gehalt 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 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 (zB Kurztag im Herbst, Abbildung 4.25). Die anderen Generationen entwickeln sich ohne Diapause. Bei einigen Insekten wie zB *Bombyx mori* gibt es Stämme mit obligatorischer Diapause und andere mit fakultativer Diapause (Isobe und Goto, 1980).

4.4.1. In Gebieten der Erde mit frühem Winter beginnt die Diapause früher

Die ungünstigen Bedingungen beginnen in den verschiedenen Gebieten zu unterschiedlichen Zeiten. In den Pol näheren 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 4.26) sind die Unterschiede in

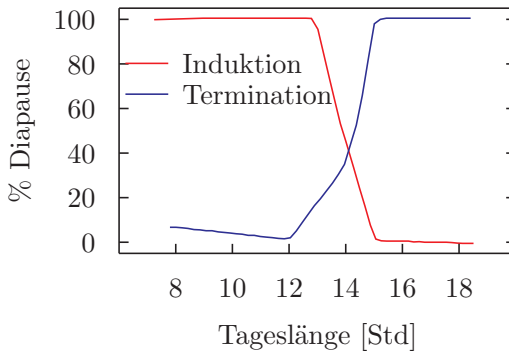


Abbildung 4.24.: Der Riesenseidenspinner *Anthraea pernyi* beginnt im Herbst, wenn die Tage kürzer werden, eine Diapause. Sie findet im Puppenstadium statt (siehe Abbildung 4.23). Die rote Kurve zeigt, bei welchen Tageslängen die Diapause induziert wird. In Tagen mit 16 Std Licht und 8 Std Dunkelheit (Sommer) gibt es keine Diapause (rote Kurve bei 0 %), in Tagen mit 12 Std Licht und 12 Std 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 Std Licht und 10 Std 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 Larven-Stadien und das Puppen-Stadium. Nach [Saunders \(2002\)](#); [Williams und Adkisson \(1964b,a\)](#).

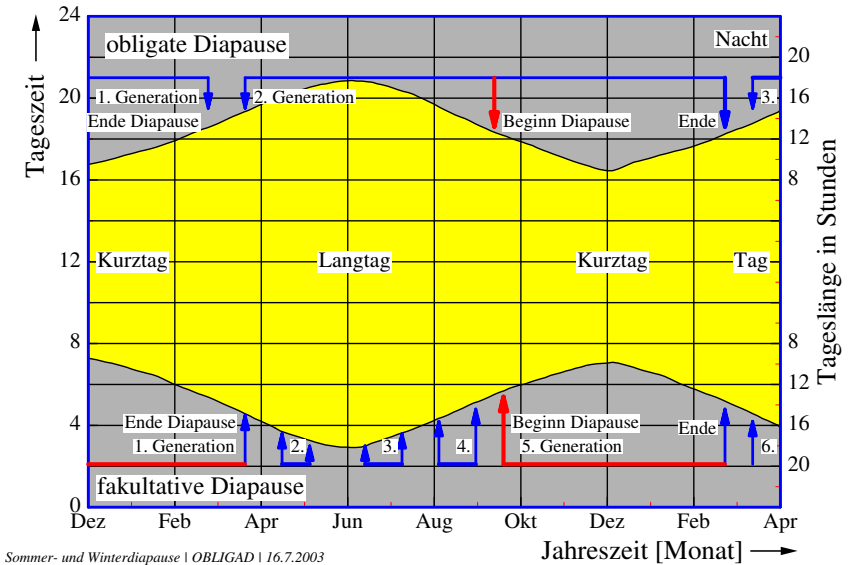


Abbildung 4.25.: Obligate Diapause bei Insekten, die nur eine Generation in einem (einigen) Jahr(en) in einem bestimmten Entwicklungsstadium haben (oben). Man nennt sie univoltine Arten. Im Beispiel hat die erste Generation (die Eltern) die Diapause Ende Februar beendet (erster blauer Pfeil). Eier werden im März gelegt (zweiter 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 beendet (dritter blauer Pfeil). Bei multivoltinen Arten mit mehreren Generationen pro Jahr (unten) ist die Diapause fakultativ: Mehrere Generationen pro Jahr (blaue Pfeile), die Diapause tritt nur in der Generation ein, in der die äußeren Bedingungen die Diapause induzieren (zB Kurztag im Herbst, roter Pfeil, fünfte Generation). Länge der Lichtperiode im Verlauf des Jahres gelb gefärbt (Tag), Länge der Dunkelperiode grau (Nacht).

der kritischen Photoperiode allmählich. Beim Kohlweissling *Pieris brassicae* dagegen gibt es nur zwei geografische Rassen (Abbildung 4.26, Danilevskii 1965).

4.4.2. Diapause-Augen

Um die Tageslänge zu messen, sind Augen oder andere Licht-empfindliche Einrichtungen (*Licht-Rezeptoren*) 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 Licht-Intensität im Freien am stärksten (Abbildung 4.14). Die Photorezeptoren können jedoch unterschiedlich stark vom äußeren Licht abgeschirmt sein. Sind die Tiere zur Zeit, in der sie photoperiodisch empfindlich sind, zB in einem Kokon, sind sie schon durch schwächeres Licht erregbar.

Als photoperiodische Licht-Rezeptoren kommen die Facetten-Augen, die Stirn-Augen (*Ozellen*) und Licht-empfindliche Strukturen des Gehirns in Frage. Welche tatsächlich verwendet werden, ist bei den verschiedenen Insekten mit Diapause unterschiedlich (Abbildung 4.27). Verschiedene Farben des Lichtes können unterschiedlich stark wirken.

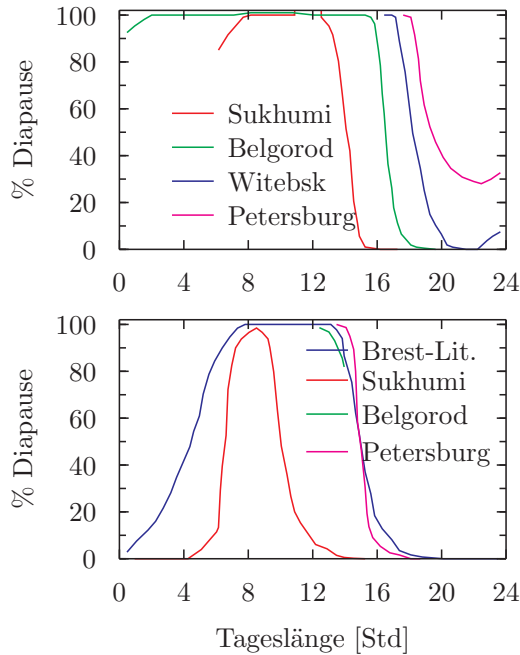


Abbildung 4.26.: *Geographische Rassen vom Bärenspinner* *Acronycta rumicis* (oben, Petersburg hellblau 60°N, Witebsk dunkelblau 55°N, Belgorod grün 50°N, Sukhumi rot 43°N) und dem Kohlweissling *Pieris brassicae* (unten, Petersburg hellblau 60°N, Brest-Litowsk dunkelblau 52°N, Belgorod grün 50°N, Sukhumi rot 43°N) von verschiedenen geographischen Breiten in Russland. Prozent Diapause als Funktion der Tageslänge. Nach Danilevskii (1965).

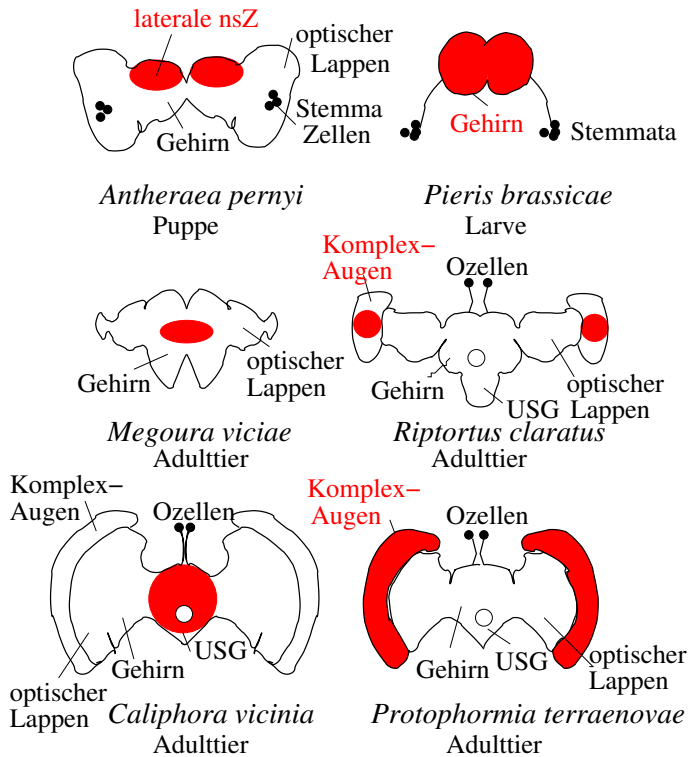


Abbildung 4.27.: Photoperiodische Rezeptoren wurden in den rot markierten Gebieten der sechs Arthropoden lokalisiert (Frontal-Ansicht des Gehirns, der optischen Lappen und der Augen). Oben links: Riesen-Seidenspinner *Antheraea pernyi*. Licht-Rezeptoren sind die seitlichen neurosekretorischen Zellen (laterale nsZ, rot). Oben rechts: Kohlweissling *Pieris brassicae*. Gehirn empfindlich. Mitte links: Blattlaus *Megoura viciae*. Gehirn empfindlich. Mitte rechts: *Riptortus claratus*. Komplexaugen für photoperiodisch 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 \(1997\)](#).

4.4.3. Diapause-Uhren

Nachdem vom Insekt der photoperiodische Reiz wahrgenommen wurde, muss eine Uhr die Tageslänge messen. Je nachdem, ob diese unterhalb oder oberhalb eines kritischen Wertes liegt, entwickelt sich das Insekt oder es geht in den Zustand der Diapause 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 gar nicht an 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 und Saunders \(1987\)](#). Es ist besonders interessant, weil es eine Uhr als Rückkopplungs-Modell darstellt (Abbildung [A.1](#)) und gleichzeitig auch die Zahl der Zyklen berücksichtigt, die nötig sind, um die Diapause zu induzieren. Es ist im Anhang (Seite [177](#)) beschrieben.

4.4.4. Diapause-Zähler

In manchen Fällen genügt zur Induktion der Diapause ein einziger photoperiodisch wirksamer Tag wie beispielsweise bei der Stechmücke (Culicidae) *Chaoborus americanus* (Culicidae, Bradshaw 1969). Meistens sind jedoch mehrere *induktive Zyklen* nötig. Wie viele Zyklen nötig sind, hängt nicht von der Temperatur der Umgebung 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. Sie legt ihre Eier in die Puppen von Fliegen. Die geschlüpften Larven fressen die Fliege in der Puppe auf. Im Herbst, wenn die Tage kürzer werden, legt die Mutter Eier ab, die sich bis zum letzten Larven-Stadium entwickeln und dann in Diapause gehen (Abbildung 4.28). 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 4.29). Mehr Informationen in <http://www.werrenlab.org/nasonia/>.

4.4.5. 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 Körper-Zellen im Winter nicht einfrie-

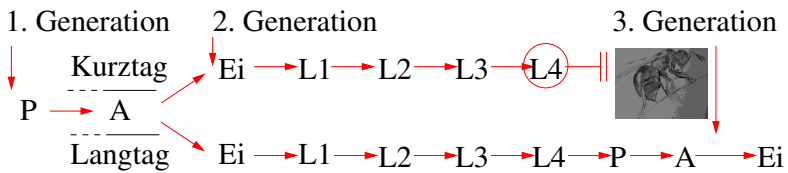


Abbildung 4.28.: Die Schlupfwespe *Nasonia vitripennis* legt ihre Eier in die Puppen von Fliegen. Sie schlüpfen und fressen die Fliege in der Puppe auf. Im Langtag, also im Sommer, werden Eier abgelegt, aus denen Larven werden, die sich mehrfach häuten. Nach der Umwandlung in eine erwachsene Schlupfwespe paaren sich die Tiere, legen wieder Eier in Raupen und eine neue Sommer-Generation wächst heran (unterer Teil der Abbildung). Im Herbst, wenn die Tage kürzer werden, legt die Mutter Eier ab, die sich bis zum letzten Larven-Stadium entwickeln und dann in Diapause gehen (oberer Teil der Abbildung). Nach [Saunders \(1966\)](#).

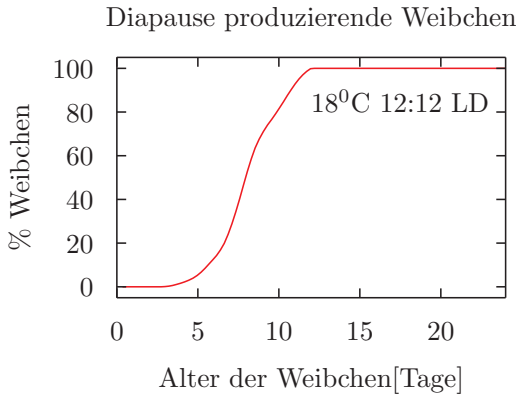


Abbildung 4.29.: Photoperiodischer Zähler bei der Schlupfwespe *Nasonia vitripennis*. Im Herbst, wenn die Tage kürzer werden (in dieser Abbildung sind es Tage mit 12 Std Licht und 12 Std Dunkelheit), legt das Muttertier Eier ab, die sich bis zur Puppe entwickeln und dann in Diapause gehen. Da diese Schlupfwespen 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 Kurztag nötig sind, damit alle Nachkommen in Diapause sind. Bei fünf Kurztag gehen nur einige wenige Tiere in Diapause, während sich die meisten anderen Tiere dieses Geleges weiterentwickeln. Zwölf Tage Kurztag führt dazu, dass alle abgelegten Eier im Puppen-Stadium die Diapause durchmachen. Nach [Saunders \(1966\)](#).

ren, weil sie sonst zerstört würden. Deshalb geben die Insekten Substanzen wie Glycerol und Sorbitol als Gefrierschutz 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 Reserve-Stoffe 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 Insekten-Panzers 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 4.22), das zeigt, wie das Licht durch photoperiodische Augen wahrgenommen wird, seine Länge mit einer 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 Insektes 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 96, 104). Jetzt wollen wir uns etwas mit den Dingen beschäftigen, die im Gehirn und den Anhangs-Drüsen des Gehirns ablaufen, damit die Diapause beginnen kann. Dazu müssen wir aber noch einmal einen Blick

auf das Gehirn der Insekten werfen (siehe Abbildung 4.9, 4.11 und 4.12).

Im Gehirn und im Unterschlund-Ganglion befinden sich in verschiedenen Regionen neurosekretorische Zellen. Sie produzieren Hormone, die für Entwicklung und Diapause wichtig sind. Auch Anhangs-Drüsen des Gehirns wie die Corpora cardiaca, die Corpora allata und die Prothorakal-Drüsen spielen dabei eine wichtige Rolle.

Bei der *Diapause erwachsener Insekten* wie zB beim Kartoffelkäfer (schau Dir dazu noch einmal die Abbildung 4.12 im Unterabschnitt 4.2 an) stimulieren die neurosekretorischen Zellen im Gehirn die Prothorakal-Drüsen, Ecdyson herzustellen. Außerdem bewirken sie, dass die Corpora allata Juvenilhormon produzieren. Im Kurztag wird zwar weiterhin Ecdyson in den Prothorakal-Drüsen 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 adulten Tiere 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 Nymphen-Stadium, ist ebenfalls Mangel an Hormon Ursache dafür. Allerdings ist es jetzt nicht das Juvenilhormon, welches fehlt, sondern das Ecdyson (Ab-

bildung 4.30). Beispiele dafür sind der Riesenseidenspinner *Hyalophora cecropia*, der Maiszünsler *Ostrinia nubilalis*, der Kohlweissling *Pieris rapae*, und die Fleischfliege *Sarcophaga*. 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. 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 Häutungs-Hormon 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 4.31). 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, Fett-Reserven sind angelegt, die Umwandlung zum erwachsenen Insekt (Metamorphose zum adulten Tier) ist gehemmt, die Bewegung der Tiere stark eingeschränkt. Zum Teil finden fortlaufende Larven-Häutungen statt. Diese Art der Larven-Diapause wird durch höhere Umgebungstemperaturen oder durch die richtige Photoperiode (bei den

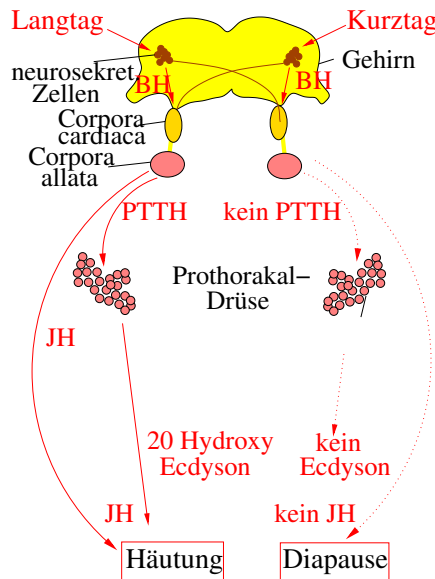


Abbildung 4.30.: Diapause im Larven-, Puppen- und Nymphen-Stadium wird durch Mangel an Hormon induziert. Beispiele: Riesenseidenspinner *Hyalophora cecropia*, Maiszünsler *Ostrinia nubilalis*, Kohlweissling *Pieris rapae*, Fleischfliege *Sarcophaga*. Links: Im Kurztag bilden die neurosekretorischen Zellen nsZ im Gehirn kein Gehirn-Hormon. Ohne dieses bildet die Prothorakaldrüse PTD im Thorax (der Brust der Insekten) kein Ecdyson und die Entwicklung stoppt. Rechts: Im Langtag werden die nsZ wieder angeregt, Gehirn-Hormon zu produzieren. Es aktiviert die Corpora cardiaca, die C. allata (zwei Anhangs-Drüsen des Gehirns) und die PTD. Das Häutungs-Hormon Ecdyson kann in der PTD wieder produziert werden, die Tiere entwickeln sich weiter und häuten sich. Nach [Williams \(1952\)](#).

meistens Beispielen in unseren Breitengraden durch Langtag) beendet.

Am häufigsten findet die Diapause im *Puppen-Stadium* 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 in den meistens Fällen nicht mehr photoperiodisch empfindlich (das heißt, die photoperiodische Induktion der Puppendiapause geschieht in einem Larven-Stadium). Aber auch hier gibt es Ausnahmen: Bei den Riesenseidenspinnern *Hyalophora cecropia* und *Antheraea pernyi* reagieren auch die Puppen-Stadien noch auf die Tageslänge. Die Diapause kann durch Kurztag während der Puppen-Ruhe verlängert, durch Langtag unterbrochen werden (Williams und Adkisson, 1964a).

4.4.6. Diapause: Ein Thema mit Variationen

Wie so oft in der Natur laufen Vorgänge 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 Umgebungs-Temperatur, das Angebot an Nahrung und seine Qualität modifiziert werden. Meistens hemmt hohe Temperatur die Diapause, während niedrige Temperatur sie fördert. In einigen Fällen wird die kritische Tageslänge mit steigender Temperatur kürzer. In der Regel 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 4.32 dargestellt. Zwischen 15 und 18° C bleibt die kritische Tageslänge konstant. Steigt aber die Temperatur auf 20° C oder höher, gehen die

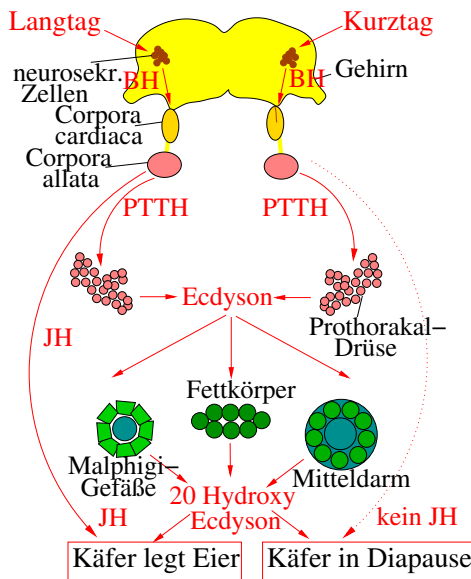


Abbildung 4.31.: Rechte Hälfte: Im Kurztag wird beim Zünsler *Diatraea grandiosella* im Larven-Stadium Diapause induziert: Das Gehirn veranlasst die Corpora allata, Juvenilhormon zu bilden und abzugeben. Die Prothorakaldrüse schüttet aber kein Ecdyson aus (weil kein Brainhormon BH gebildet wird). Deshalb 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 abzugeben. Zusätzlich wird jetzt aber auch die Prothorakaldrüse angeregt, Ecdyson auszuschütten. Deshalb können sich die Tiere häuten und zur Puppe (und Imago) weiterentwickeln. Nach [Yin und Chippendale \(1973\)](#).

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

Auch die Art oder Menge der Nahrung kann die Diapause beeinflussen. Bei der Baumwollmotte *Pectinophora* wird bei hohem Öl-Gehalt 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).

4.4.7. 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 Tier-Populationen *geografische Rassen*. Von der Fruchtfliege *Drosophila littoralis* (Abbildung 4.33) gibt es eine ganze Reihe von geografischen Rassen von Nord-Skandinavien bis zum Kaukasus (Abbildung 4.34). Die adulten Fliegen von Oulu überwintern und bleiben in Diapause (die unter anderem darin besteht, dass sich die Tiere nicht vermehren), solange die Lichtperiode des Tages 19Std oder weniger beträgt. Wir müssen daran denken, das Oulu ziemlich weit im Norden liegt und dort im Sommer die

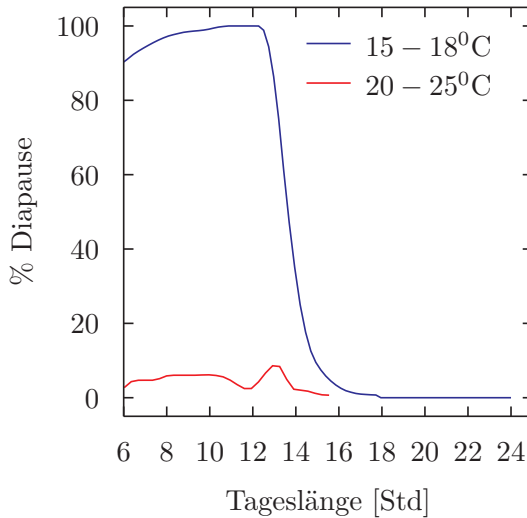


Abbildung 4.32.: In Tagen mit kurzen Lichtperioden (kürzer als 13.5 Std) wird bei der Fleischfliege *Sarcophaga* im späten Embryonalstadium und frühen Puppen-Stadium Diapause induziert: Die Tiere entwickeln sich im Puppen-Stadium nicht mehr weiter. Das zeigt der Verlauf der blauen Kurve: Der Prozentsatz der Tiere in Diapause ist in Kurztagen hoch. Zwar sinkt er bei sehr kurzen Lichtperioden 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 Lichtperioden tritt bei *Sarcophaga* keine Diapause auf (niedrige Werte der blauen Kurve im rechten Teil der Abbildung). Der Verlauf dieser Kurve ist unabhängig von der Umgebungs-Temperatur. 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)*.



Abbildung 4.33.: *Fruchtfliege* *Drosophila littoralis*. Links: Fotografie von WE, Tiere freundlicherweise von Charlotte Förster, Würzburg zur Verfügung gestellt. Rechts: Weibchen, nach einem Bild von Hilary Burn von WE skizziert.

helle Zeit des Tages sehr lange dauert. Erst bei noch längeren Lichtzeiten im Sommer, zB bei 21 Std Licht pro Tag, hört die Diapause auf und die Tiere können sich weiter entwickeln. Das ist mit der blauen Kurve in Abbildung 4.35 gezeigt. Hohe Werte bedeuten, alle Tiere sind in Diapause. Nur der Wert bei 21 Std Lichtzeit ist niedrig. Bei dieser Tageslänge haben fast alle Tiere die Diapause beendet und sich weiter entwickelt. In Finland entwickeln sich im Sommer ein bis zwei Generationen.

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 Std Licht pro Tag beendet. Bei 12 Std Licht 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

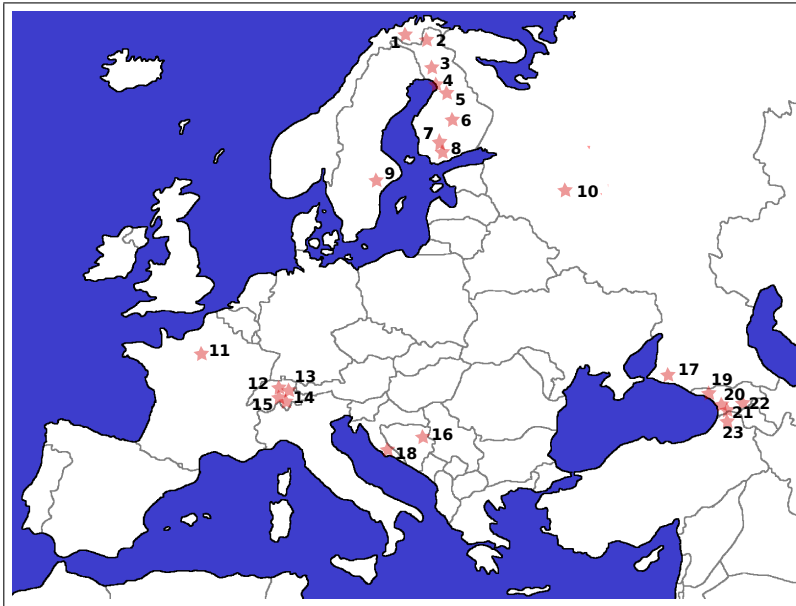


Abbildung 4.34.: Die Fruchtfliege *Drosophila littoralis* (Abbildung 4.33) ist von Nord-Skandinavien (zB Oulu, Finnland, 65⁰ nördliche Breite, Nr. 4) bis in den Kaukasus (zB Kutaisi, 42⁰ nördliche Breite, Nr. 20) verbreitet und kommt in den verschiedenen Gebieten als geografische Rassen vor. 1 Kilpisjärvi, 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 Herculane, 17 Krasnodar, 18 Biograd, 19 Khobi, 20 Kutaisi, 21 Udoti, 22 Tbilisi, 23 Batumi. Nach [LANKINEN \(1985\)](#), Basiskarte: digitale-europakarte.de, Impressum Timo Keil Zehlendorfer Str. 20 24111 Kiel Deutschland, info@keil-media.de

bei der *Oulu*-Rasse 19 bis 20 Std und bei der *Kutaisi*-Rasse 12.5 bis 13 Std.

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 Std, 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 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 Std Licht haben, hier im Kaukasus genügen bereits 13 Std Licht pro Tag.

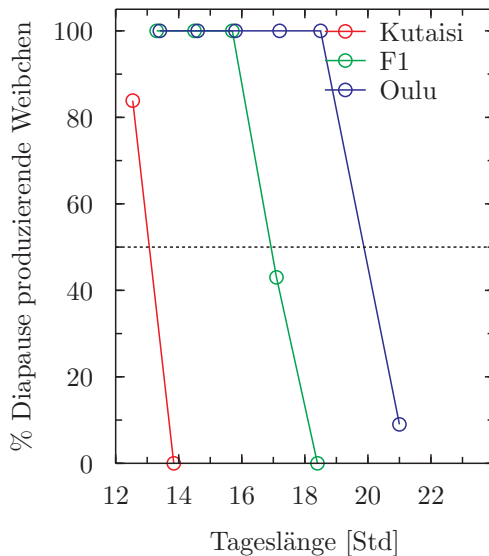


Abbildung 4.35.: Die blaue Kurve zeigt, wie viel Prozent der Tiere einer nördlichen Rasse von *Drosophila littoralis* von Oulu, Finnland (65° nördliche Breite) bei verschiedenen Lichtperioden des Tages (x -Achse) noch in Diapause sind (hohe Werte) oder ihre Ruhezeit beendet haben (niedrige Werte). Die rote Kurve zeigt die Situation bei einer Rasse Kutaisi aus dem Süden (Kaukasus). Die kritische Tageslänge (gestrichelte Linie, im Text erklärt) der Rasse Oulu beträgt 19 Std und 42 Min. Bei der Kaukasus-Rasse Kutaisi sind es nur 12 Std und 36 Min. Kreuzt man die beiden Rassen miteinander (grüne Kurve), liegt die kritische Tageslänge der Kinder-Generation zwischen derjenigen der beiden Eltern, nämlich bei 16 Std und 18 Min. Nach [LUMME \(1982\)](#).

5. Der Sonnenkompass des Strandflohkrebses

Strandflohkrebse können sich am Meeres-Strand 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 Polarisations-Muster des Himmels bei der Orientierung. Nachts richten sie sich nach dem Mond.

Vielleicht bist Du schon einmal am Meeres-Strand gewesen (Abbildung 5.1). 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 Ost-Küste einen Strandflohkrebs (*Talitrus saltator*) untersucht. Er gehört zu den Amphipoden (*Malacostracae*, Abbildung 5.2). Das ist



Abbildung 5.1.: 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 und Scapini (1987)*.

eine Ordnung der Krebstiere. Normalerweise stellen wir uns unter Krebsen größere Tiere vor, aber es gibt auch sehr kleine. Die Kellersasseln zB gehören zu den Krebstieren. Auch der Strandflohkrebs ist relativ klein. Man findet ihn häufig an den europäischen Küsten am Strand in der Nähe der Hochwasser-Linie (Abbildung 5.1). Tags über vergräbt er sich im feuchten (nicht zu nassen) Sand. Nachts wandert er bis zu 100 m ins Inland. Kommt der Tag und wird es zu trocken, hüpfet 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 herunter projiziert 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 Uhr benötigt, die über den Lauf der Sonne während des Tages informiert.

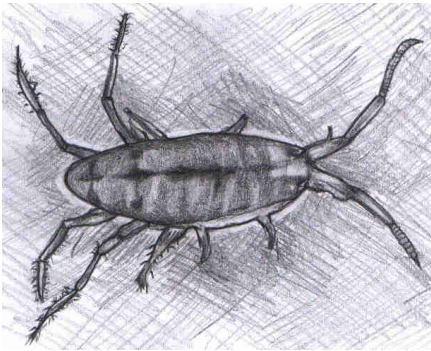


Abbildung 5.2:
Strandfloh Talitrus saltator (Amphipoden), ein Krebstier. Gezeichnet von Mareike Förster nach einem Foto in Pardi und Scapini (1987).

Je nachdem, wie die Küste verläuft, unterscheidet sich die Flucht-Richtung der jeweiligen Population. Liegt die Küste im Norden, fliehen die Tiere auch nach Norden. Liegt sie im Wes-

ten, suchen sie in dieser Richtung ihr Heil. Die Flucht-Richtung ist für jede Population festgelegt. Werden Eltern-Tiere mit verschiedenen Flucht-Richtungen miteinander gepaart, benutzen die Nachkommen eine dazwischen liegende Flucht-Richtung.

Wenn die Sonne nicht direkt zu sehen ist, weil sie hinter Wolken steht, können die Krebse wie die Bienen (siehe Seite 34) auch das Muster des polarisierten Lichtes am Himmel zur Orientierung benutzen. Es werden am Tage noch weitere Orientierungshilfen benutzt wie Land-Marken und die Neigung des Strandes. Sogar ein Magnet-Kompass wird eingesetzt. Ohne diese zusätzlichen Hilfen ist die astronomische Richtungs-Weisung schlechter. In der Nacht wird der Mond zur Orientierung benutzt (Papi und Pardi, 1953; Papi, 1960).

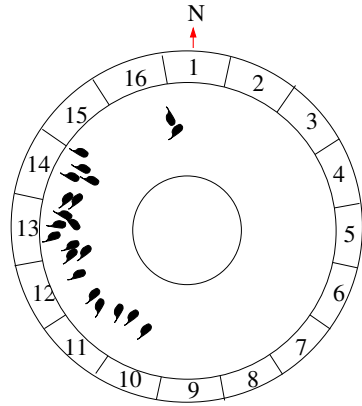
Wie wurde nun gezeigt, dass die Tiere sich nach der Sonne orientieren? Dazu wurden Strandflohkrebse gefangen und in die Mitte eines Glas-Kolbens gebracht (Pardi und Scapini, 1987, Abbildung 5.3). Er war an den Seiten mit einem undurchsichtigen Plastik-Schirm umgeben. Dadurch konnten die Tiere die Sonne 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 nach gezeichnet. 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 5.4 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



Abbildung 5.3.: Strandflohkrebse wurden am Strand gefangen und in die Mitte des Bodens eines Glas-Kolbens 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 nach gezeichnet (siehe Abbildung 5.4). Zeichnung von WE nach [Pardi und Scapini \(1987\)](#).

Abbildung 5.4: Die Flucht-Richtung von Strandflohkrebsen in einem Glas-Kolben (Abbildung 5.3) wird durch die Tiere auf dem Bild angezeigt. Sie flüchteten nach Westen in die Richtung des Meeres. Nach *Pardi und Scapini (1987)*.



auf die Tiere gelenkt. Die Tiere flüchten jetzt so, als ob die Spiegel-Sonne die echte wäre (Abbildung 5.5).

Diese Krebse sind also in der Lage, mit ihrem Sonnenkompass den augenblicklichen Winkel zur Sonne festzustellen und daraus die Flucht-Richtung 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 Wanderung der Sonne 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 Sonnen-Stand 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 und endete 6 Std früher (also

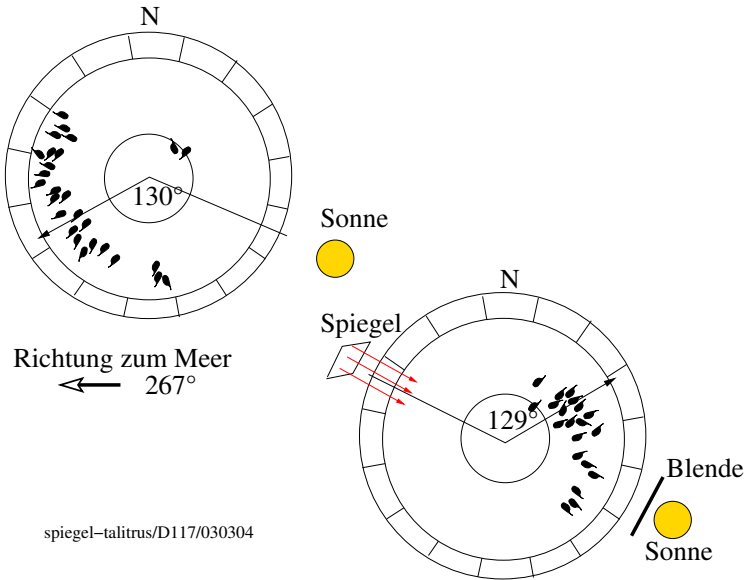


Abbildung 5.5.: Sonnenkompass-Orientierung des Strandflohkrebses *Talitrus saltator*. Er kann sich bei seiner Flucht zum Meer (großer Pfeil, 267°) nach der Sonne orientieren (rechts unten, 130° zur Sonne). Wird die Sonne mit einem Spiegel umgelenkt und die direkte Sonneneinstrahlung durch eine Blende verhindert, richtet *Talitrus* sich nach der Spiegel-Sonne (links oben, 129° zur Spiegel-Sonne). N Norden. Nach [Pardi und Scapini \(1987\)](#).

ein um 6 Std verfrühter Tag). Wenn man jetzt die Tiere ins Freie bringt und ihre Flucht-Richtung testet, war sie um 90° verschoben. In einem weiteren Versuch wurde der Tag um 6 Std verspätet. Auch hier wird die Flucht-Richtung um 90° gegenüber der im normalen Tag geändert, aber in die andere Richtung. Die Flucht-Richtung der Tiere hatte sich also verändert, wenn ihre innere Uhr verstellt worden war (Abbildung 5.6).

5.1. Weitere Beispiele für Sonnenkompass-Orientierung

Auch bei Ameisen (Santschi, 1911; Brun, 1914, neuere Arbeit Wehner, 1998) und Spinnen (Papi, 1955, siehe Abbildung 5.7) wurde Sonnenkompass-Orientierung nachgewiesen. Die Uferspinne *Arctosa cinerea* kommt an europäischen Flüssen von Finnland bis zu den Mittelmeer-Ländern vor. Italienische Populationen konnten sich in Skandinavien im Sommer zu Tageszeiten, in denen es in Italien nie Licht gibt, 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 Arten von Wanderheuschrecken. *Locusta migratoria* ist die häufigste. Ihre Schwärme können einige tausend Kilometer weit wandern (bis zu 5000 km 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*), der weniger als 1 g wiegt, Wanderungen bis zu 3000 km

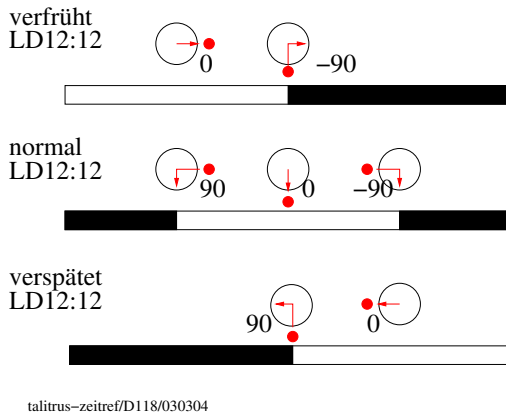


Abbildung 5.6.: Verschiebt man den Licht-Dunkel-Wechsel für Strandflohkrebse durch eine künstliche Beleuchtung, die nicht mit dem natürlichen Tag übereinstimmt, wird die Zeit-Referenz der Tiere auch verschoben und ihre Orientierung verändert sich entsprechend: Ein um 6 Std verfrühter Licht-Dunkel-Wechsel (oben) ändert die Synchronisation der Uhr 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 Std 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 und Scapini \(1987\)](#).



Abbildung 5.7.: Die Uferspinne *Arctosa cinerea* (links neben ihrer Höhle, rechts von vorn) besitzt eine Sonnenkompass-Orientierung. Sie kommt nicht nur an Flüssen der Mittelmeerlande vor, sondern auch an skandinavischen. Spinnen von italienischen Populationen, die im Sommer nach Skandinavien verfrachtet wurden, konnten sich zu Tageszeiten, in denen es in Italien nie Licht gibt, nicht orientieren. Tiere der lokalen skandinavischen Populationen orientieren sich dagegen auch zur Mitternachtssonne richtig. Aquarell vom Autor nach *Uferspinne*, *Uferspinne-1*.

(Abbildung 5.8, <http://de.wikipedia.org/wiki/Monarchfalter>). Im Spätsommer und Herbst kann man jeden Tag Tausende von



Abbildung 5.8.: Tausende von Monarch-Faltern (*Danaus plexippus*) fliegen jedes Jahr von ihren nördlichen Sommer-Quartieren in die südlichen Winter-Quartiere. Links ein einzelnes Tier, rechts ein Schwarm auf Zweigen (siehe Abbildung 5.9). Fotos im Santuario de la Mariposa Monarca, Michoacán, Mexiko von Adrina Abad, Dank an Rodrigo Mendoza Gutiérrez und Alejandra Olivo für die Vermittlung.

Faltern auf der Wanderung von Kanada und den nordöstlichen und nordwestlichen Staaten der USA zu den Ländern um den Golf von Mexiko, Kalifornien und das nördliche Mittelamerika beobachten (Abbildung 5.9). Im Frühjahr fliegen sie wieder aus ihren Winter-Quartieren zurück, brüten unterwegs und die nächste Generation fliegt weiter nach Norden. Dort gibt es zwei Sommergenerationen. Die nächste Generation fliegt wieder nach Mexiko zu den gleichen Bäumen. Man hat Falter in den Sommer-Quartieren markiert und in ihren Winter-Quartieren, die oft auf sehr kleine Gebiete beschränkt sind, wiedergefunden. Sie hatten Entfernungen zwischen 1700 und 3000 km 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.

Man hatte bisher angenommen, dass für diese Wanderung ein Sonnenkompass in Verbindung mit einer inneren Karte benutzt wird. Um zu klären, ob das stimmt, wurde ein Flugsimulator benutzt. In einer Trommel wird in der Mitte ein Falter an einem Faden befestigt. Ein Luftzug bewirkt, dass er auf der Stelle fliegt. Die gewählte Flugrichtung kann gemessen und der virtuelle Weg rekonstruiert werden [Mouritsen et al \(2013\)](#); [Mouritsen und Frost \(2002\)](#). Es zeigte sich, dass die Tiere nach Südwesten geflogen wären. Die Wissenschaftler testeten dann die Schmetterlinge aus Ontario 2500 km westlich in Calgary erneut im Flugsimulator. Ein *echter Navigator* würde einen Kompass und eine Karte benutzen, also immer wissen, wo er ist. Ein *nicht echter Navigator* hat zwar einen Kompass, weiß aber nicht, wo er ist. Die in Calgary getesteten Tiere hatten nicht gemerkt, dass sie nach Westen gebracht worden waren. Sie besaßen nur einen Sonnenkompass (und keinen Magnetkompass, [Mouritsen und Frost, 2002](#)).

Trotzdem finden sie ihr Ziel, indem sie nicht über Bergketten und nicht über Wasser fliegen. Irgendwann gelangen sie zu den Rocky Mountains und fliegen nach Süden. Das quer stehende Hochland von Michoacán in Zentralmexiko stoppt dann ihren Flug. Es sind also geografische Bedingungen, die wie ein Trichter wirken und Millionen von Faltern jedes Jahr wieder in das eng begrenzte Gebiet ihres Winterquartiers leiten.

Für den Rückflug passt wieder das Bild des Trichters, jetzt in umgekehrter Richtung mit sich über ein weites Gebiet verteilenden Schmetterlingen. Auf dem Flug zurück wird wieder

ein Sonnenkompass benutzt, diesmal in die nördliche und nord-östliche Richtung.

Die Raupen fressen nur an Seidenpflanzen (*Asclepias*) und die Tiere sind deshalb auf Gebiete beschränkt, in denen diese Pflanzen vorkommen. Die Pflanzen enthalten Herzglykoside und verleihen den Raupen und Schmetterlingen Schutz vor Feinden, weil sie unangenehm schmecken und giftig sind. Die auffällige Farbe der Raupen und Falter warnt mögliche Feinde.

Auch andere Schmetterlinge wandern über große Strecken, wie zB der Kohlweissling (siehe [Johnson, 1969](#)).

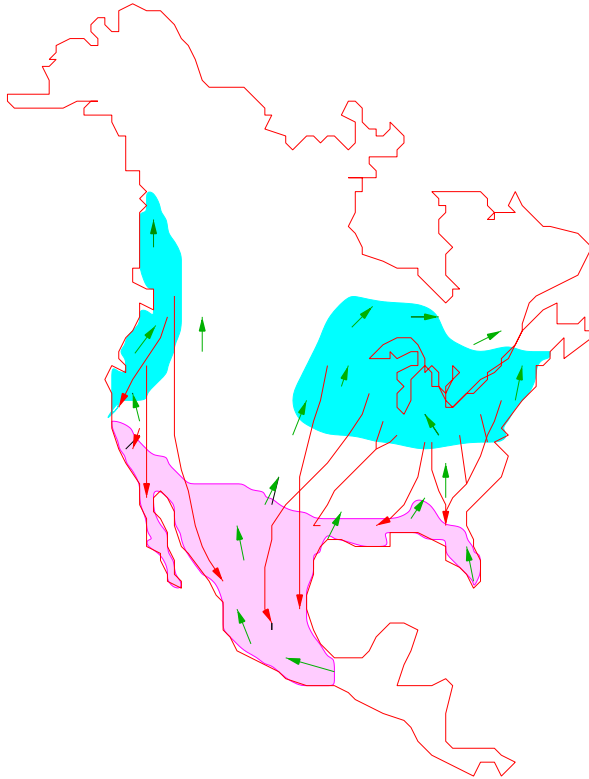


Abbildung 5.9.: Der Monarch-Falter (*Danaus plexippus*) fliegt jedes Jahr im Spätsommer und Herbst von seinen Sommer-Quartieren in Kanada und den nordöstlichen und nord-westlichen Staaten der USA (hellblaue Gebiete, rote Pfeile) in die Winter-Quartiere in den Ländern um den Golf von Mexiko, Kalifornien und das nördliche Mittelamerika (magenta Gebiete, grüne Pfeile; siehe dazu die Animation in [Monarch](#)). 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 \(1975\)](#).

6. Beobachtungen, Filme

Wir hoffen, in diesem Buch auch dazu angeregt zu haben, eigene Beobachtungen anzustellen. Als eine weitere Anregung haben wir einige Zeitraffer-Filme aufgenommen, auf die im Internet zugegriffen werden kann (Seite 155). Es handelt sich vor allem um tagesperiodische Bewegungen bei Blüten, Blättern und Stängeln von Pflanzen. Auch einige rhythmische Bewegungen im Minutentakt (*Codariocalyx motorius* auf Seite 156, *Lathyrus niger* auf Seite 157) werden gezeigt. Ferner sind Kurzfilme zum Schlüpfrrhythmus von *Drosophila pseudoobscura* zu sehen auf Seite 157, und die Bewegungen von einem Nematoden auf Seite 158. Die meisten der Pflanzenbilder dienen zur Illustration dieses Buches. Zunächst beschreiben wir kurz, wie die Aufnahmen gemacht und zu Filmen verarbeitet wurden. Dann gibt es eine tabellarische Übersicht über die einzelnen Filme auf Seite 155. Schließlich werden einige Bemerkungen zu der Tabelle angefügt.

6.1. Video-Aufnahmen

Moderne Digitalkameras oder auch Smartphones verfügen heutzutage über ziemlich leistungsfähige Kameras, um damit kurze Videos oder Zeitraffer-Filme aufzunehmen.

Für hochwertige Aufnahmen sind allerdings gute Kameras wie zB eine Nikon-Spiegelreflexkamera D700 empfehlenswert.

Bei unseren Aufnahmen mit der Nikon D700 wurde die Batterie während der z.T. lange dauernden Aufnahme-Zeit über ein Netzgerät ständig geladen. Ein Fernauslöser (Remote Cord MC-36) war mit seinem Kabel an der Kamera angeschlossen. Mit ihm konnte die Zeitdauer zwischen den Aufnahmen (z.B. alle 5 Min) festgelegt werden. Die Bilder wurden auf einer 15 GB Speicherkarte in der Kamera gespeichert. Bei sehr langen Aufnahmen wurde eine 2 GB Speicherkarte zur Überbrückung benutzt, wenn die erste Karte voll war, aber noch weitere Aufnahmen gemacht werden sollten.

Für die Aufnahmen wurde die Zeit-Automatik Einstellung der Kamera mit voreingestellter Blende (z.B. 11) benutzt. Wenn dann in der Nachtzeit die Licht-Intensität reduziert wurde, wird die Belichtungszeit automatisch so verlängert, dass immer noch die gleiche Tiefenschärfe erreicht wird.

In vielen Fällen wurden die Objekte mit einem Weißlicht-Panel beleuchtet, dessen Licht-Intensität per Drehknopf eingestellt werden konnte. Es besteht aus einer großen Zahl von weißen Leuchtdioden und ist weißen Leuchtstoff-Röhren vorzuziehen.

Man sollte vor den Zeitraffer-Aufnahmen erst Probe-Aufnahmen machen, um die richtige Belichtung herauszufinden (also Lichteinfall, direktes oder indirektes Licht, mehrere Spiegel verwenden usw).

Zum Aufnehmen und Scharfstellen ist es hilfreich, den Monitor der Kamera als *Live-View* zu benutzen. Man sieht dann beim ersten *leichten* Druck auf den Auslöser das aufzunehmende Objekt als Bild auf dem Monitor der Kamera und kann mit dem Zoom-Knopf das Bild vergrößern, was die Scharf-Einstellung am Objektiv erleichtert. Auch während der weiteren

Aufnahmen ist dann das jeweilige Bild auf dem Monitor zu sehen.

Es wurde die kleinste Bildqualität im TIF Format (etwa 9 MB pro Bild) zum Abspeichern benutzt. Am Ende einer Aufnahme-Serie wurde die Speicherkarte in den Mikrodrive eines PC gesteckt und die Bilder auf einer großen externen USB-Festplatte (2TB) abgespeichert.

Es gibt heute auch preisgünstige Kameras wie die Ricoh CX5, bei der die Möglichkeit, Zeitraffer-Aufnahmen herzustellen, bereits in der Kamera eingebaut ist. Für länger dauernde Aufnahme-Serien empfiehlt es sich, einen besseren Lithium-Akku und eine größere Speicherkarte zu verwenden.

Um einen Zeitraffer-Film aus den einzelnen Bildern herzustellen, können Programme gekauft werden. Alternativ können Filme auch unter Linux auf der Kommandozeile hergestellt werden. Dazu müssen die Bilder zunächst verkleinert und dann zu einem Film zusammengestellt werden. Wir werden nicht die einzelnen Schritte und Kommandos auflisten, aber der interessierte Leser kann den Autor WE fragen, der diese Informationen zuschicken wird.¹

6.2. Liste der Filme

Anagallis arvensis Blütenöffnung <http://nbn-resolving.de/urn:nbn:de:bsz:21-opus-66480>

Anemone nemorosa Stängel- und Blattbewegungen <http://nbn-resolving.de/urn:nbn:de:bsz:21-opus-66491>

¹Links und weitere Informationen:

ffmpeg: <https://ffmpeg.org> ffmpeg Manpage: <http://ffmpeg.org/ffmpeg.html>

Anthericum ramosum Blütenblattbewegung <http://nbn-resolving.de/urn:nbn:de:bsz:21-opus-66505>

Arabidopsis thaliana Circumnutation of hypocotyls <http://nbn-resolving.de/urn:nbn:de:bsz:21-opus-66520>

Averrhoa bilimbi Fiederblattbewegung nach mechanischer Reizung <http://nbn-resolving.de/urn:nbn:de:bsz:21-opus-66532>

Averrhoa carambola Fiederblattbewegung und mechanische Reizung <http://nbn-resolving.de/urn:nbn:de:bsz:21-opus-66549>

Bellis perennis Öffnen und Schließen einer Blüte <http://nbn-resolving.de/urn:nbn:de:bsz:21-opus-66516>

Biophytum sensitivum Fiederblattbewegung im Tagesgang <http://nbn-resolving.de/urn:nbn:de:bsz:21-opus-66554>

Centaurea cyanis Öffnen und Schließen einer Blüte <http://nbn-resolving.de/urn:nbn:de:bsz:21-opus-66563>

Cichorium intybus Blüte öffnet sich und verwelkt <http://nbn-resolving.de/urn:nbn:de:bsz:21-opus-66585>

Cichorium intybus Blüten öffnen sich <http://nbn-resolving.de/urn:nbn:de:bsz:21-opus-66570>

Codariocalyx motorius Endfiederbewegung zeigt Tag-Nacht-Rhythmus

<http://nbn-resolving.de/urn:nbn:de:bsz:21-opus-66610>

Codariocalyx motorius Seitenfiederbewegung <http://nbn-resolving.de/urn:nbn:de:bsz:21-opus-66626>

Codariocalyx motorius Seitenfiederbewegung mit Periodenlängen im Minutenbereich <http://nbn-resolving.de/urn:nbn:de:bsz:21-opus-66598>

Codariocalyx motorius Seitenfiederbewegung, Blatt

umgekehrt <http://nbn-resolving.de/urn:nbn:de:bsz:21-opus-66602>

Convolvulus arvensis Blüten <http://nbn-resolving.de/urn:nbn:de:bsz:21-opus-66634>

Delosperma sutherlandii Blüten öffnen und schließen sich <http://nbn-resolving.de/urn:nbn:de:bsz:21-opus-66652>

Drosophila pseudoobscura Schlüpfen aus dem Puparium <http://nbn-resolving.de/urn:nbn:de:bsz:21-opus-66660>

Drosophila pseudoobscura Schlüpfrhythmus <http://nbn-resolving.de/urn:nbn:de:bsz:21-opus-66676>

Galanthus nivalis Öffnen und Schließen der Blüten <http://nbn-resolving.de/urn:nbn:de:bsz:21-opus-66680>

Kalanchoe blossfeldiana Blütenblattbewegung an abgeschnittenen Blüten <http://nbn-resolving.de/urn:nbn:de:bsz:21-opus-66695>

Kalanchoe blossfeldiana tagesperiodische Blütenblattbewegung am Blütenstand <http://nbn-resolving.de/urn:nbn:de:bsz:21-opus-66709>

Lathyrus niger ultradiane Fiederblattbewegung <http://nbn-resolving.de/urn:nbn:de:bsz:21-opus-66713>

Lonicera xylosteum flower opening <http://nbn-resolving.de/urn:nbn:de:bsz:21-opus-66735>

Maranta leuconeura Blattbewegungen <http://nbn-resolving.de/urn:nbn:de:bsz:21-opus-66748>

Maranta leuconeura Gelenk mit Mittelrippe des Blattes als Zeiger: Bewegung <http://nbn-resolving.de/urn:nbn:de:bsz:21-opus-66759>

Nematoden an totem Käfer <http://nbn-resolving.de/urn:nbn:de:bsz:21-opus-66766>

Nymphaea alba Blüte schließt sich <http://nbn-resolving.de/urn:nbn:de:bsz:21-opus-66785>

Nymphaea alba Blüte öffnet sich am Morgen <http://nbn-resolving.de/urn:nbn:de:bsz:21-opus-66771>

Ornithogalum umbelliferum: Tagesperiodisches Schließen und Öffnen einer Blüte <http://nbn-resolving.de/urn:nbn:de:bsz:21-opus-66792>

Oxalis acetosella Bewegungen <http://nbn-resolving.de/urn:nbn:de:bsz:21-opus-66806>

Papaver rhoea petal movements <http://nbn-resolving.de/urn:nbn:de:bsz:21-opus-66817>

Phacelia viscida Nutationen des Blütenstandes, flower opening <http://nbn-resolving.de/urn:nbn:de:bsz:21-opus-66827>

Pharbitis nil flower opening <http://nbn-resolving.de/urn:nbn:de:bsz:21-opus-66857>

Pharbitis nil flower opening <http://nbn-resolving.de/urn:nbn:de:bsz:21-opus-66847>

Ranunculus ficaria flower opening <http://nbn-resolving.de/urn:nbn:de:bsz:21-opus-66863>

Rosmarinus officinalis flower opening <http://nbn-resolving.de/urn:nbn:de:bsz:21-opus-66877>

Taraxacum officinale flower opening <http://nbn-resolving.de/urn:nbn:de:bsz:21-opus-66881>

Tulipa tarda Petal movements und Circumnutation des Blütenstiels <http://nbn-resolving.de/urn:nbn:de:bsz:21-opus-66899>

Tussilago farfara flower opening. Nutations of peduncle <http://nbn-resolving.de/urn:nbn:de:bsz:21-opus-66900>

7. 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. Du solltest zu den einzelnen Themen noch einmal den Text lesen, auf den verwiesen wird.

7.1. Feuoriges Käthchen *Kalanchoe*

Die *Kalanchoe* Blütenblatt-Bewegung ist auf Seite 5 beschrieben.

Kalanchoe-Samen ist winzig. Zur Anzucht und Pflege siehe [Kalanchoe Anzucht Pflege](#). Mit Sand vermischte Gartenerde in einen Blumentopf füllen und als oberste Schicht ganz fein gesiebte Erde nehmen. Auf diese wird der Samen gestreut. Er darf nicht von Erde bedeckt werden, da *Kalanchoe* nur im Licht keimt (Lichtkeimer). Am besten im Juni säen. Wenn die Pflanzen 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, bilden sich Blüten-Knospen, und im Dezember hast Du dann ein

interessantes und schönes Weihnachtsgeschenk. Wer nicht so lange warten will, kann den Pflanzen auch im Sommer Winter-Tag geben: Man muss die Pflanzen dann über Nacht für 13 Std verdunkeln. Wenn man das für etwa zwei Wochen gemacht hat, fangen sie nach einiger Zeit an, Knospen und dann Blüten zu bilden.

Wie die Bewegung der Blüten-Zipfel beobachtet werden kann, ist auf Seite 5 beschrieben.

Für Quer- und Längs-Schnitte durch Blüten-Zipfel brauchst Du Holunder-Mark (Ast eines Holunders abbrechen und in Stücke schneiden). Schneide das Mark heraus und befeuchte es mit Wasser. Schneide mit einer neuen Rasierklinge einen Schlitz hinein und klemme in diesem das Blüten-Blatt ein. Je nachdem, ob Du einen Quer- oder Längs-Schnitt machen möchtest, muss der Blüten-Zipfel verschieden orientiert sein. Zum Beobachten brauchst Du ein Präparier-Mikroskop oder ein normales Mikroskop. Frage in der Schule danach (Bücher zum Mikroskopieren siehe Seite 183). Objektträger und Deck-Gläschen kannst Du in der Schule ausleihen oder in einem Geschäft für Labor-Bedarf kaufen. Ein feiner Pinsel hilft, die Schnitte in einen Wassertropfen auf dem Objektträger zu übertragen.

Wenn Du die Blütenblatt-Bewegung unter konstanten Bedingungen beobachten willst, eignet sich ein dunkler Keller-raum. Gewöhnlich sind die Temperaturen im Keller ziemlich gleichmäßig. Grünes Licht bekommst Du, wenn Du eine weiße Leuchtstoffröhre mit einer grünen Kunststoff-Folie umwickelst (Cinemoid oder Rosco, Dedo Weigert Film GmbH, Karl Weinmair Str. 10, 80807 München). Du kannst Dir auch eine Klimabox bauen, wie in [Engelmann \(2009a\)](#) beschrieben.

Kleinere Mengen von Chemikalien (zB Zucker für die *Kalanchoe*-Blüten) lassen sich mit einer Brief-Waage abwiegen.

7.2. Kaiserwinden blühen auf

Das ist auf Seite 16 beschrieben. Samen der Kaiserwinde *Pharbitis nil* gibt es im Samenhandel oder in botanischen Gärten. Am besten in Wasser über Nacht quellen und dann je drei bis vier Samen in einen Blumentopf säen. 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 Tüten-förmig eingerollt sind, wie sie sich dann im Laufe des Morgens öffnen und gegen Abend verwelken.

7.3. Eine Blumen-Uhr

Die Blumen-Uhr ist auf Seite 18 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 aufgezogen werden. Für einige gibt es Video-Filme im Zeitraffer. Nach Hess (1990) Seite 217 (nur Öffnungszeiten) und nach Zander, zitiert nach Beling (1929) in Jores (1937), einige Einträge von Bünning, von ihm auch zT Korrekturen der Daten (mit Öffnungszeiten o und Schliesszeiten z):

4-5 Wildrose *Rosa canina* VI, lichte Wälder und Gebüsche, Waldränder, Hecken, Weiden. Besonders häufig in mittleren Gebirgslagen. Zeitraffer-Video

5 Klatschmohn *Papaver rhoeas* V-VII, Getreideäcker, Schutt, gemein. Video: auf Seite 158

5-6 ausdauernder Lein *Linum perenne* VI-VIII?

6 Wegwarte *Cichorium intybus* VII-VIII, Wegränder, Raine, Weiden, verbreitet. Auf Lehm. Video: auf Seite 156

6-7 Wald-Weidenröschen *Epilobium angustifolium* VII-VIII, Waldlichtungen, Kahlschläge, Wald- und Wegränder, Heiden, Trümmerschutt, häufig.

7 Huflattich *Tussilago farfara* III-IV, Kahlschläge, Schutt, Bahndämme, verbreitet, Video: auf Seite 159

7-8 Ackerwinde *Convolvulus arvensis* VI-X, Äcker, Weinberge, Schutt, Wegränder, gemein, Video: auf Seite 157

8-9 Stengelloser Enzian *Gentiana clusii*

9-10 Tulpen *Tulipa* spec, Video: auf Seite 158

10-11 Zierliches Tausendgüldenkraut *Centaurium pulchellum*

11-12 Blutwurz *Potentilla erecta* VI-X, lichte Wälder, Kahlschläge, Heiden, Magerrasen, auf sauren Böden verbreitet. Magerkeitszeiger.

18 Jelängerjelieber *Lonicera caprifolium* VI-VIII? Video: auf Seite 157

18-19 gewöhnliche Nachtkerze *Oenothera biennis* VI-VIII, Wegränder, Eisenbahndämme, Sandfelder, Steinbrüche, Flissufer

19-20 Stechapfel *Datura stramonium* VI-IX, Schuttplätze an Wegen, zerstreut. Giftig!

20-21 Nickendes Leimkraut *Silene nutans* III-IX, sonnige, trockne Hügel, lichte Gebüsche und Wälder, verbreitet, Video:

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 dreifarbigе 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, Video: auf Seite 156, 156
- o 5-6 z 8-10 gemeiner Löwenzahn *Taraxacum officinale* IV-V, Wiesen, Grasplätze, Driften, gemein, Video: auf Seite 158
- o 6-7 z 10 Ackergänsedistel *Sonchus arvensis* VII-X, Äcker, häufig. Lehmzeiger
- o 7 z 17 weisse Seerose *Nymphaea alba* VI-VIII, nährstofffreie, stehende Gewässer, verbreitet, Video: auf Seite 158
- o 7-8 z 15-16 ästige Graslilie *Anthericum ramosum*. Video siehe auf Seite 156
- o 7-8 z 15 bärtige Zaserblume *Mesembryanthemum barbatum*, siehe auf Seite 155
- o 8 z 15-16 Ackergauchheil *Anagallis arvensis* VI-X, Äcker, Gärten, gemein. Video:
- 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 cristallinum*
- 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, Video: auf Seite 158
- o 10-11 Malven, fast alle Arten *Malva* spec., zB Wegmalve *Malva neglecta* VI-IX, Wege, Mauern, Schutt, Dorfpflanze
- z 16-17 zweiteilige Wunderblume *Mirabilis dichotoma*
- z 17-18 Nachtkerze, verschiedene Arten *Oenothera* VI-IX,

Wegränder, Eisenbahndämme, Sandfelder, Steinbrüche, Flus-sufer

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

7.4. 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 Blaukernauge *Minois dryas*

5 Widderchen *Lycastes zygæna exulans*

8 Bläuling *Lysandra bellargus* (*Lycaenidae*)

9 Großer Kohlweissling *Pieris brassicae*

10 Taubenschwänzchen *Macroglossum stellatorum*

11 Admiral *Vanessa atalanta*

18 Wolfsmilchschwärmer *Celerio euphorbiae*

19 Totenkopfschwärmer *Acherontia atropos*

20 Tigermotte *Spilosoma monthastri*

21 Ligusterschwärmer *Sphinx ligustri*.

7.5. Blüte der Nachtkerzen öffnet sich

Auf Seite [18](#) 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. Besser ist es also, 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.

7.6. Bienen auf Farben dressieren

Auf Seite 29 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 29) gibt es den Film *Entfernungs- und Richtungsweisung bei der Honigbiene - Rund- und Schwänzeltanz*. Er wurde von Karl von Frisch und Martin Lindauer hergestellt (siehe auch [youtube Schwänzeltanz](#) und Filmverzeichnis <https://av.getinfo.de/media/1>).

Wie Bienen das Polarisationsmuster des Himmels sehen können, ist auf Seite 34 beschrieben. Polarisationsfolien aus Kunststoff gibt es bei [Polarisationsfolien](#) oder bei www.edmundoptics.de (Linear polarizing Film, 2*2 inch, zwei Quadrate, Bestellnummer M43-781, oder circular polarizing Film). Man kann daraus

¹füge hinter media/ eine dieser Nummern an: 12269, 12271, 12272, 12274, um an den Film zu kommen.

eine ‘Bienenbrille’ bauen, die Dir zeigt, wie eine Biene den Himmel zu verschiedenen Tageszeiten sieht.

7.7. Bestäubung beim Sumpferzblatt

Auf Seite 39 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.

7.8. Blütenduft

Ab Seite 50 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 50). Die Pflanzen gibt es in Blumengeschäften und Gärtnereien zu kaufen. Du kannst sie daheim beobachten. Als Duftstoff zur Kontrolle eignet sich zB Spiritus, der mit einem riechenden ‘Vergällungsmittel’ versetzt ist, damit er nicht getrunken wird. Auf Seite 52 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 Wachsbblume 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.

7.9. Luzerne-Blüten

Auf Seite 57 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 Blattschneider-Biene *Megachile rotundata* kommt in Deutschland nur am Kaiserstuhl vor, aber es gibt zahlreiche andere Wildbienen, die Blüten der Luzerne befliegen.

Blattschneider-Bienen *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.

7.10. Elektrisches Potential von Blüten

Das elektrische Potential von Blüten (siehe Seite 27) kann mit einem elektrostatischen Pulver sichtbar gemacht werden. Es wird von ElectrostaticMagic™ (Nottingham, Großbritannien) hergestellt. Farbige Plastikpartikel mit etwa 30-50 µm Durchmesser werden durch eine hohe Spannung einer Elektrode (siehe

im Internet [Powder Coating Machine](#)) aufgeladen und dann mit Druckluft in die Nähe der Blüten verstäubt. Der Blütenstängel wird mit einer Elektrode geerdet, wie es auch im Freiland der Fall ist. Die Blüten werden unmittelbar vor und nach dem Besprühen fotografiert. Stellen mit hoher Pulverdichte haben die stärksten elektrischen Felder (siehe [Elektrische Felder von Blüten](#)).

7.11. 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 [84](#)). 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.

7.12. Kartoffelkäfer

Kartoffelkäfer (siehe Seite [88](#)) 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, zB im Keller. Im Frühjahr kommt der Käfer wieder an die Oberfläche.

7.13. Schlupfwespe *Nasonia vitripennis*

Nasonia vitripennis ist eine parasitische Wespe (Hymenoptera: Pteromalidae). Sie legt ihre Eier in die Puppen verschiedener Fliegen. Aus ihnen schlüpfen Larven, die die Wirts-Puppe auffressen, sich mehrfach häuten und schließlich als Wespen aus der Puppenhülle herauskommen (siehe den Film [Nasonia Schlüpfen](#)). Bei 25° C dauert das 14 Tage bis die ersten *Nasonia*-Tiere schlüpfen². Die Männchen schlüpfen vor den Weibchen. Will man die sich entwickelnden Larven sehen, muss man die Puppenhülle der Hausfliegen öffnen.

Fange Hausfliegen (*Musca domestica*) und bringe sie in ein durchsichtiges Gefäß mit altem Weichkäse, damit die Weibchen ihre Eier ablegen können. Schließe das Gefäß mit einem Schaumstoffstopfen oder einem feinen Netz. Wenn sich Puppen gebildet haben, lass die Fliegen frei und bring das Gefäß ins Freie, um Schlupfwespen (*Nasonia vitripennis*) anzulocken. Ein feinmaschigeres Netz über dem Gefäß verhindert, dass Fliegen hinein kommen.

Die Zeitangaben beziehen sich auf Langtage, also Lichtbedingungen wie im Sommer. Im Herbst mit kürzeren Tagen werden Eier abgelegt, die sich bis zum letzten Larven-Stadium entwickeln und dann in Diapause übergehen, um durch den Winter zu kommen.

²Bei 25° C schlüpfen nach 1.5 – 2 Tagen Larven aus den Eiern und beginnen an der Puppe zu fressen. Bis zum 7. Tag ist das 4. Stadium erreicht, danach wird die Präpuppe und eine weiße Puppe gebildet, die dann gelblich wird. Vom 9. bis 10. Tag färben sich die Augen, Kopf und Thorax pigmentieren und bis zum 13. Tag ist der gesamte Körper pigmentiert. Die Männchen schlüpfen am 13. und 14. Tag vor den Weibchen. Man kann also bei dieser Temperatur nach 14 Tagen mit den ersten schlüpfenden *Nasonia*-Tieren rechnen.

Hält man die Tiere in einem Kellerraum unter Kurztag-Bedingungen (zB 8:16 Std LD, Schaltuhr für den Lichtwechsel), bleiben sie im letzten Larvenstadium stehen und entwickeln sich nicht weiter. Gibt man eine unterschiedliche Zahl von Kurztagen, lässt sich bestimmen, wie viel Tage nötig sind, damit alle Nachkommen in Diapause gehen (siehe Abbildung 4.29). Weitere Informationen und praktische Anleitungen zu Untersuchungen in <http://www.werrenlab.org/nasonia/>.

7.14. Kopf-Uhr

Einen Wecker mit Batterie kannst Du so präparieren, dass er sich als ‘Stoppuhr’ eignet. Auf Seite 71 ist das beschrieben. Damit kannst Du prüfen, ob Du eine gute Kopf-Uhr besitzt. Einfacher ist es, mit einer Digitalkamera oder einer Handy-Kamera nachts beim Aufwachen ein Bild zu machen, nachdem man vorher eingestellt hat, dass Datum und Uhrzeit im Bild angezeigt wird. Am Morgen kann man dann die Zeit ablesen und mit der vorgenommenen Aufwachzeit vergleichen.

7.15. Kannenpflanzen: Anlocken von Insekten, UV

Auf Seite 79 wurde beschrieben, wie fleichfressende Pflanzen ihre Beute, vor allem nachtaktive Insekten, durch Blaulicht (430–480 nm) anlocken, das durch UV-Licht (366 nm) induziert wird. Für diesen Wellenlängen-Bereich gibt es UV-Lampen mit LED, die kostengünstig sind (z.B. Graphiteq Zellfusion, 5 € plus Versandkosten). Beleuchte das Peristom und das Innere von *Sarracenia*-Kannenblättern und beobachte das bläuliche

Schimmern. Bestimme die Zahl der angelockten Insekten mit und ohne UV-induziertem Blaulicht. Vergleiche mit anderen Kannenpflanzen.

7.16. 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. Blattschneider-Bienen *Megachile rotundata* kann man sich aus den USA schicken lassen, zB von www.jwmleafcutters.com. 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 Falter-Uhr (Abbildung 1.13) aufgeführten Schmetterlinge (Seite 7.4) kannst Du im Freien beobachten. Es gibt gut illustrierte Schmetterlings-Bücher. Schlupfwespe (*Nasonia vitripennis*). Fleischfliege *Sarcophaga*. Fruchtfliege *Drosophila littoralis*. Strandflohkrebs *Talitrus saltator*. Uferspinne *Arctosa cinerea*. Monarch-Falter *Danaus plexippus*.

Pflanzen: Luzerne *Medicago sativa*, Stephanotis *Stephanotis floribunda*, Wachsblume *Hoya carnos*, Clementine *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*, Schmetterlings-Blumen, Bienen-Blumen, Vogel-Blumen, Fledermaus-Blumen, die für die Blumen-Uhr (Seite 18) aufgeführten Pflanzen (siehe Seite 163).

Sonstiges: Millimeter-Papier, Zentimeter-Maßstab oder Dreieck mit Millimeter-Einteilung, Farbpappe, schwarzes Papier/Pappe, Pinzette, Rasierklingen, Küvette mit Kunststoff-Scheibe, Fläschchen, Thermometer, Spiegel

8. 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 \(2009a\)](#). Man kann das Betriebssystem Linux verwenden. 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 (zB 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.

¹zB die Linux-User Group Tübingen, die sehr oft Hilfe leistete: lug-tuebingen@jura.uni-tuebingen.de

A. Anhang

A.1. Diapause-Modell für *Sarcophaga*

Nach dem Rückkopplungsmodell von [Johnsson und Karlsson \(1972\)](#); [Karlsson und Johnsson \(1972\)](#) hat [Lewis \(1994\)](#) ein Modell vorgeschlagen, mit dem das lokomotorische Verhalten (die Tag-Nacht Aktivität) der Weta¹ (*Hemideina thoracica*) simuliert werden kann. Die bis 40 mm lange Langfühlerschrecke (Anostostomatidae) von der Nordinsel Neuseelands ist nachtaktiv und lebt in Löchern von Baumrinden. Sie ernährt sich von Pflanzenteilen und kleinen Insekten.

Das Modell funktioniert wie ein Kühlschranks (siehe Abbildung [A.1](#)). Es wurde von [Lewis und Saunders \(1987\)](#) benutzt, um das photoperiodische Verhalten von *Sarcophaga argyrostoma* zu modellieren. Diese Fleischfliege überwintert im Puppenstadium, aber das Signal für die Induktion der Diapause wird bereits im Embryo im Uterus der Mutter und in den jungen Larven empfangen. Im Langtag des Sommers entwickeln sich die Larven zu adulten Tieren (Fliegen), aber im Herbst entwickeln sich die Tiere nur bis zur Puppe. In diesem Stadium verbringen sie für mehrere Monate eine Diapause. Die kritische Tageslänge beträgt 14.5h². Wie bei den meisten Insekten mit

¹Weta kommt von dem Maori Wort Wetapunga, was bedeutet *Gott der hässlichen Dinge* bedeutet

²die kritische Tageslänge hängt von der geografischen Breite der Popula-

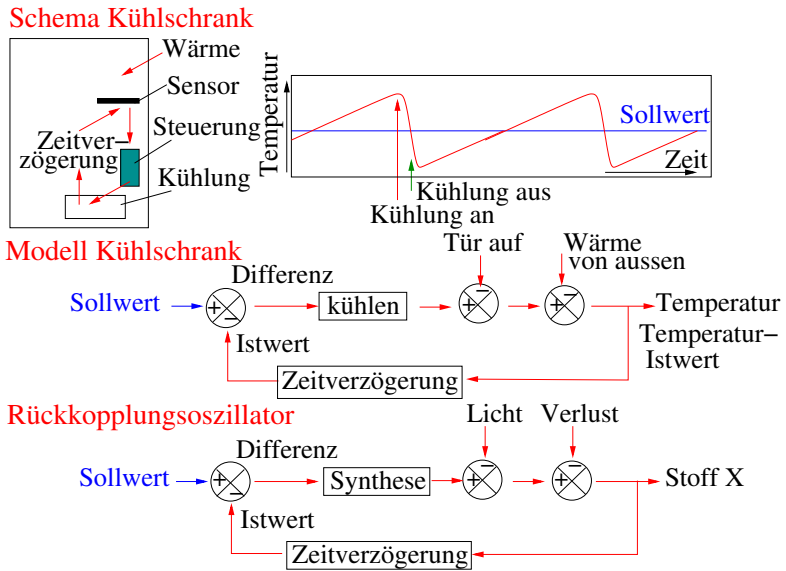


Abbildung A.1.: *Oben:* Schema und Temperaturverlauf eines Kühlschranks. Ein Sensor misst eine höhere Temperatur T als der Sollwert, der Kompressor kühlt. Nach einer Zeitverzögerung wird der Sollwert oft erst unterschritten und dann wieder erreicht, wie die rote Kurve zeigt (Kühlung an: roter Pfeil, Kühlung aus: grüner Pfeil). *Mitte:* Modell für den Kühlschrank. Der Sollwert im Kühlschrank wird mit Ist-Wert verglichen. Bei positiver Differenz wird gekühlt. Die Temperatur sinkt und wird Zeit verzögert wieder mit Sollwert verglichen, bis sie ihm gleicht. Die Kühlung hört auf. Da aber Wärme hinein kommt, steigt die Temperatur. Das wiederholt sich und führt zu Schwingungen (Kurve oben rechts). *Unten:* Modell eines Oszillators, bei dem die Menge X mit dem Sollwert verglichen wird. Ist der Ist-Wert geringer als der Sollwert, wird mehr X synthetisiert. Da dauernd etwas X verloren geht und die Rückkopplung zum Sollwert verzögert erfolgt, gibt es Schwingungen. Wie Licht wirkt, ist mit dem Öffnen des Kühlschranks vergleichbar. Nach [Lewis und Saunders \(1987\)](#); [Saunders und Lewis \(1987a,b\)](#); siehe auch [Engelmann und Witte \(2015\)](#)

Diapause wird allerdings die Länge der Nacht gemessen, die kritische Dunkelperiode beträgt demnach 9.5h. Zwei Dinge sind dabei entscheidend: Die Länge der Nacht wird mit der circadianen Uhr gemessen und ein Zähler summiert bei induktiven Dunkelperioden etwas auf (INDSUM), was bei genügend vielen Tagen letztlich die Diapause induziert.

Licht spielt eine doppelte Rolle: Es synchronisiert im LD-Wechsel den Oszillator, und es steuert den Diapause/Nichtdiapause Schalter. Dabei fällt im Kurztag (mit einer Dunkelperiode, die kürzer als die kritische ist) eine Lichtempfindliche Phase Φ_i in die Dunkelzeit, aber im Langtag bekommt sie Licht (siehe Abbildung A.3). Eine bestimmte Phasenbeziehung zwischen dem Oszillator und dem äußeren LD Wechsel der Umwelt ist also entscheidend dafür, ob es Diapause gibt oder nicht. Aber zusätzlich muss noch eine bestimmte Zahl von Kurztagen einwirken, damit genügend *Diapause Titer* angereichert werden kann. Diese Substanz unterbindet direkt oder indirekt die Abgabe des Neuropeptids Prothorakotrophes Hormon PTTH im Gehirn der Puppe.

Je nach der Syntheserate einer (unbekannten) Substanz X verläuft die Schwingung im Dauerdunkel DD ungedämpft oder sie dämpft aus (siehe Abbildung A.3). Die Autoren gehen von einer gedämpften Schwingung aus, z. B. bei einer Syntheserate von 0.10. Wird Licht täglich für 8 Std gegeben (LD 8:16), bekommt die gedämpfte Kurve jeden Tag einen Kick. Kommt der Kick zur richtigen Zeit (das hängt von der Länge der Licht- und damit Dunkel-Periode ab), wird aus der gedämpften Kurve eine ungedämpfte. Bei geeigneter Länge ist die Kurve jeden Tag

tion ab. Die angegebene bezieht sich auf die Population um Edinburgh in Schottland

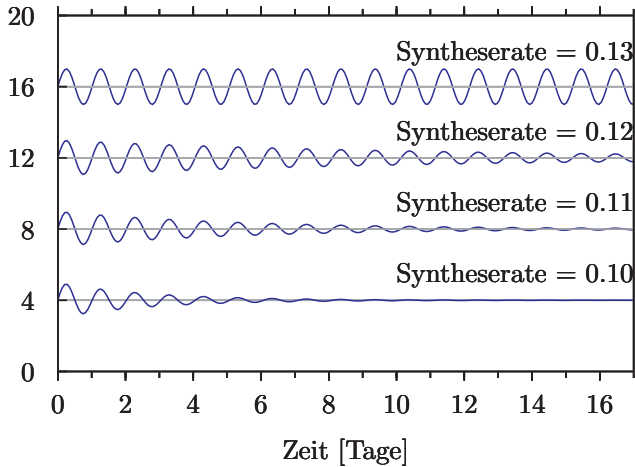


Abbildung A.2.: Im Lewis-Saunders Modell eines Oszillators (siehe auch Abbildung A.1) hängt die Dämpfung im Dauerdunkel von der Syntheserate ab. Bei einem Wert von 0.13 fehlt die Dämpfung, bei 0.10 ist die Schwingung nach wenigen Zyklen ausgedämpft, wie in der untersten blauen Kurve gezeigt. Wird bei einer Dämpfung von 0.10 der Oszillator im Kurztag (LD 14:10, siehe Abbildung A.3) simuliert, wird Diapause induziert. Nach Lewis und Saunders (1987); Saunders und Lewis (1987a,b).

über der waagerechten Schwellenlinie und Φ_i liegt im Dunkeln. Während dieser Zeit wird X gemacht, sodass es sich anreichern kann und nach einer gewissen Zahl von Tagen genügend vorhanden ist, um die Diapause zu bewerkstelligen (Abbildung A.3 mit angegebener INDSUM).

Die Periodenlänge wird übrigens durch das Glied *Zeitverzögerung* verändert. 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 umsetzt, die schließlich zur Diapause führen.

A.2. 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 und Klemke \(1983\)](#) ist ein Buch erschienen, in dem Versuche über rhythmische Vorgänge bei Pflanzen und Tieren vorgestellt werden. Es ist vergriffen, aber vielleicht noch in Bibliotheken zu haben. Ein neueres Praktikumsbuch *Rhythmen in Organismen* gibt es im Internet unter [Engelmann \(2009a\)](#). Ebenfalls im Internet ist ein Buch über *Rhythmen des Lebens* zu finden [Engelmann \(2009b\)](#). Das ist allerdings mehr für Studenten und Fachleute gedacht. Einige

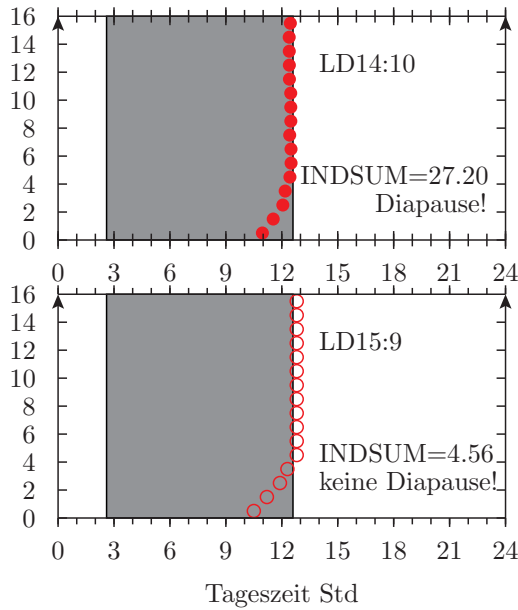


Abbildung A.3.: Eine gedämpfte Schwingung (Syntheserate 0.10) erhält durch einen LD 14:10h jeden Tag einen Kick. Kommt dieser zur richtigen Zeit – das hängt von der Länge der Lichtperiode ab, wird aus der gedämpften Kurve eine ungedämpfte und die Maximalwerte liegen über dem Schwellenwert). Φ_i (rote Kreise) liegt im Dunkeln (graue Fläche). X wird gebildet und reichert sich an, sodass nach einer gewissen Zahl von Tagen genügend vorhanden ist (INDSUM=27.20), um die Diapause zu induzieren.

Wenn aber LD 15:9h beträgt, die Lichtperiode also 1 h länger ist, liegen zwar die Maxima der Schwingungen immer noch über dem Schwellenwert, aber im Licht. Es zerstört X und die Werte müssen abgezogen werden, sodass INDSUM nur noch 4.56 beträgt. Nach [Lewis und Saunders \(1987\)](#); [Saunders und Lewis \(1987a,b\)](#).

Bücher über interessante Ausflüge in die Natur für Kinder sind von [Paatz \(1938, 1947\)](#); [Baer und 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. Wir empfehlen besonders [Wanner \(2004\)](#).

Es gibt einige weitere Bücher von Engelmann, die sich ebenfalls mit Themen befassen, die mit rhythmischen Vorgängen bei Lebewesen zu tun haben:

- *Rhythmen bei Organismen - Beobachten, experimentieren, messen und auswerten* <http://nbn-resolving.de/urn:nbn:de:bsz:21-opus-37901>
- *Rhythmen des Lebens - Eine Einführung anhand ausgewählter Themen und Beispiele* <http://nbn-resolving.de/urn:nbn:de:bsz:21-opus-37981>
- *Wie Pflanzen wachsen und sich bewegen* <http://nbn-resolving.de/urn:nbn:de:bsz:21-opus-37770>
- *Biokalender: Das Jahr im Leben der Pflanzen und Tiere - Die Uhren der Taufliche* <http://nbn-resolving.de/urn:nbn:de:bsz:21-opus-37680>
- *Fliegende Uhren: Die Uhren von Drosophila* <http://nbn-resolving.de/urn:nbn:de:bsz:21-opus-37952>

- *Lithiumionen gegen Depressionen: Ist die Tagesuhr an endogenen Depressionen beteiligt? Experimente auf Spitzbergen* <http://nbn-resolving.de/urn:nbn:de:bsz:21-opus-53391>
- *Rhythmen in Strukturen von Organismen* <http://nbn-resolving.de/urn:nbn:de:bsz:21-opus-37939>
- *Uhren, die nach dem Mond gehen - Einfluss des Mondes auf die Erde und ihre Lebewesen* <http://nbn-resolving.de/urn:nbn:de:bsz:21-opus-37667>
- *Unsere inneren Uhren - Biologische Zeitmessung bei Menschen und anderen Säugern* <http://nbn-resolving.de/urn:nbn:de:bsz:21-opus-37733>
- *Zelluhren* <http://nbn-resolving.de/urn:nbn:de:bsz:21-opus-37974>
- *Wie man eine biologische Uhr stoppen kann: Singularitätspunkt: ?.*

Über Bienen gibt es einige Lehrfilme³:

- *Farbensinn der Bienen*: von Frisch und Lindauer (1977)
- *Sprache der Bienen*: von Frisch (1936)
- *Entwicklung der Honigbiene*: von Frisch (1950a)

³Das Institut für den wissenschaftlichen Film in Göttingen musste 2010 schließen. Die Filme sind jetzt vom Kompetenzzentrum für nicht-textuelle Materialien (KNM) der Technischen Informations-Bibliothek in Hannover (siehe TIB) ausleihbar.

- *Entfernungs- und Richtungsweisung bei der Honigbiene -Rund- und Schwänzeltanz:* von Frisch und Lindauer (1978)
- *Nachweis des Farbsehens bei der Honigbiene:* von Frisch und Lindauer (1977)
- *Pollen- und Nektar-Sammeln der Honigbiene:* von Frisch (1950b)

A.3. Dank, Bitten, Adressen

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, Frau Fiebig, Frau Dr. Kehl, Herrn Lauterwasser, für Ratschläge und Hilfe bei Aufnahmen von Pflanzen. Gerhard Mickoleit ermöglichte die Schmetterlingsaufnahmen in der zoologischen Sammlung der Universität Tübingen. Marieke Förster, Tübingen, fertigte eine Reihe von Bildern nach Vorlagen an. Ihr gilt unser besonderer Dank. James H. Cane, USDA-ARS Pollinating Insect Research Unit Utah State University, Logan, UT 84322 USA, schickte freundlicherweise das Bild einer Brutzelle (Abbildung 2.33) und das Bild einer Megachile Biene (Abbildung 2.26) von seiner Mitarbeiterin Theresa Pitts-Singer.

Wir wären für Hinweise auf Fehler, Mängel, Unverständliches oder Missverständliches im Buch dankbar. Wenn Sie Fragen haben, wenden Sie sich an den Autor WE. Sehen Sie auch im Publikationssystem TOBIAS-lib der Universitätsbibliothek Tü-

bingen unter [Publikationssystem](#) nach weiteren Publikationen und Filmen. Unsere Adressen sind:

Wolfgang Engelmann, Schlossgartenstrasse 22, 72070 TÜBINGEN, Tel. 07071-68325, EMail: engelmann@uni-tuebingen.de

Bernd Antkowiak, Experimentelle Anaesthesiologie an der Medizinischen Fakultät der Universität Tübingen, 72070 TÜBINGEN, Tel. 07071/7 93 62 17 Fax 07071/36 51 09, EMail: bernd.antkowiak@uni-tuebingen.de

Literaturverzeichnis

Altenburger R, Matile P (1990) Further observations on rhythmic emission of fragrance in flowers. *Planta* 180:194–197
51

Arnold CG (1959) Die Blütenöffnung bei *Oenothera* in Abhängigkeit vom Licht-Dunkelrhythmus. *Planta* 53:198–211
21

Baer F, Mühlbauer R (1990) Der schwarze Stein. Bertelsmann, München 183

Beling I (1929) Über das Zeitgedächtnis der Bienen. *Z vergl Physiol* 9:259–338 163

Bounhiol JJ, Moulinier C (1965) L'opacité crânienne et ses modifications naturelles et expérimentelles chez le ver à soie. *C R Acad Sci* 261:2739–2741 102

Bradshaw WE (1969) Major environmental factors inducing the termination of larval diapause in *Chaoborus americanus* Johannsen (Diptera: Culicidae). *Biol Bull* 139:2–8 123

Bradshaw WE (1970) Interaction of food and photoperiod in the termination of larval diapause in *Chaoborus americanus* (Diptera: Culicidae). *Biol Bull* 139:476–484 132

- Bradshaw WE (1972) Photoperiodic control in the initiation of diapause by *Chaoborus americanus*. Annu Entomol Soc Amer 65:755–756 88
- Bradshaw WE, Lounibos LP (1972) Photoperiodic control of development in the pitcher-plant mosquito, *Wyeomyia smithii*. Can J Zool 50:713–719 88
- Brun R (1914) Die Raumentorientierung der Ameisen. Gustav Fischer 146
- Böer F (1948) Lindauer Bilderbogen Nr. 5. Jan Thorbeck Verlag, Sigmaringen 19
- Bünsow R (1953) Über tages- und jahresrhythmische Änderungen der photoperiodischen Lichtempfindlichkeit bei *Kalanchoe blossfeldiana* und ihre Beziehungen zur endogenen Tagesrhythmik. Z Bot 41:257–276 4
- Child CM (1892) Statistics of 'unconscious cerebration'. Am J Psychology 5:249–259 71
- Clarke D, Whitney H, Sutton G et al (2013) Detection and learning of floral electric fields by bumblebees. Science 340:66–69 24, 27, 28
- Clauser C (1954) Die Kopfuhr. Stuttgart 71, 73
- Cornette R, Kikawada T (2011) The induction of anhydrobiosis in the sleeping chironomid: current status of our knowledge. IUBMB Life 63:419–429 109
- Danilevskii AS (1965) Photoperiodism and seasonal development of insects, 1st edn. Oliver and Boyd, Edinburgh and London 119, 120

- van Doorn WG, Meeteren UV (2003) Flower opening and closure: A review. *J Exp Bot* 54:1801–1812 [3](#)
- Dorn M, Weber D (1988) Die Luzerne-Blattschneiderbiene. Neue Brehm-Bücherei, Ziemsen Verlag Wittenberg. [57](#), [58](#), [61](#), [63](#), [64](#), [67](#)
- Drews R (1992) Mikroskopie als Hobby. Faszinierende Einblicke in die Natur. Falken-Verlag Niedernhausen [183](#)
- Duden-Lexikonredaktion (1969) Duden-Lexikon in drei Bänden. Dudenverlag Bibliographisches Institut [18](#)
- Engelmann W (2009a) Rhythmen bei Organismen. TOBIAS-lib - Hochschulschriftenserver der Universität Tübingen [162](#), [175](#), [181](#)
- Engelmann W (2009b) Rhythmen des Lebens. TOBIAS-lib - Hochschulschriftenserver der Universität Tübingen [181](#)
- Engelmann W, Klemke W (1983) Biorhythmen. Biologische Arbeitsbücher, Vol 34. Quelle und Meyer Heidelberg [13](#), [181](#)
- Engelmann W, Witte kH (2015) How to stop a biological clock: Point of singularity. TOBIAS-lib - Hochschulschriftenserver der Universität Tübingen [178](#)
- Erkert HG (1969) Die Bedeutung des Lichtsinnes für Aktivität und Raumorientierung der Schleiereule (*Tyto alba guttata* Brehm). *Z vergl Physiol* 64:37–70 [99](#)
- Erkut C, Penkov S, Khesbak H et al (2011) Trehalose renders the dauer larva of *Caenorhabditis elegans* resistant to extreme desiccation. *Curr Biol* 21:1331–1336 [109](#)

- Forel A (1910) Das Sinnesleben der Insekten. Reinhardt, München 28
- Free JB (1970) Insect pollination of crops. Acad. Press, London 67
- von Frisch K (1936) Sprache der Bienen. Film C4, URL <http://www.tib-hannover.de/de/forschung-und-entwicklung/projekte/av-portal/> 184
- von Frisch K (1950a) Entwicklung der Honigbiene. Film C607, URL <http://www.tib-hannover.de/de/forschung-und-entwicklung/projekte/av-portal/> 184
- von Frisch K (1950b) Pollen- und Nektarsammeln der Honigbiene. Film C606, URL <http://www.tib-hannover.de/de/forschung-und-entwicklung/projekte/av-portal/> 185
- von Frisch K (1965) Tanzsprache und Orientierung der Bienen. Springer Berlin 33, 38
- von Frisch K, Lindauer M (1977) Nachweis des Farbensehens bei der Honigbiene. Film C1263, URL <http://www.tib-hannover.de/de/forschung-und-entwicklung/projekte/av-portal/> 184, 185
- von Frisch K, Lindauer M (1978) Entfernungs- und Richtungsweisung bei der Honigbiene - Rund- und Schwänzeltanz. Film C1335, URL <http://www.tib-hannover.de/de/forschung-und-entwicklung/projekte/av-portal/> 185

- Gerlach D (1987) Mikroskopieren - ganz einfach. Das Mikroskop und seine Handhabung. Objekte aus dem Alltag. Frankh-Kosmos, Stuttgart 183
- Hard JJ, Bradshaw WE, Holzapfel CM (1993) The genetic basis of photoperiodism and evolutionary divergence among populations of the pitcher-plant mosquito, *Wyeomyia smithii*. Am Nat 142:457–473 88
- Harder R (1948) Vegetative and reproductive development of *Kalanchoe blossfeldiana* as influenced by photoperiodism. Symp Soc exp Biol 2:117–138 4
- Hensel W (1981) Pflanzen in Aktion. Krümmen, Klappen, Schleudern. Spektrum Akademischer Verlag Heidelberg, Berlin, Oxford 181
- Hess D (1990) Die Blüte, 2nd edn. Ulmer Stuttgart 19, 20, 24, 42, 43, 45, 48, 60, 163, 166
- Hinton HE (1953) Some adaptations of insects to environments that are alternately dry and flooded, with some notes on the habits of the Stratiomyidae. Trans Soc Brit Entom 11:209–227 108
- Hopkins K (1980) Brother-sister marriage in roman Egypt. Comp Studies Society and History 22:303–354 23
- Ikeda H, Hayashi M (2012) [The effects of self-awakening on daytime sleepiness]. Shinrigaku Kenkyu 83:1–9 74
- Isobe M, Goto T (1980) Neurohormonal techniques in insects, Springer New York, Heidelberg, Berlin, chap Diapause hormones, pp 216–243 103, 104, 116

- Johnson C (1969) Migration and dispersal of insects by flight. Methuen, London 151
- Johnsson A, Karlsson HG (1972) A feedback model for biological rhythms. I. Mathematical description and basic properties of the model. J Theor Biol 36:153–174 177
- Jores A (1937) Die 24-Stunden-Periodik in der Biologie. In: Junk W, Oppenheimer C, Weisbach W (Eds) *Tabulae Biologicae*, Vol 14-1, Uitgeverij Dr. W. Junk, Den Haag 19, 163
- Jung A (1998) *Angewandte Mikroskopie*. Verlag Grobbel, Friedeburg 183
- Kai H, Kotani Y, Miao Y et al (1995) Time interval measuring enzyme for resumption of embryonic development in the silkworm, *Bombyx mori*. J Insect Physiol 41:905–910 107
- Kaihara S, Takimoto A (1981) Physical basis of flower opening in *Pharbitis nil*. Plant Cell Physiol 22:30–310 16
- Karlsson HG, Johnsson A (1972) A feedback model for biological rhythms. II. Comparisons with experimental results, especially on the petal rhythm of *Kalanchoe*. J Theor Biol 36:175–194 177
- Kremer B (2002) *Das große Kosmos Buch der Mikroskopie*. Kosmos Stuttgart 183
- Kurup R, Johnson AJ, Sankar S et al (2013) Fluorescent prey traps in carnivorous plants. Plant Biol 15:611–615 79

- Lankinen P (1985) Geographical variation in circadian eclosion rhythm and photoperiodic adult diapause in *Drosophila littoralis*. J Comp Physiol pp 3–12 135
- Lewis AD, Saunders DS (1987) A damped circadian oscillator model of an insect photoperiodic clock. I. Description of the model based on a feedback control system. J Theor Biol 128:47–59 122, 177, 178, 180, 182
- Lewis RD (1994) Modelling the circadian system of the weta, *Hemideina thoracica* (Orthoptera: Stenopelmaticidae). J Royal Soc New Zealand 24:395–421 177
- 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):1–42 137
- Masaki S (1980) Summer diapause. Annu Rev Entomol 25:1–25 132
- Matile P, Altenburger R (1988) Rhythms of fragrance emission in flowers. Planta 174:242–247 52, 54
- Meenal A, Mathur VB, Rajan RK (1994) Role of light during incubation of silkworm eggs and its effect on rearing performance and diapause. Indian J Sericult 33:139–141 101
- Mohr U (1979) Neues Tierlexikon in Farbe von A bis Z. Buch und Zeit Verlagsgesellschaft mbH, Köln 47
- Moorcroft WH, Breitenstein JL (2000) Awareness of time during sleep. Annu Med 32:236–238 74

- Moorcroft WH, Kayser KH, Griggs AJ (1997) Subjective and objective confirmation of the ability to self-awaken at a self-predetermined time without using external means. *Sleep* 20:40–45 **74**
- Mouritsen H, Frost BJ (2002) Virtual migration in tethered flying monarch butterflies reveals their orientation mechanisms. *Proc Natl Acad Sci U S A* 99:10,162–10,166 **150**
- Mouritsen H, Derbyshire R, Stalleicken J et al (2013) An experimental displacement and over 50 years of tag-recoveries show that monarch butterflies are not true navigators. *Proc Natl Acad Sci U S A* **150**
- Müller A, Krebs A, Amiet F (1997) Bienen. Mitteleuropäische Gattungen, Lebensweise, Beobachtung. Naturbuch-Verlag; Weltbild-Verlag GmbH Augsburg **61**
- Nachtigall W (1998) Mikroskopieren. Technik und Objekte, 3rd edn. BLV Verlag München **183**
- Nakagaki M, Takei RR, Nagashima E (1991) Cell cycles in embryos of the silkworm, *Bombyx mori*: G-2-arrest at diapause stage. *Roux's Archives Devel Biol* 200:223–229 **102**
- Neugebauer A (1997) Duft rhythms ausgewählter Blütenpflanzen. Master's thesis, Universität Tübingen **53**
- Nitschmann J, Hüsing J (1987) Lexikon der Bienenkunde. Edition Leipzig, tosa **35, 36**
- Novak V, Hrozinka F, Stary B (1982) Atlas schädlicher Forstinsekten, 2nd edn. Enke, Stuttgart **100**

- Numata H, Shiga S, Morita A (1997) Photoperiodic receptors in arthropods. *Zool Sc* 14:187–197 [121](#)
- Oltmanns O (1960) Über den Einfluss der Temperatur auf die endogene Tagesrhythmik und die Blühinduktion bei der Kurztagpflanze *Kalanchoe blossfeldiana*. *Planta* 54:233–264 [15](#)
- Overland L (1960) Endogenous rhythm in opening and odor of flowers of *Cestrum nocturnum*. *Am J Bot* 47:378–382 [51](#)
- Paatz H (1938) Abenteuer in Doktor Kleinerachers Garten. Verlag des Druckhauses Tempelhof, Berlin [183](#)
- Paatz H (1947) Doktor Kleineracher führt Dieter in die Welt. Verlag des Druckhauses Tempelhof, Berlin [183](#)
- Papi F (1955) Experiments on the sense of time in *Talitrus saltator* (Montagu)(Crustacea Amphipoda). *Experientia* 11:201–202 [146](#)
- Papi F (1960) Orientation by night: The moon. *Cold Spring Harb Symp quant Biol* 25:475–480 [142](#)
- Papi F, Pardi L (1953) Ricerche sull'orientamento di *Talitrus saltator* (Montagu) (Crustacea Amphipoda) II. *Z vergl Physiol* 35:490–518 [142](#)
- Pardi, Scapini (1987) Die Orientierung der Strandflohkrebse im Grenzbereich Meer/Land. Akademie der Wissenschaften und Literatur, Mainz, Fischer Verlag Stuttgart, New York [140](#), [141](#), [142](#), [143](#), [144](#), [145](#), [147](#)

- Paris OH, Jenner CE (1959) Photoperiodic control of diapause in the pitcher plant midge, *Metriocnemus knabi*. In: Withrow RB (Ed) Photoperiodism and related phenomena in plants and animals, American Association for the advancement of Science, Washington D.C., pp 601–624 81, 83, 84, 89
- Pitts-Singer TL, Cane JH (2011) The alfalfa leafcutting bee, *Megachile rotundata*: The world's most intensively managed solitary bee. Annu Rev Entomol 56:221–237 59, 63
- Reith M, Baumann G, Classen-Bockhoff R et al (2007) New insights into the functional morphology of the lever mechanism of salvia pratensis (lamiaceae). Ann Bot 100(2):393–400 24
- Saito M, Yamaki T (1967) Retardation of flower opening in *Oenothera lamarckiana* caused by blue and green light. Nature 214:1027 21
- Santschi (1911) Observations et remarques critiques sur le mécanisme de l'orientation chez le fourmis. Rev Suisse Zool 19:301–339 146
- Saunders DS (1966) Larval diapause of maternal origin II. The effect of photoperiod and temperature on *Nasonia vitripennis*. J Insect Physiol 12:569–581 124, 125
- Saunders DS (1971) The temperature compensated photoperiodic clock 'programming' development and pupal diapause in the flesh-fly, *Sarcophaga argyrostoma*. J Insect Physiol 17:801–812 133
- Saunders DS (2002) Insect clocks, 3rd edn. Elsevier, Amsterdam, Boston, London, New York, Oxford, Paris, San Diego, San Francisco, Singapore, Sydney, Tokyo 111, 117

- Saunders DS, Lewis RD (1987a) A damped circadian oscillator model of an insect photoperiodic clock II. Simulations of the shapes of the photoperiodic response curves. *J Theor Biol* 128:61–71 178, 180, 182
- Saunders DS, Lewis RD (1987b) A damped circadian oscillator model of an insect photoperiodic clock III. Circadian and ‘hourglass’ responses. *J Theor Biol* 128:61–71 178, 180, 182
- Schmidt-Koenig (1975) Migration and homing in animals. Springer Berlin, Heidelberg, New York 152
- Shaw BD (1992) Explaining incest: Brother-sister marriage in Graeco-Roman Egypt. *Man, New Series* 27:267–299 23
- Simons P (1994) Pflanzen in Bewegung. Das Muskel- und Nervensystem der Pflanzen. Birkhäuser, Basel, Boston, Berlin 181
- Tumlinson JH, Lewis WJ, Vet LEM (1993) How parasitic wasps find their hosts. *Scientific American* 268:46–52 56, 57
- Wanner G (2004) Mikroskopisch-Botanisches Praktikum. Thieme Stuttgart, New York 183
- Wehner R (1998) Der Himmelskompass der Wüstennameisen. *Spektrum Wissenschaft* 2:56–67 146
- Wharton DA (2011) Anhydrobiosis: The model worm as a model? *Curr Biol* 21:R578–R579 109
- de Wilde J, Duintjer CS, 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 97

- Williams CM (1952) Physiology of insect diapause. IV. The brain and prothoracic glands as an endocrine system in the *Cecropia* silkworm. Biol Bull 103:120–138 129
- Williams CM, Adkisson PL (1964a) Photoperiodic control of pupal diapause in the silkworm, *Antheraea pernyi*. Science 144:569 117, 130
- Williams CM, Adkisson PL (1964b) Physiology of insect diapause. XIV. An endocrine mechanism for the photoperiodic control of pupal diapause in the oak silkworm, *Antheraea pernyi*. Biol Bull 127:511–525 117
- Winfrey A (1976) The morning glory's strange behavior. Horticult 54:42–51 16
- Yin CM, Chippendale GM (1973) Juvenile hormone regulation of the larval diapause of the southwestern corn borer, *Diatraea grandiosella*. J Insect Physiol 19:2403–2420 131

Abkürzungen

BH	Brainhormon	mm	Millimeter
C	Celsius	N	Nord
cm	Zentimeter	nm	Nanometer
EEG	Elektroenzephalogramm	nsZ	euosekretorische Zellen
g	Gramm		Polarisation des elektrischen Feldes des Lichtes in einer Richtung (lineare P.) oder rotiert (circulare P.)
GB	Gigabyte	PTD	Prothorakal-Drüsen
Hz	Hertz	REM	Rapid Eye Movement, schnelle Augenbewegungen
JH	Juvenilhormon	Std	Stunde
km	Kilometer	USG	Unterschlund-Ganglion
l	Liter	usw	und so weiter
LD	Licht-Dunkel-Wechsel	UV	Ultraviolett
m	Meter		
Min	Minute(n)		
ml	Milliliter		

V Volt

zB zum Beispiel

z.T. zum Teil

Stichwortverzeichnis

A

Arbeiter-Biene, 29
astronomische Dämmerung, 96

B

Bestäubungsmechanismus, 167
Biene, 24
Bienenblumen, 24
Blastokinese, 99
Blumen-Stetigkeit, 28
Blumenuhr, 16, 161
Blüte, 23
Blütenblatt-Bewegung, 160
Blütenduft, 45, 166
Blüten-Form, 29
Blütenstaub, 23
Blütenzipfel, 4
Brutzelle, 58
Bücher, 179
bürgerliche Dämmerung, 96

C

Chemikalien, 171
circadiane Uhr, 14, 73, 111
Corpora allata, 93, 125
Corpora cardiaca, 103, 125

D

Dämmerung, 96
Demissin, 88
Diapause, 64, 65, 80, 82, 88, 99, 107, 121, 124
 fakultativ, 114
 obligat, 114
Dressurversuche, 28
Duft, 29
Duft-
 Abgabe, 28
 Feld, 43
 Stoffe, 51
 Zellen, 43

E

Ecdyson, 125

Embryonalentwicklung, 99
Entfernung der Nahrung, 34
Epidermis, 8, 77
Esterase, 103

F

Facetten-Auge, 117
Falteruhr, 164
Fledermaus-Blume, 44
Flucht-Richtung, 139, 144
Fremd-Befruchtung, 23

G

geografische Rasse, 117, 130
Geräte, 171
Gezeiten, 137
Glassachen, 171
Globus, 168
Glycerol, 80, 107, 124
Glykogen, 88, 103

H

Hämolympe, 100, 124
Häutung, 61
Helium, 107
Holunder, 172
Honig-
 Magen, 32
 Wabe, 38
Hormon, 125
Hypothese, 120

I

induktive Zyklen, 121
innere Uhr, 14, 142
Insekten, 23
Insekten-
 Bestäubung, 56
 Blume, 44
 Gehirn, 125
Internet, 173
Ionen-Pumpen, 8

J

Jahres-Kalender, 67
Juvenilhormon, 89, 125

K

Kaukasus, 130
Kiefernspinner, 171
Kokon, 61
Kopf-Uhr, 69, 170
Kutikula, 77, 124

L

Larven-Diapause, 126
Lebenszyklus, 78
Lehrfilme, 182
Licht-
 Intensität, 86
 Keimer, 159
 Rezeptor, 111, 117
Linne, 18

M

Madagaskar, 4
Magnet-Kompass, 140
Mensch, 69
Metamorphose, 126
Mikroskop, 160
Mitochondrien, 128
Modell, 120
Moor, 78
Motor-Zellen, 8
multivoltine Art, 114

N

Nacht-Blüher, 45
Nahrungsangebot, 128
Nektar, 24, 58
Neuropeptiden, 100
neurosekretorische Zelle, 93,
125, 179
Neutralrot, 166

O

Objektträger, 7
Ovar, 93, 125
Ozelle, 117

P

Papillenzellen, 8
Parenchymzellen, 8
Pflanze, 172
Pflaster-Epithel, 8
Photoperiode, 126

photoperiodische Augen,
111
photoperiodischer Zähler,
111
Photoperiodismus, 67, 80
PIN, 103
Polarisations-
Muster, 34
Sternfolie, 34
polarisiertes Licht, 140
Pollen, 24, 58
Präpariermikroskop, 160
Prothorakal-Drüse, 125
Puppe, 128
Puppen-
Kokon, 100
Stadium, 128

Q

Quieszenz, 104

R

Reserve-Stoffe, 124
Rückkopplungs-Modell, 120
Rundtanz, 32

S

Saftmal, 44
Schalter, 111
Schmetterling, 24
Schmetterlingsblumen, 23
Schwänzeltanz, 32

Schwingungsdauer, 11

Selbst-Betäubung, 23

Skandinavien

Nord-, 130

Sommer-

Diapause, 109

Quartier, 147

Sonnenkompass, 137, 142

Orientierung, 34

Sorbitol, 124

Speicheldrüse, 78

Spiegel, 140

Staubblätter, 39

Stirn-Auge, 117

Sumpf, 78

T

Tag-Blüher, 45

Tageslänge, 65, 100

kritische, 114, 128

Temperatur, 14

Temperatur-Kompensation,

14

Thermoperiodismus, 67

Tiere, 171

Torfmoos, 78

Trehalase, 103

U

ultraviolettes Licht, 44

Umgebungstemperatur, 128

univoltine Arten, 114

Unterschlund-Ganglion,

100, 125

V

Vektor-Navigation, 38

Vogel-Blume, 44

Vorpuppe, 61, 78

W

Waben-Zelle, 38

Wanderungen, 144

Winter-

Diapause, 109

Quartier, 147

Z

Zeit-Sinn, 28

Namensverzeichnis

A

Abraxas miranda, 130
Acherontia atropos, 20, 164
Ackergänsedistel, 163
Ackergauchheil, 163
Ackerringelblume, 163
Ackerwinde, 162
Acronycta rumicis, 114
Admiral, 164
Amata phegea, 20
Ameisen, 144
Anagallis arvensis, 19, 163
Anguria, 42
Antheraea pernyi, 113, 119,
128
Anthericum ramosum, 163
Archilochus colubris, 46
Arctosa cinerea, 144, 172
Arenaria rubra, 163
Artemia franciscana, 107
Asclepias, 150
Autographa bractea, 20, 164

B

Bärenspinner, 114
Bärtierchen, 107
Baumwollmotte, 98, 130
Biene, 167, 171
Blattschneider-Biene, 56,
167, 171
Blaukernauge, 164
Bläuling, 164
Blutwurz, 162
Bombyx mori, 99, 113, 114,
171
Borrago officinalis, 26

C

Calendula arvensis, 19, 163
Caliphora vicina, 119
Campsis radicans, 47
Celerio euphorbiae, 20, 164
Centaureum pulchellum, 162
Cestrum nocturnum, 47, 50,
172

Chaoborus, 121, 130
Chironomidae, 78
Cichorium intybus, 19, 162,
 163
Citrus aurantium, 51, 172
 Clementine, 172
Convolvulus arvensis, 162
Convolvulus tricolor, 163
Crepis tectorum, 163

D

Dachpippau, 163
Danaus plexippus, 144, 172
Datura stramonium, 19, 162
Dendrolimus pini, 98, 171
Diatraea grandiosella, 126
Dionaea muscipula, 77
Drosophila littoralis, 130,
 135, 172

E

Enzian, 162
Epilobium angustifolium, 19,
 162
Exacum affine, 45, 166, 172

F

feuriges Käthchen, 172
 Fleischfliege, 126, 128, 172
 Fliege, 128
 Fruchtfliege, 130, 172

G

Gamlaeule, 164
Gentiana clusii, 162
Geranium daucifolium, 164
 Graslilie, 163

H

Hammerstrauch, 50, 172
Heliconius, 42
Hemerocallis flava, 163
Hoya carnosae, 50, 166, 172
 Huflattich, 162
Hyalophora cecropia, 126,
 128, 171

I

Iphiclus podalirius, 20, 164

J

Jelängerjelier, 162

K

Kaiserwinde, 161, 172
Kalanchoe, 159
Kalanchoe blossfeldiana, 3,
 172
 Kannenpflanzen, 76
 Kannenpflanzen-Mücke, 76
 Kartoffel, 88
 Kartoffelkäfer, 86, 125, 168
 Kiefernspinner, 98
 Klatschmohn, 162

Kohlweissling, 114, 126, 150,
164

Königin der Nacht, 162

Krebstiere, 139

L

Lavendel, 43

Leimkraut, 162

Lein, 162

Leptinotarsa decemlineata,
86

Ligusterschwärmer, 164

Linum perenne, 162

Locusta migratoria, 144

Lonicera caprifolium, 19,
162

Löwenzahn, 163

Luzerne, 64, 167, 172

Lycastes zygaena exulans,
164

Lysandra bellargus, 20, 164

M

Macroglossum stellatorum,
20, 164

Maiszünsler, 98, 126

Malva neglecta, 163

Malve, 163

Medicago sativa, 56, 172

Megachile rotundata, 58, 64,
167, 171

Melandrium album, 164

Mesembryanthemum barba-
tum, 163

Mesembryanthemum cristal-
linum, 163

Metriocnemus knabi, 76, 78,
171

Metriocnemus martinii, 171

Milnesium tardigradum, 107

Minois dryas, 20, 164

Mirabilis dichotoma, 19, 163

Mirabilis jalapa, 16

Monarch, 144

Monarch-Falter, 172

N

Nachtkerze, 18, 162, 163,
172

Nachtkerzenblüte, 164

Nachtnelke, 164

Narcissus, 172

Narzisse, 44, 166, 172

Nasonia vitripennis, 121,
168, 172

Nematode, 107

Nepenthes, 77

Nyctago hortensis, 163

Nymphaea alba, 19, 163

O

Odontoglossum constrictum,
51, 172

Oedipoda miniata, 130

Oenothera, 163

Oenothera biennis, 18, 21,
22, 162, 164, 172

Oenothera lamarkiana, 21

Ornithogalum umbellatum,
19, 163

Ostrinia nubilalis, 98, 126

Oulu, 130

P

Papaver rhoeas, 19, 162

Parnassia palustris, 39, 172

Pectinophora, 98, 130

Pharbitis, 16, 172

Pharbitis nil, 161

Philosamia cynthia, 113,
171

Phlox, 25

Pieris brassicae, 20, 117,
164

Pieris rapae, 126

pitcher plant, 76

Polypedilum vanderplanki,
106

Pomeranze, 51

Porzellanstock, 50, 166

Potentilla erecta, 162

Protophormia terraenovae,
119

R

Riesenseidenspinner, 113,
126, 128, 171

Rosa canina, 19, 161

Rotkehlchen-Kolibri, 46

S

Salvia pratensis, 24

Saponaria officinalis, 50,
166

Sarcophaga, 126, 128, 172

Sarracenia, 77

Schlupfwespe, 51, 121, 172

Schmetterling, 128

Schneckenklee, 56

Seerose, 163

Segelfalter, 164

Seidenpflanze, 150

Seidenspinner, 99, 171

Seifenkraut, 50, 166

Selenicereus grandiflorus,
162

Shappirio, 76

Silene nocturna, 19, 164

Silene nutans, 19, 162

Sonchus arvensis, 163

Sphagnum, 78

Sphinx ligustri, 164

Spilosoma monthastri, 20,
164

Stechapfel, 162

Stephanotis floribunda, 51,
172

Storchschnabel, 164

Stranddistel, 163

Strandflohkrebs, 137, 172

Sumpferherzblatt, 39, 166,
172

T

Taglilie, 163

Talitrus saltator, 137, 172

Taraxacum officinale, 163

Taubenschwänzchen, 164

Tausendgüldenkraut, 162

Thymian, 43

Tigermotte, 164

Totenkopfschwärmer, 164

Tragopogon pratensis, 19,
162

Tulipa, 162

Tulpe, 162

Tussilago farfara, 19, 162

U

Uferspinne, 144, 172

V

Vanessa atalanta, 20, 164

Vogelmilch, 163

W

Wachsblume, 172

Wanderheuschrecken, 144

Wegwarte, 162

Weidenröschen, 162

Widderchen, 164

Wiesenbocksbart, 162

Wildrose, 161

Winde, 163

Wunderblume, 163

Z

Zaserblume, 163

Zichorie, 163

Zuckmücke, 78, 130, 171

Zünsler, 126

