ResearchGate

See discussions, stats, and author profiles for this publication at: https://www.researchgate.net/publication/371470054

Blütenfarbmuster durch die Augen von Bienen gesehen mittels Falschfarbenfotografie Flower Colour Pattern as Seen through the Eyes of Bees by Means of False Colour Photography

Article · November 2022

CITATIONS
0

READS
242

1 author:

Klaus Lunau
Heinrich-Heine-Universität Düsseldorf
240 PUBLICATIONS **5,240** CITATIONS

SEE PROFILE

All content following this page was uploaded by Klaus Lunau on 10 June 2023.

The user has requested enhancement of the downloaded file.

Entomologie heute 33 (2022): 1-25

Blütenfarbmuster durch die Augen von Bienen gesehen mittels Falschfarbenfotografie

Flower Colour Pattern as Seen through the Eyes of Bees by Means of False Colour Photography

Klaus Lunau

Zusammenfassung: Das Farbensehen von Bienen unterscheidet sich von dem des Menschen dadurch, dass Bienen ultraviolettes Licht sehen können, aber unempfindlich für rotes Licht sind. Blumenfarben, die in Anpassung an Bienen als Bestäuber entstanden sind, sind nicht für das Farbensehen des Menschen, sondern für das der Bienen gemacht. Für Bienen ist es bei der Orientierung an Blütenfarben zunächst wichtig, Blüten aus der Entfernung zu detektieren; das geschieht farbenblind vermittelt durch einen Grünkontrast der Blütenfarbe zum Hintergrund. Erst beim Näherkommen wird der Farbkontrast zum Hintergrund wichtig für Bienen. Beim Suchen einer erlernten Blütenfarbe orientieren sich Bienen vorwiegend nach dem Farbton, beim Finden neuer Blüten orientieren sich naive Bienen angeborenermaßen nach der spektralen Reinheit. Blütenfarbmuster weisen den Bienen den Weg zur Blütenbelohnung aus Nektar oder Pollen. Farbänderungen der Blütenkrone, der Blütenmale oder der Staubgefäße enthalten Informationen über die Belohnungsmenge. Spektrofotometrische Messungen von sehr kleinen Farbmusterkomponenten, Staubgefäßen oder gar einzelnen Pollenkörnern sind wegen der geringen Größe und den ungewöhnlichen Oberflächeneigenschaften meist nicht möglich. Mittels Falschfarbenfotografie werden solche für Bienen sichtbare, für den Menschen unauffällige Blütensignale visualisiert. Bei der Falschfarbenfotografie werden Ultraviolett als Blau, Blau als Grün und Grün als Rot dargestellt und Rot verworfen, sodass ein für Menschen gut interpretierbares Bild in Falschfarben entsteht, dass alle für Bienen sichtbaren Farbkomponenten enthält, aber keine Informationen, die nicht relevant sind. Durch Falschfarbenfotografie konnte der Nachweis erbracht werden, dass für den Menschen farblich ähnliche Vogel- und Bienenblumen für Bienen gut unterscheidbar sein können, dass Glanzmuster auf Blüten als Nektarimitation dienen können, Blütenmale durch farbliche Einrahmungen für Bienen besser sichtbar sein können und dass Farb- und UV-Muster auf Blüten durch unterschiedliche Pigmente erzeugt werden.

Schlüsselwörter: Blütenfarbe, Blütenfarbmuster, Bienen, Apidae, Farbensehen

Summary: Colour vision in bees is different from that in humans, since bees are sensitive to ultraviolet light, but insensitive to red light. Flower colours that evolved in adaptation to bees as pollinators do not fit colour vision in humans rather than colour vision in bees. For bees, the detection of flowers from a distance is achieved by green contrast between flower and background colour, a colour-blind visual task. At close range the colour contrast against the background is important for bees. If searching for a learnt flower colour bees mainly orientate by means of colour hue, if searching for new flowers naïve bees innately orientate by means of spectral purity. Floral colour patterns guide bees towards the floral reward, nectar or pollen. Colour changes of floral guides or stamens provide information about the amount of reward. Spectrophotometric measurements of very small coloured structures of flowers like single pollen grains are not possible due to its small size and its rough surface properties. Using false colour photography small structures on flowers that are visible for bees can be visualized. False colour photography visualizes ultraviolet as blue, blue as green, and green as red, while red is discarded. By this means, a well interpretable false colour photo can be produced that contains all relevant colour information for bees, but no additional information. By means of false colour photography evidence could be provided that bird-pollinated and bee-

pollinated flowers might be discriminated by bees, that gloss patterns on flowers might function as nectar imitations, that framing of floral guides by contrasting colours might improve their visibility for bees, and that colour and UV patterns on flowers might be produced by different pigments.

Key words: Flower colour, flower colour pattern, bees, Apidae, colour vision

1. Einleitung

Blütenpflanzen sind zwar wesentlich älter als Bienen, doch auch die ersten Blütenbesucher konnten mit aller Wahrscheinlichkeit bereits ultraviolettes Licht sehen; UV-Tüchtigkeit ist unter blütenbesuchenden Insekten weit verbreitet (CHITTKA 1996). Blüten stellen Locksignale für Bestäuber dar. Bienenbestäubte Blüten weisen einen Grünkontrast zum Hintergrund auf, den Bienen für die Detektion der Blüten aus größerer Entfernung nutzen. Dabei handelt es sich um eine farbenblinde Reaktion, ähnlich dem Dämmerungssehen des Menschen mit den Stäbchen, die ja auch im grünen Wellenlängenbereich ihre maximale Empfindlichkeit aufweisen. Erst beim Näherkommen orientieren sich Bienen nach der Farbe von Blüten. Beim Suchen einer erlernten Blütenfarbe orientieren sich Bienen vorwiegend nach dem Farbton, während sich naive Bienen beim Suchen neuer Blüten angeborenermaßen nach der spektralen Reinheit orientieren (ROHDE et al. 2013). In der Evolution geht der Wechsel von einer Bestäubergruppe zu einer anderen oftmals mit einer Änderung der Blütenfarbe einher (TRUNSCHKE et al. 2021).

Noch vor der Landung auf einer Blüte orientieren sie sich am Farbmuster der Blüte und berühren kontrastierend gefärbte Blütenmale mit hoher spektraler Reinheit mit ihren Antennen (LUNAU 1992a), vergleichbar bienensubjektiv stark gesättigter Farben. Auf diese Weise orientieren sich Bienen in einem Gradienten zunehmender bienensubjektiver Farbsättigung und nutzen Blütenmale, um den Ort für ihre Landung auf der Blüte zu finden (LUNAU 1990).

Das Farbensehen von Bienen und Menschen unterscheidet sich vor allem dadurch, dass Bienen empfindlich für ultraviolettes Licht, aber unempfindlich für rotes Licht sind. Um zu verstehen, wie Bienen Blumenfarbmuster sehen, muss Ultraviolett als Farbkomponente berücksichtigt werden und Rot als Farbkomponente unberücksichtigt bleiben. Blütenfarbmuster in Bienensicht darzustellen, erfordert daher eine Übersetzungsarbeit. Traditionell werden neben Farbaufnahmen von Blüten UV-Aufnahmen gestellt, die mit einem ausschließlich für UV-Licht durchlässigen Filter erstellt wurden (DAUMER 1958; MEYER-ROCHOW 2019). In vielen Fällen scheinen die UV-Bilder wenig informativ, da viele Blüten in allen Teilen UV-absorbierend sind und die UV-Fotos daher ganz dunkel (LUNAU 2007). Gelingt es einem Betrachter noch, sich das Farbmuster mit dem UV-Muster überlagert zu denken, so ist das Herausrechnen der Rotkomponente schwierig, denn Reflexion von rotem Licht ist in vielen Blütenfarben enthalten, neben Rot auch in Gelb, Weiß, und Purpur. Falschfarbenfotografie in Bienensicht berücksichtigt alle für Bienen sichtbaren Farben und nur diese, um auf einem Falschfarbenfoto Ultraviolett als Blau, Blau als Grün und Grün als Rot darzustellen (LUNAU & VERHOEVEN 2018).

Ziel dieser Arbeit ist es, erste Ergebnisse der mit Falschfarbenfotografie in Bienensicht gewonnenen Erkenntnisse in einer Übersicht darzustellen. Dabei geht es auch um Strukturen und Eigenschaften von Blüten, die mit spektrofotometrischen Methoden nicht gemessen werden können. Dazu zählen sehr kleine und uneben ausgebildete Strukturen wie Pollen, Antheren, Filamentbehaarung und Blütenmale, die mit fotografischen Methoden besser darstellbar sind. Die zusätzlich gegebene Möglichkeit,

im Feld vergleichende Studien durchzuführen, führt zu interessanten Beobachtungen an kleinen Blütensignalstrukturen (Lunau et al. 2021). Blüten weisen unterschiedliche Oberflächen auf, sodass sie matt oder glänzend erscheinen können (Moyroud & Glover 2017; Wilmsen et al. 2021). Auch diese Oberflächeneigenschaften sind mit fotografischen Methoden darstellbar, wobei beispielsweise sowohl Glanz von Flüssigkeiten wie offen präsentierter Nektar, Nektarimitationen und andere glänzende Blütenoberflächen gut als solche erkennbar sind (Lunau et al. 2021). Sogar Blütenbesucher sind in Falschfarbenansicht darstellbar, wenn sie so lange stillhalten, wie der Wechsel der Filter dauert, sodass zwei Aufnahmen in derselben Position gemacht werden können. Der didaktische Vorteil der Falschfarbenfotografie gegenüber der Zusammenschau von Farb- und UV-Fotos zeigt sich beim Vergleich roter Bienen- und Vogelblumen sowie bei Blütenfarbwechseln, da dann die größere Auffälligkeit von bestimmten Blüten augenfällig wird (Lunau & Verhoeven 2018).

2. Material und Methoden

2.1. Kameraausrüstung

Für die Gewinnung von Falschfarbenaufnahmen wird eine modifizierte Kamera verwendet, bei der der weitgehend UV-undurchlässige Hochpassfilter, welcher vor dem Bildsensor verbaut ist, entfernt wurde. Stattdessen wurde ein UV-durchlässiger Schutzfilter verbaut. Diese Modifikation macht die Kamera sensibel für UV- und Infrarotlicht. Damit das UV-Licht auch bis zum Bildsensor gelangt, wird ein UV-durchlässiges Plastik- oder Quarzglas-Objektiv verwendet, da herkömmliches Glas nicht UV-durchlässig ist. Die für die Aufnahmen in dieser Studie verwendete Kameraausrüstung besteht aus einer Panasonic DMC-GH1 Kamera, einem UV-durchlässigen Quartzglas Objektiv Ultra-Achromatic-Takumar 1:4,5/85, einem UV- und IR-Sperrfilter für Farbaufnahmen, der die durch die Entnahme des Sperrfilters vorhandene Empfindlichkeit für ultraviolettes und infrarotes Licht ausgleicht, und einem nur für UV-Licht durchlässigen Filter für UV-Aufnahmen. Probeaufnahmen hatten gezeigt, dass die Verwendung von Blau-, Grün- und Rotfiltern statt der Zerlegung der Farbaufnahmen in die entsprechenden Komponenten nicht zu anderen Ergebnissen führte. Mittels eines Stativs gelingt es, die Kamera beim Wechsel des Filters in derselben Position zu halten, sodass Farbaufnahmen und UV-Aufnahmen mit demselben Bildausschnitt entstehen. Dennoch ist bei den Aufnahmen auf Windstille zu achten, da die langen Belichtungszeiten bei der UV-Aufnahme zu Unschärfe führen können. Für Farbaufnahmen und UV-Aufnahmen wird jeweils ein für diese Lichtbedingungen geltender Weißabgleich gemacht.

Am Computer werden die Aufnahmen mittels des Open-Source-Programms ImageJ zu einem Falschfarbenbild zusammengesetzt (Abb. 1). Da UV für den Menschen nicht darstellbar ist, wird die UV-Komponente als Blau, die Blaukomponente als Grün und die Grünkomponente als Rot dargestellt sowie die Rotkomponente verworfen. Eine detaillierte Anleitung findet sich bei Lunau & Verhoeven (2017). Dazu werden die Farbaufnahme und die UV-Aufnahme in ihre Komponenten zerlegt (colour < split channels) und „falsch" zusammengebaut (colour < merge channels). Bei dem verwendeten Kameramodell ist der Blau-Sensor hochempfindlich für UV-Licht, sodass diese Blaukomponente aus dem UV-Foto als Blau beim Zusammenbau des Falschfarbenfotos eingesetzt wird. Die Blaukomponente des Farbfotos wird als Grün und die Grünkomponente des Farbfotos als Rot beim Zusammenbau eingesetzt.

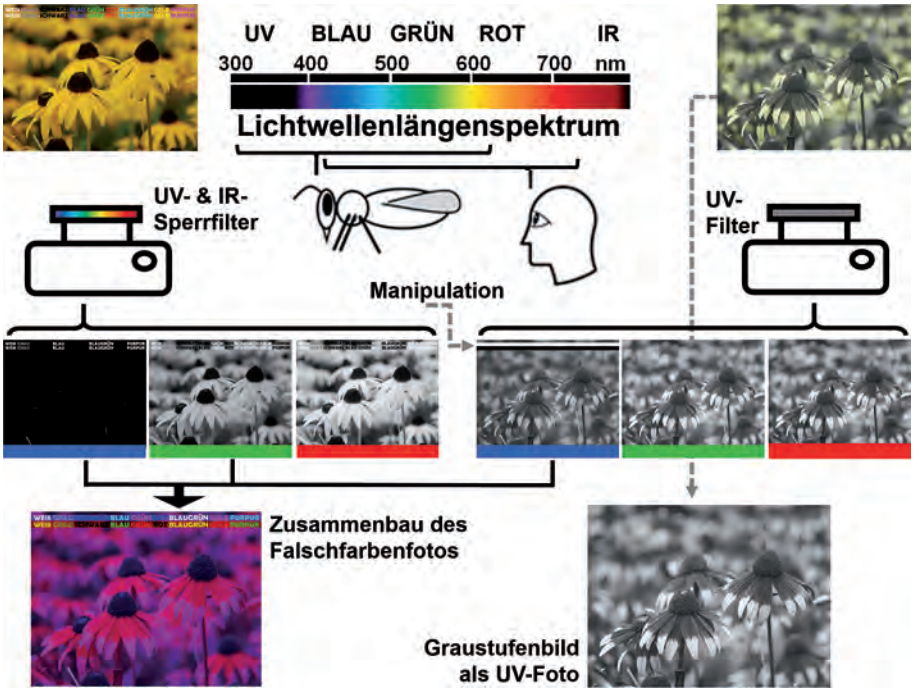

Abb. 1: Falschfarbenfotografie in Bienensicht. Farbaufnahme mit einem UV- und IR-Sperrfilter und UV-Aufnahme mit einem ausschließlich UV-durchlässigen Filter. Zerlegung beider Aufnahmen in die Blau-, Grün- und Rot-Komponenten. Zusammenbau des Falschfarbenfotos und Herstellung des UV-Fotos. Farbaufnahme und Blaukomponente wurden manipuliert, um die Farbverschiebung sichtbar zu machen; dazu wurden auf der Farbaufnahme die Namen einiger Farben in der jeweiligen Farbe eingebracht und auf der UV-Aufnahme ein weißer und ein schwarzer Balken, um die Veränderung der sichtbaren Farbe durch UV-Reflexion bzw. Absorption darzustellen.
Fig. 1: False colour photography in bee view. Colour picture taken with a UV and IR blocking filter and with an exclusively UV-transmitting filter. Splitting of both pictures into the blue, green, and red components: merging of the false colour photo and making of the UV-photo. Colour picture and blue component of the UV picture were manipulated to visualize the colour shift; for that purpose the colour names of some colours were implemented in the respective colour of the colour photo and a white and a black bar were implemented on the UV-photo to illustrate UV-reflection, resp. UV-absorption of the visible colour.

2.2. Versuchsaufbau

Die vorgestellte Kameraausrüstung ist feldgängig. Im Ergebnisteil werden Farbfotos, UV-Fotos und Falschfarbenfotos in Bienensicht von Exkursionen in die Hengduan Mountains in Yunnan/China und nach Südwest-Australien, aus dem Naturpark Beverin in Graubünden/Schweiz sowie aus der Umgebung von Düsseldorf inklusive des Botanischen Gartens der Heinrich-Heine Universität vorgestellt. Die Blendenöffnung wurde den lokalen Licht- und Windbedingungen angepasst, wobei dieselbe Blende für die Farb- und UV-Aufnahme einer Blüte verwendet wurde.

2.3. Auswahl der Blüten

Die Auswahl der einzelnen Kapitel im Ergebnis- und Diskussionsteil stellt im Überblick die bislang behandelten Bereiche der

Falschfarbenfotografie vor. Die Auswahl der Blüten für Farb-, UV- und Falschfarbenfoto erfolgte überwiegend anhand bislang unveröffentlichter Beispiele.

3. Ergebnisse und Diskussion

3.1. Didaktik der Falschfarbenfotografie in Bienensicht

Bienen können wie Menschen Farben sehen und besitzen auch drei Farbrezeptortypen, jedoch unterscheidet sich ihr Farbensehen von dem der Menschen dadurch, dass Bienen ultraviolettes Licht sehr gut sehen können, nicht jedoch rotes Licht (Lunau & Verhoeven 2017). Da Bienen Rezeptoren besitzen, die empfindlich für ultraviolettes, blaues und grünes Licht sind, werden traditionell ein Schwarz-Weiß-Foto oder Farbfoto und ein UV-Foto nebeneinander gezeigt, um die Bienensicht auf Blüten anschaulich darzustellen (Lunau 2000; Biedinger & Barthlott 1993; Biedinger & Barthlott 1993; Burr et al. 1995), wobei vom Schwarz-Weiß-Foto oder Farbfoto die Rotkomponente gedanklich abgezogen werden muss und dann die UV-Komponente gedanklich hinzugerechnet werden muss. Die Falschfarbenfotografie erlaubt die Darstellung der für Bienen sichtbaren Farbunterschiede auf einem Foto (Lunau & Verhoeven 2017). Die räumliche Auflösung wird lediglich durch die Kamera limitiert, sodass kleinste Details von Blüten, etwa Pollen oder Filamentbehaarung wie etwa bei der Schwarzen Königskerze *Verbascum nigrum*, dargestellt werden können (Abb. 2 a-c). Unmittelbar erschließt sich die Auffälligkeit eines Schneeglöckchens im Schnee (Abb. 2 d-f). Auch geringe Farbunterschiede wie bei den Punktmalen auf den Blütenblättern des Rundblättrigen Steinbrechs *Saxifraga rotundifolia* sind auf Falschfarbenfotos gut zu erkennen (Abb. 2 g-i). Die Auffälligkeit von Blüten für Bienen zeigt sich insbesondere bei dem Vergleich von roten Blüten, die von Vögeln oder von Bienen bestäubt werden. Viele rote Vogelblumen absorbieren rotes Licht wie die Rote Passionsblume *Passiflora coccinea* und reflektieren in keinem der für Bienen sichtbaren Wellenlängenbereiche, weder im UV noch im Blau oder Gelb (Abb. 2 j-l). Rote Bienenblumen wie der Rote Lein *Linum grandiflorum* dagegen reflektieren meist stark im UV und erscheinen den Bienen daher bienenultraviolett (Abb. 2 m-o). Dieses zunächst an von Kolibris bestäubten Blüten aus Südamerika festgestellte Phänomen (Lunau et al. 2011) wurde inzwischen in anderen Regionen mit anderen Vögeln als Bestäuber beobachtet (Chen et al. 2020) und durch die Blütenwahl von Bienen und Kolibris im Freiland an der farbdimorphen Art *Costus arabicus* bestätigt, wobei Kolibris keine Farbpräferenz zeigten, Bienen jedoch rote Blüten weniger oft besuchten (Bergamo et al. 2016). Es wird vermutet, dass Vogelblumen nicht von Bienen als Besuchern profitieren, sondern durch Nektardiebstahl und Pollenraub in ihrem Fortpflanzungserfolg eingeschränkt werden, da Bienen bei diesen Blüten mit den Antheren der oft langen Staubgefäße und Narben der oft langen Griffel seltener in Berührung kommen und daher weniger oft als Bestäuber fungieren (Lunau et al. 2011). Bei Blüten mit Farbwechsel färben sich Blüten oder Teile von Blüten nach der Bestäubung um (Weiss 1991) und stellen die Nektarproduktion ein. Dadurch bleibt ein Blütenstand durch seine über die vielen Blüten entstehende Signalfläche aus der Ferne attraktiv, während dem Blütenbesucher in der Nähe ehrlich nektarproduzierende Blüten durch eine bestimmte Farbe angezeigt werden (Lunau 1996 b). Wohl damit die Unterscheidung auch für unerfahrene Blütenbesucher möglich ist, sind die Farben von Nektar produzierenden Blüten auffälliger und attraktiver als die Farbe von Blüten mit eingestellter Nektarproduktion wie bei der Buchsbaumblättrigen Kreuzblume *Polygala chamaebuxus* (Abb. 2 p-r).

Damit Blüten aus der Ferne von Bienen detektiert werden können, müssen sie einen

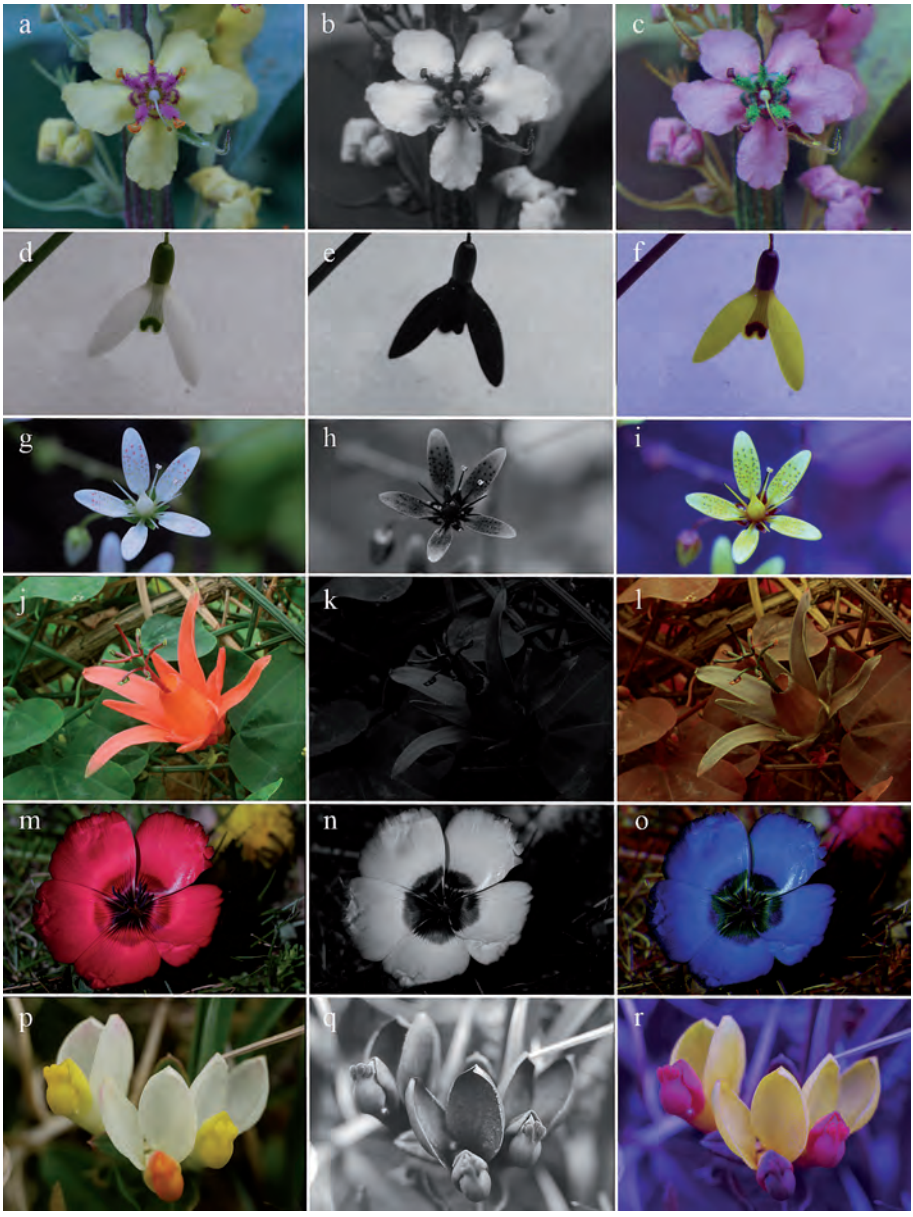

Abb. 2: Didaktik der Falschfarbenfotografie in Bienensicht. **a-c** Schwarze Königskerze *Verbascum nigrum* mit Kleinstrukturen wie Filamentbehaarung; **d-f** Schneeglöckchen *Galanthus nivalis* im Schnee; **g-h** Rundblättriger Steinbrech *Saxifraga rotundifolia* mit winzigen Blütenmalen; **j-l** ornithophile Rote Passionsblume *Passiflora coccinea*; **m-o** entomophiler Roter Lein *Linum grandiflorum*; **p-r** Farbwechsel bei der Buchsbaumblättrigen Kreuzblume *Polygala chamaebuxus*.
Fig. 2: Didactics of false colour photography in bee view. **a-c** Dark mullein mountain *Verbascum nigrum* with small structures like filamental hairs; **d-f** snowdrop *Galanthus nivalis* in the snow; **g-h** round-leaved saxifrage *Saxifraga rotundifolia* with tiny floral guides; **j-l** ornithophilous red passion flower *Passiflora coccinea*; **m-o** entomophilous red flax *Linum grandiflorum*; **p-r** colour change in the box-leaved milkwort *Polygala chamaebuxus*.

Grünkontrast aufweisen, da Bienen bei der Blütendetektion zunächst farbenblind sind und nur die Information des Grünrezeptors auswerten. Grünkontrast von Blüten gegenüber dem Hintergrund ist daher ein wichtiger Faktor bei der Blütenerkennung durch Bienen. Erst beim Näherkommen, wenn einzelne Blüten unter größerem Sehwinkel erscheinen, werten Bienen auch Farbinformationen aus (Abb. 3 a-d; Giurfa & Vorobyev 1998; Giurfa & Lehrer 2001). Die Funktion von Blau- und UV-Rezeptoren bei der Farbmustererkennung von Bienen ist nicht geklärt (Kevan et al. 2001; Horridge 2015). Es scheint für eine Biene bei der Annäherung an eine Blüte einen kritischen Sehwinkel zu geben, bei der das Farbmuster plötzlich relevant wird.

Die einheitlich gelbe und einheitlich UV-absorbierende gefärbte Gartennarzisse *Narcissus pseudonarcissus* besitzt ein für Bienen wahrnehmbares Farbmuster, das durch geringe Unterschiede in der Reflexion von blauem Licht zustande kommt (Abb. 3 e-h). Die Gartennarzisse *Narcissus pseudonarcissus* erscheint Menschen einfarbig und besitzt kein UV-Muster. Geringe Unterschiede in der Reflexion von blauem Licht erzeugen jedoch ein für Bienen sichtbares Farbmuster (Lunau 1993). Die Narzissenblüte besitzt also ein Blaumuster statt eines UV-Musters (Lunau & Verhoeven 2017).

3.2. Blütenmale

UV-Muster auf Blüten entstehen häufig durch UV-absorbierende Staubgefäße in einer UV-reflektierenden Umgebung (Heuschen et al. 2005), wie beim Silberwurz (Abb. 4 a-c) oder Stängellosen Enzian (Abb. 4 d-f). Besonders häufig und auffällig sind UV-Muster bei ganz gelben Blüten, bei denen die UV-absorbierenden Blütenmale zusätzlich zum UV-absorbierenden Zentrum auftreten können und damit seine Wirkung womöglich verbessern, wie beim Fingerkraut (Abb. 4 g-h). Bei der Sumpfschwertlilie ersetzen UV-absorbierende Blütenmale die Signalfunktion der Staubgefäße vollständig (Abb. 4j-l), die dann im Inneren der Blütenkrone geschützt werden können. Die Farbe von Kleinstrukturen auf Blüten wie Staubgefäßen, einzelne Pollenkörnern, Narbenästen und kleine Blütenmalen kann oft nicht mit spektrofotometrischen Methoden bestimmt werden, da die Strukturen entweder zu klein oder zu uneben für Messungen mit dem Reflexionsspektrofotometer. Bei Blütenmalen kann man sich noch dadurch behelfen, dass mehrere Blütenmale ausgeschnitten und für die Messung mit einem Reflexionsspektrofotometer dachziegelartig übereinander gelegt werden (Arnold et al. 2010). Pollen lässt sich mühsam per Hand aus den Blüten gewinnen und für eine Messung zusammenstellen (Lunau 1995). Das Auflösungsvermögen von modernen Digitalkameras ist dagegen ausreichend für die Erstellung von Falschfarbenfotos aus Bienensicht. Dadurch sind vergleichende Studien von Pollenfarben und Pollen imitierenden Blütensignalen möglich (Verhoeven et al. 2017). Es zeigte sich, dass viele Pollen imitierende Blütenmale mit gelber, UV-absorbierender Farbe oftmals andersfarbige Einrahmungen wie beim Blasenstrauch (Abb. 4 m-o) aufweisen, die womöglich die Auffälligkeit für Bienen steigern (Lunau et al. 2021).

Bull's Eyes werden nach dem Zentrum auf der Dartscheibe meist zentral gelegene Blütenmale genannt, die Blütenbesuchern als Führungsmale zum Nektar (nectar guides) oder Pollen (pollen guides) dienen. Eine herausragende Eigenschaft von Bull's eyes auf Blüten ist ihre UV-absorbierende Farbe, die zur UV-reflektierenden restlichen Blüte kontrastiert (Silberglied 1979). Das gilt für einfarbig gelbe Blüten wie die der Sumpfschwertlilie (Abb. 4 j-l), aber auch für Blüten, die sichtbare Farbmuster aufweisen, wie der Orientalische Blasenstrauch (Abb. 4 m-o) oder der Pyrenäen-Reiherschnabel (Abb. 4 p-r). Während bei Blüten mit verborgenem Pollen die Präsentation von Pollen imitieren-

Abb. 3: Falschfarbenphotographie in Bienensicht. **a-d** Farbfoto, UV-Foto, Grünkontrast und Falschfarbenfoto in Bienensicht einer Blumenwiese; **e-h** Farbfoto, UV-Foto, Blaukontrast und Falschfarbenfoto einer Gartennarzisse.
Fig. 3: False colour photography in bee view. **a-d** Colour photo, UV-photo, green contrast, and false colour photo in bee view of a flower meadow. **e-h** Colour photo, UV-photo, blue contrast, and false colour photo in bee view of a garden daffodil flower.

Abb. 4: UV-Muster. **a-c** Weiße Silberwurz *Dryas octopetala* mit gelbem, UV-absorbierendem Androeceum; **d-f** Stängelloser Enzian *Gentiana acaulis* mit gelbem, UV-absorbierendem Blütenmal und kon-

trastierenden schwarzen Punktmalen; **g-h** Fingerkraut *Potentilla* spec. mit gelbem, UV-absorbierendem Blütenmal; **j-l** Sumpfschwertlilie *Iris pseudacorus* mit gelbem, UV-absorbierendem Blütenmal; **m-o** Orient-Blasenstrauch *Colutea orientalis* mit gelbem, UV-absorbierendem Blütenmal; **p-r** Pyrenäen-Reiherschnabel *Erodium manescavii* mit weißem, UV-absorbierendem Blütenmal.

Fig. 4: UV-pattern. **a-c** Mountain avens *Dryas octopetala* with yellow, UV-absorbing androeceum; **d-f** stemless gentian *Gentiana acaulis* with yellow, UV-absorbing floral guide and contrasting black dot guides; **g-h** cinquefoil *Potentilla* spec. with yellow, UV-absorbing floral guide; **j-l** yellow flag *Iris pseudacorus* with yellow, UV-absorbing floral guide; **m-o** bladder senna *Colutea orientalis* with yellow, UV-absorbing floral guide; **p-r** manescau storksbill *Erodium manescavii* with white, UV-absorbing floral guide.

den Blütenmalen wie beim Orientalischen Blasenstrauch die Signalfunktion von Pollen ersetzt (OSCHE 1979, 1983; LUNAU 2000), kann beim Pyrenäen-Reiherschnabel, der offen Pollen präsentiert, davon ausgegangen werden, dass Besucher lediglich über die Menge des Pollens im Unklaren bleiben sollen. Die Tatsache, dass die meisten Blütenmale UV-absorbierend sind, lässt sich bei Schwebfliegen auf eine Präferenz für einen gelben, UV-absorbierenden Farbton bei dem Rüsselreflex zurückführen (NEIMANN et al. 2018). Bei Bienen konnte statt einer Präferenz für einen bestimmten Farbton eine Präferenz für gesättigte Farben bei der auf Blütenmale zielenden Antennenreaktion nachgewiesen werden (LUNAU et al. 1996). In diesen Fällen kann davon ausgegangen werden, dass die UV-Absorption zur Steigerung der Farbsättigung beiträgt (LUNAU et al. 1996), andere Funktionen wie den Schutz des Pollens vor reflektierter UV-Strahlung erfüllt (KOSKI & ASHMAN 2015) oder durch evolutive Zwänge wie der Beibehaltung der Pollen- und Antherenfarbe bei der Entstehung von Pollen oder Antheren imitierenden Blütenmalen bedingt ist (OSCHE 1983). Mittels Falschfarbenfotografie konnte gezeigt werden, dass es neben den bekannten und häufigen UV-Bull's Eyes auch blaue Bull's Eyes gibt (Abb. 3 h).

3.3. Polymorphismus bei Blüten

Polymorphismus bei Blüten tritt auf bei diklinen Blütenpflanzen, die eingeschlechtige, entweder männliche (staminate) oder weibliche (pistillate) Blüten besitzen, die auf einer Pflanze wie beim Kürbis *Cucurbita pepo* (Abb. 5 a-c) oder bei der Mistel *Viscum album* (Abb. 5 d-f) oder bei zweihäusigen Arten wie den Weiden der Gattung *Salix* (DÖTTERL et al. 2014; Abb. 5 g-i) sogar auf verschiedenen Pflanzen blühen. Um Bestäubung durch Tiere zu gewährleisten, müssen diese Blüten sich so ähnlich sein, dass Bestäuber beide Morphen beim blütensteten Fouragieren besuchen. Da zumindest bei einigen Arten männliche Blüten ihren Fortpflanzungserfolg durch die Übertragung von Pollen auf viele Blütenbesucher steigern können, während weibliche Blüten mit wenigen Besuchen bereits genügend Pollen zur Befruchtung aller Samenanlagen bekommen können, sollten zur Verbesserung des Bestäubungserfolges männliche Blüten vor den weiblichen Blüten besucht werden und attraktiver sein als weibliche (SCHRÖDER & LUNAU 2001). Die Ähnlichkeit von männlichen und weiblichen Blüten lässt sich mit Falschfarbenfotos aufzeigen. Auffällig ist, dass die höhere Attraktivität von männlichen Blüten wohl nicht über attraktivere Färbung, sondern über die Blütengröße erreicht wird wie beispielsweise bei der Roten Zaunrübe (DELF et al. 1996; SCHRÖDER & LUNAU 2001). Bei heterostylen Arten wie den Primeln können Unterschiede in der Blütenfärbung beobachtet werden (ERRERA 1905), wodurch die langgriffeligen Blüten möglicherweise die Lockwirkung der Antheren von den kurzgriffeligen Blüten kompensieren. Es handelt sich dabei um die Häufigkeit des Auftretens von Blütenmalen: Orangefarbene Blütenmale treten bei 77 % der langgriffeligen Blüten der Echten Schlüsselblume *Primula veris*, aber nur bei 54 % der kurzgriffeligen Blüten auf (Abb. 5 j-l; LUNAU 1996a). Gezielter Pollenfluss von männlichen zu weiblichen Blüten konnte bei der Roten Zaunrübe *Bryonia dioica* durch den Zeitpunkt des Aufblühens am frühen Morgen beobachtet werden, wobei Bienen sogar die Knospen von männlichen Blüten öffneten, um den Pollen zu sammeln (SCHRÖDER & LUNAU 2001). Beim heterostylen Blutweiderich *Lythrum salicaria* treten sogar drei Morphen auf, die sich in der Länge der Griffel und Staubgefäße unterscheiden (Abb. 5 m-o), wobei jede Morphe zehn Staubgefäße in zwei Längen aufweist und der Griffel die jeweils übrige Etage besetzt. Während die kurzen und mittellangen Staubgefäße gelben, UV-absorbierenden Pollen besitzen, haben die langen Staubgefäße

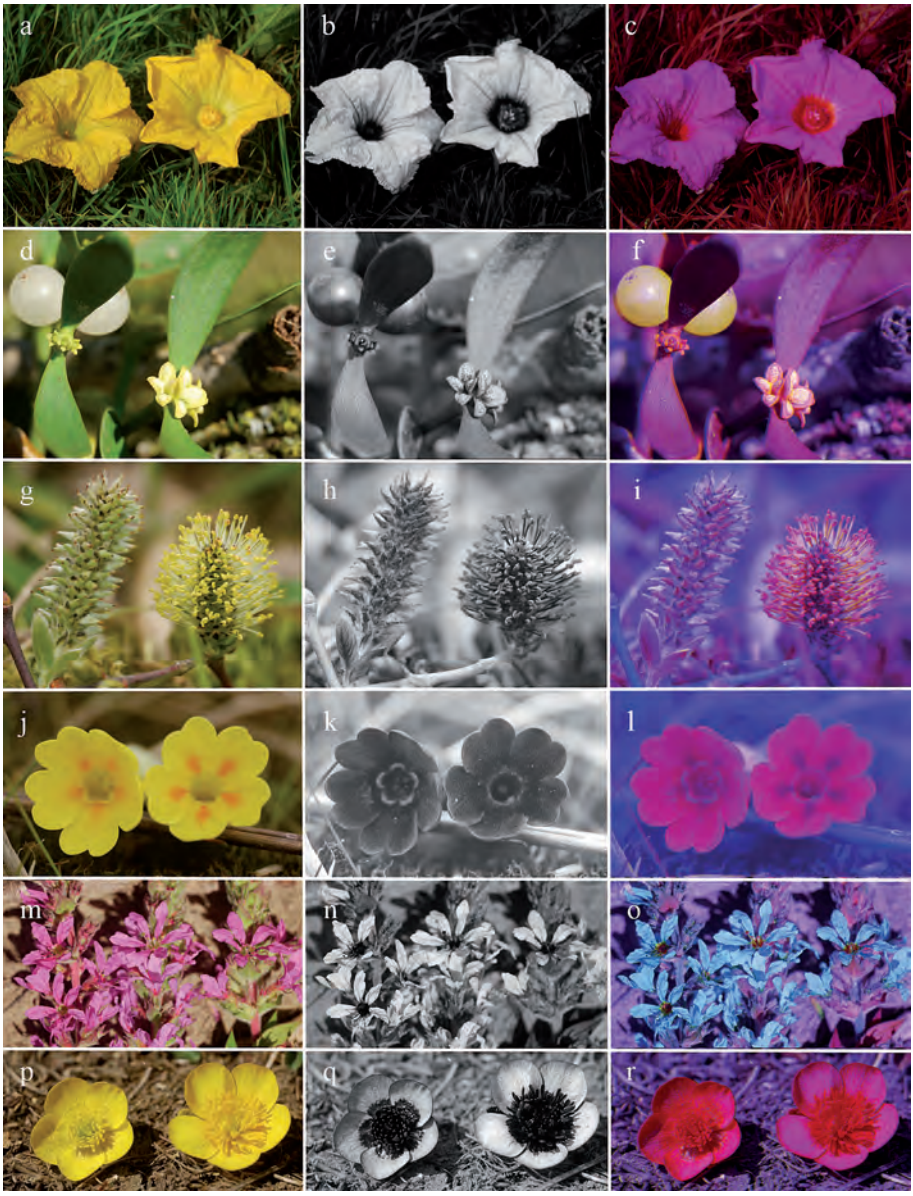

Abb. 5: Polymorphismus bei Blüten. **a-c** monözischer Kürbis *Cucurbita pepo* **d-f)** monözische Mistel *Viscum album*; **g-h** diözische Weide *Salix* spec.; **j-l** Distylie bei der Schlüsselblume *Primula veris*; **m-o** Tristylie beim Blutweidereich *Lythrum salicaria*; **p-r** Blühstadien beim Hahnenfuß *Ranunculus* spec.
Fig. 5: Floral polymorphisms. **a-c** monoecious pumpkin *Cucurbita pepo* **d-f)** monoecious mistletoe *Viscum album*; **g-h** dioecious willow *Salix* spec.; **j-l** distylous cowslip *Primula veris*; **m-o** tristylous purple loosestrife *Lythrum salicaria*; **p-r** flowering stages at buttercup *Ranunculus* spec..

grünen Pollen. Lunau (1996 a) interpretiert den Pollenfarbdimorphismus dahingehend, dass so eine Signalstandardisierung aller drei Morphen erreicht wird, denn alle drei Morphen besitzen ein auffälliges, gelbes und UV-absorbierendes Blütenzentrum,

entweder aus kurzen oder mittellangen oder kurzen und mittellangen Staubgefäßen mit jeweils gelbem Pollen, während die langen Staubgefäße mit grünem Pollen unauffällig vor dem Hintergrund grüner Blätter erscheinen. Die Signalstandardisierung der drei Morphen erschwert es den Bienen, eine Morphe bevorzugt aufzusuchen, was ihnen für das Pollensammeln gelegen käme (WOLFE & BARRETT 1987; LUNAU 1996 a), jedoch für den Fortpflanzungserfolg des Blutweiderichs ungünstig wäre, da nur Pollen von den jeweils anderen Morphen zur Befruchtung beiträgt (DARWIN 1877). In ähnlicher Weise können wohl auch Farbmuster zur Signalstandardisierung von Blühstadien zwittriger Blüten beitragen, wenn etwa beim Hahnenfuß *Ranunculus* spec. (Abb. 5 p-r) junge und ältere Blüten sich an der Lage der Staubgefäße und Pollenmenge unterscheiden, jedoch ein Farbmuster diese Unterschiede kaschiert.

3.4. Weiße Blütenfarbmorphen

Mit den Bull's Eyes in Zusammenhang steht die Beobachtung, dass UV-Muster auf Blüten unabhängig von anderen Pigmenten gebildet werden, denn bei weißen Mutanten sonst andersfarbiger Blüten konnten dieselben UV-Muster wie auf den normal gefärbten Blüten nachgewiesen werden.
Farbige Blüten einer Art sind meist sehr ähnlich in der Farbe (TRUNSCHKE et al. 2021), doch gelegentlich finden sich weiße Farbmorphen, denen die farbigen Pigmente der Blüten zu fehlen scheinen. UV-Aufnahmen solcher weißer Blütenfarbmorphen zeigen, dass ein eventuell vorhandenes UV-Muster auch bei den weißen Blütenfarbmorphen gleichartig ausgebildet ist. Dieses Phänomen wird hier gezeigt am Ackervergissmeinnicht *Myosotis arvensis,* an der Purpurblütigen Königskerze *Verbascum foeniceum*, an *Roscoea schneideriana*, *Tibetia yunnanensis* und *Bletilla striata* (Abb. 6). Ursache könnte sein, dass das UV-Muster unabhängig vom Farbmuster durch UV-absorbierende flavonoide Pigmente entsteht, die bei weißen Blütenfarben häufig vorkommen (NARBONA et al. 2021). Die Frage, warum weiße Blütenmorphen weniger oft besucht werden als die dominante farbige Morphe, könnte an der Vermeidung der seltenen Morphe durch lernfähige Bienen liegen oder daran, dass das Blütenmal auf der weißen Morphe schlechter zu finden ist und so die Bearbeitungszeit einzelner weißer Blüten steigt (WASER & PRICE 1985). Der Kontrast zum Hintergrund, ein wichtiger Faktor bei der Detektion von Blüten, könnte ebenfalls verändert sein, zumal manche Studien über die Präferenz von farbigen und weißen Blütenmorphen vor künstlichem Hintergrund durchgeführt wurden (WASER & PRICE 1985; RUSSELL et al. 2017).

3.5. Besondere Blütenfarben

Die Feldgängigkeit der Falschfarbenfotografie erlaubt es, eine große Anzahl von Blüten zu untersuchen. Dabei fallen gelegentlich außergewöhnliche Blütenfarben auf. Ultraviolette Blüten sind selten (BISCHOFF et al. 2013). Besonders selten finden sich ultraviolette Blüten, die auch für den Menschen unscheinbar sind, wie der Braune Storchschnabel *Geranium faeum* mit dunklen, für Bienen ultravioletten Blüten (Abb. 7 a-c).
Beim rot blühenden Klatschmohn *Papaver rhoeas* (Abb. 7 d-f) ist gut dokumentiert, dass die Blüten im ostmediterranem Raum rot und UV-absorbierend sind und von Rosenkäfern aus der Unterfamilie Glaphyridae, die die Blüten als Rendezvouzplätze nutzen, bestäubt werden. Im westmediterranen Bereich kommen diese Käfer nicht vor und die Klatschmohnblüten haben eine zusätzliche Reflexion im UV-Bereich entwickelt (MARTÍNEZ-HARMS et al. 2012). Dadurch wurde der Wechsel von Käfer- auf Bienenbestäubung von den für Bienen schwarzen Blüten im ostmediterranen Raum zu den für Bienen ultravioletten Blüten

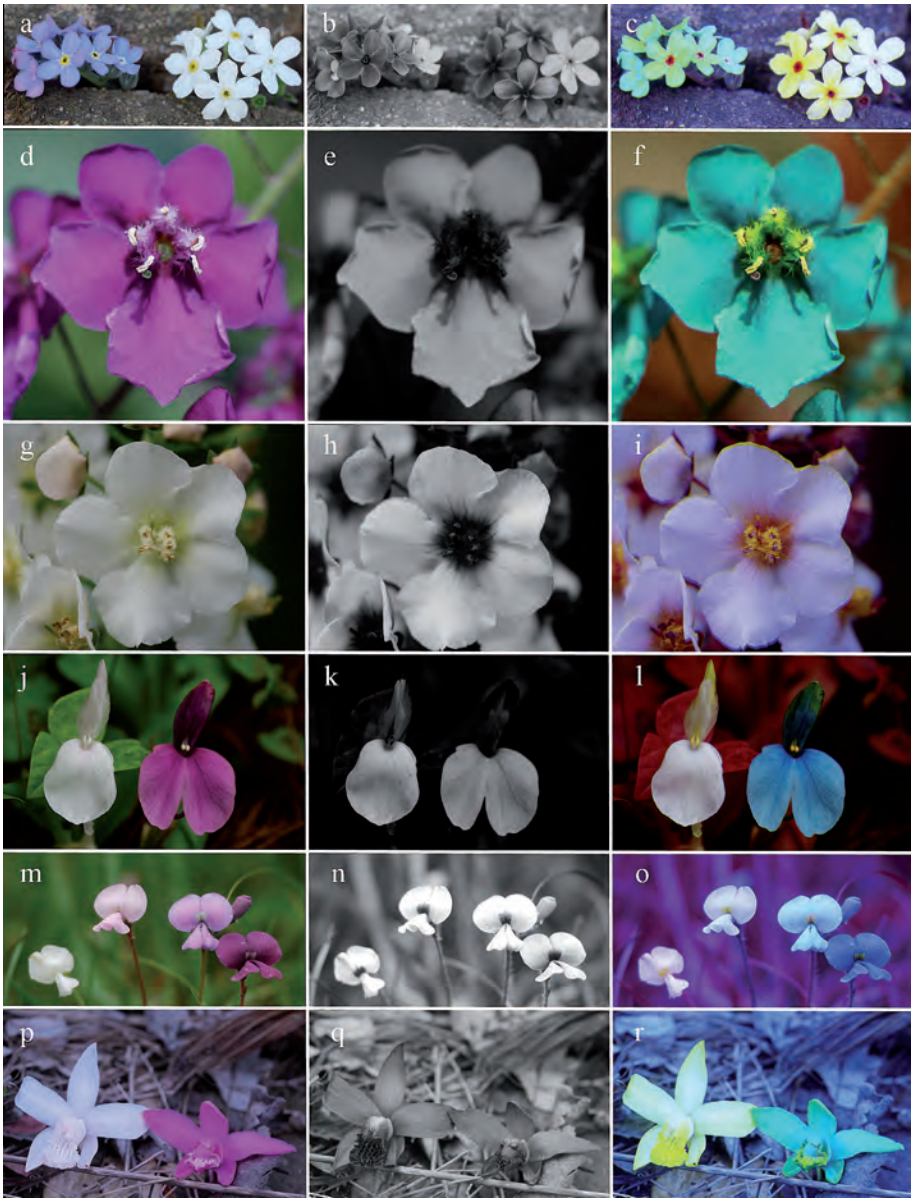

Abb. 6: UV-Muster auf weißen Blütenmorphen. **a-***c* Ackervergissmeinnicht *Myosotis arvensis*; **d-i** Purpurblütige Königskerze *Verbascum phoeniceum*; **j-l** *Roscoea schneideriana*; **m-o** *Tibetia yunnanensis*; **p-r** *Bletilla striata*.
Fig. 6: UV-patterns of white flowers. **a-c** Field forget-me-not *Myosotis arvensis*; **d-i** purple mullein *Verbascum phoeniceum*; **j-l** *Roscoea schneideriana*; **m-o** *Tibetia yunnanensis*; **p-r** *Bletilla striata*.

im westmediterranen Bereich unterstützt (Martínez-Harms et a. 2020). Eine ganze Reihe von käferbestäubten Blütenpflanzen im ostmediterranen Raum besitzen ähnliche rote Blüten mit schwarzen Zentren (Dafni et al. 1990).

Weiße Blüten, die UV-reflektieren, erscheinen Bienen in einer unattraktiven, bienen-

subjektiv ungesättigten Farbe. Solche Blüten finden sich unter den Kolibri-bestäubten Blüten (LUNAU et al. 2011), aber auch in der einheimischen Flora wie bei der Großen Sternmiere *Stellaria holostea* mit für Menschen weißen, aber auch für Bienen weißen Blüten (Abb. 7 g-i). Viel häufiger absorbieren weiße Blüten ultraviolettes Licht wie bei der Seerose *Nymphaea* spec., sodass die weißen Blüten den Bienen in einer gesättigten bienenblaugrünen Farbe erscheinen, die auf dem Falschfarbenfoto gelb erscheint (Abb. 7 j-m). Das Krainer Tollkraut *Scopolia carniolica* mit für Bienen ultravioletten, für Mensch dunkelvioletten Blüten (Abb. 7 m-o) ist vor allem für seine teils giftigen Inhaltsstoffe bekannt (FATUR et al. 2021). Die dem Blütenbesucher nicht zugewandten Seiten von Blüten sind meist etwas blasser gefärbt, können jedoch wie beim Johanniskraut *Hypericum perforatum* auch Farbmuster auf der den Blütenbesuchern abgewandten Seite der Blütenblätter aufweisen, deren Funktion noch unbekannt ist (Abb. 7 m-o; GRONQUIST et al. 2001).

3.6. Glänzende Strukturen auf Blüten

Glänzende Strukturen auf Blüten werden selten untersucht, wohl weil sie insgesamt selten auftreten und weil der Glanz auf Blüten winkelabhängig ist. Dadurch ist Blütenglanz mit gängigen reflexionspektrofotometrischen Methoden nur schwer zu erfassen. Glanz entsteht durch Totalreflexion des Lichts an glatten Oberflächen und ist am stärksten im Glanzwinkel wahrnehmbar, bei dem der Einstrahlungswinkel einer Lichtquelle, meist der Sonne, zur Oberfläche des Blütenblattes dem Blinkwinkel gleicht. Blütenblätter als wichtigste Signalstrukturen besitzen meist konisch geformte Zellen der Epidermis, die für die Benetzbarkeit, die Emission von Blütenduftstoffen, die Absorption von Wärme und für die Griffigkeit für gelandete Blütenbesucher verantwortlich sind (VAN DER KOOI et al. 2017; WILMSEN et al. 2021). Durch die konisch gewölbten Epidermiszellen ist der Bereich des Glanzwinkels sehr klein; bei flachen Epidermiszellen dagegen kann die gesamte Oberfläche bei geeignetem Winkel glänzen.

Mit Hilfe der Falschfarbenfotografie in Bienensicht wurde entdeckt, dass freiliegender Nektar ebenso glänzt wie Protuberanzen oder glatte Teilflächen von Blütenblättern, die wohl Nektarglanz imitieren (LUNAU et al. 2020). Die Nektar imitierenden Flächen sind oft dunkel oder absorbieren zumindest ultraviolettes Licht, sodass ein für Bienen gut wahrnehmbarer Farbkontrast entsteht. Beispiele für glänzende Blütenblätter sind die Flamingoblume *Anthurium* spec. (Abb. 8 a-c) und die Silberdistel *Carlina acaulis* (Abb. 8 d-f), glänzende UV-absorbierende Blütenzentren findet sich beim Hahnenfuß *Ranunculus* spec. (Abb. 8 g-h; VAN DER KOOI et al. 2017).

Flüssigkeiten besitzen naturgemäß eine glänzende Oberfläche wie auch offen angebotener Nektar. Offen präsentierter Nektar beim Christusdorn *Euphorbia milli* zeigt vergleichbare Reflexionseigenschaften (Abb. 8 j-l). Obwohl lange vermutet wurde, dass Glanz von Nektar und anderen Strukturen auf Blüten wie beispielsweise den Staminodien vom Sumpfherzblatt *Parnassia palustris* eine anlockende Wirkung auf Blütenbesucher haben (DAUMANN 1932, 1935; KUGLER 1951;VOGEL 1993), fehlen nach wie vor überzeugende Verhaltensexperimente mit Blütenbesuchern zur Lockwirkung von Nektarglanz und Nektarmimikry (LUNAU et al. 2020).

Glanz ist auf weißen Blüten für das menschliche Auge schwer zu erkennen, da der Farb- und Helligkeitsunterschied zwischen glänzenden und nicht glänzenden Stellen relativ klein ist. Dagegen glänzen glatte dunkle, vor allem schwarze Flächen für das menschliche Auge merklich, da nur die glänzenden Stellen weiß erscheinen und gut gegen die ebenfalls dunklen bzw. schwarzen, nicht glänzenden Flächen kontrastieren. Beispiele dafür sind die Gartentulpe *Tulipa*

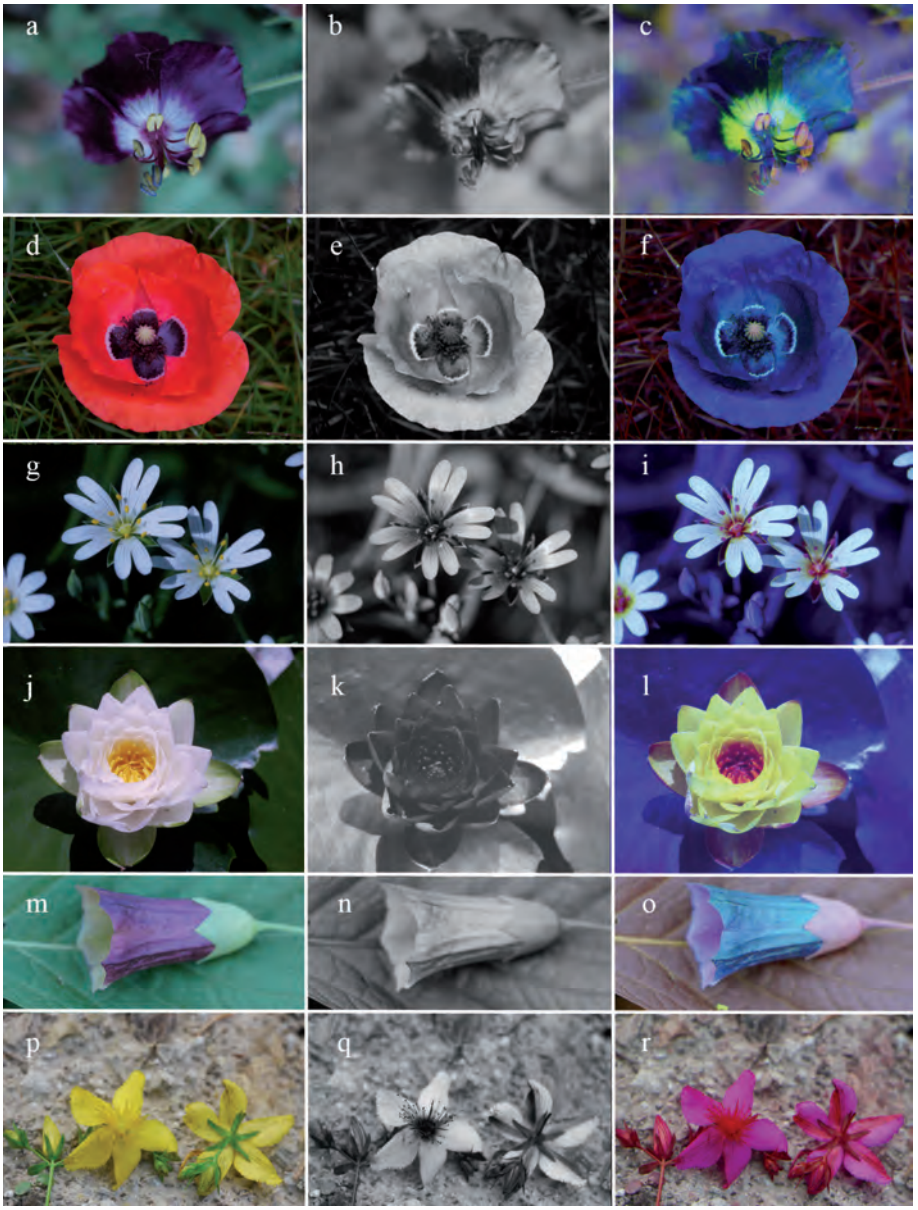

Abb. 7: Spezielle Blütenfarben. **a-c** Brauner Storchschnabel *Geranium phaeum* mit dunklen, für Bienen ultravioletten Blüten; **d-f** Klatschmohn *Papaver rhoeas* mit roten, für Bienen ultravioletten Blüten und schwarz-weißen Blütenmalen; **g-h** Große Sternmiere *Stellaria holostea* mit weißen, für Bienen weißen Blüten; **j-l** Seerose *Nymphaea* spec. mit weißen, für Bienen blaugrünen Blüten; **m-o** Krainer Tollkraut *Scopolia carniolica* mit für Bienen ultravioletten Blüten; **p-r** Echtes Johanneskraut *Hypericum perforatum*.
Fig. 7: Special flower colours. **a-c** Dusky cranesbill *Geranium phaeum* with dark, for bees ultraviolet flowers; **d-f** red poppy *Papaver rhoeas* with red, for bees ultraviolet flowers and black-and-white floral guides; **g-h** greater stitchwort *Stellaria holostea* with white, for bees white flowers; **j-l** waterlily *Nymphaea* spec. with white, for bees bluegreen flowers; **m-o** *Scopolia carniolica* with bee-ultraviolet flowers; **p-r** St. John's wort *Hypericum perforatum*.

Abb. 8: Glänzende Strukturen auf Blüten. **a-c** Glanz auf der Spatha der Flamingoblume *Anthurium* spec.; **d-f** Strahlenblüten mit Glanz bei der Silberdistel *Carlina acaulis*; **g-h** Petalenglanz bei Hahnenfuß *Ranunculus* spec.; **j-l** glänzender Nektar auf Christusdorn *Euphorbia milli*; **m-o** Gartentulpe *Tulipa* spec. mit glänzendem dunklem Zentrum; **p-r** Stundenblume *Hibiscus trionum* mit glänzendem dunklem Zentrum.

Fig. 8: Glossy structures on flowers. **a-c** Gloss on the spathe of the flamingo flower *Anthurium* spec.; **d-f** Ray florets with gloss at the silver thistle *Carlina acaulis*; **g-h** petal gloss at the buttercup *Ranunculus* spec.; **j-l** glossy nectar on the crown of thorns *Euphorbia milli*; **m-o** garden tulip *Tulipa* spec. with glossy dark center; **p-r** flower-of-an-hour *Hibiscus trionum* with glossy dark center.

spec. (Abb. 8 m-o) und die Stundenblume *Hibiscus trionum* (Abb. 8 p-r).

3.7. Total UV-absorbierende Blüten

Viele Blüten besitzen UV-Muster, die von Bienen als Blütenmale zum Auffinden der Blütenbelohnung genutzt werden können. Da zumindest die Staubgefäße und der Pollen meist UV-Licht absorbieren, entstehen die vorgestellten UV-Muster meist durch UV-reflektierende Blütenblätter. Gar nicht selten finden sich auch komplett UV-Licht absorbierende Blüten, die also kein UV-Muster aufweisen. Wohl weil der Beleg für eine komplett UV-Licht absorbierende Blüte mittels einer UV-Aufnahme nur einfarbig schwarze Flächen zeigt, sind solche Nachweise in der Literatur eher selten (Lunau 2007). Einige Beispiele für komplett UV-Licht absorbierende Blüten können über die Falschfarbenfotografie die für Bienen entstehenden Farbmuster sichtbar machen. Die Dreifarbige Gartenwinde *Convolvulus tricolor* (Abb. 9 a-c) besitzt trotz kompletter UV-Absorption auch für Bienen ein dreiteiliges Farbmuster, das auch durch spektrale Reflexionsmessungen bekannt ist (Lunau 1992 b). Der Märzenbecher *Leucojum vernum* besitzt hängende weiße Blüten mit gelben Blütenmalen (Lunau 1993), die auf der Außenseite der Petalen präsentiert werden (Abb. 9 d-f). Komplett UV-absorbierende Blüten ohne für Bienen sichtbare Blütenmale finden sich interessanterweise auf gelben von Vögeln bestäubten Blüten; es wird vermutet, dass Bienen beim Auffinden der Blütenbelohnung Schwierigkeiten haben durch das fehlende Farbmuster (Papiorek et al. 2016).

Die Ackerbohne *Vicia faber* ist trotz durchgängiger UV-Absorption für eine Biene mehrfarbig (Abb. 9 g-h). Das schwarze Blütenmal ist ein wichtiges Signal für Blütenbesucher, seine Ausprägung reagiert auf Herbivorie (simuliert durch Behandlung mit Jasmonsäure nach Hoffmeister & Junker 2017). Die Zwerg-Iris *Iris reticulata* ‚Katherine Hodgkin' besitzt auffällig bunte Blüten, die im UV jedoch einfarbig dunkel erscheinen. Dennoch entsteht ein komplexes Farbmuster wie das Falschfarbenfoto in Bienensicht zeigt (Abb. 9 j-l).

Der Gelbe Krokus *Crocus flavus* (Abb. 9 m-o) besitzt wie fast alle Krokusse kein UV-Muster (Lunau et al. 2016). Während blaue oder weiße Krokusse auch ohne UV-Muster ein für Bienen sichtbares Farbmuster aufweisen, erscheinen gelbblühende Krokusse Bienen bienenschwarz und ohne jegliches Farbmuster, da auch die Narbenäste und Staubgefäße gelb und UV-absorbierend sind. Lunau et al. (2016) vermuten, dass die blauen und weißen Krokusblüten sehr lange und farblich kontrastierende Griffel besitzen, um Bienen einen Landeplatz zuzuweisen. Dadurch würden die Blüten potenziell mit Pollen aus anderen Blüten bestäubt, noch bevor sich die Bienen mit dem der Blüte eigenen Pollen beladen haben. Tatsächlich scheinen gelbe Krokusse nicht auf die Ausweisung einer farblich kontrastierenden Narbe als Landebahn zu setzen, da gelbe Krokusse signifikant kürzere Griffel als blaue und weiße Krokusse besitzen (Lunau et al. 2016).

Wie viele weiße Blüten ist auch die Blüte des Alpenfettkrauts *Pinguicula alpina* UV-absorbierend (Kevan et al. 1996; Abb. 9 p-r).

3.8. Spinnen und Insekten im UV

UV-Aufnahmen von lebenden Insekten sind wegen der Mobilität der Insekten selten. In einigen Fällen jedoch verharrten Insekten lang genug regungslos, sodass eine Farbaufnahme und eine UV-Aufnahme aus demselben Blickwinkel möglich waren, aus denen Falschfarbenfotos in Bienensicht erstellt werden konnten. Sie zeigen die Tarnung einer weißen Krabbenspinne *Misumena vatia* (Weigel 1942) mit ihrer Beute, *Polygonia c-album*, auf einer weißen Blüte (Abb. 10 a-c). *Misumena-vatia*-Weibchen können die

Abb. 9: UV-schwarze Blüten. **a-c** Dreifarbige Gartenwinde *Convolvulus tricolor* mit dreifarbiger Krone; **d-f** Märzenbecher *Leucojum vernum* mit gelben Blütenmalen auf der Außenseite der weißen Petalen; **g-h** Schwarz-weiße Blüte der Ackerbohne *Vicia faber*; **j-l** Zwerg-Iris *Iris reticulata* ‚Katherine Hodgkin'; **m-o** Gelber Krokus *Crocus flavus* ohne UV-Muster; **p-r** Alpenfettkraut *Pinguicula alpina*.
Fig. 9: UV-black flowers. **a-c** Dwarf morning-glory *Convolvulus tricolor* with three-coloured crown; **d-f** spring snowflake *Leucojum vernum* with yellow floral guides on the outside of white petals; **g-h** black-and-white flower of the faba bean *Vicia faber*; **j-l** orchid-iris *Iris reticulata* 'Katherine Hodgkin'; **m-o** yellow crocus *Crocus flavus* without UV-pattern; **p-r** alpine butterwort *Pinguicula alpina*.

Körperfarbe zwischen Weiß und Gelb wechseln (WEIGEL 1942; DEFRIZE et al. 2010) und wählen sorgfältig die Blüten für die Einnahme der Lauerposition aus (GRECO & KEVAN

1994). Die UV-Komponente scheint bei Krabbenspinnen eine Rolle dabei zu spielen, ob die Farbe der Krabbenspinne eher der Tarnung vor Raubfeinden oder Beutetieren oder gar der Anlockung von Beutetieren dient (Heiling et al. 2003; Herberstein & Gawryszewski 2013).

Das Farbmuster auf den Flügeln des Großen Kohlweißlings *Pieris brassicae* (Abb. 10 d-f) spielt möglicherweise als sexualdimorphes Merkmal wie bei verwandten Arten in der Balz eine Rolle (Obara 1970), wobei auch saisonale Unterschiede im UV von Bedeutung sind (Obara et al. 2008). Die Flügel des Bläulings *Polyommatus coridon* (Abb. 9 g-i) haben möglicherweise ebenfalls bei der Partnerwahl eine Bedeutung. Eine mögliche Bedeutung des UV-Musters wurde bei *Polyommatus icarus* untersucht. Der Hauhechelbläuling *Polyommatus icarus* orientiert sich bei der Partnerwahl in beiden Geschlechtern nach den Flügelfarbmustern potenzieller Paarungspartner. Dabei kommt den Flügelschuppen mit den hellen Farbflecken eine besondere Bedeutung zu, denn die Pigmente der weißen Schuppen stammen aus den Futterpflanzen der Raupen. Diese flavonoiden Pigmente absorbieren ultraviolettes Licht in Abhängigkeit von der Menge bestimmter flavonoidhaltiger Futterpflanzen wie dem Hornklee *Lotus corniculatus*, die die Raupen gefressen haben (Burghardt et al. 2000). Die Färbung dient also als visueller Indikator für die physiologischen Voraussetzungen, mit diesen giftigen Futterpflanzen umzugehen und spielt bei der Partnerwahl eine entscheidende Rolle (Knüttel & Fiedler 2001). Es gibt mehrere Belege dafür, dass die Flügelfärbung von Schmetterlingen insbesondere im UV einen Indikator von Umweltbedingungen darstellt (Meyer-Rochow & Järvilehto 1997), sexualdimorph ausgebildet ist (Eguchi & Meyer-Rochow 1983) oder sich bei nahe verwandten Arten drastisch unterscheidet und also bei der Partnererkennung eine Rolle spielt (Meyer-Rochow 1991; Stella et al. 2018).

Die auch für UV-tüchtige Insekten wahrnehmbaren Farbmuster bei Raupen des Jakobskrautbärs *Tyria jacobaeae* (Abb. 10 j-l) sind vermutlich Warnsignale für Vögel, die die über das Jakobskreuzkraut als einzige Futterpflanze aufgenommene, sehr giftige Pyrrolizidinalkaloide meiden (Macel 2011). Der Eichenwidderbock *Plagionotus arcuatus* besitzt das typische schwarz-gelbe Streifenmuster (Abb. 10 m-o), das das häufigste Warnsignal beispielsweise bei Wespen, aber auch das häufigste imitierte Warnsignal darstellt (Lunau 2011). Das für UV-tüchtige, aber rot-insensitive Insekten nicht wahrnehmbare Farbmuster beim Zweipunktmarienkäfer *Adalia bipunctata* (Abb. 10 p-r) und der Gemeinen Feuerwanze *Pyrrhocoris apterus* (Abb. 6 s-u) könnte als Beleg gewertet werden, dass die Signalempfänger dieser Warnsignale rottüchtige Tiere sein müssen. Die UV-Reflexion der Goldfliege *Lucilia* spec. (Abb. 10 v-x) ist stärker als die vom Blattgrün, sodass diese grünen Fliegen vor den Hintergrund grüner Blätter für UV-tüchtige Tiere gut zu erkennen sind.

4. Ausblick

Der Wunsch, die Umwelt mit den Augen von Tieren zu sehen, haben schon Meyer-Rochow & Eguchi (1983) zu ihrer Arbeit ‚Flügelfarben, wie sie die Falter sehen' und Daumer (1958) zu seiner Arbeit ‚Blumenfarben, wie sie die Bienen sehen' bewegt. Falschfarbenfotografie hat sich als eine geeignete Methode erwiesen, um im Feld Blütenfarbmuster zu untersuchen. Vorteile gegenüber der genaueren Reflexionsspektrofotometrie liegen darin, dass die Blüten nicht gepflückt werden müssen und dass die Farbe sehr kleiner Blütenstrukturen wie Staubgefäße, Blütenmale oder Pollen erfasst werden können. Während die hier gezeigten Falschfarbenaufnahmen allenfalls als semiquantitative Reflexionsmessungen in ausgewählten Wellenlängenbereichen betrachtet werden können, ist zu erwarten, dass

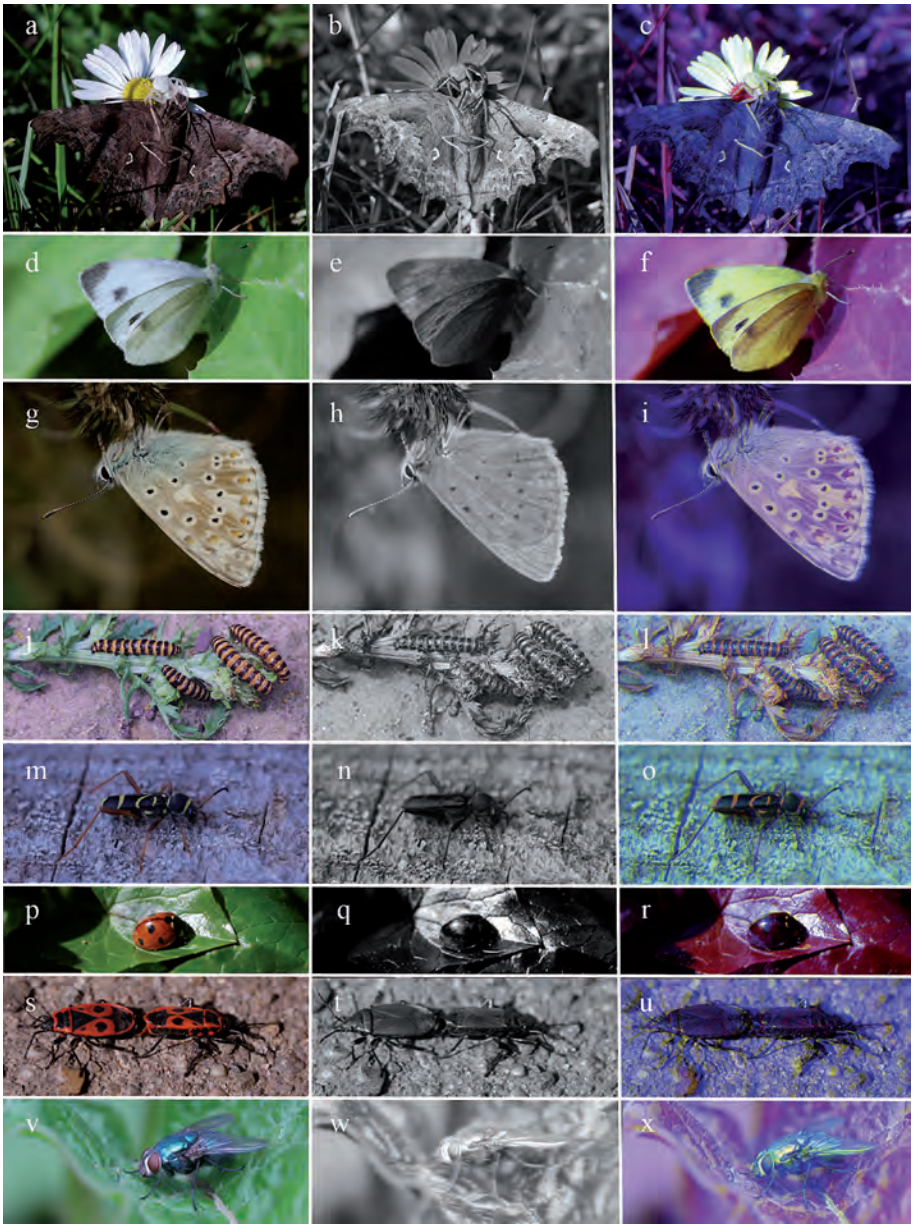

Abb. 10: Insekten und Spinnen in Bienensicht. **a-c** Krabbenspinne *Misumena vatia* mit *Polygonia c-album*; **d-f** Großer Kohlweißling *Pieris brassicae*; **g-h** Silbergrüner Bläuling *Polyommatus coridon*; **j-l** Raupen des Jakobskrautbärs *Tyria jacobaeae*; **m-o** Eichenwidderbock *Plagionotus arcuatus*; **p-r** Zweipunktmarienkäfer *Adalia bipunctata*; **s-u** Gemeine Feuerwanze *Pyrrhocoris apterus*; **v-x** Goldfliege *Lucilia* spec.

Fig. 10: Insects and spiders in bee view. **a-c** Crab spider *Misumena vatia* with *Polygonia c-album*; **d-f** cabbage butterfly *Pieris brassicae*; **g-h** chalkhill blue *Polyommatus coridon*; **j-l** caterpillars of the cinnabar moth *Tyria jacobaeae*; **m-o** clyte horrible *Plagionotus arcuatus*; **p-r** two-spotted lady beetle *Adalia bipunctata*; **s-u** red fire bug *Pyrrhocoris apterus*; **v-x** green bottle fly *Lucilia* spec.

zukünftig auch quantitativ auswertbare Farbaufnahmen möglich werden (Garcia et al. 2014). Noch nicht ausgeschöpft scheinen die Möglichkeiten, die Änderungen von blütenbesuchersubjektiven Farben in Abhängigkeit von der Ausrichtung der Blüten zur Sonne und des Anflugwinkels des Blütenbesuchers mittels Falschfarbenfotografie zu untersuchen (Lunau et al. 2020), denn Messungen von Glanz und Schillern auf Blüten waren bislang messtechnisch schwer zu erfassen (Whitney et al. 2012, 2016; van der Kooi et al. 2017). Auch die Auswirkungen glänzender Blütenoberflächen auf Blütenbesucher sind noch nicht verstanden (Papiorek et al. 2014; Lunau 2016). Die gezeigte Auswahl von Blüten unterschiedlicher Farbe für den Menschen, mit und ohne UV-Reflexion sowie mit und ohne UV-Muster, zeigt, dass die bienensubjektive Blütenfärbung zwar von der UV-Reflexion abhängig ist, jedoch unabhängig von der UV-Reflexion auffällige und kontrastierende Blütenfarben und Farbmuster gebildet werden können.

In Räumen ohne UV-Lichtanteil könnten mit einer UV-Taschenlampe ebenfalls Falschfarbenfotos erstellt werden. Als nachteilig erweisen sich windige Umweltbedingungen, die durch ein Festsetzen der zu fotografierenden Blüte oder Aufnahmen in einer windgeschützten Umgebung einer gepflückten Blüte kompensiert werden können.

Didaktisch wertvoll ist die Darstellung eines Blütenfarbmusters auf einem Foto, auch wenn es sich um eine in Falschfarben kodierte Aufnahme handelt. In diesem Falschfarbenfoto sind viele Details des Farbmusters erhalten, deren Farbe sich mit einem Reflexionsspektrofotometer nicht ermitteln lässt. Auf den Falschfarbenfotos darstellbar sind auch Unterschiede in den Farben, die durch Licht und Schatten entstehen sowie glänzende Blütenteile einschließlich Nektar (Lunau et al. 2020).

Die UV-Fotos von Spinnen und Insekten geben zusammen mit den Falschfarbenfotos Hinweise auf den Adressaten der Farbsignale. Viele Warnsignale bei Insekten bestehen aus auffälligen Farbmustern, die an Vögel als insektenfressende Prädatoren gerichtet sind (Lunau 2011). Die Farbmuster auf den Flügeln von Schmetterlingen besitzen Funktionen als Warnsignal für Prädatoren, dienen der Tarnung vor Prädatoren und der innerartlichen Kommunikation (Lunau 2011). Die Färbung von auf Blüten lauernden Krabbenspinnen dürfte auf Blütenbesucher als potenzielle Beutetiere zielen (Lunau 2011), sodass das Falschfarbenfoto in Bienensicht hier aussagekräftig ist.

Die Entwicklung der UV-Fotografie und Falschfarbenfotografie wurde sicherlich durch die Einführung der Digitalfotografie erleichtert, die eine Prüfung des aufgenommenen Fotos auf dem Display der Kamera sofort nach der Aufnahme erlaubt. Die durch elektronische Supplemente möglichen geringeren Kosten zur Veröffentlichung von Farbaufnahmen und Falschfarbenaufnahmen erleichtern die Publikation größerer Datenmengen.

Danksagung

Mein Dank geht an alle Personen, die mir Zugang zu Blüten für diese Studie ermöglicht oder mich begleitet haben, Daniela Scaccabarozzi und Kingsley Dixon aus Perth, Zong-Xin Ren und Hong Wang vom Institut für Botanik in Kunming, Lilian Würth im Naturpark Beverin in der Schweiz, Sabine Etges, Andreas Fischbach und Heinz Diehl vom Botanischen Garten der Heinrich-Heine Universität Düsseldorf.

Literatur

Arnold, S.E.J., Faruq, S., Savolainen, V., McOwan, P.W., & Chittka, L. (2010): FReD: The Floral Reflectance Database – A Web Portal for Analyses of Flower Colour. PLoS ONE 5(12): e14287.

Bergamo, P.J., Rech, A.R., Brito, V.L.G., & Sazima, M. (2016): Flower colour and visita-

tion rates of *Costus arabicus* support the "bee avoidance" hypothesis for red-reflecting hummingbird-pollinated flowers. Functional Ecology 30: 710-720.

BIEDINGER, N., & BARTHLOTT, W. (1993): Untersuchungen zur Ultraviolettreflexion von Angiospermenblüten. I Monocotyledonae. Tropische und Subtropische Pflanzenwelt 86: 1-122.

BISCHOFF, M., LORD, J.M., ROBERTSON, A.W., & DYER, A.G. (2013): Hymenopteran pollinators as agents of selection on flower colour in the New Zealand mountains: salient chromatic signals enhance flower discrimination. New Zealand Journal of Botany 51: 181-193.

BURGHARDT, F., KNÜTTEL, H., BECKER, M., & FIEDLER, K. (2000): Flavonoid wing pigments increase attractiveness of female common blue (*Polyommatus icarus*) butterflies to mate-searching males. Naturwissenschaften 87: 304-307.

BURR, B., & BARTHLOTT, W. (1993): Untersuchungen zur Ultraviolettreflexion von Angiospermenblüten II. Magnoliidae, Ranunculidae, Hamamelididae, Caryophyllidae, Rosidae. Tropische und Subtropische Pflanzenwelt 87: 1-193.

BURR, B., ROSEN, D., & BARTHLOTT, W. (1995): Untersuchungen zur Ultraviolettreflexion von Angiospermenblüten III. Dilleniidae und Asteridae s.l. Tropische und Subtropische Pflanzenwelt 93: 1-185.

CHEN, Z., NIU, Y., LIU, C.-Q., & SUN, H. (2010): Red flowers differ in shades between pollination systems and across continents. Annals of Botany 126: 837-848.

CHITTKA, L. (1996): Does bee color vision predate the evolution of flower color? Naturwissenschaften 83: 136-138.

DAFNI, A., BERNHARDT, P., SHMIDA, A., IVRI, Y., GREENBAUM, S., O'TOOLE, CH., & LOSITO, L. (1990): Red bowl-shaped flowers: convergence for beetle pollination in the mediterranean region. Israel Journal of Plant Sciences 39: 81-92.

DARWIN, C. R. (1877): The different forms of flowers on plants of the same species. London: John Murray.

DAUMANN, E. (1932): Über die „Scheinnektarien" von *Parnassia palustris* und anderer Blütenarten. Ein Beitrag zur experimentellen Blütenökologie. Jahrbücher für Wissenschaftliche Botanik 77: 104-149.

DAUMANN, E. (1935): Über die Bestäubungsökologie der *Parnassia*-Blüte II. Jahrbücher für Wissenschaftliche Botanik 81: 707-717.

DAUMER, K. (1958): Blumenfarben, wie sie die Bienen sehen. Zeitschrift für vergleichende Physiologie 41: 49-110.

DEFRIZE, J., THÉRY, M., & CASAS, J. (2010): Background colour matching by a crab spider in the field: a community sensory ecology perspective. Journal of Experimental Biology 213: 1425-1435.

DELPH, L. F., GALLOWAY, L. F., & STANTON, M. L. (1996): Sexual dimorphism in flower size. The American Naturalist 148: 299-320.

DÖTTERL, S., GLÜCK, U., JÜRGENS, A., WOODRING, J., & AAS, G. (2014): Floral reward, advertisment and attractiveness to honey bees in dioecious *Salix caprea*. PloS One, 9: e93421.

EGUCHI, E., & MEYER-ROCHOW, V.B. (1983): Ultraviolet photography of 43 species of Lepidoptera representing ten families. Annotationes zoologicae Japonenses 56: 10-18.

ERRERA, L. (1905): Sur les characteres heterostyliques secondaires des primeveres. Recueil de l'institut botanique Leo Errera 6: 223-255.

FATUR, K., RAVNIKAR, M., KREFT, S. (2021): *Scopolia carniolica* var. *hladnikiana*: Alkaloidal analysis and potential taxonomical implications. Plants 10: 1643.

GARCIA, J.E., GREENTREE, A.D., SHRESTHA, M., DORIN, A., & DYER, A.G. (2014): Flower colours through the lens: Quantitative measurement with visible and ultraviolet digital photography. PLoS ONE 9(5): e96646.

GIURFA, M., & LEHRER, M. (2001): Honeybee vision and floral displays: from detection to close-up. Pp. 61-82 in: CHITTKA, L., & THOMSON, J.D. (eds): Cognitive Ecology of Pollination. Cambridge University Press, Cambridge.

GIURFA, M., & VOROBYEV, M. (1998): The angular range of achromatic target detection by honey bees. Journal of Comparative Physiology A 183: 101-110.

GRECO, C.F., & KEVAN, P.G. (1994): Contrasting patch choosing by anthophilous ambush predators: vegetation and floral cues for decisions by a crab spider (*Misumena vatia*) and males and females of an ambush bug (*Phymata americsana*). Canadian Journal of Zoology. 72: 1583-1588.

GRONQUIST, M.R., BEZZERIDES, A., ATTYGALLE, A.B., MEINWALD, J., EISNER, M., & EISNER, T.

(2001): Attractive and defensive functions of the ultraviolet pigments of a flower (*Hypericum calycinum*). Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A. 98: 13745-13750.

Heiling, A.M., Herberstein, M.E., & Chittka, L. (2003): Pollinator attraction: crab-spiders manipulate flower signals. Nature 421: 334.

Herberstein, M.E., & Gawryszewski, F.M. (2013): UV and Camouflage in Crab Spiders (Thomisidae). Pp. 349-359 in: Nentwig, W. (ed.): Spider Ecophysiology. Springer, Berlin, Heidelberg.

Heuschen, B., Gumbert, A., & Lunau, K. (2005): A generalised mimicry system involving angiosperm flower colour, pollen and bumblebees' innate colour preferences. Plant Systematics and Evolution 252: 121-137.

Hoffmeister, M., & Junker, R.R. (2017): Herbivory-induced changes in the olfactory and visual display of flowers and extrafloral nectaries affect pollinator behavior. Evolutionary Ecology 31: 269-284.

Horridge, A. (2015): How bees discriminate a pattern of two colours from its mirror image. PLoS ONE 10: e0116224.

Kevan, P.G., Chittka, L., & Dyer, A.G. (2001): Limits to the salience of ultraviolet: lessons from colour vision in bees and birds. Journal of Experimantal Biology 204: 2571-2580.

Kevan, K., Giurfa, M., & Chittka, L. (1996): Why are there so many and so few white flowers? Trends in Plant Science 1: 280-284.

Koski, M., & Ashman, T.-L.R. (2015): Floral pigmentation patterns provide an example of Gloger's rule in plants. Nature Plants 1: 14007.

Knüttel, H., & Fiedler, K. (2001): Host-plant-derived variation in ultraviolet wing patterns influences mate selection by male butterflies. Journal of Experimental Biology 204: 2447-2459.

Kugler, H. (1951): Blütenökologische Untersuchungen mit Goldfliegen (Lucilien). Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft 64: 327-341.

Lunau, K. (1990): Colour saturation triggers innate reactions to flower signals: flower dummy experiments with bumblebees. Journal of Comparative Physiology A 166: 827-834.

Lunau, K. (1992a): Innate recognition of flowers by bumble bees: orientation of antennae to visual stamen signals. Canadian Journal of Zoology 70: 2139-2144.

Lunau, K. (1992b): A new interpretation of flower guide colouration: absorption of ultraviolet light enhances colour saturation. Plant Systematics and Evolution 183: 51-65.

Lunau, K. (1993): Interspecific diversity and uniformity of flower colour patterns as cues for learned discrimination and innate detection of flowers. Experientia 49: 1002-1010.

Lunau, K. (1995): Notes on the colour of pollen. Plant Systematics and Evolution 198: 235-252.

Lunau, K. (1996a) Signalling function of floral colour patterns for insect flower visitors. Zoologischer Anzeiger 235: 11-30.

Lunau, K. (1996b): Unidirectionality of floral colour changes. Plant Systematics and Evolution 200: 125-140.

Lunau, K. (2000): The ecology and evolution of visual pollen signals. Plant Systematics and Evolution 222: 89-111.

Lunau, K. (2007): Stamens and mimic stamens as components of floral colour patterns. Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie 127: 13-41.

Lunau, K. (2011): Warnen, Tarnen, Täuschen. Mimikry und Nachahmung bei Pflanze, Tier und Mensch. Wissenschaftliche Buchgesellschaft, Darmstadt.

Lunau, K. (2016): Flower colour: How bumblebees handle colours with perceptually changing hues. Current Biology 26: R229-R246.

Lunau, K., Konzmann, S., Bossems, J., & Harpke, D. (2016): A matter of contrast: Yellow flower colour constrains style length in *Crocus* species. PLoS ONE 11(4): e0154728.

Lunau, K., Papiorek, S., Eltz, T., & Sazima, M. (2011): Avoidance of achromatic colours by bees provides a private niche for hummingbirds. Journal of Experimental Biology 214: 1607-1612.

Lunau, K., Ren, Z.-X., Fan, X.-Q., Trunschke, J., Pyke, G.H., & Wang, H. (2020): Nectar mimicry – a new phenomenon. Scientific Reports 10: 7039

Lunau, K., Scaccabarozzi, D., Willing, L., & Dixon, K. (2021): A bee's eye view of remarkable floral colour patterns in the Southwest Australian biodiversity hotspot revealed by false colour photography. Annals of Botany: 128: 821–834.

Lunau, K., & Verhoeven, C. (2017): Wie Bienen Blumen sehen – Falschfarbenaufnahmen

von Blüten. Biologie in unserer Zeit 47: 120-127.

LUNAU, K., WACHT, S., & CHITTKA, L. (1996): Colour choices of naive bumble bees and their implications for colour perception. Journal of Comparative Physiology A 178: 477-489.

MACEL, M. (2011): Attract and deter: a dual role for pyrrolizidine alkaloids in plant-insect interactions. Phytochemistry Review 10: 75-82.

MARTÍNEZ-HARMS, J., HADAR, R., MÁRQUEZ, N., MENZEL, R., SHMIDA, A., STAVENGA, D.G., & VOROBYEV, M. (2020): Enhanced UV-Reflection Facilitated a Shift in the Pollination System of the Red Poppy, *Papaver rhoeas* (Papaveraceae). Plants 9: 927.

MARTÍNEZ-HARMS, J., VOROBYEV, M., SCHORN J., SHMIDA, A., KEASAR, T., HOMBERG, U., SCHMELING, F., & MENZEL, R. (2012): Evidence of red sensitive photoreceptors in *Pygopleurus israelitus* (Glaphyridae: Coleoptera) and its implications for beetle pollination in the southeast Mediterranean. Journal of Comparative Physiology A 198: 451-463.

MEYER-ROCHOW, V.B. (1991): Differences in ultraviolet wing patterns in the New Zealand lycaenid butterflies *Lycaena salustius*, *L. rauparaha*, and *L. feredayi* as a likely isolating mechanism. Journal of the Royal Society of New Zealand 21: 169-177.

MEYER-ROCHOW, V.B. (2019): Eyes and vision of the bumblebee: a brief review on how bumblebees detect and perceive flowers. Journal of Apiculture 34: 107-115.

MEYER-ROCHOW, V.B., & EGUCHI, E. (1983): 'Fluegelfarben wie sie die Falter sehen' – a study of UV- and other colour patterns in Lepidoptera. Annotationes zoologicae Japonenses 56: 85-99.

MEYER-ROCHOW, V.B., & JÄRVILEHTO, M. (1997): UV-colours in *Pieris napi* from northern and southern Finland: Arctic females are the brightest! Naturwissenschaften, 84: 165-168.

MOYROUD, E., & GLOVER, B.J. (2017): The physics of pollinator attraction. New Phytologist 216: 350-354.

NARBONA, E., DEL VALLE, J.C., ARISTA, M., BUIDE, M.L., & ORTIZ, P.L. (2021): Major flower pigments originate different colour signals to pollinators. Frontiers in Ecology and Evolution 9: 743850.

NEIMANN, A., AN, L., ALGORA, H., & LUNAU, K. (2018): The yellow specialist: Colour preferences and colour learning of the hoverfly *Eristalis tenax*. Entomologie heute 30: 27-44.

OBARA, Y. (1970): Studies on the mating behavior of the White Cabbage Butterfly, *Pieris rapae crucivora* Boisduval. Zeitschrift für vergleichende Physiologie 69: 99-116.

OBARA, Y., OZAWA, G., FUKANO, Y., WATANABE, K., & SATOH, T. (2008): Mate preference in males of the cabbage butterfly, *Pieris rapae crucivora*, changes seasonally with the change in female UV color. Zoological Science 25: 1-5.

OSCHE, G. (1979): Zur Evolution optischer Signale bei Blütenpflanzen. Biologie in unserer Zeit 9: 161-170.

OSCHE, G. (1983): Optische Signale in der Coevolution von Pflanze und Tier. Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft 96: 1-27.

PAPIOREK, S., JUNKER, R.R., ALVES-DOS-SANTOSM I., MELO, G.A.R., AMARAL-NETO, L.P., SAZIMA, M., WOLOWSKI, M., FREITAS, L., & LUNAU, K. (2016): Bees, birds and yellow flowers: Pollinator-dependent convergent evolution of UV-patterns. Plant Biology 18: 46-55.

PAPIOREK, S., JUNKER, R.R., & LUNAU, K. (2014): Gloss, colour and grip: Multifunctional epidermal cell shapes in bee- and bird-pollinated flowers. PLoS ONE 9(11): e112013

ROHDE, K., PAPIOREK, S., & LUNAU, K. (2013): Bumblebees (*Bombus terrestris*) and honeybees (*Apis mellifera*) prefer similar colours of higher spectral purity over trained colours. Journal of Comparative Physiology A 199: 197-210.

RUSSELL, A.L., NEWMAN, C.R., & PAPAJ, D.R. (2017): White flowers finish last: pollen-foraging bumble bees show biased learning in a floral color polymorphism. Evolutionary Ecology 31: 173-191.

SCHRÖDER, S., & LUNAU, K. (2001): Die oligolektische Sandbiene *Andrena florea* und die Rote Zaunrübe *Bryoia dioica* – Schnittstelle zweier spezialisierter Fortpflanzungssysteme. Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für allgemeine und angewandte Entomologie 13: 529-533.

SILBERGLIED, R.E. (1979): Communication in the ultraviolet. Annual Review of Ecology and Systematics 10: 373-398.

STELLA, D., PECHÁČEK, P., MEYER-ROCHOW, V.B., & KLEISNER, K. (2018): UV reflectance is associated with environmental conditions in Palaearctic *Pieris napi* (Lepidoptera: Pieridae). Insect Science 25: 508-518

Trunschke, J., Lunau, K., Ren, Z.-X., Pyke, G.H., & Wang, H. (2021) Flower color evolution and the evidence of pollinator-mediated selection. Frontiers in Plant Science 12: 617851.

van der Kooi, C.J., Elzenga, J.T., Dijksterhuis, J., & Stavenga, D.G. (2017): Functional optics of glossy buttercup flowers. Journal of the Royal Society Interface 14: 20160933.

Verhoeven, C., Ren, Z.X., & Lunau, K. (2018): False colour photography: a novel digital approach to visualize the bee view of flowers. Journal of Pollination Ecology 23: 102-118.

Vogel, S. (1993): Betrug bei Pflanzen: Die Täuschblumen. Abhandlungen der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Klasse/Akademie der Wissenschaften und der Literatur in Mainz 1: 1-48.

Waser, N.M., & Price, M.V. (1985): The effect of nectar guides on pollinator preference: experimental studies with a montane herb. Oecologia 67: 121-126.

Weigel, G. (1942): Färbung und Farbwechsel der Krabbenspinne *Misumena vatia* (L.). Zeitschrift für Vergleichende Physiologie. 29: 195-248.

Weiss, M.R. (1991): Floral colour changes as cues for pollinators. Nature 354: 227-229.

Whitney, H.M., Rands, S.A., Elton, N.J., & Ellis, A.G. (2012): A technique for measuring petal gloss, with examples from the Namaqualand flora. PLoS One 7: e29476

Whitney, H.M., Reed, A., Rands, S.A., Chittka, L., & Glover, B.J. (2016): Flower iridescence increases object detection in the insect visual system without compromising object identity. Current Biology 26: 802-808.

Wilmsen, S., Dyer, A.G., & Lunau, K. (2021): Flower cell surfaces and colour signal consistency influence free-flying bumblebee choices. Journal of Pollination Ecology 28: 108-126.

Wolfe, L.M., & Barrett, S.C.H. (1987): Pollinator foraging behaviour and pollen collection on the floral morphs of tristylous *Pontederia cordata* L. Oecologia 74: 347-351.

Prof. Dr. Klaus Lunau
Institut für Sinnesökologie
Heinrich-Heine Universität Düsseldorf
Universitätsstr.1
D-40225 Düsseldorf
E-Mail: Klaus.Lunau@hhu.de