

I.

ZEITGEMÄSSE ZIELE UND METHODEN
FÜR DAS STUDIUM DER
ÖKOLOGISCHEN WECHSELBEZIEHUNGEN.

Die meisten Menschen, welche sich mit der Frage der Wechselbeziehungen zwischen Tieren und Pflanzen beschäftigen, sind gewohnt, diese stets in eine Verbindung mit einem Nutzen oder Schaden zu bringen, der dadurch einem der beiden Organismen erwachsen soll. Dies ist darin begründet, daß die Ökologie in den meisten Fällen als eine Wissenschaft aufgefaßt wird, deren Hauptziel — im Gegensatz zu dem der Physiologie — die Feststellung finaler Beziehungen zwischen Gestalten und Geschehnissen an den Organismen wäre. Es sollte dadurch der „tiefere Sinn“ des Beobachteten erfaßt werden,¹⁾ und dieser sei in der „Zweckmäßigkeit“ des Lebensganzen gelegen. Zweckmäßig sei alles das, was der Erhaltung des Einzelwesens oder der Art nützlich sei. Dabei bezeichnet man bald das Leben überhaupt als zweckmäßig, bald aber nur einzelne Teile der Gesamterscheinung. Mit der Frage nach der Nützlichkeit und Schädlichkeit hat sich die Naturwissenschaft aber einer Betrachtungsweise ergeben, die das gesamte Leben in der Natur nach dem Gesichtspunkte des Geschäftes, nach dem Profit untersucht. Da das menschliche Treiben in allen seinen Teilen ja nur Dinge zeigt, die auch sonst in der belebten Natur, wenn auch in anderen Formen, auftreten, mag diese geschäftlich urteilende Betrachtungsweise eine gewisse grundsätzliche Berechtigung haben. Allein die Durchführung einer solchen Betrachtungsweise, wenn sie mit vorurteilsfreier logischer Schärfe geschieht, zeigt sofort, daß sie kein brauchbares Ergebnis zeitigen kann. Schon innerhalb des menschlichen Lebens ist die Frage nach der Nützlichkeit keine einfach zu beantwortende. Wenn auch mir eine bestimmte Lebensweise erstrebenswert und nützlich erscheint, so würden sich doch zahllose Menschen sehr dagegen sträuben, die gleiche Lebensweise für sich als nützlich zu bezeichnen. Und hier kommt uns bei der Feststellung des Nützlichen noch das sprachliche Mitteilungsvermögen unter Menschen sehr zustatten. Wenn ein Tier von einem anderen gefressen wird, so ist dieser Vorgang dem einen Tiere nützlich, dem anderen schädlich. Solche Fälle zeitigen keine Meinungsverschiedenheit. Aber meist unüberwindbar werden die Schwierigkeiten, wenn die Frage aufgeworfen wird: Ist eine gerade vorliegende Lebensäußerung nützlicher als eine bestimmte andere, unter den gleichen Umständen ebenfalls mögliche? Und gerade auf solche Unterschiede in der Nützlichkeit und Schädlichkeit kommt

¹⁾ Ausdrucksweise nach Neger, Biologie der Pflanzen auf experimenteller Grundlage (Stuttgart 1913), S. 10.

es ja beim „Überleben des Passendsten“ wesentlich an. Einen Ausweg aus diesen Schwierigkeiten gibt dann oft die Antwort: „Es geht so, es ginge aber auch anders.“¹⁾

Gleichbedeutend mit der Frage nach der Nützlichkeit und Schädlichkeit ist die Frage nach dem Kampf ums Dasein. Nachdem diesem „Kampfe“ Schöpferkraft in der Umbildung der Organismen zugeschrieben worden war, fand man nicht genug daran, alle Erscheinungen in der Außenwelt eines Organismus als Teile des Kampfes ums Dasein zu betrachten, sondern man sah auch in der gegenseitigen Beeinflussung innerer Teile des lebenden Körpers den Kampf verwirklicht. Diese maßlose Übertreibung eines einzigen der zahlreichen Faktoren hat wohl mit Weismann sein Ende gefunden. Und so zeigen sich jetzt immer mehr die Anschauungen, daß in der Natur im allgemeinen nicht jene Dürftigkeit und Bedrängnis herrscht, deren Folge der Kampf aller gegen alle sein sollte. Auch die so viel gepriesene Sparsamkeit im Haushalt der Organismen ist für den unvorbildeten Beobachter nicht die Beherrscherin des Lebensgeschehens, sondern man findet eher in vielen Bereichen der lebenden Natur großen Überfluß und wahrhafte Vergeudung von Material und Kraft — gemessen an der durchschnittlichen Dürftigkeit der Lebenshaltung des Menschen im sozialen Verbande.²⁾

Bei der Auswirkung des darwinistischen Glaubenssatzes in die Ökologie kamen natürlich oft die unglaublichsten, gesuchtesten Deutungen der Nützlichkeit eines Organs oder einer Organäußerung vor. Gegen diese Ungereimtheiten führt Goebel schon seit Jahren einen heftigen Kampf in der ihm eigenen, oft scharfen Tonart. Sein Buch über die Entfaltungsbewegungen räumt nun wieder gründlich mit einigen solchen Anschauungen auf und betont aufs stärkste die „Nutzlosigkeit“ zahlreicher früher als „nützlich“ bezeichneter Entfaltungsbewegungen. Dieses Werk Goebels gehört durch die lebhaft kritische Behandlung so vieler wichtiger Probleme der Pflanzenökologie zu den erfreulichsten Erscheinungen der biologischen Literatur der letzten Jahre; es wird durch die zahllosen Anregungen, die es zu geben vermag; der kritischen Weiterentwicklung der Biologie einen bedeutenden Anstoß geben. Neben der Wegschaffung unbrauchbarer Denkergebnisse bewirkt Goebels Gedankengang besonders durch die starke Betonung des „Prinzips der Ausnutzung“ eine zeitgemäße Förderung unserer Bemühungen um die Erforschung der lebenden Natur. Durch dieses „Prinzip“ wird betont, daß die Organismen ihre Organe gebrauchen, weil sie sie besitzen

¹⁾ Satz aus: Goebel, K., Die Entfaltungsbewegungen der Pflanzen und deren teleologische Deutung (Jena 1920), S. 5 Anm.

²⁾ Darauf hat schon im Jahre 1886 Friedrich Nietzsche aufmerksam gemacht. Er sagte dies mit den Worten: „In der Natur herrscht nicht die Notlage, sondern der Überfluß, die Verschwendung, sogar bis ins Unsinnige. Der Kampf ums Dasein ist nur eine Ausnahme...“ (Die fröhliche Wissenschaft, Aphorismus 349.)

und weil ihnen auch die zu ihrem Gebrauch nötigen sonstigen Eigenschaften (Fähigkeiten) zukommen. Dabei müssen wir berücksichtigen, daß beim Gebrauch die Organe mancherlei Veränderungen erfahren. Die meisten Organe werden vom Beginn des Gebrauches an fortlaufend abgenützt, die einen mit einer mehr oder weniger vollständigen Erneuerung, andere ohne eine solche. Diese Erscheinungen werden in der Ökologie meist stillschweigend übergegangen. Bei anderen Organen bewirkt der Gebrauch zunächst eine fortschreitende Förderung des Organs und dessen Leistungen, und von solchen wird immer mit viel Nachdruck gesprochen, wenn es sich darum handelt, „schlagende Beweise“ für die Zweckmäßigkeit in der lebenden Natur zu bringen. Nach und nach verfallen aber auch solche Organe den Folgen der Abnützung und ihre anfänglichen Auswirkungen verschwinden schließlich aus dem Lebensgetriebe des Organismus. Die Abnützung der Organe ist eben ein Teil der unvermeidlichen Abnützung des Organismus durch sein Dasein.

Im Anschlusse daran sei hier noch auf die Auseinandersetzung über das Wesen der Ökologie eingegangen, die Tschulok in seinem ausgezeichneten Buche über das System der Biologie gegeben hat.¹⁾ Es wird dort von der ökologischen Betrachtungsweise (dem vierten seiner Gesichtspunkte, nach denen er die Erforschung der Lebewesen betrieben haben will) gesagt, daß nach ihr die „Beziehungen derselben zueinander und zur anorganischen Natur“ untersucht werden. Diese Definition ist frei von teleologischen Voraussetzungen und Folgerungen. Trotzdem gehört nach seinen weiteren Ausführungen die Teleologie zum Wesen der Ökologie. Er sagt: „Die Lebenserhaltung liegt hier der ganzen Betrachtungsweise zugrunde. Wenn die Erhaltung des Lebens als Ziel gedacht wird, so erscheinen die Anpassungen als Mittel zur Erreichung dieses Zieles. Der subjektive Charakter der ganzen Anschauung tritt hier deutlich genug hervor. Aber vergessen wir nicht, daß das System eben der Ausdruck des Ringens unseres forschenden Geistes nach Erkenntnis ist. Und wenn in unserem forschenden Geiste auch subjektiv-teleologische Kategorien enthalten sind, so ist eine Anwendung dieser Kategorien bei der Betrachtung der Organismenwelt ebenso berechtigt wie die Anwendung der kausalen Betrachtungsweise.“ Gegen eine solche Auffassung ist vom Standpunkte des Naturphilosophen aus nicht das mindeste einzuwenden. Das „Recht“ zur Anwendung der teleologischen Betrachtungsweise kann gewiß niemand bestreiten, auch nicht innerhalb des Gebietes der Naturwissenschaften. Da wir aber, wie erwähnt, keinen ausreichend genauen Maßstab für die Beurteilung der „Zweckmäßigkeit“ im allgemeinen und auch im besonderen besitzen,

¹⁾ Tschulok, S., Das System der Biologie in Forschung und Lehre (Jena 1910), S. 211 ff.

so glaube ich heute,¹⁾ daß wir die teleologische Wertung ganz aus der biologischen Forschung²⁾ ausschalten können und sollen. Es wird ja z. B. auch in der Mineralogie nicht gefragt, ob es zweckmäßiger ist, daß ein Mineral in monoklinen Kristallen auftritt statt in rhombischen. Die Probleme liegen eben hier wie dort wo anders: in der Vergleichung und im Nachweis von Gesetzmäßigkeiten.³⁾ Und so soll in der Reihe von Arbeiten, die ich hie mit der Öffentlichkeit übergebe, von jedem teleologischen Erklärungsversuch abgesehen werden, und ich hoffe, daß die von mir gefundenen Tatsachen trotzdem und vielleicht gerade deshalb das Interesse der Biologen finden werden.

Meine Auffassung über das Arbeitsgebiet der Ökologie stimmt mit jener Anschauung Goebels überein, die in der Mannigfaltigkeit der Erscheinungen die Grundlage für eine erfolgreiche Beurteilung ökologischer Probleme sieht.⁴⁾ Diese Mannigfaltigkeit fordert zu vergleichender Betrachtung heraus. Sehr gut läßt sich auf diese Weise das Arbeitsgebiet der Physiologie dem der Ökologie gegenüberstellen: Die Physiologie stellt ihre Untersuchungen vor allem an jenen Pflanzen an, die die physiologischen Erscheinungen am ausgeprägtesten zeigen, während die Ökologie diese aus der Mannigfaltigkeit von der kaum merkbaren Äußerung bis zu ihrem stärksten Auftreten an verschiedenen veranlagten Pflanzen zu ergründen sucht. Die Ökologie behandelt somit die vergleichende Physiologie in ihrer Beziehung zu allen auf die Organismen einwirkenden Faktoren der natürlichen Umwelt. Die Physiologie hat sich nach meiner Meinung nicht darum zu kümmern, ob eine Ein-

¹⁾ Von darwinistischem Denken ausgehend, hatte ich schon im Jahre 1914 in der Arbeit zur Ökologie und Reizphysiologie des *Andröceums* von *Cistus salvifolius* (Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. LIV) das Vorhandensein von „bedeutungslosen“ Organen und Organäußerungen anerkannt. Im weiteren Verlaufe des eingeschlagenen Weges habe ich diese bereits eingeschränkte teleologische Fragestellung jetzt vollständig aufgegeben.

²⁾ Man könnte vielleicht einwenden, daß wohl die wissenschaftliche Forschung des Begriffes der Zweckmäßigkeit entraten könnte, daß aber die Praxis der Lehre sich in der Ökologie einer teleologischen Darstellung bedienen müsse. Bequemlichkeit und Gewohnheit mögen zwar zunächst dafür sprechen, die Lehre kann aber auch hier kein Ausnahmsrecht beanspruchen.

³⁾ Trotzdem sich Goebel so sehr bemüht, die teleologische Betrachtungsweise abzubauen, kann er sich doch nicht entschließen, sie gänzlich preiszugeben. So beendet er den ersten Abschnitt seines Buches mit dem Satze: „Die Teleologie ist eben deshalb, weil sie anthropomorphistisch ist, so sehr mit uns verwachsen, daß sie immer wieder sich geltend machen wird — auch wenn sie zeitweilig in den Hintergrund tritt.“

⁴⁾ Goebel a. a. O. S. 26 ff.

wirkung z. B. auf eine Pflanze an deren natürlichem Lebensorte vorkommt oder nicht; sie untersucht den Erfolg eines Eingriffes, schafft nach Bedarf die verschiedensten Formen einer absichtlich gewählten („unnatürlichen“) Umwelt und sucht daraus allgemeine Schlüsse auf die Grundlagen des Lebens zu gewinnen. Die Ökologie untersucht die verschiedensten Einzelfälle, ihre Abhängigkeit von der jeweiligen natürlichen Umgebung und die Auswirkung auf diese und sucht auf dem Wege des Vergleiches der dabei gefundenen Mannigfaltigkeit die inneren Beziehungen der Gesamtheit des Lebens in der Natur zu ergründen.

Bei der ökologischen Betrachtung der Einzelfälle werden sich Gesetzmäßigkeiten in den Beziehungen zur Umwelt ergeben, Abhängigkeiten von dieser, die wir dann mit dem Namen *Ökologismen* bezeichnen. (Das Zustandekommen dieser Ökologismen können wir mit *Detto Ökogenese* nennen.) Die Wege zur Ergründung der bei der Betrachtung auftauchenden ökologischen Probleme sind zweifach: die unmittelbare Beobachtung und das Experiment. Beide haben die Feststellung der Ökologismen zum Ziele. Der Weg der unmittelbaren Beobachtung war zuerst der einzige, der in der Ökologie begangen wurde; der Wegweiser war neben der Idee vielfach der Zufall. Der Weg des Experiments wurde erst später beschritten; für ihn ist charakteristisch, daß die Idee, die Absicht des Forschenden vor allem richtunggebend wirkt. Zwischen der vergleichenden Beobachtung und dem Experiment ist jedoch keine scharfe Grenze zu ziehen, sondern es sind, wie *Tschulok* richtig hervorhebt, zwischen diesen beiden Methoden zahlreiche oft ganz unmerkliche Übergänge vorhanden. Wenn ich z. B. bei meinen Untersuchungen über Honigbienen und Blumenfarben die Beobachtungen in einer bestimmt ausgewählten Landschaft, in einer bestimmten Jahreszeit, bei ausgesuchten Licht- und Windverhältnissen und an besonders ausgewählten Tieren und Pflanzen machte, ohne jedoch an diesen beiden irgend etwas zu verändern, so wurden diese Beobachtungen infolge der geschilderten Umstände von selbst zu einem Experiment.

Über das Wesen des Experiments sind selbst heute noch manche Forscher im unklaren und dies kommt auch in der Literatur zum Ausdruck. *Tschulok* hat im 8. Kapitel seines Buches alles Hiehergehörige zusammengefaßt und in trefflicher Weise kritisch beleuchtet. Er schließt sich dabei den von *Wundt* und *Driesch* geäußerten Ansichten über das Wesen des Experiments an. Für das typische Experiment ist die Schaffung von *Veränderungen* in der Beobachtungswelt charakteristisch. Wie weit diese zum Wesen des Experiments gehören, sei durch die von *Tschulok* hervorgehobenen Zitate ¹⁾ nach *Driesch* gezeigt, die ich hier im Wortlaut beifüge. „Das Experiment

¹⁾ a. a. O. S. 168.

will nicht im allgemeinen Veränderungen herbeiführen, sondern will Veränderungen (Vorgänge) nach Belieben isolieren oder variieren und isolierte Vorgänge bewußt kombinieren.“ „Nicht weil die anorganische Natur verhältnismäßig ‚unveränderlich‘ ist, haben der Physiker und der Chemiker den Versuch erfunden, sondern weil sie sich in so ungeheuer mannigfacher und verwobener Art, wenn auch oft langsam, verändert, daß aus Beobachtungen des Gegebenen nie und nimmer Kausalzusammenhänge mit Sicherheit ermittelt werden können. Erst dadurch, daß Vorgänge A, B, C usw. bewußt zu bestimmter Zeit und an bestimmtem Ort isoliert hervorgerufen sind, ist man in der Lage, anzugeben, welche Vorgänge A', B', C' usw. im Kausalverhältnis mit ihnen stehen. Ganz dasselbe, was den Wert des Versuches in den anorganischen Disziplinen ausmacht, trifft nun auch vom biologischen Versuch zu.“¹⁾ Und damit ist auch der ganz hervorragende Wert des Experiments in unserer Forschungsrichtung gegeben; doch kann es nur dann wirklich Ersprießliches schaffen, wenn es in steter Wechselwirkung mit guter, verlässlicher Beobachtung in der natürlichen Umwelt bleibt.

Von der Überzeugung eines solchen Wertes der experimentellen Methoden für die Ökologie war auch N e g e r ausgegangen, als er seine „Biologie der Pflanzen auf experimenteller Grundlage“ herausgab. Er war sich dabei wohl bewußt, daß der Titel mit dem Inhalt des Buches nicht genügend übereinstimmt. Der Leser sieht auch bald, daß die experimentelle Seite der ökologischen Erscheinungen neben der breiten Darstellung der durch vergleichende Beobachtung gewonnenen Tatsachen nur wenig Raum einnimmt. Der Verfasser sagt ja selbst, daß den Grundton seines Buches die allgemeine Ökologie abgibt und daß sich von diesem Hintergrunde „reliefartig und ihrer Bedeutung entsprechend mehr oder weniger plastisch alle jene ökologischen Phänomene abheben, welche ... experimentell nach ihrer finalen und kausalen Seite untersucht worden sind“.²⁾ Aber die Anzahl solcher Phänomene ist doch noch viel zu gering, um den von N e g e r gewählten Titel des Buches zu rechtfertigen, so daß ein anderer, dem Inhalt besser entsprechender Titel am Platze gewesen wäre. N e g e r s Wunsch nach experimentell gewonnener Vertiefung seines Arbeitsgebietes ist aber voll berechtigt und verdient deshalb die entsprechende Anerkennung.

Die Ökologie kann also in Zukunft nur dann haltbare Erkenntnisse liefern, wenn sie neben der unmittelbaren Beobachtung der Naturgeschehnisse sich vor allem des Experiments als ihrer vornehmsten Methode bedienen wird.

¹⁾ Vgl. Driesch, Hans, Über den Wert des biologischen Experiments. Archiv f. Entwicklungsmechanik, Bd. 5 (1897), S. 134.

²⁾ a. a. O. S. 12.

Es seien hier noch ein paar Worte über den Begriff *Anpassung* (*Angepaßtein*) gesagt, da ja gerade dieses Wort in der Ökologie eine besonders häufige Verwendung findet. Die mit Hilfe der oben-erwähnten Methode nachgewiesenen gesetzmäßigen (besser ausgedrückt: regelmäßigen) Beziehungen zwischen einem Organismus und seiner Umwelt (oder einem ihrer Teile) kann man als „Anpassungen“ an diese bezeichnen. Denn wenn die gegenseitigen Einwirkungen nicht zueinander paßten, wäre die Einwirkung nicht zu einer regelmäßig vorhandenen geworden, sie wäre nicht im Gefüge der immer wiederkehrenden Wirkungen erhalten geblieben. Mit dem Worte „passen“ ist hier nur gesagt, daß sich die Wirkungen zu einem einheitlichen, andauernden oder regelmäßig wiederkehrenden Gefüge zusammengefunden haben; die Frage nach der Nützlichkeit bleibt auch hier unberührt. Wenn z. B. bei einem Bergsturz ein Felsstück auf ein bereits unten befindliches herabstürzt und darauf liegen bleibt, so paßt es in diesem Sinne an der betreffenden Stelle, denn sonst wäre es dort nicht liegen geblieben, sondern weitergerollt oder umgefallen. Es wird wohl manchem eine solche Auffassung des Begriffes zu roh vorkommen. Sie ist ja auch in gewissem Sinne eine „oberflächliche“, aber bei ehrlicher Überlegung muß man eingestehen, daß unsere Erkenntnisse in diesen Dingen eben nicht „tiefer“ eindringen können und daß wir uns daher mit einer solchen Verwendung des Begriffes bescheiden müssen.

Fügen wir diese Auffassung in den Gedankengang der phylogenetischen Spekulation ein, dann müssen wir den darwinistischen Satz vom Überleben des Passendsten im Kampf ums Dasein einschränkend abändern in: *Überleben des Passenden auch ohne einen Kampf ums Dasein*. Dies gilt ebenso für die Organismen als ganze wie für deren Organe. Nur in Ausnahmefällen wird das Passendste unter Passendem eine für die Erhaltung ausschlaggebende Rolle gespielt haben. Ein gewisses Maß von Erhaltungsfähigkeit liegt ja schon im Wesen des Lebens und der Fortpflanzung der Organismen. Angepaßtsein und Dasein wäre somit in diesem Sinne für den Organismus gleichbedeutend.

Was ich bisher von der Ökologie im allgemeinen sagte, gilt natürlich auch in besonderen von dem Arbeitsgebiet über die Wechselbeziehungen zwischen Pflanzen und Tieren. Es wird sich bei Untersuchungen in diesem Gebiete immer um die Frage handeln: **Wie wirkt** in einem solchen Falle beobachteter oder erschlossener Wechselbeziehungen das Tier auf die Pflanze und die Pflanze auf das Tier? Die Frage nach dem Nutzen (für beide Teile) soll dabei, wie bereits betont, nicht gestellt werden. Wir fragen vielmehr: Wie fügen sich die Wirkungen von beiden Seiten ineinander, wie beeinflussen sie das Bild des gemeinsamen Lebensgetriebes? Wir untersuchen

dann weiter, ob wir eine andauernde Wechseleinwirkung oder eine nach Unterbrechungen regelmäßig wiederkehrende vor uns haben. Wenn wir weiter fragen sollten, ob die untersuchten Erscheinungen zum wesentlichen Teil des gerade vorliegenden Lebensbildes gehören oder nicht, dann müßten wir uns vor Augen halten, daß dadurch eine subjektive Seite der Beurteilung in den Vordergrund tritt. Ganz auszuschalten haben wir aber alle Auffassungen, die sich jeder objektiven Prüfung entziehen.

Als Beispiel einer solchen Beurteilung, die jeder ersten Kritik unzugänglich ist, sei aus der Vergangenheit unseres engeren Arbeitsgebietes eine Auffassung Hermann Müllers besprochen, die in seinen Büchern öfters wiederkehrt. Ich führe hier zunächst eine Stelle aus seinem Buche über die Alpenblumen an.¹⁾ Bei der Besprechung der gesprenkelten Blüten von *Saxifraga*-Arten bringt er folgende Schilderung: „Vor den zierlich gestalteten und rot gesprenkelten Blüten der . . . *Saxifraga rotundifolia* sah ich nämlich wiederholt zwei zierliche Schwebfliegen, *Sphagina chunipes* und *Pelecocera scaevoides*, in augenscheinlichem Ergötzen schweben, dann anfliegen, um Nektar zu saugen oder Pollen zu fressen, dann wieder vor den Blüten schwebend sich an ihrem Anblicke weiden und so fort, und zwar in solcher Häufigkeit, daß diese beiden Arten allein offenbar die wichtigste Rolle als Kreuzungsvermittler und damit als unbewußte Blumenzüchter spielen.“ Von dem Verhalten der Schwebfliege *Ascia podagrica* an Blüten von *Saxifraga umbrosa*²⁾ sagt er nach eingehender Schilderung der Blütenzeichnung: „Es mag also sehr wohl sein, daß diese Zeichnung nicht nur das Wohlgefallen der kreuzungsvermittelnden Schwebfliegen an den genannten Blumen steigert, sondern sie zugleich nach dem zwar offenliegenden, aber doch wenig in die Augen fallenden Honig hinleitet, mithin als Saftmal dient.“ In Übereinstimmung zu der den Dipteren zugesprochenen ästhetischen Veranlagung billigt er den Blumen wohl ähnliches zu, indem er die Zeichnung der Saftmale von „bloßer Schmuckzeichnung“ der Blüten unterscheidet. Diese Beispiele werden genügen, um darzulegen, daß Hermann Müller diese Ausdrucksweise nicht etwa bildlich meinte, sondern vielmehr geneigt war, die im menschlichen Leben vorhandene ästhetische Wirkung optischer Effekte ohneweiters auch den Insekten zuzusprechen.³⁾

Auch hinsichtlich des Duftes hatte Hermann Müller eine ähnliche Beurteilung nach menschlichen Mustern. So findet man z. B. die

¹⁾ Müller, Hermann, Die Alpenblumen und ihre Befruchtung durch Insekten und ihre Anpassungen an dieselben (Leipzig 1881), S. 482.

²⁾ Ebenso, S. 483.

³⁾ Man vergleiche darüber auch die Ausführungen von Paul Knuth (der sich der Auffassung Hermann Müllers vollständig anschließt) in seinem Handbuch der Blütenbiologie, 1. Bd., S. 212 und 213.

von ihm gemachte Angabe,¹⁾ daß der „widrige Geruch“ der Blüten von *Scrophularia nodosa* den Honigbienen das Ausbeuten des Honigs verleidet, obgleich damals noch gar keine wissenschaftlichen Untersuchungen über das Geruchsvermögen der Honigbienen vorlagen. Heute wissen wir vielmehr durch die Versuche von Frisch,²⁾ daß selbst der Geruch von Lysol, der den Bienen nachweisbar unangenehm ist, die Entnahme von Honig nicht verhindert. Zur Verstärkung dieser Äußerung hebt H. Müller dann noch eigens hervor: „Außer dem Geruch weist auch die Farbe von *Scrophularia* auf Anpassung an einen ästhetisch weniger ausgebildeten Besucherkreis hin.“ Ja, einmal ist H. Müller nahe daran, sein Mißfallen über jene Dipteren auszusprechen, welche die „eigentümliche Liebhaberei“ zeigen, „zum Teil die unsaubersten Flüssigkeiten und feuchten Gegenstände zu belecken“. Er spricht auch von dem „Behagen“, mit dem *Sarcophaga* an fauligem Fleische leckt!³⁾ Diese unwissenschaftliche Gepflogenheit, die blütenbesuchenden Insekten sich als gute oder schlechte winzige Menschen vorzustellen, hat zwar zu manchen schönen Entdeckungen geführt, sie hatte aber auch manche Tore der Erkenntnis, die weit offen standen, für viele Jahre verrammelt und dadurch zeitweise unsichtbar gemacht. Bei dieser scharfen Zurückweisung einer solchen kritiklosen Behandlung eines wissenschaftlichen Gebietes soll aber die überragende Bedeutung Hermann Müllers als Naturforscher, besonders auf dem Gebiete der Wechselbeziehung zwischen Blumen und Insekten, nicht geschmälert werden.

Da die Vermenschlichung der blütenbesuchenden Insekten in der Blütenökologie bis heute noch ihre Vertreter gefunden hat, ist dieser Zweig eines überaus anregenden und reichhaltigen Arbeitsgebietes bei den kritischer veranlagten Forschern der Geringschätzung anheimgefallen, wenn er nicht gar als müßiges Spiel belächelt wurde. Wir brauchen deshalb zur Neugestaltung der Blütenökologie vor allem deren Säuberung von den erwähnten unstatthafter Auffassungen, die seit der Zeit Hermann Müllers sich bis heute erhalten haben. Da die Erforschung alles dessen, was mit der Fortpflanzung der Organismen zusammenhängt, seit jeher mit Recht im Mittelpunkt des biologischen Bemühens stand, wird auch der Ökologie der Blüten und der sie bestäubenden Insekten nach ihrer zeitgemäßen Reinigung wieder der ihr gebührende Platz eingeräumt werden. Dies wird sich von selbst durch die künftige Ablehnung der Nützlichkeitsfrage und durch die reine Feststellung des Tatsächlichen besonders mit Hilfe des Experiments vollziehen.

¹⁾ Müller, Hermann, Die Wechselbeziehungen zwischen den Blumen und den ihre Kreuzung vermittelnden Insekten (Schenk's Handbuch der Botanik), S. 65.

²⁾ Frisch, K. v., Über den Geruchssinn der Biene (Sonderabdruck aus den Zoolog. Jahrbüchern, Bd. 37, Abtg. f. allg. Zoologie und Physiologie), S. 193 ff.

³⁾ Müller, Hermann, Die Befruchtung der Blumen durch Insekten und die gegenseitigen Anpassungen beider (Leipzig 1873), S. 39.

Während in der Zeit der Untersuchungen Hermann Müllers die Experimente zur Erforschung der Blütenökologie verhältnismäßig spärlich und unbeholfen waren, macht sich besonders in der letzten Zeit¹⁾ ein Aufschwung bemerkbar, indem, angeregt durch die Arbeiten von Heß, neuerlich der Zweifel in bisher gewohnte Auffassungen hineingetragen und daraufhin besonders durch Frisch wichtige physiologische Fragen, die sich durch den Blütenbesuch der Honigbienen ergaben, geklärt und beantwortet wurden.

Die Fragestellung und die Durchführung der Versuche hängt natürlich vor allem von der Veranlagung des Experimentators ab. Hier können deshalb nur einige wenige allgemeine methodische und technische Richtlinien mitgeteilt werden, die bei meinen Versuchen maßgebend waren. Während seinerzeit durch Hermann Müller die **morphologische** Untersuchung und Bewertung des Körpers (besonders der Beine und des Rüssels) der blütenbesuchenden Insekten die Ökologie der Blüte in eine neue, sehr fruchtbare Phase ihrer Entwicklung gebracht hat, wollen wir heute durch die **physiologische** Untersuchung des Sinneslebens der Blütenbesucher jene Lücke ausfüllen, die früher durch die willkürliche Zuerkennung menschlicher Triebe und Neigungen bei den Insekten verdeckt wurde, aber nach der Säuberung von diesen wieder neuerlich offen steht.

Es bedürfen aber auch die Blumen selbst noch vieler Untersuchung. So war die Mechanik des Insektenfanges mancher Blüten und Blütenstände noch zu ergründen, weil die in den Büchern über Blütenökologie vorhandenen Angaben sich bei meiner Überprüfung meistens in wesentlichen Teilen als unrichtig erwiesen haben. Dabei war als Vorarbeit eine genaue Untersuchung des Funktionierens der Hafteinrichtungen an den Insektenbeinen²⁾ notwendig und die Durchführung von Versuchen mit den von den Blumen gefangenen Insekten. Auch an anatomischen Grund-

¹⁾ Eine historische Darstellung der Entwicklung unserer Kenntnisse dieser Art brauche ich hier nicht zu bringen, nachdem K. v. Frisch in seinen Arbeiten: *Der Farbensinn und Formensinn der Biene* (Sonderabdruck aus Bd. 35 der Zoologischen Jahrbücher, Abtg. f. allg. Zoologie und Physiologie) und in der bereits (Anm. 2, S. 11) erwähnten Arbeit: *Über den Geruchsinne der Biene*, dies ausführlich getan und die dafür in Betracht kommende Literatur dort zusammengestellt hat. Meine eigenen Arbeiten nach dieser Richtung sind in meinem Aufsätze: *Gibt es eine Farbedressur der Insekten?* (Die Naturwissenschaften, 1919) zum Teil in Kürze angedeutet.

²⁾ Knoll, Fr., *Über die Ursache des Ausgleitens der Insektenbeine an wachsbefleckten Pflanzenteilen* (mit 1 Tafel und 15 Textfiguren). *Jahrbücher für wiss. Botanik* 1914, Bd. LIV, S. 448—497.

lagen fehlt es noch vielfach, wenngleich in dieser Hinsicht bereits manche wichtige Arbeit geleistet wurde.¹⁾

Hierher gehört auch der Hinweis, daß die Ontogenie der einzelnen Teile einer Blüte bei der Beurteilung ihrer endgültigen Form und deren Ökologie in Betracht gezogen werden muß. So wird aus den Raumverhältnissen innerhalb der sich entwickelnden Blütenknospe manche Eigenschaft der in ihr heranwachsenden Blütenteile verständlich werden. Darauf hat schon August Bayer²⁾ aufmerksam gemacht, als er die Nektariumformen der Cruciferenblüten aus der Entwicklungsgeschichte der Blüte zu erklären versuchte. Günthart³⁾ hat diesen Gedankengang auch hinsichtlich anderer Blütenteile dieser Pflanzenfamilie weitergeführt. Er hat auch klar erkannt, daß die Beschreibung dieser Blütenteile in verschiedenen Entwicklungszuständen mit größerer Genauigkeit durchgeführt werden müsse, als es bisher geschehen ist. Dabei solle auf die physikalischen Umstände der Entwicklung besonderes Gewicht gelegt werden. Wenn man aber, angeregt durch den ansprechenden Titel: „Prinzipien der physikalisch-kausalen Blütenbiologie . . .“, Güntharts Buch durchsieht, ist man enttäuscht. Kelchdruck und Bau des Stempels werden darin als die beiden „eigentlich aktiven Merkmale“ der Cruciferenblüte hingestellt und ihre Wirksamkeit nicht etwa durch zahlreiche Experimente erhärtet, sondern fast immer lediglich aus der Beurteilung der Lageverhältnisse innerhalb der Blüte erschlossen. Die vollständig berechtigten Gedankengänge Güntharts unterscheiden sich — entgegen seiner eigenen Meinung darüber — in ihrer „Exaktheit“, also nicht wesentlich von denen anderer Blütenbiologen, die sich bei ihren Untersuchungen ebenfalls keines Experiments bedienten. Eine physikalisch-kausale Blütenökologie verlangt aber bei gleichmäßiger Berücksichtigung aller in Betracht kommenden physikalischen Faktoren (nicht nur bestimmter Zug- und Druckverhältnisse), daß den Erörterungen wie bei jeder zeitgemäßen physikalischen Untersuchung in der anorganischen Welt einwandfreie Experimente in genügender Zahl zugrunde liegen. Günthart war sich dieses Mangels seiner Ausführungen auch teilweise bewußt, doch beruhigte er sich mit der Überlegung: „Das auf anderen Gebieten erfolgreichste Forschungsmittel, das physikalische Experiment, ist wegen der Geschlossenheit und Kleinheit der Knospen nur in beschränktem Maße verwendbar. Das wichtigste Mittel bleibt die

¹⁾ Es fehlt vor allem eine zusammenfassende Darstellung der Anatomie der Blüte.

²⁾ Bayer, August, Beiträge zur systematischen Gliederung der Cruciferen. Beihefte z. bot. Zentralblatt 18 (1905), II. Abtg., S. 119—180, Taf. IV und V.

³⁾ Günthart, A., Prinzipien der physikalisch-kausalen Blütenbiologie in ihrer Anwendung auf Bau und Entstehung des Blütenapparates der Cruciferen. Jena (G. Fischer), 1910.

exakte Beobachtung.“ Dann hätte aber auch der Titel des Buches einen anderen Wortlaut bekommen müssen.

Die Beobachtungen, die den blütenökologischen Untersuchungen zugrunde liegen, lassen oft viel zu wünschen übrig. Es gilt deshalb, heute auch die Beobachtungsmöglichkeiten zu verbessern. Da eine Beobachtung der blütenbesuchenden Tiere aus unmittelbarer Nähe (mit der Lupe) oft eine Störung ihrer Tätigkeit bewirkt und auch vielfach technische Schwierigkeiten macht, wird die Verwendung der von Zeiß konstruierten Fernrohrlupe unserer Arbeit gute Dienste leisten. Wo eine nachträgliche Feststellung rasch verlaufender Vorgänge genügt, werden wir das photographische Verfahren heranziehen müssen. Daß die Photographie dazu ein gutes Mittel abgibt, wurde schon durch Porsch gezeigt.¹⁾ Doch erhalten wir noch weit bessere Ergebnisse, wenn wir stereoskopisch verwertbare Aufnahmen machen. An Stereo-Momentaufnahmen läßt sich durch die Wiedergabe der Räumlichkeit auch nachträglich vieles mit unbedingter Sicherheit nachweisen, was bei einfachen photographischen Aufnahmen zweifelhaft bleiben muß. Ich habe davon bei meinen Untersuchungen ausgiebigen Gebrauch gemacht. Auch habe ich bei Versuchen oft die Versuchsanordnung für eine spätere Kritik in Stereobildern festgehalten. Teilbilder von Stereoaufnahmen lassen sich vielfach auch einzeln (besonders in vergrößerten Kopien) verwenden. Für viele Zwecke wären kinematographische Aufnahmen erstrebenswert, da man durch solche oft auf einfache Weise eine (optische) Analyse verwickelter Vorgänge erhalten kann. Doch wird es heute nur wenigen Forschern möglich sein, sich dieses wichtigen Untersuchungsmittels zu bedienen, da die großen Kosten für solche Aufgaben der Kinematographie dem einzelnen heute unaufbringlich sind.

Da das wissenschaftliche Zeichnen nicht nur ein Mittel zur Wiedergabe, sondern auch eine Methode zur Verbesserung der Beobachtung ist, muß auf die Art und Ausführung der Zeichnungen besonderes Gewicht gelegt werden. Auch die schematische Darstellung von Vorgängen, z. B. die Wiedergabe von Anflugbewegungen bei Versuchen, kann viel dazu beitragen, das Verständnis der Schilderungen zu fördern.

Zur Feststellung kausaler Beziehungen wird es oft notwendig sein, bei Versuchen lebloser Nachbildungen (Modelle) von Blütenständen, Blüten oder deren Teilen aus Glas oder anderem für bestimmte Zwecke geeigneten Material zu verwenden. Gerade bei solchen Versuchen mit Nachbildungen haben die Experimentatoren der älteren Zeit meist eine, fast möchte ich sagen: spielerische Art und Ungeschicklich-

¹⁾ Porsch, O., Blütenbiologie und Photographie. Österr. bot. Zeitschr. 1910, Bd. 60, S. 94—103, S. 145—160, S. 173—183. Mit einer Lichtdrucktafel.

keit gezeigt. Wie ich mir eine einwandfreie Durchführung der Experimente mit solchen Objekten denke, werde ich in meinen Einzeldarstellungen der verschiedenen Insektenversuche ausführlich zeigen. Wie man es dagegen nicht machen soll, hat z. B. Félix Plateau unter großem Aufwand an Zeit und Geduld durch seine Versuche über *Macroglossum stellatarum* dargetan.¹⁾

Vielfach wird neben der Arbeit im Freien auch die Fortsetzung der Arbeit im Laboratorium unerlässlich sein. Abgesehen von zahlreichen mikroskopischen Untersuchungen werden auch chemische durchzuführen sein. Die chemische Feststellung der Lockmittel der Blumen, besonders die des Nektars und seines Zuckergehaltes bedarf der Laboratoriumsarbeit. Zum leichteren Nachweis sonst spärlich ausgeschiedenen Nektars kann man in der gleichen Weise wie bei der experimentellen Vorführung der „Guttation“ (Ausscheidung von tropfbarflüssigem Wasser aus freien Wasserdrüsen oder Wasserspalten) die künstliche Vergrößerung des in den wasserleitenden Röhren vorhandenen Druckes mittels einer Quecksilber-U-Röhre²⁾ anwenden. Die aus den fraglichen Nektarien dadurch reichlicher austretenden Tropfen müssen dann auf Zucker geprüft werden.³⁾ Will man diese Prüfung nicht sogleich machen, sondern sie erst später durchführen, so kann man den austretenden Flüssigkeitstropfen in einer chemisch reinen Glaskapillare aufsteigen lassen, deren Enden mit einer kleinen Flamme zuschmelzen und sie nach dem Sterilisieren in Wasserdampf beliebig

1) Plateau, Félix, Le macroglosse. Mém. de la Soc. entomolog. de Belgique, T. XII (1905), S. 141—180.

2) Detmer, W., Das kleine pflanzenphysiologische Praktikum, 3. Auflage, Jena 1909, S. 119, gibt die Art der Durchführung wieder. Ich wendete diese Methode auch beim Nachweis von Nektarien an, da diese ja nur einen Sonderfall des allgemeinen Typus der Hydathoden darstellen.

3) Ich habe vor der chemischen Untersuchung mit bestem Erfolge neben der Prüfung des Geschmackes zunächst eine Vorprüfung auf Zucker angewendet, die sich auch an Ort und Stelle im Freien in einfachster Weise ausführen läßt. Der zu untersuchende, einem fraglichen Nektarium entnommene Tropfen wird unmittelbar oder besser mit einer reinen Kapillarröhre auf einen dünnen länglichen Objektträger übertragen, wobei man darauf sieht, daß sich der Tropfen nicht zu sehr auf der Glasfläche ausbreitet. (Man kann auch mehrere Tropfen nacheinander an derselben Stelle eintrocknen lassen, um die Dicke des Rückstandes zu vergrößern.) Mit einem kleinen Flämmchen (die Flamme einer kleinen Wachskerze, eines Benzintaschenfeuerzeuges, selbst die von Zündhölzern genügt) erhitzt man vorsichtig das Glas von einem Ende her und verfolgt das Eintrocknen des Tropfens. Die Bräunung des Rückstandes beim weiteren Erhitzen gibt einen Hinweis auf die Menge der vorhandenen organischen Substanz. Der dabei sich entwickelnde charakteristische Geruch des gebrannten Zuckers macht sich schon bei verhältnismäßig geringen Mengen von Zucker bemerkbar. Tritt keine Bräunung beim Erhitzen ein, kann man sich jede weitere chemische Prüfung auf Zucker als zwecklos ersparen.

lange Zeit aufbewahren. Dieses Einsammeln von Nektarproben für spätere Untersuchung kann auch ohne Schwierigkeiten im Freien ausgeführt werden. Zur Feststellung geringer Nektarmengen in Blüten kann man sich auch kleiner Ameisen als Kundschafter bedienen. Diese Tiere, die man leicht in künstlichen Nestern¹⁾ im Laboratorium halten kann, finden bei geeigneter Behandlung ohne Schwierigkeit auch sehr kleine Mengen von Zucker in Blüten, wobei uns ihr Benehmen, das wir mit der Lupe betrachten, oft deutlicher Aufschluß über die Zuckerausscheidung geben kann als die unter Umständen oft recht unsichere chemische Feststellung geringer Zuckermengen.

Zum Schlusse sei noch besprochen, was von Laboratoriumsversuchen über die Sinnesphysiologie der Insekten für unsere Zwecke zu halten ist. Es wurde z. B. von mancher Seite der Standpunkt eingenommen, man dürfe die Ergebnisse von Versuchen, wie sie Heß zur Feststellung über die Eigenschaften des Lichtsinnes und zum beabsichtigten Nachweis der totalen Farbblindheit der Insekten durchgeführt hat, nicht auf das Verhalten der Tiere im Freien übertragen. Diese im Wesen unrichtige Stellungnahme enthält aber soweit eine richtige Grundlage, als die Tiere durch die im Versuche oft lange andauernden gleichmäßigen Bedingungen bestimmter physikalischer Art in Zustände (Stimmungen) geraten, welche das Versuchsergebnis nach solchen Richtungen lenken können, die sich für einen unmittelbaren Vergleich mit dem Verhalten in der wechselnden Umwelt des freien Lebens nicht eignen. Dadurch können bei der Verwertung solcher Versuchsergebnisse aus dem Laboratorium für die Beurteilung des Verhaltens der Tiere im Freien leicht Fehlschlüsse geschehen. Dagegen ist aber hervorzuheben, daß jedes richtig angestellte Laboratoriumsexperiment in richtiger Anwendung bei der Deutung von unmittelbar im Freien gewonnenen Beobachtungstatsachen als ebenso wertvoller Beihelf der Erkenntnis betrachtet werden muß wie ein mit einwandfreien technischen Mitteln und guter Logik durchgeführter Versuch im Freien.

¹⁾ Vgl. darüber meine Angaben in der Arbeit: Über die Ursachen des Ausgleitens der Insektenbeine an wachsbefleckten Pflanzenteilen (Jahrb. f. wiss. Bot. 1914, Bd. LIV), S. 458 f., sowie die in der Literatur über die Biologie der Ameisen vorhandenen Anleitungen für die Herstellung künstlicher Ameisennester.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Abhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Österreich](#)

Jahr/Year: 1921

Band/Volume: [12_1](#)

Autor(en)/Author(s): Knoll Fritz

Artikel/Article: [I. Zeitgemäße Ziele und Methoden für das Studium der Ökologischen Wechselbeziehungen. \(Vorwort des Verfassers Seiten III-IV\) 1-16](#)