

VI.

DIE ERFOLGE DER EXPERIMENTELLEN BLÜTENÖKOLOGIE.

Inhaltsübersicht.

	Seite
Einleitung	567
1. Die Klärung der wichtigsten Grundbegriffe	567
a) Anflug und Besuch	567
b) Fernwirkung und Nahwirkung der Blumen	570
2. Optische und chemische Wirkungen der Blumen	571
a) Die Trennung der optischen und chemischen Fernwirkung der Blumen im Versuch	575
b) Über die optische Fernwirkung der Blumen und die Fernanlockung ver- schiedener Blüteninsekten	577
Schmetterlinge	578
Zweiflügler	579
Käfer	579
Hautflügler	580
c) Einzelheiten der optischen Fernwirkung der Blumen im Zusammenhang mit dem Gesichtssinn der Blüteninsekten	581
Über den Gesichtssinn der blütenbesuchenden Insekten	581
Der Farbensinn blütenbesuchender Insekten	582
Die Vorliebe der Blüteninsekten für bestimmte optische Eigenschaften der Blumen	583
Die optische Bindung	585
Kontrastwirkungen	588
Besondere Bemerkungen über die Blumenfarben im Zusammenhang mit dem Farbsehen des Menschen	588
Die Wirkung verschiedener Schaulinrichtungen auf bestimmte Blüten- besucher	591
Die Gestalt der Blumen	593
d) Die optische Nahwirkung der Blumen	594
Die Annäherung des Schwärmerfächels an die Blüte	594
Saftmale und andere Blütenzeichnungen	596
Das Niedersetzen des Insektes auf der Blume	598
e) Über die chemische Fernwirkung der Blumen und die Fernanlockung verschiedener Blüteninsekten	598
Schmetterlinge	599
Zweiflügler	599
Käfer	600
Hautflügler	600
f) Einzelheiten der chemischen Fern- und Nahwirkung im Zusammenhang mit dem Geruchssinn und Geschmacksinn der Blüteninsekten	601
Über den Geruchssinn und Geschmacksinn blütenbesuchender Insekten	601
Die Vorliebe der Blüteninsekten für bestimmte Düfte	604
Die chemische Bindung	605
Die Nahwirkung des Blumenduftes	606
Die Nahwirkung des Nektars	607
g) Das Zusammenwirken der optischen und chemischen Eigenschaften der Blumen	607
3. Die mechanischen Wirkungen der Blüte und bestimmter Teile des Blütenstandes auf die besuchenden Insekten	609
4. Weitere Probleme der experimentellen Blütenökologie	612

Die Ökologie der Blüte hat in den letzten Jahren einen neuerlichen und von vielen nicht mehr erwarteten Aufschwung erlebt. Dies verdankt sie in erster Linie der Anwendung experimenteller Untersuchungsmethoden. Auf die Notwendigkeit der experimentellen Durchdringung und Vertiefung der Blütenökologie habe ich bereits in meiner Arbeit über die zeitgemäßen Ziele und Methoden dieses Forschungsgebietes hingewiesen. Die unter dem Titel „Insekten und Blumen“ vorgelegte Reihe meiner experimentellen Untersuchungen legt davon Zeugnis ab, in welcher Weise und mit welchen Erfolgen die Erforschung des Blütenbesuches mit Hilfe von Versuchen möglich ist.

In den folgenden Zeilen soll nun — entsprechend dem im Vorwort angegebenen Plane — vor allem eine übersichtliche Zusammenfassung der von mir ausgeführten experimentellen Arbeiten geboten werden. Um aber dabei gleichzeitig ein genügend umfassendes Bild der uns heute vorliegenden Ergebnisse neuerer experimenteller Untersuchungen aus dem Gebiete der Blütenökologie zu gewinnen, sollen auch die wichtigsten hieher gehörigen Arbeiten anderer Forscher nach Bedarf berücksichtigt und erörtert werden. Dies gilt besonders von den Arbeiten K. von Frisch¹⁾, deren große Bedeutung für die Ökologie der Blüte bereits allgemein anerkannt ist.

1. Die Klärung der wichtigsten Grundbegriffe.

Die Voraussetzung meiner experimentellen Untersuchungen bildete zunächst die Schaffung und Klärung einiger Begriffe. Diese Begriffe entstammen der einfachen unmittelbaren Beobachtung in der freien Natur. Bei den Versuchen wurden sie immer wieder auf ihre Brauchbarkeit geprüft, so daß die Sicherstellung dieser Begriffe ebenfalls als ein Erfolg der experimentellen Arbeit aufgefaßt werden kann. Ich will mich deshalb zunächst mit der Ableitung dieser Grundbegriffe befassen.

a) Anflug und Besuch.

Jene Insekten, welche sich als Überträger des Blütenstaubes betätigen, sind fast ausschließlich flugtüchtige Tiere, die sich bei der Annäherung an die Blumen¹⁾ der Flugbewegungen bedienen. Aber nur

¹⁾ Der Begriff „Blume“ hat in der Botanik mehrfach Wandlungen durchgemacht. Chr. K. Sprengel (Das entdeckte Geheimnis der Natur . . ., 1793) nennt alle jene Sproßabschnitte einer Pflanze, die wir heute als Blüten bezeichnen, „Blumen“. Im Hinblick auf den Insektenbesuch bezeichnet er (S. 29) alle jene „Blumen“, die nicht von

wenige Insektenarten entnehmen Pollen oder Nektar während des Fluges aus einer Blüte und von ebenso wenigen wird der Pollen ohne Unterbrechung des Fluges an eine andere Blüte abgegeben. Gewöhnlich vollzieht sich demnach die Übernahme und Übergabe des Blütenstaubes in Flugpausen. Das bestäubende Insekt setzt sich in den meisten Fällen auf der Blüte nieder und besorgt erst dann die Bestäubung. Dabei kann der Aufenthalt in der Blüte oder auf ihr von recht verschiedener Dauer sein. Betrachten wir in dieser Hinsicht die Honigbiene. Sie fliegt auf eine Blume zu, läßt sich auf ihr nieder, verweilt verschieden lange Zeit, sammelt entweder Pollen oder Nektar und fliegt dann wieder zu einer anderen Blüte fort, wo sie sich gewöhnlich in der gleichen Weise weiter betätigt. Verfolgen wir das Benehmen der Honigbienen genauer, so werden wir aber bald sehen, daß sich diese Tiere nicht auf allen jenen Blumen niederlassen, auf welche sie zufliegen. Oft nähern sie sich einer Blüte fast bis zur Berührung, schwenken aber im Fluge unmittelbar vor ihr wieder ab und können nun auch bei anderen Blumen dieses sonderbare Benehmen wiederholen, um sich schließlich aber doch wieder auf einzelne Blüten niederzusetzen. Nach einem solchen Verhalten müssen wir also bei bestimmten Individuen von Blüten oder Blumen unterscheiden, ob sie bloß angefliegen wurden oder ob sich die Honigbienen auch darauf niederließen. Das Niedersetzen auf der Blume und die damit verbundenen Tätigkeiten in oder an dieser bezeichne ich in gewohnter Weise als *Besuch*, während ich die bloße Annäherung als *Anflug* zu bezeichnen

Insekten bestäubt werden, als „Blüten“. Bei Sprengel ist somit „Blume“ der allgemeine Begriff, „Blüte“ der besondere. Dagegen finden wir in den Arbeiten Hermann Müllers den Begriff „Blüte“ als allgemeinen Begriff, „Blume“ als besonderen verwendet. Müller sagt darüber (Die Befruchtung der Blumen durch Insekten, 1873, S. 2): „Ich gebrauche das Wort Blumen . . . in dem Sinne von Blüten, welche durch bunte Farbe, Wohlgeruch oder beides uns und ihren Besuchern unmittelbar in die Sinne fallen. Die Blüten der Cryptogamen, Binsen, Gräser etc. sind also keine Blumen.“ Er hebt hervor, daß dieser Begriff „biologisch“ wohl begründet sei, ist aber bei dessen Anwendung nicht ganz konsequent, indem er die Blütenstände von *Arum* als „Ekelblumen“ und „Kesselfallenblumen“ zu den Blumen rechnet (vgl.: Die Wechselbeziehungen zwischen den Blumen und den ihre Kreuzung vermittelnden Insekten, 1879, S. 70 f.). In dieser Inkonsequenz sind ihm die späteren Blütenbiologen gefolgt. Ich kann dieses Verhalten aber nicht tadeln, ich sehe darin vielmehr den natürlichen Hinweis darauf, daß man, wie es bereits in der Volkssprache der Fall ist, den Begriff etwas weiter fassen sollte, als H. Müller es tat. Ich möchte deshalb vorschlagen, den Begriff „Blume“ folgendermaßen zu definieren: Als „Blumen“ sind alle jene von Tieren besuchten und bestäubten Blüten und Blütenstände zu bezeichnen, welche sich durch ihre optische Beschaffenheit, durch ihren Duft oder durch beides ihren Besuchern (und meistens auch dem Menschen) bemerkbar machen und beim Blütenbesuch als ökologische Einheit wirken. Blumen in diesem Sinne sind z. B.: einzelne Blüten von *Helianthemum*, einzelne Blüten von *Aristolochia*, ganze Blütenstände von *Muscari comosum*, ganze Blütenstände (samt *Spatha*) von *Arum maculatum* und ganze Blütenstände (Blütenkörbchen) von *Helianthus annuus* und anderen Kompositen.

pflege. Ein Anflug kann also zu einem Besuche führen, es gibt aber auch Anflüge ohne darauffolgenden Besuch.

Ein solches Verhalten, das eine genaue Unterscheidung von Anflug und Besuch nach Art der Honigbiene zuläßt, finden wir bei den verschiedensten Insektengruppen. Doch müssen wir die Begriffe Anflug und Besuch noch ein wenig erweitern, wenn wir sie auf alle als Blütenbesucher tätigen Insekten anwenden wollen. Es gibt ja auch Insekten, welche ohne Unterbrechung des Fluges die Bestäubung durchführen. Es sind dies vor allem die Schwärmer. Ein solcher Schmetterling nähert sich im Fluge einer Blüte, entrollt vor ihr den Rüssel, führt ihn in die Nektarpforte ein, saugt den Zuckersaft und besorgt die Bestäubung. Dabei kann das Tier entweder auf die Benützung der Beine ganz verzichten oder sich in verschiedenem Maße mit den Vorderbeinen und auch mit dem Rüssel an der Blüte festhalten,¹⁾ während die Flügel ununterbrochen weiterschwirren. Ähnlich verhalten sich verschiedene Arten der Gattung *Bombylius* unter den Zweiflüglern. Auch bei diesen Insekten können wir ohne Schwierigkeit Anflug und Besuch unterscheiden: Als Anflug können wir den letzten Flugabschnitt betrachten, der zu einer Blüte hinführt, als Besuch dagegen jenen Abschnitt verminderten Flügelschwirrens, in welchem sich das Tier in verschiedenem Maße mit den Beinen an der Blüte festhält, wobei es während des Saugens die Bestäubung durchzuführen vermag. Wir können somit ganz allgemein jede im Fluge ausgeführte Annäherung eines Blütenbesuchers, bevor dieser die Blume berührt, als Anflug bezeichnen. Als Besuch dagegen jeden Aufenthalt eines Tieres an der Blume oder in ihr, der mit einer Berührung der beflogenen Teile verbunden ist. Der Besuch kann zu einer Bestäubung führen, muß es aber nicht.

Mit Hilfe der soeben gegebenen Definition vermögen wir bei allen blütenbesuchenden fliegenden Insekten Anflug und Besuch ohne Schwierigkeit auseinanderzuhalten. Nachdem ich diese beiden Begriffe, die ja bereits aus den wiederholten Beobachtungen hervorgegangen waren, gebildet hatte, suchte ich nun festzustellen, ob die merkwürdige Tatsache, daß bestimmte Blüten von bestimmten Insekten — oft nur zu bestimmter Zeit — angeflogen, aber nicht besucht werden, irgendwelchen Gesetzmäßigkeiten unterliegt. Damit wurde gleichzeitig auch die Frage aufgeworfen: Warum werden bestimmte Blüten unter den gegebenen Umständen besucht, unter anderen dagegen nicht?

Es hat sich im Verlaufe meiner Untersuchungen gezeigt, daß gerade die scharfe Unterscheidung von Anflug und Besuch in jeder Hinsicht

¹⁾ Daß sich ein Schwärmer, etwa der Taubenschwanz (*Macroglossum stellatarum*) beim Saugen mit dem Rüssel an der Blüte festhält und sich auf diese stützt, kann man leicht daraus entnehmen, daß ein solches Tier die beim Verblühen sich ablösenden Blumenkronen oft vorzeitig mit dem Rüssel abbricht.

sehr fruchtbar war. Diese Unterscheidung wurde von den früheren Autoren meines Wissens nie genau durchgeführt, und ich gewann die Überzeugung, daß gerade darin die Ursache für so viele falsche Schlußfolgerungen aus Beobachtungen und Versuchsergebnissen gelegen war und zugleich eine der Ursachen für einen verhältnismäßig lange dauernden Stillstand in der Entwicklung unserer Kenntnisse über den Blütenbesuch der Insekten.¹⁾ Den Rätseln, die uns Anflug und Besuch in ihrer Verschiedenheit und in ihren Gemeinsamkeiten darboten, mußte nun durch verschärfte Beobachtung und durch Experimente die Lösung abgerungen werden.

b) Fernwirkung und Nahwirkung der Blumen.

Wenn sich bestimmte Insekten immer wieder bestimmten Blumen nähern und sie besuchen, dann müssen wir annehmen, daß von den Blumen Wirkungen ausgehen, welche jene Tiere heranlocken und schließlich dazu bringen, sich an der Blüte oder in ihr zu betätigen. Da sich viele solche Tiere oft schon aus größeren Entfernungen wohlgezielt den Blumen zuwenden, so werden wir vermuten, daß von diesen eine *Fernwirkung* ausgeht. Wenn die Fernwirkung das Insekt veranlaßt, sich der Blume zu nähern, wenn sie also einen Anflug auslöst, dann können wir von einer *Fernanlockung* sprechen. Bestimmte Äußerungen der angelockten Tiere, welche wir am Ende eines Anfluges kurz vor dem Besuche und während des Besuches feststellen, führen uns dazu, auch eine *Nahwirkung* der Blumen anzunehmen. So wird z. B. das Niedersetzen des Insektes auf der Blüte als Folge einer bestimmten Nahwirkung aufzufassen sein. Von der Blüte aus betrachtet werden wir darin das Ergebnis der *Nahanlockung* erblicken müssen. In solchen Fällen nähern sich die Tiere „aktiv“ den Blumen und machen hier allenfalls „Suchbewegungen“, welche schließlich zu jener Berührung der Geschlechtsblätter führen können, die zur erfolgreichen Bestäubung erforderlich ist.

Nicht in allen Fällen wird jedoch der letzte Abschnitt in der Reihe der zur Bestäubung führenden Bewegungen des Tieres eine „aktive“ Bewegung sein. Wir sehen vielmehr, daß in manchen Fällen in den Blumen Einrichtungen wirksam werden, welche das besuchende Insekt oft entgegen den gleichzeitig wirkenden aktiven Bewegungen *passiv* zu jenen Stellen führen, an welchen die Übernahme oder Abgabe des Blütenstaubes erfolgen muß. Ja, wir sehen auch häufig, daß manche Blumen

¹⁾ Auch die vor drei Jahren erschienene umfangreiche Arbeit von Fr. E. Clements und Fr. L. Long, Publ. Carnegie Institution 1923, Nr. 336, zeigt diese scharfe Begriffstrennung nicht. (Sie geht über die von Plateau und anderen älteren Autoren benützten Methoden nicht hinaus, nur wurden diese nun konsequenter angewendet. Einen wesentlich tieferen Einblick in die Wechselbeziehungen zwischen Blumen und Insekten haben uns die Untersuchungen von Clements und Long aber nicht verschafft.)

ihre Besucher zwingen, in bestimmten Räumen längere Zeit zu verweilen, wodurch die Wahrscheinlichkeit, daß die Tiere mit den Geschlechtsregionen der Blüte in eine passende Berührung kommen, wesentlich vergrößert wird. Derartige Blumen werden zu Insektenfallen. Nach durchgeführter Fernanlockung bemächtigen sich solche Blumen mit Hilfe bestimmter Nahwirkungen der Insekten, halten sie eine Zeitlang gefangen und entlassen sie schließlich gewöhnlich unversehrt, nachdem sie mit Pollen versehen und so zur Bestäubung anderer gleichartiger Blüten geeignet gemacht wurden. Bei der Betrachtung der Kesselfallenblumen haben frühere Beobachter die passiven Abschnitte der Annäherungsbewegungen übersehen, so daß eine erneute Untersuchung solcher Blumen ein wesentlich anderes Bild von den Bestäubungsvorgängen gewinnen konnte. Ich verweise auf meine Untersuchungen über die Blütenstände der Gattung *Arum*: Die von dem Duft der Keule angelockten Insekten gleiten an der Spatha-Innenfläche aus, stürzen von hier ab und geraten passiv in eine Gefangenschaft, die etwa 24 Stunden währt und zur Vermittlung der Bestäubung ausreicht.¹⁾

Hinsichtlich der Fern- und Nahwirkung der Blumen tritt uns eine große Mannigfaltigkeit entgegen, deren Analyse mit exakten Methoden vorgenommen werden muß, wenn die anthropomorphistische Betrachtungsweise — oder, wie ich mich einmal ausdrückte, die Tierfabel — aus dem Bereiche der Blütenökologie mit Erfolg verdrängt werden soll. Dementsprechend bildete in allen den hier unter dem Titel „Insekten und Blumen“ wiedergegebenen Untersuchungen die Aufklärung der Fern- und Nahwirkung der Blumen die Hauptaufgabe meiner Bemühungen. Daß auch einige andere Forscher durch ihre vielfach zwar nicht nach diesen Zielen gerichteten Untersuchungen mitunter einen wesentlichen Anteil an dem schließlichen Erfolge haben, werden die späteren Darlegungen zeigen.

2. Optische und chemische Wirkungen der Blumen.

Die Wirkungen, welche Blumen auf Insekten ausüben können, sind vor allem optische und chemische. In der Nähe kommen überdies auch mechanische Wirkungen in Betracht. Ob auch noch thermische oder andere Wirkungen hier vorkommen, soll vorläufig nicht näher untersucht werden. Die optischen Wirkungen werden sich zunächst in den Lichtsinnesorganen (Augen) der Tiere geltend machen, die chemischen in den Geruchs- und Geschmacksorganen, die mechanischen in den Tast- und den Bewegungsorganen. Aus dieser Überlegung ergibt sich, daß

¹⁾ Wo kein weiterer Hinweis auf eine von mir durchgeführte Untersuchung beigefügt wurde, ist alles Wesentliche mit Hilfe des entsprechenden Stichwortes an der Hand des Gesamtregisters in den Ausführungen meiner „Insekten und Blumen“ zu finden.

vielfach ein Fortschritt in der Kenntnis des Funktionierens dieser Organe zugleich einen Fortschritt für das Verständnis der entsprechenden Wirksamkeit der Blumen darstellt.¹⁾ Da aber gemäß den verschiedenen Zielen des Tierphysiologen und des Blütenökologen die Untersuchungen über das gleiche Organgebiet der Insekten häufig nach verschiedenen Richtungen auseinandergehen, so darf es nicht wundernehmen, daß vor allem viele Lücken in der Sinnesphysiologie der Insekten von den Blütenökologen selbst ausgefüllt werden müssen. Aus diesem Grunde war ich wiederholt gezwungen, mich in bestimmte Abschnitte der Tierphysiologie einzuarbeiten und besonders sinnesphysiologische Untersuchungen auszuführen, welche unmittelbar meinen blütenökologischen Bestrebungen dienstbar gemacht werden konnten. Um so erfreulicher ist es daher, daß K. v. Frisch als Tierphysiologe in vollem Verständnis für die Bedürfnisse der Blütenökologie zahlreiche Untersuchungen über das Sinnesleben der Honigbiene gerade mit Rücksicht auf das eben genannte Forschungsgebiet durchgeführt und dies auch im Titel einer seiner größeren Arbeiten eigens betont hat.²⁾

Wir wollen nun zunächst die optischen Wirkungen der Blumen auf unser eigenes Sehorgan kurz betrachten. Dies ist deshalb notwendig, weil in der älteren Zeit der blütenökologischen Forschung angenommen wurde, daß die Wirkung der Blumen auf unsere Augen ohne weiteres auch einen Maßstab für die Wirkung auf die Insektenaugen abgeben kann. Die neuere Forschung wird nun festzustellen haben, wie weit wir aus den optischen Wahrnehmungen des Menschen auf das Verhalten der Blütenbesucher Schlüsse ziehen dürfen und wie weit nicht.

Das Sonnenlicht, welches einzelne Teile der Blume trifft, dringt verschieden tief unter die Oberfläche der Organe ein und wird dann in den Pflanzengeweben in verschiedener Weise verändert. Nach mannigfaltigen Brechungen, Spiegelungen und Absorptionen gelangt ein Teil des eingedrungenen Lichtes wieder zurück an die Oberfläche der Blüten Teile. Wenn dieser Lichtrest in unsere Augen gelangt, so bedingt dessen Zusammensetzung die Art unserer Gesichtsempfindung: Die Blüten erscheinen uns dann als Gebilde bestimmter Farbe und Helligkeit und in verschiedenem Maße auch räumlich begrenzt, geformt (Bildwirkung der Blumen). Hinsichtlich der Farbe fällt uns auf, daß die Blüten und oft auch deren benachbarte Teile gewöhnlich nicht ebenso grün gefärbt sind wie die Laubblätter oder die assimilierenden Stengelabschnitte derselben Pflanze. Abgesehen von den für uns sichtbaren Strahlen werden von den dazu befähigten Teilen der Blumen auch unsichtbare Strahlen zurückgeworfen: ultraviolette und wohl auch ultrarote Strahlen.

¹⁾ Vgl. hierzu: Fr. Knoll, Blütenökologie und Sinnesphysiologie der Insekten. (Die Naturwissenschaften, 1924, Jahrg. 12, Heft 47.)

²⁾ Frisch, K. v., Über den Geruchssinn der Biene und seine blütenbiologische Bedeutung. (Zool. Jahrb., Abt. f. allg. Zool. u. Phys., 1919, Bd. 37.)

Durch die spektroskopischen Untersuchungen des Wiener Physikers Fr. Exner¹⁾ haben wir darüber Aufschluß erhalten, wie das für uns sichtbare Strahlungsgemisch, welches von bestimmten Blüten zurückgeworfen wird, zusammengesetzt ist. Ich selbst habe mit derselben Methode die Blumenblätter des roten Feldmohns (*Papaver rhoeas*) untersucht. Dabei ist aber zu betonen, daß bei diesen Untersuchungen die dem Violettende des Spektrums angehörigen Strahlen ebenso wie die im äußersten Rot nur ungenau ermittelt werden konnten und daß die für uns unsichtbaren Strahlen nicht berücksichtigt wurden. Dieser Hinweis ist deshalb wichtig, weil wir nach den Untersuchungen von Kühn und Pohl wissen, daß das ultraviolette, für uns nicht sichtbare Licht für bestimmte Insekten auch beim Aufsuchen des Futters eine Rolle spielen kann.²⁾ Einige Aufschlüsse über das ultraviolette Licht der Blumen erhielten wir durch die amerikanischen Forscher Riechmyer und Lutz. Sie stellten fest, daß wider Erwarten die untersuchten weißen Blütenteile verhältnismäßig wenig ultraviolette Strahlen zurückwerfen, daß dagegen das gelbe Blumenlicht an ihnen oft verhältnismäßig reich ist. Der Ultraviolettgehalt des Blumenlichtes erwies sich dabei als unabhängig von der systematischen Stellung der betreffenden Blütenpflanze.³⁾ Ein weiterer Ausbau dieser Untersuchungen wäre sehr notwendig.

Bei den chemischen Wirkungen der Blumen sei ebenfalls zunächst auf jene Wirkungen hingewiesen, welche der Mensch mit seinen Sinnesorganen wahrnimmt. Man war ja auch in dieser Hinsicht früher der Meinung, daß die Beurteilung des Verhaltens der Blüteninsekten nach den Sinneswahrnehmungen des Menschen ohneweiters möglich sei. Wir wissen, daß in den Blumen verschiedene Substanzen gebildet werden, die in gasförmiger oder flüssiger Form von unseren chemischen Sinnesorganen (Geruchs- und Geschmacksorganen) wahrgenommen werden können. Wir müssen fragen, ob die uns auffallenden Substanzen auch in den entsprechenden Sinnesorganen der Blütenbesucher als Reizstoffe wirksam sind und ob sie das Benehmen dieser Tiere vor und in der Blüte beeinflussen. Dabei ist es nicht ausgeschlossen, daß es von der Blüte abgegebene Stoffe gibt, welche wohl für bestimmte Tiere, nicht aber für den Menschen wahrnehmbar sind. Es wäre aber auch möglich, daß manche

¹⁾ Exner, Fr. und S., Die physikalischen Grundlagen der Blütenfärbungen. (Sitzber. d. Akad. d. Wiss., Wien 1910, math.-nat. Kl., Bd. CXIX, Abt. I.)

²⁾ Kühn, A. und Pohl, R., Die Dressurfähigkeit der Bienen auf Spektrallinien. (Die Naturwissenschaften, 1921, Jahrg. 9, S. 738 ff.) Ferner: Kühn, A., Zum Nachweis des Farbenunterscheidungsvermögens der Bienen. (Ebenda, 1924, Jahrg. 12.) — Versuche über das Unterscheidungsvermögen der Bienen und Fische für Spektrallichter. (Nachr. d. Ges. d. Wiss. zu Göttingen, math.-phys. Kl., 1923.)

³⁾ Vgl. darüber Fr. E. Lutz, The colors of flowers and the vision of insects, with special reference to ultraviolet. (Annals of the New York Akad. of Sc., vol. XXIX, 1924, pp. 233—283, mit 7 Tafeln.)

dem Menschen sehr auffallende Blütenstoffe auf bestimmte blütenbesuchende Tiere keine Wirkung auszuüben vermögen.

Mit Hilfe unserer eigenen Sinnesempfindungen können wir unter den von der Blüte ausgeschiedenen Substanzen vor allem verschiedene Duftstoffe feststellen. Über die chemische Zusammensetzung solcher Duftstoffe sind wir im allgemeinen nicht sehr gut unterrichtet, mit Ausnahme jener, welche der Mensch zur Erzeugung von Wohlgerüchen den Blüten zu entnehmen und industriemäßig zu verarbeiten oder synthetisch herzustellen pflegt. Dies sind vor allem die ätherischen Öle verschiedener Blüten.¹⁾ Man kennt auch die Zusammensetzung einiger unangenehm riechender Duftstoffe aus Blüten. So wurde Indol in verschiedenen Blüten nachgewiesen und auch das Vorhandensein von Aminen, besonders von Trimethylamin ist schon seit längerer Zeit bekannt.²⁾ Eine vergleichende Untersuchung der Duftstoffe (Duftstoffgemische) entomogamer Blüten vom botanisch-chemischen und blütenökologischen Standpunkte wäre dringend nötig.

Hinsichtlich der Geschmacksstoffe, welche von der Blüte ausgeschieden werden, kommt für unsere Erwägungen vor allem der Nektar in Betracht. Der Gehalt an verschiedenen Zuckerarten läßt uns diesen von Insekten so sehr begehrten Saft deutlich süß erscheinen. Seine Zusammensetzung ist im einzelnen nur bei sehr wenigen Blütenarten genauer untersucht worden.³⁾ Die für uns süß schmeckenden Zuckerarten sind zugleich jene Substanzen, welche die Insekten mit Hilfe von Geschmacksreizen dazu bringen, den Nektar in sich aufzusaugen. Wie weit diese Wirkung der im Nektar vorhandenen Substanzen mit unserer Süßempfindung parallel geht, wäre noch genauer zu untersuchen, wobei aber zu berücksichtigen ist, daß auch das die Hauptmasse des Nektars bildende Wasser als solches für sich allein von gerade „durstigen“ Tieren eingesaugt wird. Andere Blütenprodukte, welche verschiedene Blüteninsekten ebenfalls in sich aufzunehmen pflegen, so z. B. der Inhalt von Futterhaaren, und auch der Blütenstaub, soweit er von bestimmten Insekten verzehrt wird, sind für uns einer Geschmacksprüfung meistens nicht in genügendem Maße zugänglich. Ob und in welchem Ausmaße chemische Reize wirksam sind, wenn solche Dinge von den blütenbesuchenden Tieren gefressen werden, ist noch unbekannt.

¹⁾ Vgl. A. Reclaire, Tabelle der bis Januar 1917 beschriebenen ätherischen Öle (Berlin, 1919); A dictionary of essential oils with bibliographic references etc. (Perfumery and Essential Oil Record, Bd. 7, 1916, special number S. 125 bis 206 und Bd. 15, 1924, S. 110 bis 115). — Literatur zur Biochemie der Blütenduftstoffe s. Fr. Czapek, Biochemie der Pflanzen (Jena 1921), 2. Aufl., Bd. 3, S. 595 ff. — Die bei den einzelnen Blütenarten festgestellten Duftstoffe findet man in: C. Wehmer, Die Pflanzenstoffe (Jena 1911).

²⁾ Über Indol in Blüten s. Czapek, a. a. O., Bd. 3, S. 358; über Trimethylamin ebenda Bd. 1, S. 780, ferner: Insekten u. Blumen S. 467 (Klein und Steiner).

³⁾ Vgl. darüber E. Zander, Das Leben der Biene (Stuttgart 1913), S. 105 ff.

a) Die Trennung der optischen und chemischen Fernwirkung der Blumen im Versuch.

Gemäß den beiden eben besprochenen Wirkungsweisen der Blumen stand schon seit langer Zeit die Frage nach der blütenökologischen Bedeutung der Blumenfarbe und des Blumenduftes im Mittelpunkt des Interesses. Weil man annahm, daß beide Wirkungen meistens gleichzeitig zur Geltung kommen, trachtete man frühzeitig, diese im Experiment voneinander zu trennen und getrennt nach ihrer Wirkung auf die Insekten zu untersuchen. Man bemühte sich dabei gewöhnlich, die eine der beiden Wirkungen gänzlich zu verhindern, um dafür die andere desto deutlicher sichtbar zu machen. Da mich die bisher vorliegenden Ergebnisse solcher Untersuchungen nicht befriedigten, bemühte ich mich schon seit mehr als 10 Jahren, Methoden ausfindig zu machen, welche auch im freien Felde eine verlässliche Trennung der optischen und chemischen Fernwirkung bestimmter Blumen gegenüber bestimmten Insekten ermöglichen. Bei diesen Untersuchungen kam es ja zunächst vor allem auf die Trennung der Fernwirkungen an, da die erste Frage lauten mußte: Wie finden die Insekten aus der Ferne den Weg zu den von ihnen besuchten Blumen? Wenn diese Frage einwandfrei beantwortet war, konnte dann die Frage nach der Nahwirkung oder Nahanlockung desto leichter beantwortet werden.

Die erste Methode, welche ich mit Erfolg zur Trennung der optischen und chemischen Fernwirkung anwendete, beruhte auf folgender Überlegung: Duftstoffe, welche von einer Blume an die umgebende Luft abgegeben werden, können sich bei stärker bewegter Luft (Wind) wohl in der Richtung der Luftbewegung, nicht aber dieser entgegengesetzt oder senkrecht zu ihr fortbewegen. Wenn man also im freien Felde bei windigem Wetter mit Hilfe empfindlicher Windfahnen stets die Anflugsrichtung eines blütenbesuchenden Insektes mit der Windrichtung vergleicht, so muß sich feststellen lassen, ob auch solche Anflüge gegen Blumen darunter sind, bei denen ein Zurechtfinden nach dem Blütendufte ausgeschlossen ist. Allerdings schien diese Methode zunächst nicht sehr aussichtsreich, da man so oft in Büchern liest, daß die Insekten (mit Rücksicht auf die Duftwahrnehmung) meist gegen den Wind zu fliegen pflegen.¹⁾ Allein die Beobachtung zeigte schon nach kurzer Zeit, daß bei vielen Insekten, z. B. bei der Honigbiene, diese Gewohnheit gar nicht vorhanden ist. Da man bei Anflügen, die mit dem Winde erfolgen, nicht feststellen kann, wie weit das betreffende Insekt passiv zur Blume getragen wurde, habe ich meine besondere Aufmerk-

¹⁾ Dies glaubt u. a. auch Lutz. Er behauptet auf S. 276 der oben angeführten Arbeit: „Not only do most insects come up-wind to flowers, but when they come down-wind they usually pass the flower, hover a bit, then turn and come up-wind to it.“ Da diese Verallgemeinerung bestimmter Einzelfälle nach meinen Erfahrungen nicht berechtigt ist, haben die von Lutz daraus gezogenen Schlüsse keinen Wert.

samkeit jenen Anflügen gewidmet, welche senkrecht zur Windrichtung ausgeführt werden. Solche Anflüge mußten ohne Mitwirkung der chemischen Fernwirkung, also unbeeinflußt vom Blumendufte zustande kommen, somit nur mit Hilfe der optischen Fernwirkung! Auf diese Weise konnte ich mit Hilfe der Windmethode zahlreiche nur optisch gelenkte Fernanflüge von Insekten verschiedener Ordnungen und Familien feststellen und auf Einzelheiten untersuchen.

Die zweite Methode, deren ich mich zur Trennung der optischen und chemischen Fernwirkung bediente, sollte keine der beiden Wirkungen verhindern, jedoch diese so weit räumlich voneinander trennen, daß man im letzten Abschnitt des Anfluges klar erkennen konnte, ob die Flugbewegung optisch oder chemisch gelenkt wurde. Zu diesem Zwecke verhüllte ich die zu prüfenden Objekte mit Platten oder Röhren aus möglichst farblosem Glas, sorgte jedoch dafür, daß an einer bestimmten scharf umschriebenen Stelle eine Öffnung vorhanden war, aus welcher der allenfalls abgegebene Duft hervorströmen konnte. Diese Öffnung mußte genügend, aber nicht allzu weit von jener Stelle der Glasumhüllung entfernt sein, wo für uns das Bild der unmittelbar dahinter befindlichen (am besten der Glaswand anliegenden) Blume sichtbar war. Die Öffnung mußte sich in solcher Nähe der Blume befinden, daß die abströmenden Duftstoffe noch in ausreichender Konzentration aus der Glashülle hervorkommen konnten. Die Methode der Glasumhüllung führte ich, wie schon angedeutet wurde, in zwei Formen durch: als Glasplattenmethode und als Glasröhrenmethode. Beide Methoden paßte ich immer dem jeweiligen Versuchsobjekte hinsichtlich Form und Größe der Glashülle an, ferner bemühte ich mich auch, bei einem und demselben Objekt durch mehrfache zielbewußte Abänderungen die vorhandenen Fehlerquellen möglichst einzuschränken.¹⁾ Die Glasplattenmethode bewährte sich am besten in der Form, daß ich die hinsichtlich ihrer Fernwirkung auf bestimmte Insekten zu prüfende Blume zwischen zwei gleich große aufrecht stehende ebene Glasplatten so einschloß, daß diese Platten parallel und voneinander nur einige wenige Millimeter entfernt waren. An dem Rande dieses Plattenpaares konnte der Duft frei hervorströmen, in der Mitte war das Bild der Blume sichtbar. Bei der Glasröhrenmethode verwendete ich farblose Glasröhren von solcher lichter Weite, daß die zu prüfende Blume gerade knapp hineingeschoben werden konnte, entweder mit einer einzigen nach oben oder nach unten gerichteten Öffnung am Ende des Röhrens oder mit zwei an den Röhrenden einander gegenüberliegenden, dem Querschnitte des Glasrohres entsprechenden Öffnungen. Diese Methoden haben im Verein mit der später zu erwähnen-

¹⁾ Bei der Verwendung von Glas ist zu berücksichtigen, daß verschiedene Glasarten die für uns unsichtbaren ultravioletten Strahlen in verschiedenem Maße zurückhalten.

den Rüsselspurenmethode bei der Untersuchung der Anflüge blütenbesuchender Schwärmer das höchste Maß an Brauchbarkeit erreicht. Sie waren sowohl im Freien als auch im Laboratorium mit bestem Erfolge zu verwenden.

Bei den Versuchen zur Trennung der optischen und chemischen Fernwirkung mit Hilfe der eben beschriebenen Methoden ergab sich, daß bei bestimmten Insekten eine ausgesprochene optische Fernanlockung die auslösende Ursache der Anflüge darstellt. Bei vielen Insekten vereinigt sich schließlich die optische mit der chemischen Wirkung in der Erzielung des Anfluges. Bei anderen Insekten ließ sich dagegen eine optische Fernanlockung nicht nachweisen, und das waren gerade solche, bei denen die chemische Fernwirkung nachweisbar die Anlockung auslöste und den Anflug lenkte. Ich konnte feststellen, daß jene Insekten, welche man hinsichtlich ihrer Flugtüchtigkeit und anderer sich beim Blütenbesuch bewährender Fähigkeiten als die vielseitigsten und leistungsfähigsten Bestäuber bezeichnen muß, sich bei ihrer Annäherung an die Blumen entweder immer oder meistens der optischen Fernwirkung bedienen. Die chemische Wirkung kommt bei solchen Tieren als Duft entweder gar nicht oder nur in der nächsten Nähe der Blüte zur Geltung.

Wenn man mit Hilfe derartiger Untersuchungen erkannt hat, daß die Anflüge bestimmter Tiere von der optischen Fernwirkung, die Anflüge bestimmter anderer dagegen von der chemischen Fernwirkung der Blumen ausgelöst und gelenkt werden, dann fällt sogleich auf, daß die Durchführung dieser Anflüge je nach der Art der daran beteiligten Fernwirkung verschieden ausfällt. Entsprechend der geradlinigen Fortpflanzung des Lichtes gestattet die optische Orientierung auch einen „wohlgezielten“, d. i. annähernd geradlinigen ununterbrochenen Anflug. Bei der chemischen Orientierung sind solche „wohlgezielte“ Anflüge nur dann möglich, wenn die Luft, welche über die Blume hinwegstreicht, dem Insekt gleichmäßig und ohne Veränderung der Richtung entgegenweht — ein Fall, der nur selten verwirklicht wird. Meistens sind die knapp über dem Erdboden vorhandenen Luftströmungen sehr unregelmäßig in der Richtung und in der Stärke, so daß die von der chemischen Fernwirkung der Blumen abhängigen Anflüge ebenso unregelmäßig und mit häufigen Unterbrechungen durchgeführt werden müssen. Ich will hiezu nur zwei Beispiele anführen: den wohlgezielten, optisch gelenkten Anflug von *Bombylius fuliginosus* und den oftmals unterbrochenen mehr oder weniger zickzackförmigen chemisch gelenkten Anflug von *Sphaerocera subsultans*.

b) Über die optische Fernwirkung der Blumen und die Fernanlockung verschiedener Blüteninsekten.

Die Untersuchung der optischen Fernwirkung hat gezeigt, daß die optischen Einrichtungen der Blumen auf Angehörige verschiedener

Insektenordnungen oft ganz verschieden stark anlockend wirken, daß aber auch einzelne Insektenfamilien innerhalb einer und derselben Ordnung auffallende Verschiedenheiten aufweisen. Dabei ergab sich andererseits oft auch eine sehr auffallende Übereinstimmung bei Insektenarten weit entfernter systematischer Stellung.

Schmetterlinge.

Unter den Schmetterlingen (*Lepidoptera*) gibt es zahlreiche sehr wichtige Blütenbesucher. Während die meisten anderen Blüteninsekten sich nur bei Tag an den Blumen betätigen, findet man unter den Schmetterlingen zahlreiche Arten, die erst bei vorgeschrittener Dämmerung ihre Futterflüge ausführen, ja selbst solche, die noch in den Nachtstunden an Blüten saugend angetroffen werden. Meine Untersuchungen über den Blütenbesuch der Schmetterlinge gingen von einer auf breiter Grundlage durchgeführten Untersuchung der sinnesphysiologischen Fähigkeiten und anderer für den Blütenbesuch wesentlicher Eigenschaften von *Macroglossum stellatarum* (Taubenschwanz), einem typischen Tagschwärmer, aus. Ich habe festgestellt, daß ein solches Tier die Blüten nur mit Hilfe ihrer optischen Fernwirkung aufzufinden vermag. Trotz meiner immer wieder erneuten sorgfältigsten Bemühungen gelang es mir nicht, irgendein Anzeichen für die Mitwirkung des Blumenduftes bei den Anflügen des Tieres zu finden. Daß ich mich gerade nach dieser Richtung ganz besonders bemühte, kam daher, daß in den verschiedenen blütenökologischen Darstellungen immer wieder Behauptungen über den hochentwickelten Geruchssinn der Schwärmer und dessen entscheidenden Anteil am Blütenbesuch aufgestellt wurden. Das gleiche Verhalten wie der Taubenschwanz zeigte hinsichtlich der Fernanlockung der von mir untersuchte Abendschwärmer *Deilephila livornica*, nur daß seine Flugzeit in die erste Zeit der Abenddämmerung verlegt war. Auffallend war, daß bei diesem Schwärmer die Blumenfarben als solche auch noch bei sehr stark verminderter Beleuchtung anlockend wirkten.¹⁾ Bemerkenswert ist das Verhalten des Windenschwärmers (*Protoparce convolvuli*), der seine Futterflüge bei noch geringerer Beleuchtung in der späten Dämmerung beginnt. Dieser Schwärmer konnte sich nach meinen eigenen Untersuchungen²⁾ auch dann noch sehr gut optisch zurechtfinden, wenn meine Augen nur mehr sehr schwer imstande waren, die Einzelheiten der Umgebung ohne besondere Behelfe zu unterscheiden. Er vermochte in der tiefen Dämmerung ohne Schwierigkeit sogar dunkelviolette Objekte von anderen sicher zu unterscheiden und daraus das Futter zu entnehmen. Dies geschah mit Hilfe der optischen Fernwirkung ohne jede

¹⁾ Knoll, Fr., Lichtsinn und Blütenbesuch des Falters von *Deilephila livornica*. (Zeitschr. f. vergl. Physiologie, 2. Bd., 1925, S. 329—380.)

²⁾ Die von mir erst kürzlich abgeschlossenen Untersuchungen über den Windenschwärmer sind noch nicht veröffentlicht.

Mitwirkung von Düften, obgleich nach den Angaben in blütenökologischen Werken bei diesem Schwärmer das Zurechtfinden nach dem Blütendufte in der Dunkelheit eine ganz besondere Rolle spielen soll. Ein solches Ergebnis meiner Untersuchungen ist sehr auffallend, da es wohl auch Schwärmer gibt, die sich als Imago mit Hilfe von Duftwirkungen ihr Futter verschaffen. So verhält sich allem Anscheine nach der Falter von *Acherontia atropos* (Totenkopfschwärmer), der nicht als Blütenbesucher gilt und sich durch einen verhältnismäßig kurzen, aber sehr kräftigen Rüssel auszeichnet. Über die optische Orientierung der *Noctuidae* (Eulen) beim Blütenbesuch ist mir nichts bekannt. Dagegen habe ich bei bestimmten Tagfaltern (*Rhopalocera-Pieridae*) die optische Fernwirkung der Blumen als Grundlage der Anflüge nachgewiesen. Neuere Untersuchungen von Kühn und Ilse konnten dies bestätigen und durch weitere Tatsachen in den Einzelheiten klarstellen.¹⁾ Als Parallelfall zum Typus *Acherontia* sei unter den Tagfaltern der von mir genauer untersuchte *Charaxes jasius* angeführt.

Zweiflügler.

Unter den Zweiflüglern (*Diptera*) kann *Bombylius fuliginosus* (Wollschweber) als Typus für jene Arten hingestellt werden, welche durch die optische Wirkung der Blumen aus der Ferne angelockt werden. Die eben erwähnte Art und ihre nächsten Verwandten sind außerordentlich geschickte, rasche Flieger und tüchtige Bestäuber. Sie entsprechen in ihrem Benehmen den Schwärmern (Tagschwärmern) unter den Schmetterlingen. Ganz anders verhalten sich jene Zweiflügler, welche ich als Besucher der Blütenstände von *Arum nigrum* kennengelernt und eingehendst studiert habe. Als Typus dieser Tiere kann *Sphacrocera subsultans*, eine sonst auf Pferdemit sehr häufige kleine Fliege, gelten. Bei solchen Insekten spielt die optische Fernwirkung keine erkennbare Rolle, die Anlockung wird nur mit Hilfe des Duftes bewirkt. Die auch als Blumenfliege bekannte *Eristalis tenax* dürfte wohl ein Mittelding zwischen diesen beiden Typen darstellen.

Käfer.

Über die optische Fernwirkung der Blumen auf Käfer (*Coleoptera*) liegen nur die Ergebnisse jener Untersuchungen vor, welche ich an den Besuchern von *Arum nigrum* ausgeführt habe. Als Typus dieser Tiere sei *Aphodius tristis* hingestellt, ein Dungkäfer, der sich sonst im Kote verschiedener Säugetiere (Rinder u. a.) aufzuhalten und zu vermehren pflegt. Bei allen diesen Käfern war die optische Fernwirkung des Blütenstandes an der Anlockung nicht beteiligt. Sie verhielten sich geradeso wie die gleichzeitig angelockten Fliegen vom Typus der *Sphacrocera subsultans*,

¹⁾ Kühn, A. und Ilse, D., Die Anlockung der Tagfalter durch Pigmentfarben. (Biol. Centralbl., Bd. 45, 1925, S. 144—149.)

deren Anlockung der Blütenstand mit chemischen Mitteln durchführte. Beispiele für die optische Fernanlockung von Blütenkäfern sind also nicht bekannt, doch halte ich es für möglich, daß einmal auch solche Fälle sichergestellt werden.

Hautflügler.

Von den Hautflüglern (*Hymenoptera*) sind es die Bienen (*Apidae*), welche am meisten und erfolgreichsten bei der Bestäubung tätig sind. Ihr vielfach wohlausgeprägtes Gemeinschaftsleben (Staatenbildung) und das stete Wiederfinden ihrer selbst geschaffenen Behausungen nach ausgedehnten Flügen läßt uns diese Tiere als Wesen mit besonders wohlentwickelten „psychischen“ Fähigkeiten erscheinen. Einzelne Elemente dieser Fähigkeiten wirken sich auch im Blütenbesuche aus, und so zeigen uns bestimmte Bienenarten ein stark differenziertes Unterscheidungsvermögen für die Gegenstände ihrer Umwelt, besonders für jene Pflanzenteile, welche ihnen Substanzen zu ihrer eigenen Ernährung und zur Aufzucht der Brut zu liefern vermögen. Der Gesichtssinn, der Geruchssinn und ein wohlentwickeltes Gedächtnis für bestimmte von außen kommende Einwirkungen bilden hierzu die Behelfe. Bei den Honigbienen vermag das einzelne Tier mit Hilfe einer sehr einfachen, aber für den Arbeitsbetrieb im Bienenstaate ausreichenden „Sprache“ auch andere Angehörige desselben Volkes zu erfolgreicher gleicher Tätigkeit und dadurch auch zu einer verschieden lange dauernden Gleichförmigkeit im Besuche bestimmter Blütenarten anzuregen.¹⁾ Eine solche Gleichförmigkeit begünstigt in hohem Maße das Zustandekommen artgleicher Bestäubungen und damit die Samenbildung der betreffenden Pflanzen. Da bisher nur die Honigbiene ausreichend untersucht wurde, bleibt noch sehr viel Arbeit zu leisten, bis wir einen befriedigenden Einblick in die Mannigfaltigkeit der Erscheinungen beim Blütenbesuch der anderen Bienen und der übrigen Hautflügler gewinnen können.

Infolge dieser großen Mannigfaltigkeit hat es auch sehr lange gedauert — trotz immer wiederholter Bemühungen, die von verschiedener Seite mit großem Eifer fortgesetzt worden waren —, bis schließlich durch die Arbeiten von Frisch die optische Fernanlockung der Honigbiene sichergestellt werden konnte. Wir wissen nun, daß sich die meisten Blumen den Honigbienen aus der Ferne optisch bemerkbar machen, daß sich diese Bienen beim Blütenbesuch nach verschiedenen optischen Eigenschaften der Blumen richten und daß sich letztere auch weitgehend

¹⁾ Die Kenntnis des größten Teiles aller blütenökologisch in Betracht kommenden Eigenschaften der Honigbiene verdanken wir den umfassenden und überaus erfolgreichen Untersuchungen K. v. Frisch'. Die Überprüfung und zugleich die Bestätigung dieser Untersuchungen ist im V. Abschnitt meiner „Insekten und Blumen“ mit Hilfe meiner eigenen Beobachtungen und Versuche durchgeführt. Dort sind auch die nötigen Literaturhinweise zu finden.

dem Gedächtnisse dieser Tiere einprägen. Diese durch die optische Wirkung der Blumen entstehenden „Engramme“ haben dann einen wesentlichen Einfluß auf die Auswahl der Blumen bei den nächsten Besuchen. Wespen, die vielfach, wenn auch in weit geringerem Maße als die Honigbiene, an der Bestäubung bestimmter Blüten beteiligt sind, dürften nach den Untersuchungen von Armbruster an *Vespa saxonica*¹⁾ ebenfalls instande sein, Blumen mit Hilfe der optischen Fernwirkung aufzusuchen. Doch müssen die von Armbruster angebahnten Untersuchungen wohl noch viel weiter ausgebaut werden, bevor wir aus ihnen sichere Schlüsse auf das Verhalten beim Blütenbesuch ziehen können.

c) Einzelheiten der optischen Fernwirkung der Blumen im Zusammenhange mit sinnesphysiologischen Fähigkeiten der blütenbesuchenden Insekten.

Über den Gesichtssinn der blütenbesuchenden Insekten.

Ein fliegendes Tier ist ohne einen wohl ausgebildeten Gesichtssinn nicht denkbar. Dementsprechend haben die flugtüchtigen Insekten vielfach besser entwickelte Augen als flugunfähige derselben systematischen Gruppe. Man braucht in dieser Hinsicht nur die Augen einer beliebigen geflügelten Heuschreckenart, z. B. von *Locusta viridissima*, mit den Augen einer flügellosen Stabheuschrecke, z. B. von *Bacillus rossius*, zu vergleichen. Da sich die blütenbesuchenden Insekten im Fluge den Blüten nähern, müssen wir auch bei ihnen einen wohl entwickelten Gesichtssinn erwarten. Für einen solchen spricht auch der hochentwickelte Zustand ihrer Augen. Wir dürfen bei ihnen ein mehr oder weniger weitgehendes „Bildsehen“ vermuten, da nur ein solches es ermöglicht, beim raschen Flug zwischen den zahlreichen Hindernissen, welche einem fliegenden Insekt innerhalb der Vegetationsbestände entgegentreten, anstandslos hindurchzusteuern. Dies dürfen wir um so mehr, als solche Insekten vielfach wohlgezielt auf die von ihnen besuchten Blumen zulliegen.

Nachdem die alte, naive Naturwissenschaft angenommen hatte, daß die Tiere ihre Umgebung geradeso wie wir Menschen sehen, entstand später infolge einer kritischeren Einstellung bei verschiedenen Naturforschern die Ansicht, daß die Gesichtswahrnehmung auch bei den mit wohl entwickelten Augen ausgestatteten Insekten recht unvollkommen und von dem des Menschen beträchtlich verschieden sei. Vor allem dürfe man nicht annehmen, daß solche Tiere ein dem menschlichen ähnliches Farbsehen, also einen eigenen Farbensinn besitzen. Dafür sollte aber der Geruchssinn in weitem Maße den mangelhaften Gesichtssinn ergänzen oder teilweise auch ersetzen. So vertrat auch noch K. v. Heß mit viel

¹⁾ Armbruster, L., Über das Farbsehen der Wespen. (Naturw. Wochenschr., N. F. XXI, 1922, S. 419—422.)

Eifer die Meinung, daß selbst die Blüteninsekten total farbenblind sind und daß sie somit die umgebende Pflanzenwelt nur „Grau in Grau“ sehen.

Es ist wohl sicher, daß verschiedene blütenbesuchende Insekten sich in bestimmten Fällen ohne Mitwirkung eines Farbensinns zurechtfinden können und sich vielfach auch ohne Beachtung der Farben tatsächlich zurechtfinden. So vermag — um ein Beispiel aus meinen eigenen Untersuchungen zu wählen — der Taubenschwanz eine zum Niedersetzen und Ausruhen geeignete Stelle dadurch zu finden, daß er in einer gegliederten Umgebung ohne Rücksicht auf den farbigen Gesichtseindruck, der für uns vorhanden ist, das für ihn dunkelste und sich dabei von der Umgebung am besten abhebende Objekt anfliegt (Dunkelflug). Auf diese Weise findet das Tier vertiefte und dadurch geschützte Stellen, die sich zu längerer gefahrloser Rast, zum Übernachten und auch für den Winterschlaf eignen. Geradeso wie bei diesen Flügen spielt auch bei der Wahrnehmung von Bewegungen, welche eine „Fluchtreaktion“ auslösen, die Farbe des bewegten Gegenstandes als solche keine Rolle. Um so wahrscheinlicher schien es dadurch für manchen, daß auch beim Blütenbesuch die für uns so auffallenden Farben der Blumen ohne Bedeutung sind.

Eine große Menge verschiedenster Beobachtungen über die Wechselbeziehungen zwischen Blumen und ihren Besuchern brachte es mit sich, daß man sich mit der Lehre von der totalen Farbenblindheit blütenbesuchender Insekten, trotzdem sie von namhaften Gelehrten verteidigt wurde, nicht befreunden konnte. Mit dem Einsetzen des wissenschaftlichen Kampfes gegen diese Lehre, die schließlich einwandfrei widerlegt wurde, begann ein großer Aufschwung in der Blütenökologie. Heute wissen wir, daß es sich bei der Annäherung der Blüteninsekten an die Blumen um viel mehr handelt als um jene „einfache“ vom Licht gelenkte Bewegungsreaktion, die man bei Tieren gewöhnlich als „Phototropismus“ (oder besser als „Phototaxis“) bezeichnet.

Der Farbensinn blütenbesuchender Insekten.

Die Frage, ob die blütenbesuchenden Insekten einen eigenen Farbensinn besitzen oder nicht, hat die Wissenschaft immer wieder beschäftigt, da von ihrer Beantwortung abhing, ob man die Blumenfarben entsprechend der Blumentheorie von Chr. K. Sprengel als Anpassung an den Insektenbesuch auffassen darf oder nicht. Erst durch die Untersuchungen von Frisch an Honigbienen wurde zum ersten Male für eine Insektenart in überzeugender Weise der Nachweis eines besonderen Farbensinns erbracht und damit die unerläßliche sinnesphysiologische Grundlage für die von Sprengel aufgestellte Theorie geschaffen. Bald darauf konnte ich bei dem Wollschweber und dem Taubenschwanz einen eigenen Farbensinn nachweisen.¹⁾

¹⁾ Der Taubenschwanz gehört heute zu den in sinnesphysiologischer Hinsicht am besten bekannten Insekten. Obgleich ich meine ersten Mitteilungen über das Farben-

Eine sehr genaue reizphysiologische Analyse des Farbensehens eines blütenbesuchenden Insektes haben uns die Untersuchungen von Kühn und Pohl über die Honigbiene gebracht. Diese beiden Forscher konnten in gemeinsamer Arbeit feststellen, daß die Honigbiene innerhalb eines kontinuierlichen Bogenlampenspektrums nur vier „Farben“ (Farbgruppen) unterscheidet, denen folgende vier Reizqualitäten entsprechen:

1. Reizqualität . . . Spektralabschnitt zwischen 650 und 530 $\mu\mu$ Wellenlänge
= Farbgruppe Orange, Gelb, Gelbgrün.
2. Reizqualität . . . Spektralabschnitt zwischen 510 und 480 $\mu\mu$ Wellenlänge
= Farbgruppe Blaugrün.
3. Reizqualität . . . Spektralabschnitt zwischen 470 und 400 $\mu\mu$ Wellenlänge
= Farbgruppe Blau, Violett.
4. Reizqualität . . . Spektralabschnitt zwischen 400 und 313 $\mu\mu$ Wellenlänge
= Farbgruppe Ultraviolett.

Purpur, eine Farbe, die an Blumen so häufig zu finden ist, fehlt unter den Spektralfarben. Man kann sie aber durch Mischung von spektralem Rot und Blau (oder Violett) erzielen. Da reines Rot nach den genannten Untersuchungen für die Biene keinen Reizwert besitzt, also nicht mehr als Licht wahrgenommen wird, muß jenes Purpur zur 3. Reizqualität gehören, so daß es von diesen Tieren mit Blau und Violett verwechselt wird. Letzteres ist tatsächlich auch bei purpurnen Blüten und bei dem Purpur bestimmter Pigmentpapiere der Fall. Eine besondere Erwähnung verdient noch die 4. Reizqualität (Ultraviolett), da die Strahlenkategorie zwischen den Wellenlängen 400 und 313 von uns nicht mehr als Licht empfunden wird, während sie auf das Bienenauge eine starke Wirkung ausübt.

Nach meinen eigenen Untersuchungen ist anzunehmen, daß diese vier Reizqualitäten auch für das Farbsehen des Taubenschwanzes und des Wollschwebers ohne wesentliche Unterschiede gelten. Bei anderen Blüteninsekten, z. B. den Tagfaltern und den Wespen, dürften sich wohl zum Teil stärkere Abweichungen von dem Verhalten der Honigbiene ergeben.

Die Vorliebe der Blüteninsekten für bestimmte optische Eigenschaften der Blumen.

Wir wissen heute, daß bestimmte Insekten im Laufe ihres individuellen Lebens „Erfahrungen“ machen können, die einen mehr oder weniger deutlichen Einfluß auf spätere Tätigkeiten dieser Tiere besitzen.

sehen dieses Tieres schon 1919 (Die Naturwissenschaften, Jahrg. 1919, Heft 24) veröffentlichte und meine umfangreiche Arbeit über den Lichtsinn und Blütenbesuch des genannten Schwärmers bereits im Jahre 1922 (Insekten und Blumen III) herauskam und bald in den wichtigeren referierenden Zeitschriften besprochen wurde, sagt M. Heering in seinem kürzlich erschienenen Buche (Biologie der Schmetterlinge, Berlin 1926, Seite 188): „Ob und wieweit bei Schmetterlingen ein Sehen von Farben stattfindet, ist noch unbekannt . . .“

Imagines, welche eben die Puppenhülle verlassen haben, können sich demnach in vielen Dingen wesentlich anders verhalten als solche, die schon zahlreiche Blütenbesuche ausgeführt haben. Darauf müssen wir stets Rücksicht nehmen, wenn wir die Ergebnisse von Tierversuchen beurteilen. Leider sind unsere Kenntnisse über das Benehmen noch unerfahrener Blüteninsekten bis jetzt recht gering. Ich habe schon vor Jahren Versuche mit noch unerfahrenen Faltern von *Macroglossum stellatarum* und *Deilephila livornica* angestellt und dabei gute Erfolge erzielt. Später haben Kühn und Ilse ähnliche Versuche mit Pieriden (*Gonepteryx rhamni* und *Pieris brassicae*) und Nymphaliden (*Argynnis paphia* und *Vanessa io*) ausgeführt, welche ebenfalls brauchbare Ergebnisse lieferten.¹⁾ Bei diesen Versuchen wurde geprüft, wie sich die Falter gegenüber bestimmten grauen und farbigen Objekten verhalten. Alle die bisher untersuchten frisch geschlüpften Schmetterlinge flogen ohne vorausgegangene Blütenerfahrung auf bestimmte Blütenfarben zu, wobei sie die gleichzeitig vorhandenen grauen Objekte verschiedener Helligkeit nicht beachteten. Auch Grün hatte keine anlockende Wirkung auf solche Falter. Man kann daher annehmen, daß diese Tiere eine „angeborene Vorliebe“ für die gewöhnlich an Blüten vorkommenden Farben besitzen. Diese Vorliebe für bestimmte Farben bewirkt bei den genannten Insekten, daß sie nach dem Verlassen der Puppenhülle verhältnismäßig rasch zu ihrer in den Blüten dargebotenen Nahrung kommen können. Leider fehlen uns noch ähnliche Versuche mit der Honigbiene.

Unter den Farben, welche von den noch unerfahrenen Schmetterlingen beachtet werden, erwiesen sich bestimmte als besondere „Lieblingsfarben“. In der blütenökologischen Literatur findet man bereits zahlreiche Angaben über die „Lieblingsfarben“ der verschiedenen Blütenbesucher. Diese Angaben sind gewiß zum Teil unrichtig. Doch sprechen die Ergebnisse der Versuche von Kühn und Ilse wohl zugunsten der Ansicht von Hermann Müller, wonach bei bestimmten Tagfaltern eine auffallende Vorliebe für Rot vorhanden sein soll.²⁾ Müller verstand unter „Rot“ auch bläuliches Rot (Purpur).³⁾ Und gerade für dieses zeigten die beiden Nymphaliden der Versuche von Kühn und Ilse eine ausgesprochene Vorliebe. Es ist zu erwarten, daß sich in dieser Hinsicht die verschiedenen blütenbesuchenden Insekten nicht ganz einheitlich verhalten werden. Genaue Aufschlüsse darüber werden uns aber erst Versuche mit homogenen Lichtern (Spektralversuche) bringen können.

Auch an Insekten mit längerer Blütenerfahrung (Futtererfahrung) lassen sich unter Umständen Anhaltspunkte dafür gewinnen, daß eine

¹⁾ Die hierher gehörigen Versuche von S. Gorka mit *Deilephila elpenor* bedürfen dringend einer Nachprüfung, weshalb ich sie hier bloß erwähnen möchte. (Vgl. darüber meine bereits zitierte Arbeit über *Deilephila livornica*, S. 378.)

²⁾ Vgl. K. v. Frisch, Farbensinn und Formensinn der Biene, S. 46f.

³⁾ Vgl. hierzu in H. Müller, Alpenblumen, S. 510, die Beispiele für „lebhaft rote“ Tagfalterblumen.

bestimmte Tierart eine besondere Vorliebe für eine bestimmte Farbe (Farbgruppe) besitzt. So zeigten die Versuche von Frisch mit Honigbienen und meine Versuche mit dem Taubenschwanz in gleicher Weise eine Vorliebe dieser Tiere für blaue und blauähnliche Pigmente einschließlich des Purpurs sowie für gelbe und gelbliche — mit Ausschluß von Grün, das keine oder nur ganz ausnahmsweise eine Beachtung fand. Das gleiche ergab sich aus den Spektralversuchen mit dem Taubenschwanz. Die bereits erwähnten Versuche von Armbruster mit *Vespa saronica* ließen eine besondere Vorliebe für Purpur erkennen. Dazu kommt noch bei verschiedenen Blüteninsekten eine Vorliebe für Weiß und für weißähnliche (ungesättigte) Farben großer Helligkeit.

Im Anschluß an das eben Gesagte ist noch hervorzuheben, daß der Taubenschwanz im Wettbewerbe gesättigter und weniger gesättigter Farben desselben Farbtönen unter sonst gleichen Umständen die gesättigtere bevorzugt. Dieses Verhalten zeigte auch der von mir untersuchte Wollschweber (*Bombylius*), und es scheint mir, daß auch andere farben-tüchtige Blüteninsekten sich darin gleich verhalten dürften. Dies hindert aber nicht, daß auch Blumen mit weniger gesättigter Farbe bei ausreichender Helligkeit des von ihnen zurückgeworfenen Lichtes, also solche mit etwas „getöntem“ Weiß, noch leicht Insektenbesuch erhalten und damit zu ihrer Bestäubung kommen können.¹⁾

Diese Eigentümlichkeiten der blütenbesuchenden Insekten, welche man mit dem Ausdruck „Vorliebe“ bezeichnet und mehr geahnt als sicher nachgewiesen hatte, sind noch in den meisten Fällen sehr der physiologischen Überprüfung bedürftig. Versuche mit frei dargebotenen Blumen oder künstlichen farbigen Objekten sind ja an sich noch nicht imstande, etwas darüber auszusagen, ob eine Vorliebe für bestimmte Gebilde wirklich eine Farbenvorliebe ist. Hier muß zunächst entsprechend meinen früheren Ausführungen in den Versuchen eine Trennung der optischen von der voraussichtlich oder möglicherweise vorhandenen chemischen Fernwirkung der Versuchsobjekte durchgeführt und daran anschließend mit Hilfe eigener Versuchsanordnungen der Nachweis des Farbensinns erbracht werden. Solche Versuche liegen bereits vor, so daß wir also, wenigstens für bestimmte Insekten, mit Recht von einer Vorliebe für bestimmte Farben sprechen können. Doch sind viele wichtige Blüteninsekten auf dieses Verhalten noch nicht geprüft, und auch bei den untersuchten Arten sind unsere Kenntnisse noch vielfach lückenhaft.

Die optische Bindung.

Der Nachweis des Farbensinns allein genügt natürlich noch nicht, um die ökologische Bedeutung der Blumenfarben sicherzustellen. Es

¹⁾ Hinsichtlich der Einrichtungen, welche an den Blumen die oft große optische Sättigung der Blumenfarben bewirken, sind die Angaben von Fr. und S. Exner in ihrer Arbeit: Die physikalischen Grundlagen der Blütenfärbung (Sitzber. d. Akad. d. Wiss. in Wien, 1910, math.-nat. Kl., Bd. CXIX, Abt. I) einzusehen.

mußte noch gezeigt werden, daß sich die farbentüchtigen Blüteninsekten beim Besuche wirklich nach den Farben der Blumen richten. Dies wurde für bestimmte Arten einwandfrei festgestellt. Dabei zeigte es sich, daß sich für das Farbensehen solcher Insekten die Farben der Blumen in einige wenige Gruppen zusammenfassen lassen, mit Hilfe deren diese Tiere die Blumen bei den Besuchen gruppenweise unterscheiden. Ein derartiges Verhalten konnte aber erst dann mit Sicherheit nachgewiesen werden, als die Nachwirkungen der optischen Begleitumstände des Blütenbesuches erkannt und aufgeklärt worden waren.

Diese Zusammenhänge kann man am leichtesten verstehen, wenn man zunächst das Benehmen noch unerfahrener Imagines gegenüber verschiedenen farbigen Objekten betrachtet. Wenn z. B. ein eben aus der Puppenhülle geschlüpfter Falter — ich konnte dies bei *Macroglossum* beobachten — eine größere Anzahl gelber, violetter und weißer Objekte ohne Futter (Nektar, Zuckerwasser) vorgesetzt bekommt, so wird ein solches Tier zunächst alle diese Gebilde wiederholt anfliegen und sie mit dem vorgestreckten Rüssel berühren. Gibt man dann in alle violetten Objekte Zuckerwasser, und nur in diese, so wird das Tier das Zuckerwasser finden und es sich aneignen. Wenn man nun dem Falter durch längere Zeit das Futter immer ausschließlich in solchen violetten Objekten darbietet, so wird er zuletzt nur mehr die violetten besuchen und die daneben befindlichen gelben und weißen gewöhnlich nicht mehr beachten, selbst wenn sie später reichlich Zuckerwasser enthalten. Auf solche Weise entstand in dem vorliegenden Falle eine Bindung des Falters an den Besuch von Objekten einer bestimmten Farbe. Das Tier hatte dabei seine erste „Erfahrung“ gewonnen. Wie lange eine derartige Bindung anhält, hängt vorwiegend von den weiteren „Erfahrungen“ des Tieres, in geringerem Maße aber auch von noch unbekannten inneren Faktoren ab.

Geradeso wie bei solchen Fütterungsversuchen eine (auch als „Dressur“ bezeichnete) künstliche Bindung an die optische Beschaffenheit der Futterobjekte entsteht, kommt unter geeigneten Umständen beim Blütenbesuch im Freien eine natürliche Bindung zustande. Die Untersuchung der optischen Bindungen hat bei der Honigbiene, beim Wollschweber und beim Taubenschwanz ergeben, daß diese Insekten beim Blütenbesuch vor allem zwei Farbgruppen voneinander und von Grau zu unterscheiden vermögen: eine Gelbgruppe (Rötlichgelb, Gelb und Grünlichgelb) und eine Blaugruppe (Blau, Violett und Purpur). Die meisten von den genannten Tieren besuchten Blumen gehören diesen beiden Farbgruppen an. Dazu kommt noch eine Weißgruppe: reines Weiß und weißähnliche (helle, aber ungesättigte) Farben. Zu dieser Weißgruppe gehören die meisten Nachtfalterblumen. Abgesehen von der Bindung, welche beim andauernden Besuch von Blüten einer der eben genannten drei Gruppen zustande kommt, gibt es auch noch

eine Bindung an das für Menschen unsichtbare Ultraviolett. Diese Bindung wurde von Kühn und Pohl bei ihren Versuchen mit der Honigbiene erzielt. Dadurch wurde gezeigt, daß abgesehen von den für uns sichtbaren Strahlungsmischen auch noch andere Strahlen die Nahrungsflüge der Insekten zu lenken vermögen.¹⁾ Wie weit die Honigbiene und andere Insekten im Freien beim Blütenbesuch von den ultravioletten Strahlen beeinflußt werden, ist allerdings noch unbekannt, so daß auch noch nachzuweisen bleibt, ob es unter den Blumen bestimmte für diese Tiere vorwiegend „ultraviolette“ und besonders als solche wirksame Schaulinrichtungen gibt.²⁾ Schließlich gelang es Kühn und Pohl, auch eine Bindung der Honigbiene an spektrales Blaugrün zu erreichen. Da es aber in der Natur keine blaugrünen Blumen gibt, so kann die Unterscheidung dieser Farbe (Farbgruppe) von anderen beim Blütenbesuch nur mittelbar — vielleicht beim „Erkennen“ und Nichtbeachten des Blattgrüns (Chlorophyllgrüns) — in Betracht kommen.

Es wurde bisher nur davon gesprochen, daß in einem blütenbesuchenden Insekt eine einheitliche Bindung an eine bestimmte optische Eigenschaft einer Blume zustande kommen kann. Es ist aber auch möglich, daß in einem solchen Tier ein Bindungskomplex entsteht, welcher mehrere optische Eigenschaften erfaßt. Ein derartiger Bindungskomplex ergab sich z. B. in den Versuchen von Frisch, wenn Honigbienen auf das Wiederfinden einer aus zwei oder mehreren gelben und blauen Teilen zusammengesetzten Figur „dressiert“ wurden. Dabei konnte auch gleichzeitig eine Bindung an die Stellung der einzelnen Teile innerhalb der Figur (rechts und links von ihrer Mittellinie oder außen und innen) erzielt werden.³⁾ Einfachere Bindungskomplexe konnte ich auch beim Taubenschwanz zustande bringen. Meine Beobachtungen über den Wollschweber sprechen ebenfalls dafür, daß bei dieser Insektengattung zusammengesetzte Bindungen (z. B. Blaugruppe + Weiß) möglich sind. Beim langandauernden Besuch von Blüten mit sehr heller ungesättigter Farbe, z. B. bei Blüten mit hellpurpurner Krone, entsteht nach meinen Untersuchungen am Taubenschwanz ebenfalls ein einfacher Bindungskomplex, der sich aus den Bindungen an „Weiß“ und „Blau“ zusammen-

¹⁾ C. v. Heß, der das Vorhandensein eines Farbensinns bei den blütenbesuchenden Insekten leugnete, glaubte auf Grund seiner Versuche annehmen zu müssen, daß die ultravioletten Strahlen einen wesentlichen Anteil am Zustandekommen des Blütenbesuches besitzen.

²⁾ Nach den Untersuchungen von Richtmyer und Lutz (vgl. Lutz, a. a. O., S. 242 ff. und Fig. 25 bis 44) zeigen die von den Blumen zurückgeworfenen Lichtgemische hinsichtlich ihres Ultraviolettgehaltes keine Beziehung zu dem farbigen Eindruck, den sie auf uns machen. So reflektieren die purpurnen Blütenteile von *Laciniaria punctata* ebenso wie die sattgelben von *Rudbeckia laciniata* mehr als 10 % ultraviolette Strahlen (Wellenlänge kürzer als 380 μ), während andere Blütenarten gleicher Farbe nur sehr wenig Ultraviolett zurückwerfen.

³⁾ K. v. Frisch, Farbensinn und Formensinn der Biene, S. 68 bis 73.

setzt. Bei Besuchen sehr dunkler farbiger Blumen kann eine gleichzeitig wirksame Bindung an „Blau“ und „Schwarz“ sich bilden. Die Einzelheiten über das Zustandekommen solcher Bindungskomplexe und ihre weitere Wirksamkeit bedürfen noch einer genaueren Untersuchung.

Ob und wie weit bei den einzelnen von mir hier nicht erwähnten Ordnungen und Familien blütenbesuchender Insekten einfache oder zusammengesetzte optische Bindungen bei der Annäherung an die Blumen wirksam sind, ist noch unbekannt.

Kontrastwirkungen.

Im Anschluß an die Besprechung der Farbgruppen müssen noch die Kontrastwirkungen erwähnt werden. Man hatte auch schon früher angenommen, daß simultane Farbenkontraste sowohl bei der optischen Fernanlockung als auch in unmittelbarer Nähe der Blume sich am Zustandekommen des Anfluges beteiligen können. Auch sprach man davon, daß Helligkeitskontraste beim Besuch der Nachtfalterblumen mitwirken. Doch fehlte dafür der Beweis. Ich suchte nun zunächst den simultanen Helligkeitskontrast durch Versuche nachzuweisen. Dies gelang mir mit Hilfe des Taubenschwanzes, wobei ich auch einwandfrei feststellte, daß dieser Helligkeitskontrast beim Blütenbesuch förderlich sein kann. Ob auch ein simultaner Farbenkontrast bei diesen Tieren vorkommt, habe ich noch nicht untersucht. Doch hat mittlerweile Kühn¹⁾ einen solchen Farbenkontrast für die Honigbiene nachgewiesen. Dadurch wurde gleichzeitig festgestellt, daß es im Farbsehen dieser Tiere geradeso wie beim Menschen Paare von Komplementärfarben gibt. Derartige Kontrastwirkungen sind imstande, bestimmte Blüten mit an ihnen vorkommenden kontrastierenden Flächenteilen oder auch Blüten auf kontrastierender Unterlage (z. B. auf dem grünen Laub) für die besuchenden Tiere auffallender zu machen.

Besondere Bemerkungen über die Blumenfarben im Zusammenhang mit dem Farbsehen des Menschen.

Ich will hier im Hinblick auf das bereits Gesagte noch in Kürze auseinandersetzen, wie weit man nach unseren heutigen Kenntnissen aus dem Gesichtseindruck, den ein farbentüchtiger Mensch von einer Blume gewinnt, auf das optische Verhalten blütenbesuchender Insekten schließen kann. Dabei muß natürlich vorausgesetzt werden, daß es sich um hungrige Tiere handelt, da — was ja zu erwarten ist — bei fortschreitender Nahrungsaufnahme mit einem bestimmten ernährungsphysiologischen Zustande (Sattsein) die anlockende Wirkung der Blumen aufhört. Genauer

¹⁾ Vgl. A. Kühn, Nachweis des simultanen Farbenkontrastes bei Insekten. (Die Naturwissenschaften, 1921, Jahrg. 9, S. 575 f.) Die dazugehörigen Abbildungen befinden sich im Bildarchiv (Freiburg i. Br.) 1922, Bild 431 bis 436.

voraussagen läßt sich das Verhalten bisher nur für die Honigbiene, den Wollschweber, den Taubenschwanz und für bestimmte Abendschwärmer. Man kann darüber folgendes anführen: Alle jene Farben, welche dem farbentüchtigen Menschen als Gelb oder stark gelblich erscheinen, bilden auch für die eben genannten Insekten eine einheitliche Gruppe (Gelbgruppe). Alle einem solchen Menschen blau oder bläulich erscheinenden Farben bilden mit Ausschluß des Blaugrün eine weitere Gruppe (Blaugruppe), zu der auch stark oder schwach bläuliches Purpur gehört. Reines, nicht gelbliches oder bläuliches Rot kommt in Mitteleuropa bei Blumen kaum vor. Spektrales Rot, das dem Menschen noch kräftig rot, aber nicht mehr gelblich oder bläulich erscheint, ruft bei der Honigbiene und wohl auch bei den anderen vorhin genannten Insekten keinen Licht-eindruck mehr hervor, so daß man sagen kann, „das Spektrum sei für diese Tiere gegenüber dem Spektrum des farbentüchtigen Menschen am Rotende verkürzt“. Farben, die uns blaugrün erscheinen, kommen an Blüten nicht vor. Wo sie allenfalls an Laubblättern oder an künstlichen Pigmenten auftreten, werden sie von den hungrigen Blüteninsekten ebenso wie das gewöhnliche nur schwach gelbliche Grün des Laubes nicht beachtet.¹⁾ Schließlich ist noch das für uns unsichtbare Ultraviolett zu erwähnen, das von Blumen in verschiedenem Maße zurückgeworfen wird, über dessen Anteil an der Anlockung blütenbesuchender Insekten wir aber nicht unterrichtet sind.

Um zu erfahren, ob Pigmentfarben, die für uns mit bestimmten Spektralfarben im Farbton und annähernd in der Helligkeit und Sättigung übereinstimmen, in gleicher Weise wie diese Spektralfarben anlockend auf bestimmte Insekten wirken, habe ich eine Reihe von Spektralversuchen mit dem Taubenschwanz ausgeführt. Solche Versuche bilden zum Teil für das, was ich im vorigen Absatz angegeben habe, die notwendige Grundlage. Ich führe hiezu zwei Beispiele an. Zunächst wollte ich feststellen, ob ein Taubenschwanz, der durch oft wiederholte Besuche an sattes Gelb natürlicher Blumen gebunden ist, von einer Anzahl weißer Scheibchen, die durch ein Bogenlampenspektrum mit verschiedenen Spektralfarben beleuchtet werden, nur die gelben Scheibchen oder beliebige besucht. Tiere, die ich längere Zeit mit Hilfe gelber *Forsythia*-Blüten gefüttert hatte, suchten in solchen Versuchen sich bei ihren Anflügen nur die zur Gelbgruppe gehörigen Scheibchen heraus und berührten nur diese mit dem vorgestreckten Rüssel! Um auch Bindungen zu prüfen, welche unter Verwendung eines künstlichen Pigmentes erzielt worden

¹⁾ Das Verhalten gegenüber Rot und Blaugrün hatte Frisch seinerzeit veranlaßt, für die Bienen ein Farbsehen anzunehmen, das eine weitgehende Übereinstimmung mit dem Farbsehen des rotgrünblinden (protanopen) Menschen besitzt (vgl. Farbsehen und Formsehen der Biene, S. 42 f.). Nach den heute vorliegenden Ergebnissen der Versuche von Kühn und Pohl läßt sich diese Auffassung von einer teilweisen Farbenblindheit der Honigbienen nicht mehr aufrechterhalten.

waren, fütterte ich Taubenschwänze mit Hilfe violetter Futtergefäße, die ich mit Methylviolett gefärbt hatte. Tiere, welche auf diese Weise eine Bindung an die Blaugruppe erlangt hatten, wählten bei solchen Spektralversuchen nur die blauen und violetten Scheibchen aus! Derartige Versuchsergebnisse zeigen ebenfalls, daß wir imstande sind, mit Hilfe unseres eigenen Farbensinns die Zugehörigkeit einer Blumenfarbe zur Gelbgruppe oder Blaugruppe des Farbensehens von *Macroglossum* ausreichend genau zu ermitteln. Da dieser Schmetterling in seinem Farbsehen weitgehend mit dem der Honigbiene übereinstimmt, so sind wir wohl auch berechtigt, die Zugehörigkeit ebenso für die Honigbiene anzugeben. Für den Wollschweber wird es nach unseren Kenntnissen ebenfalls zulässig sein.¹⁾

Von den in Mitteleuropa vorkommenden Blütenfarben verdient das Rot der Blüten des wilden Feldmohns (*Papaver rhoeas*) wegen seines dem reinen Rot sehr nahe stehenden Farbtons besonders erwähnt zu werden. Deshalb haben auch Heß und Frisch diese Farbe in ihren Auseinandersetzungen besprochen.²⁾ Es wurde dabei auch auf den wechselnden Gelbgehalt der Farbe hingewiesen. Ich habe dieses Mohnrot spektrophotometrisch untersucht und es nach seiner Fernwirkung auf den Wollschweber, den Taubenschwanz und die Honigbiene geprüft. Es ergab sich übereinstimmend die Zugehörigkeit zur Gelbgruppe, wobei wir aber entsprechend den Ausführungen von Frisch berücksichtigen müssen, daß das Mohnrot für die Honigbiene und andere Insekten mit eingeschränkter Rotwahrnehmung verhältnismäßig „dunkel“ erscheint, da der beträchtliche Anteil an rein roten Strahlen von diesen Tieren nicht wahrgenommen wird.

Schließlich muß ich noch in Kürze auf das Blattgrün eingehen, also auf die Farbe jenes in den Chloroplasten vorhandenen Farbstoffgemisches, das die charakteristische Färbung der grünen Blätter und Stengel bewirkt. Diese Farbe gehört nach den verschiedenen Feststellungen, die ich mit dem Taubenschwanz machte, ebenfalls zur Gelbgruppe. Dies äußert sich besonders in der Farbe der jungen Laubblätter — vorausgesetzt, daß sie nicht, wie so oft in den Tropen, durch Anthokyan stark gerötet sind. Ist die Farbe der jungen Blätter ein stark gelbliches Grün, wie die Farbe eben geöffneter einheimischer Laubknospen, so werden diese Blätter von einem Taubenschwanz, der gerade an den Besuch

¹⁾ Für Versuche über das Farbsehen und zum Vergleiche von Blumenfarben mit künstlichen Pigmentfarben empfiehlt sich die Verwendung jener 16 Pigmentpapiere, welche Ewald Hering, der Begründer der nach ihm benannten Farbenlehre, bei seinen Versuchen benützte. Proben aller dieser Farbpapiere hat Frisch seiner Arbeit über den Farbensinn und Formensinn der Biene (Tafel 5) beigegeben, so daß sie nun leicht zugänglich sind. Diese Papiere wurden von mir (nach der Methode von Fr. Exner) spektrophotometrisch untersucht und bei meinen Versuchen mit verschiedenen Schmetterlingen sehr viel verwendet.

²⁾ Vgl. Frisch, K. v., Der Farbensinn und Formensinn der Biene, S. 50, ferner S. 33 und 46.

gelber Blüten gebunden ist, häufig mit den Blüten verwechselt und besucht. Dagegen hat das dunklere und weit weniger gelbliche Grün ausgewachsener Laubblätter in einem solchen Falle und auch sonst bei Nahrungsfliügen keine anlockende Wirkung. Wenn es sich aber um ein weibliches Tier handelt und in diesem gerade der Drang zum Eierlegen (Legetrieb) sich einstellt, dann üben solche ausgewachsene grüne Blätter plötzlich eine optische Fernanlockung auf das Schwärmerweibchen aus: es fliegt immer wieder nahe auf die Blätter zu, dazwischen auch auf gelbe Blüten, doch streckt es in allen diesen Fällen im letzten Abschnitte des Anfluges nicht den Rüssel, sondern die Beine vor. Durch Versuche mit Farbstoffextrakten, die ich aus den grünen Sprossen von *Galium* gewonnen hatte, konnte ich feststellen, daß dabei nicht nur die im Chlorophyllkorn vorhandenen gelben Farbstoffe (Carotin, Xanthophyll), sondern auch das von ihnen befreite reine Chlorophyll (Chlorophyll a und b) eine anlockende Wirkung ausüben.¹⁾ Es scheint, daß beim Legefuge die auf Futterflügen nicht beachteten grünen Pflanzenteile deshalb beachtet und angeflogen werden, weil in dem Weibchen vorübergehend eine verstärkte Empfindlichkeit für die Strahlen der Gelbgruppe auftritt. Die zur Abgabe des Eies notwendigen Körperbewegungen werden erst am Ende des Anfluges durch die von der Pflanze ausgehenden chemischen Reize (Duft) veranlaßt.

Die Wirkung verschiedener Schaulinrichtungen auf die Blütenbesucher.

Die optischen Einrichtungen der Blütenregion, welche die Fernanlockung der Insekten besorgen, kann man passend als Schaulinrichtungen bezeichnen.²⁾ Es wirken entweder alle oder nur einzelne Teile der Blüte als Schaulinrichtungen (florale Schaulinrichtungen), und diese können dann noch durch optisch wirksame Einrichtungen außerhalb, aber in der Nähe der Blüten mehr oder weniger unterstützt werden (extrafleurale Schaulinrichtungen). Ja, in manchen Fällen haben die

¹⁾ In der Wiedergabe meiner Versuche mit den Farbstoffextrakten (Insekten und Blumen III, S. 346—349) sind die Farbstoffbenennungen teilweise unrichtig. Da in einem der Versuchsprotokolle die Röhren, welche die durch Ausschütteln mit Benzin aus der alkoholischen Rohchlorophylllösung gewonnenen Farblösungen enthielten, mit kleinen Buchstaben (a, b) bezeichnet sind, kam bei der Ausarbeitung der Versuchsergebnisse eine irreführende Benennung zustande. Auf den oben angegebenen Seiten soll es statt „a-Chlorophyll“ einfach „Chlorophyll“, statt „b-Chlorophyll“ jedoch „Carotin + Xanthophyll“ heißen. Ferner soll auf S. 347, Zeile 11 von unten statt „Chlorophylllösungen“ richtig „Farbstofflösungen“, und auf S. 348, Z. 11 von oben statt „Chlorophyllfarbstoffe“ richtig „im Chlorophyllkorn vorhandene Farbstoffe“ stehen. — Diese unrichtigen Bezeichnungen haben jedoch keinen Einfluß auf die Gültigkeit der dort gezogenen Schlußfolgerungen.

²⁾ Es scheint mir aus sprachlichen Gründen besser, von „Schaulinrichtungen“ statt von „Schaulinrichtungen“ zu sprechen, da wir mit dem Ausdruck „Apparat“ heute einen anderen Begriff zu verbinden pflegen.

Blüten ihre optischen Fähigkeiten fast oder ganz eingebüßt und sie lassen nun, sofern sie insektenblütig geblieben sind, die optische Fernwirkung oft von den benachbarten Hochblättern oder Stengelabschnitten durchführen. Von einer solchen Beteiligung verschiedener Blattgebilde an der optischen Fernanlockung hat man auch schon in der älteren blütenökologischen Literatur voll Überzeugung gesprochen, trotzdem damals weder das Farbensehen der blütenbesuchenden Insekten einwandfrei nachgewiesen war, noch die anlockende optische Wirkung der betreffenden Pflanzenteile.

Nachdem diese anlockende optische Wirkung für bestimmte Teile innerhalb der Blüte experimentell nachgewiesen war, konnte gezeigt werden, daß Blüten, die zu Blütenständen dicht zusammengedrängt sind, einander hinsichtlich der optischen Fernanlockung ihrer Besucher unterstützen können. So hatten z. B. die aus zahlreichen dicht gestellten kleinen Einzelblüten zusammengesetzten Köpfchen von Kompositen bei verschiedenen Versuchen mit der Honigbiene und dem Taubenschwanz die gleiche anlockende Wirkung wie solche alleinstehende Blüten, welche die gleiche Farbe hatten und in ihrer Größe mit jener des ganzen Kompositenköpfchens übereinstimmten.

Daß Hochblätter, deren Farbe von der des grünen Laubes verschieden ist, die optische Fernwirkung blümentragender Sprosse wesentlich fördern können, ergab das Verhalten des Taubenschwanzes gegenüber den so auffallenden purpurnen oder violetten Hochblättern von *Salvia horminum*. Wie die Hochblattbüschel dieser Salbeiart auch die Honigbienen durch ihre Fernwirkung beim Blütenbesuch lenken, habe ich durch verschiedene Versuche feststellen können. Auch bei den Blütenständen von *Salvia nemorosa* und *Eryngium amethystinum* konnte ich die Wirkung der extrafloralen Schauceinrichtungen durch das Verhalten von Honigbienen experimentell nachweisen. Besonders bemerkenswert ist der Nachweis der anlockenden Wirkung der violetten Endbüschel an den Blütenständen von *Muscari comosum*. Ein solches Endbüschel besteht aus zahlreichen dicht nebeneinandergestellten sterilen Blüten, die weder Pollen noch Nektar hervorbringen. Alle ihre Teile sind ebenso wie die langen Blütenstiele lebhaft violett gefärbt. Durch Versuche mit Honigbienen, welche an den Besuch dieser Blütenstände gebunden waren, konnte ich den sicheren Beweis dafür erbringen, daß ein derartiges Endbüschel auf die in einem bestimmten Erfahrungszustande befindlichen Tiere bereits in größeren Entfernungen von der Blume anlockend wirkt, so daß sie ihren Flug gegen den Blütenstand richten. Diese Wirkung des violetten Büschels auf die anfliegenden Bienen hört aber noch vor der Erreichung des Blütenstandes auf, sobald sie die unterhalb an der Achse befindlichen weit weniger auffallenden gelbbraunen Nektarblüten dieser Pflanzen erblicken: nun fliegen die Bienen unmittelbar auf die Honigblüten zu, ohne die den violetten Endschoß bildenden sterilen Blüten

weiter zu beachten. Auch auf die Wollschweber übt der violette Schopf dieser Blütenstände eine die Wirkung der trübgelben Honigblüten weit übertreffende Fernanlockung aus. Es liegt also hier der ungewöhnliche Fall vor, daß farbige, nektarlose Teile eines Blütenstandes, die einer anderen Farbgruppe angehören, die schwache optische Fernwirkung der für die Insekten allein in Betracht kommenden nektarführenden Blüten ganz wesentlich unterstützen.

Daß aber selbst auffallend gefärbte, große Hochblätter nicht immer im Dienste der optischen Fernanlockung stehen, konnte ich an den Blütenständen von *Arum nigrum* nachweisen. Der Blütenstand dieser Art ist stets von einem schwarzpurpurnen scheidenförmigen Hochblatt (Spatha) umgeben, das dem Menschen schon bei der Betrachtung aus der Ferne auffällt. Dieses Hochblatt umhüllt mit seiner Basis die an der Blütenstandachse vorhandenen Blüten so vollständig, daß sie von keiner Seite einem sich annähernden Insekt sichtbar sind. Man wäre geneigt zu glauben, daß schon aus diesem Grunde die optische Fernwirkung der Spatha im Interesse der hiezu nicht befähigten Blüten unerläßlich wäre. Und dennoch ist dies nicht der Fall, da bei diesen Blütenständen keine optische, sondern nur eine chemische Fernanlockung der Besucher vorhanden ist.

Die Gestalt der Blumen.

Es bleibt nun noch die Frage zu beantworten, ob die Blumenform — als optische Erscheinung betrachtet — eine anlockende Fernwirkung auf die Blütenbesucher auszuüben vermag. Eine solche Wirkung müßte sich in der Weise geltend machen, daß unter sonst gleichen äußeren Umständen bestimmt geformte Blumen bei gleicher Beschaffenheit und Größe der das Sonnenlicht zurückwerfenden Oberfläche stärker anlockend auf dieselben Insekten wirken. Daß Honigbienen imstande sind, bestimmte Formen ihrem Gedächtnisse einzuprägen und sie dann gegenüber andern beim Besuche zu bevorzugen (Bindung an die optische Form), geht aus den Untersuchungen von Frisch klar hervor. Doch wissen wir nicht, aus welcher Entfernung diese Formunterschiede auf die Bienen entscheidend wirken können. Ferner wissen wir nicht, ob auch die noch unerfahrene Biene bestimmte Formen gegenüber anderen bevorzugt. Sicher ist aber nach der Meinung von Frisch, daß dort, wo Unterschiede in der Form und Farbgruppe der im Wettbewerb stehenden Blumen vorliegen, der Unterschied in der Farbgruppe wirksamer ist als der Unterschied in der Form. Meine eigenen an Honigbienen in freiem Feld ausgeführten Versuche und Beobachtungen ließen keine deutliche Bindung an die Blumenform neben der die Anflüge aus der Ferne beherrschenden Wirkung der Blumenfarbe erkennen. Damit ist aber nicht gesagt, daß die Wirkung der Blumenform am Zustandekommen der Anflüge gänzlich unbeteiligt war.¹⁾

¹⁾ Die nach dieser Richtung angestellten Untersuchungen von Clements und Long (Experimental pollination) geben uns darüber keine brauchbaren Aufschlüsse,

d) Die optische Nahwirkung der Blumen.

Zwischen der optischen Fernwirkung und der optischen Nahwirkung gibt es keine scharfe Grenze. Dies ist natürlich ganz besonders dann der Fall, wenn eine und dieselbe optische Wirkungsweise in der Ferne und auch in der Nähe der Blume gleichartig zur Geltung kommt. Unmittelbar an der Blüte drängen sich nun gewöhnlich eine Menge verschiedener Wirkungen zusammen, unter denen die vorherrschende Wirkung des Blütenduftes auf die heranfliegenden Insekten in sehr vielen Fällen andere Wirkungen gar nicht oder nur undeutlich sichtbar werden läßt. Will man aber dennoch unter solchen Umständen die optische Nahwirkung von der chemischen getrennt beobachten, so ergeben sich oft beträchtliche technische Schwierigkeiten. Es steht uns dabei nur die Verhüllung der zu prüfenden Objekte mit farblosem, möglichst durchsichtigem Glas zu Gebote, da sich die Windmethode knapp vor der Blüte oder in der Blüte selbst nicht mehr mit Erfolg anwenden läßt. Aber auch die Bedeckung einzelner Blütenteile mit Glashüllen ist nicht immer möglich. Trotzdem gelang es mir, einige wichtige Einzelheiten über die optische Nahwirkung der Blumen mit Hilfe von Versuchen aufzuklären.

Versuche, die optische Nahwirkung der Blumen auf die Honigbiene klarzustellen, habe ich nicht unternommen, da ich vorher Versuche mit solchen Tieren machen wollte, die mir hiezu geeigneter erschienen. Ich untersuchte deshalb zunächst das Verhalten langrüsseliger Schwärmer, weil sich diese beim Nektarsaugen nicht auf der besuchten Blüte niederlassen, sondern lediglich, auf den vorgestreckten Rüssel gestützt, vor oder über der Blüte schwebend den Zuckersaft in sich aufnehmen. Das Benehmen an der Blüte ist demnach bei solchen Schwärmern einfacher und dadurch wesentlich übersichtlicher. Auch der größere Abstand des Insektenkörpers von der gerade besuchten Blüte ist in mancher Hinsicht für Versuche günstiger.

Die Annäherung des Schwärmerrüssels an die Blüte.

Während des Fluges halten die Schmetterlinge ihren Rüssel zwischen den Palpen (Unterlippentastern) verborgen. Bei verschiedenen Faltern wird, wovon später noch die Rede sein soll, das Entrollen des Rüssels (Rüsselreaktion) durch Düfte veranlaßt oder auch durch Geschmacksreize, welche an bestimmten Stellen des Körpers wirksam werden. Ganz anders verhalten sich nach meinen Untersuchungen in dieser Hinsicht der Taubenschwanz und einige andere Schwärmer (*Deilephila livornica*, *Protoparce convolvuli*). Ich konnte nachweisen,

da sie nicht mit den hiezu unumgänglich nötigen Voraussetzungen (Berücksichtigung der natürlichen Bindung, Ausschaltung oder zielbewußte Verschiebung der Duftwirkung, genaue Unterscheidung und Berücksichtigung von Anflug und Besuch) durchgeführt wurden.

daß hier das Ausstrecken des Rüssels durch die optische Nahwirkung bestimmt gefärbter Blütenteile zustande kommt. Die genannten Tiere entrollen bei ihrem Anfluge wenige Zentimeter vor der Blüte den Rüssel, noch ehe sie diese zu berühren vermögen.

Der Taubenschwanz, den ich unter allen blütenbesuchenden Tieren am besten kenne, besitzt als Schwärmer die oben erwähnten Vorzüge für die Durchführung solcher Versuche, wie wir sie hier benötigen, in besonderem Maße. Ich suchte deshalb mit Hilfe derartiger Tiere festzustellen, ob die optischen Nahwirkungen der Blumen auch an dem Einführen des Schwärmerrüssels irgendwie beteiligt sind. Wenn ich einem Taubenschwanz unter geeigneten Versuchsbedingungen natürliche Blüten von einer ebenen Glasplatte bedeckt darbot, so war die Gelegenheit gegeben, die optische Nahwirkung unter Ausschaltung des allenfalls wirksamen Blütenduftes kennenzulernen, vorausgesetzt, daß die Rüsselreaktion nicht überhaupt infolge der Glasbedeckung des Objektes gänzlich unterblieb. Die Versuche zeigten, daß die Rüsselbewegung durch die gewählte Versuchsanordnung nicht beeinträchtigt wurde. Der Schwärmer „suchte“ nach erfolgter Annäherung vor der Glastafel schwebend mit der Rüsselspitze die Glasfläche über der Blüte ab. Mit Hilfe der von mir ersonnenen Rüsselspurenmethode ließ sich jedesmal nachträglich genau nachweisen, welche Stellen der Glasplatte von der „suchenden“ Rüsselspitze berührt worden waren. Die Lage der so gewonnenen Rüsselspuren konnte dann mit der Lage und der Beschaffenheit der unmittelbar darunter (dahinter) liegenden Teile der auf ihre optische Nahwirkung zu prüfenden Blüte oder eines anderen optisch wirksamen Objektes verglichen werden.¹⁾

Die vorgestreckte Rüsselspitze eines Schwärmers, welche am Ende des Anfluges eben die Oberfläche einer Blume berührt, führt fortwährend wirbelnde Bewegungen aus, die sich nach der Höhe und auch nach der Seite hin bemerkbar machen. Dadurch entsteht eine „Streuung“ beim gezielten Aufsetzen der Rüsselspitze. Diese Streuung kann man sowohl unmittelbar bei genauer Beobachtung als auch nachträglich an dem Bilde der beim Besuch entstandenen Rüsselspuren sehen. Aus dem Rüsselspurenbilde läßt sich entnehmen, daß der Mittelpunkt der Rüsselspitzenstreuung bei einer gleichmäßig gefärbten und nicht zu großen Blüte gerade über der Blütenmitte gelegen ist. Man sieht also, daß die wirbelnde Rüsselspitze von dem Schwärmer gegen jene Stelle einer aktinomorphen Blüte gelenkt wird, an der sich, wenn überhaupt Nektar vorhanden ist, der Zugang zum Nektar zu befinden pflegt. Die Streuung der Rüsselspitze ist groß genug, daß der Schwärmer auch dann

¹⁾ Vgl. hierzu Knoll, Fr., Der Tierversuch im Dienste der Blütenökologie. (Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch., 1922, Bd. XL, Generalversammlungsheft.) — Ferner: Knoll, Fr., Blütenökologie und Sinnesphysiologie der Insekten. (Die Naturwissenschaften, Jahrg. 12, 1924, Heft 47.)

noch die Nektarpforte (Eingang zum Nektarraum) findet, wenn sie, wie bei zygomorphen Blüten mit offenem oder geschlossenem Blüteneingang, an dem schräg oder horizontal gestellten Perianth im Sinne der Schwerkraftrichtung etwas nach oben oder nach unten verschoben ist. Da die Rüsselspuren auf einer die Blüte bedeckenden Glasplatte nur über der optisch wirksamen Blütenoberfläche und nicht am Plattenrande, wo sich die Wirkung des Duftes bemerkbar machen könnte, zu finden sind, so ergibt sich, daß die Rüsselbewegung, soweit es sich um das „Zielen“ handelt, optisch gelenkt wird und somit eine Funktion der optischen Nahwirkung der Blüte darstellt.

Saftmale und andere Blütenzeichnungen.

An einer im allgemeinen gleichmäßig gefärbten Blütenhülle befinden sich öfters mehr oder weniger scharf umschriebene Stellen von abweichender Färbung. Diese farbigen Zeichnungen hat man schon seit Chr. K. Sprengel als Wegweiser aufgefaßt, welche den die Blüte besuchenden Insekten das Auffinden des Nektars erleichtern. Man nannte sie dementsprechend „Saftmale“. Irgendein Beweis für die Richtigkeit dieser Annahme war nicht erbracht, denn aus der einfachen Beobachtung konnte man nicht entnehmen, ob die betreffenden Insekten tatsächlich ihre Suchbewegungen nach diesen Wegzeichen lenken. Es hätte sich hier ebensogut um eine in Wirklichkeit nicht zutreffende, lediglich dem Gebaren des Menschen nachgebildete Meinung handeln können, wie wir solche in biologischen Schilderungen leider noch so häufig antreffen. Um dieser Unsicherheit ein Ende zu bereiten, untersuchte ich die Wirkung der Saftmale mit Hilfe des Taubenschwanzes, der mir nach den vorhergegangenen Versuchen hierzu ganz besonders geeignet schien. Die Rüsselspurenmethode ließ sich zu diesem Zwecke sehr gut dienstbar machen. Ich ging dabei von optisch wirksamen Objekten aus, welche dort, wo der Zugang zum Zuckersaft sich befand, ein bestimmtes, von der übrigen Fläche verschiedenes, einfaches Saftmal besaß. Durch wiederholte Fütterung aus derartigen Objekten brachte ich in den Tieren eine optische Bindung zustande, welche klar erkennen ließ, daß solche Saftmale bei entsprechender Beschaffenheit der Zeichnung das Auffinden des Nektars durch Tiere mit bestimmter Erfahrung wesentlich erleichtern und dadurch beschleunigen können. Zuerst gelang mir der Nachweis für die Wirkung eines Saftmals bei den Blüten von *Linaria vulgaris*. Später habe ich mit Hilfe künstlicher Futterobjekte verschiedene an Blüten vorkommende Zeichnungstypen experimentell geprüft und auch diese unter bestimmten Umständen recht wirksam gefunden. Damit war endlich für eine alte an sich richtige Annahme jener Beweis erbracht, den uns die Blütenökologie durch mehr als hundert Jahre schuldig geblieben war. Man wird aber noch fragen: Wirken solche Saftmale auf den Schwärmer nur dann, wenn eine entsprechende Erfahrung unmittelbar vorher-

gegangen war, oder wirken sie nicht auch schon bei einem gänzlich unerfahrenen Tier als Wegzeichen für das Einführen des Rüssels? Die Antwort darauf lautet: Manche dieser Saftmale können auch auf den noch unerfahrenen Falter lenkend einwirken, andere jedoch erst nach vorhergegangener Erfahrung. Zu ersteren gehören jene Saftmale, die dadurch zustande kommen, daß an einer sonst gleichmäßig gefärbten Blütenhülle in der Nähe des Blüteneinganges Flecken (Zeichnungen) vorhanden sind, welche nach ihrer Farbe zur gleichen Farbgruppe gehören wie die übrige sichtbare Oberfläche der Blüte, aber eine weitaus größere optische Sättigung aufweisen. So verhalten sich z. B. blaßgelbe Blüten mit sattgelbem Blüteneingang. Bei Saftmalen, welche nach ihrer Farbe zu einer von der übrigen Blütenfläche verschiedenen Farbgruppe (einschließlich Weiß) gehören, z. B. bei weißen oder gelben Schlundringen an sattvioletten Blüten, ist in vielen Fällen (oder stets?) eine besondere Erfahrung nötig, wenn sie dem Schwärmer das Auffinden des Nektars erleichtern sollen.¹⁾

Wie weit sich andere Insekten nach den Saftmalen richten, wissen wir nicht. Da die Honigbienen nach Frisch ein Unterscheidungsvermögen und ein Gedächtnis für Blütenfarben und Blütenformen besitzen, dürften sie diese Fähigkeiten wohl auch gegenüber den Saftmalen betätigen. Wenn mit solchen Saftmalen positive Erfahrungen (Nektarreichtum der mit diesen Saftmalen versehenen Blüten) verbunden werden, könnten jene sich auch beim weiteren Blütenbesuche der betreffenden Bienenindividuen als Bindung geltend machen. Vielleicht sind bestimmte Saftmale bei der Honigbiene auch ohne Erfahrung wirksam. Eigene Versuche mit Honigbienen wurden nach dieser Richtung jedoch nicht angestellt. Bei anderen, in sinnesphysiologischer Hinsicht um vieles weniger leistungsfähigen Insekten dürften Saftmale wohl kaum eine nennenswerte Rolle beim Blütenbesuch spielen.

Wenn hier von Saftmalen gesprochen wurde, so konnte es sich immer nur um solche Blütenzeichnungen handeln, welche in unmittelbarer Nähe des Zuganges zum Nektar vorhanden sind, sonst aber in der Blüte fehlen. Auffallende Blütenzeichnungen, die weiter abseits von der Nektarpforte angebracht sind, kann man nicht als Saftmale auffassen. Solche „Scheinsaftmale“ könnten unter Umständen wohl eine störende Nahwirkung auf manche Blütenbesucher ausüben. Doch fehlen darüber angestellte Untersuchungen. Viele feinere Einzelheiten, die zum Gesamtproblem der Saftmale gehören, sind auch für den Taubenschwanz noch nicht restlos aufgeklärt worden. Es gibt demnach hier noch sehr viel Arbeit zu leisten. Vor allem müßte aber die Wirkung der Saftmale auf andere Insekten geprüft werden, trotz der voraussichtlich großen technischen Schwierigkeiten.

¹⁾ Über die Saftmalversuche vgl. meine beiden zuletzt (S. 595, Anm. 1) angeführten Arbeiten, sowie Insekten und Blumen III.

Das Niedersetzen des Insektes auf der Blume.

Da sich die meisten Insekten beim Blütenbesuch auf der Blume niederzusetzen pflegen, müssen auch jene äußeren Faktoren untersucht werden, welche in dem Tier das plötzliche Aufhören der Flügelbewegungen und das Aufsetzen der Beine an einer passenden Stelle der Blume bedingen. In vielen Fällen wird es sich dabei um eine Folge der optischen Nahwirkung bestimmter Teile der Blüte oder des Blütenstandes handeln. Da oft gewiß auch chemische Wirkungen daran beteiligt sind, ist die Analyse der Faktoren schwierig. Noch fehlen uns genauere Untersuchungen. Doch konnte ich bereits bei den Blütenständen der Gattung *Arum* nachweisen, daß das Niedersetzen der Fliegen auf dem Spatha-Oberteil wahrscheinlich unter der Mitwirkung der auffallenden Spatha-Farbe zustande kommt, ohne daß sich jedoch diese Färbung an der Fernanlockung der Insekten beteiligt.

e) Über die chemische Fernwirkung der Blumen und die Fernanlockung verschiedener Blüteninsekten.

Die chemische Fernwirkung der Blumen auf bestimmte Insekten ist in den meisten Fällen viel schwieriger einwandfrei nachzuweisen als die optische Fernwirkung. Dies gilt besonders für jene Fälle, wo eine für sich allein zur Anlockung ausreichende optische Fernanlockung vorhanden ist, neben der gleichzeitig eine stark zurücktretende chemische Anlockung wirksam ist oder sein könnte.

Während die Anflüge, welche von der optischen Fernwirkung der Blume gelenkt werden, in einer ununterbrochenen annähernd geraden Bahn erfolgen, sind Anflüge, die von chemischen Wirkungen (Duft) ausgehen, besonders bei schwach oder unregelmäßig bewegter Luft meist zickzackförmig und oft von zahlreichen Flugpausen unterbrochen. Diese Gegensätze im Aussehen der Flugbahnen sieht man sofort, wenn man z. B. den optisch gelenkten Anflug von *Bombylius* mit dem der chemischen Fernwirkung folgenden Anflug von *Scatophaga* oder *Sphaerocera* vergleicht. Davon habe ich bereits früher gesprochen. Besonders lehrreich ist in dieser Hinsicht die Beobachtung eines stinkenden Blütenstandes von *Arum nigrum*, während sich verschiedene Besucher ihm nähern. Ich habe das Verhalten der von ihm chemisch angelockten Tiere (Fliegen und Käfer) genau untersucht und ausführlich beschrieben.

Hinsichtlich ihrer Wirksamkeit ist die chemische Anlockung im allgemeinen der optischen weit unterlegen.¹⁾ Während diese von der

¹⁾ Die immer wiederholten Angaben, daß Geschlechtsdüfte von manchen Nachtfaltern „kilometerweit“ wahrgenommen werden können, halte ich für einen Irrtum. Die Männchen dieser Tiere kommen gewiß aus großen Entfernungen zu einem Platz, an dem sich gerade ein Weibchen befindet, doch wären sie auch ohne dieses Weibchen nahe an der betreffenden Stelle vorübergekommen, da sie bei Nacht raschen Fluges

Luftbewegung nur insofern abhängig ist, als bei starkem Winde das Fliegen sehr erschwert oder unmöglich gemacht wird, beeinflussen bei der chemischen Anlockung auch schon schwächere Luftströmungen in hohem Maße den Erfolg in verschiedenstem Sinne. Gleichmäßige schwache Luftbewegungen, welche den Duftstoff dem Tiere entgegenwehen, können dieses oft rasch der Duftquelle nahebringen, während ungleichmäßige Luftbewegungen, welche mehrmals hintereinander die Richtung wechseln, die Annäherung an die Duftquelle sehr verzögern oder ganz vereiteln. Trotzdem finden viele Insekten ihre Nahrung fast ausschließlich mit Hilfe der wenig verlässlichen Duftwirkung, und ebenso besorgen verschiedene Blüten die Anlockung ihrer Besucher nur auf diesem Wege.

Wie bei der optischen Orientierung der blütenbesuchenden Insekten zeigt sich auch bei der chemischen kein Parallelismus zwischen der Zugehörigkeit des betreffenden Tieres zu einer größeren systematischen Gruppe und der vorwiegenden Anlockung durch chemische Reize.

Schmetterlinge.

Ausführliche Untersuchungen über die anlockende Wirkung der Blumendüfte auf duftempfindliche blütenbesuchende Schmetterlinge wurden bis heute noch nicht durchgeführt. Nach meinen eigenen Erfahrungen unterliegen u. a. bestimmte Arten der Eulen (*Noctuidae*) und Tagfalter (*Rhopalocera*) in verschiedenem Maße der chemischen Anlockung durch die Blumen. Wie weit bei diesen Tieren gleichzeitig auch die optischen Einrichtungen der Blumen wirksam sind, bleibt noch zu untersuchen. Unter den Schwärmern (*Sphingidae*) gibt es ausgesprochene „Fühlertiere“, d. h. solche Arten, die durch Düfte zu ihrem Futter geführt werden, und „Augentiere“, die das Futter mit Hilfe optischer Wirkungen finden.¹⁾ Es scheint aber auch Arten zu geben, die sowohl mit den Augen als auch mit den Fühlern den Ort des Futters aufzuspüren vermögen. Die europäischen blütenbesuchenden Schwärmer dürften sich beim Blütenbesuche nur zu einem geringen Teil nach dem Dufte richten.

Zweiflügler.

Die Hauptmasse der blütenbesuchenden Zweiflügler gehört wohl zu jenem sinnesphysiologischen Typus, den ich vorhin als „Fühler-

in unregelmäßigen großen Schleifen „suchend“ weite Landstrecken durchheilen. Wenn auch Geschlechtsdüfte vielleicht in beträchtlich stärkerer Verdünnung als Blumendüfte wirksam sein können, so dürften (nach meinen Erfahrungen über die Duftorientierung beim Aufsuchen des Futters) die Männchen doch erst aus verhältnismäßig geringer Entfernung durch den Duft des Weibchens auf dieses aufmerksam werden. Neue, wirklich einwandfreie Untersuchungen über die Duftanlockung bei diesen Tieren wären sehr erwünscht.

¹⁾ Vgl. hiezu die Darstellung auf S. 578 und in meiner früher erwähnten Arbeit über *Deilephila livornica*.

tiere“ bezeichnet habe. Daneben dürfte bei verschiedenen Arten in verschiedenem Maße auch die optische Fernwirkung bei der Annäherung an die Blüte beteiligt sein. Zu den „Augentieren“ möchte ich unter den Zweiflüglern vor allem die von mir untersuchten *Bombylius*-Arten rechnen, bei welchen der Duft der Blüte allem Anschein nach erst im allerletzten Abschnitt des optisch gelenkten Anfluges, also kurz vor dem Anklammern der Beine eine Rolle spielt. Den Gegensatz zu diesem Typus bilden jene Fliegen, welche die Blütenstände von *Arum nigrum* zu besuchen pflegen. Ich konnte durch Versuche feststellen, daß es sich hier wirklich um ausgesprochene Dufttiere handelt, bei deren Anlockung die optischen Eigenschaften des Blütenstandes keine erkennbare Rolle spielen. Dies wurde von mir für einzelne Arten der sonst hauptsächlich auf Kot anzutreffenden Borboriden-Gattungen *Borborillus*, *Borborus*, *Olinia*, *Paracollinella*, *Scotophilella*, *Coprophila*, *Halidayina* und *Sphaerocera* nachgewiesen.

Käfer.

Hinsichtlich der Wirkung von Blumendüften auf Käfer sind wir heute noch größtenteils auf Vermutungen angewiesen. Sichergestellt ist nur die Duftwirkung der Blütenstände von *Arum nigrum* auf verschiedene Arten der Staphyliniden-Gattungen *Oxytelus*, *Platysthetus*, *Athela* und *Aleochara*, der Hydrophiliden-Gattungen *Cercyon* und *Cryptopleurum* sowie der Scarabaeiden-Gattungen *Aphodius* (zahlreiche Arten!), *Onthophagus* und *Caccobius*. Alle diese Gattungen, welche sonst in sich zersetzenden organischen Substanzen, besonders in verschiedenem Säugetierkot vorkommen, wurden nach meinen Untersuchungen ebenso wie die vorhin angeführten Zweiflügler nur mit Hilfe des *Arum*-Duftes ohne Beteiligung einer optischen Wirkung aus der Ferne angelockt. Es dürften wohl auch die meisten anderen blütenbesuchenden Käfer sich als solche „Fühlertiere“ erweisen.

Hautflügler.

Von den Hautflüglern ist die Honigbiene auf ihren Geruchssinn genau untersucht.¹⁾ Da Frisch in folgerichtiger Weise vor allem die verschiedenen Blütendüfte zur Prüfung herangezogen hat, sind wir nun über die chemische Wirkung bestimmter Blüten auf die Honigbiene recht gut unterrichtet. Es hat sich gezeigt, daß der Geruchssinn der Biene gegenüber Blumendüften nicht wesentlich empfindlicher ist als der des Menschen. Dies gestattet uns, mit der nötigen Vorsicht nach unserer eigenen Geruchswahrnehmung wenigstens vorläufige Schlüsse auf das Verhalten der Honigbiene gegenüber dem Dufte einer bestimmten Blume zu ziehen. Bemerkenswert ist, daß bei einigen von Bienen besuchten Blüten, die für uns keinen besonderen Duft besitzen,

¹⁾ Frisch, K. v., Über den Geruchssinn der Biene und seine blütenbiologische Bedeutung. (Zool. Jahrb., Abt. f. allg. Zool. u. Phys., Bd, 37, 1919.)

der Nachweis erbracht wurde, daß diese Blüten auch für die Honigbiene duftlos sind: Blüten von *Parthenocissus (Ampelopsis) quinquefolia*, *Vaccinium myrtillus* und *Ribes rubrum* verhielten sich so. Die Art, wie z. B. nach Frisch die Blüten von *Vaccinium myrtillus* von Honigbienen aufgesucht wurden,¹⁾ zeigte schon ohne Versuche deutlich an, daß in diesem Falle die Blüten mit Hilfe einer nicht scharf ausgeprägten optischen Fernwirkung der beblätterten Zweige die Bienen heranlockten und sich ihnen höchstens erst bei der unmittelbaren Berührung mit Hilfe eines kaum wahrnehmbaren Duftes bemerkbar machten — vorausgesetzt, daß hier nicht zuletzt eine optische Nahwirkung den Besuch auslöste.

Frisch konnte durch seine Untersuchungen zeigen, daß der Blütenduft für die Honigbiene nur selten ein in die Ferne wirkendes Anlockungsmittel darstellt. Er sagt darüber: „Ein Lockmittel kann er für jene Bienen sein, die auf die Suche gehen, um neue Nahrungsquellen aufzuspiüren, aber er kann sie nach all unseren Erfahrungen nur selten aus beträchtlicher Entfernung, meist erst in nächster Nähe auf die Blüten aufmerksam machen.“ Dies habe ich durch meine Untersuchungen an Honigbienen in vollem Umfange bestätigen können. Die optisch gut ausgestatteten Blumen werden eben von den Bienen in den allermeisten Fällen aus der Ferne mit Hilfe ihres Gesichtsinnes gefunden und in der Nähe wirkt dann erst der Duft. Nur bei optisch unscheinbaren Blüten wird die chemische Fernwirkung als Hauptfaktor der Anlockung in Betracht kommen. Wenn einmal eine Bindung an den Besuch einer bestimmten Blütenart erzielt ist, dann wirkt der Duft als Merkzeichen, mit dessen Hilfe die Biene die gewohnte Blüte von andersartigen derselben Farbgruppe in der nächsten Nähe unterscheidet. Die chemische Nahwirkung löst erst den Besuch als solchen aus. Frisch ist also in vollem Rechte, wenn er sagt: „Der Blütenduft ist ein Merkzeichen für die Bienen und vielleicht das wichtigste Merkzeichen, welches die Blüte besitzt.“

f) Einzelheiten der chemischen Fern- und Nahwirkung im Zusammenhange mit dem Geruchsinne und Geschmacksinne der blütenbesuchenden Insekten.

Über den Geruchsinne und den Geschmacksinne blütenbesuchender Insekten.

Bei verschiedenen dem Luftleben angepaßten Insekten können wir ohne Schwierigkeit feststellen, daß die Wahrnehmung chemischer Reize nach zwei Richtungen entwickelt ist: als Geruchsinne und als Geschmacksinne. Der Geruchsinne vermittelt ihnen die Wahrnehmung gasförmiger (dampfförmiger) Stoffe, welche mit der sie umgebenden Luft vermischt sind, der Geschmacksinne dagegen die Wahrnehmung verschiedener an sich flüssiger Stoffe oder solcher, die in Flüssigkeiten, besonders in

¹⁾ Vgl. die eben erwähnte Arbeit von Frisch (a. a. O., S. 98).

Wasser, gelöst sind. Dabei kommt der Geschmacksinn oft erst dadurch zur Geltung, daß feste Stoffe durch Sekrete des Tieres zuvor gelöst und so den Geschmacksorganen in passender Form zugeführt werden. Die Verteilung der diesen beiden Sinneskategorien entsprechenden Aufnahmeorgane auf der Oberfläche des Insektenkörpers ist nicht bei allen Arten gleich. Überdies gibt es in verschiedenen Teilen der Haut der Insekten noch eine Menge von Gebilden, die deutlich als Sinnesorgane erkannt sind, von denen wir aber nicht mit Sicherheit angeben können, ob sie chemische oder andere Reize vermitteln.¹⁾

Daß die Fühler als Träger der Geruchsorgane (im engeren Sinne des Wortes) aufzufassen sind, schien schon seit langem wahrscheinlich. Dies wurde aber erst spät einwandfrei festgestellt. Am wichtigsten waren in dieser Hinsicht die Versuche, welche Frisch mit der Honigbiene durchgeführt hat. Doch ist es nicht ausgeschlossen, daß es bei manchen Insekten auch noch außerhalb der Fühler Geruchsorgane gibt.

Die blütenbesuchenden duftempfindlichen Insekten können sich bei der Annäherung an eine Blume ihrer Geruchsorgane schon im Fluge bedienen. Das fliegende Tier vermag bestimmte in der Luft vorhandene Duftstoffe auf diese Weise zu seiner Orientierung und damit zum Auffinden duftender Blumen zu verwenden. Ist das Insekt an der Blüte angelangt, so wird es, wenn ihm ausreichend lange, gelenkig eingefügte Fühler zur Verfügung stehen, diese als „Riechtaster“ verwenden und mit ihnen Einzelheiten in der chemischen Beschaffenheit der Blüte feststellen können. Doch wird es sich in einem bestimmten Falle manchmal nicht sicher nachweisen lassen, ob es sich um die Wahrnehmung von Geruchs- oder Geschmacksreizen handelt.

Hinsichtlich der bei einem blütenbesuchenden Insekt vorhandenen Geruchskategorien sind wir nur bei der Honigbiene gut unterrichtet. Wir verdanken dies den ausgedehnten Untersuchungen von Frisch. Die Honigbiene vermag eine große Anzahl verschiedener Düfte nach ihrer Qualität voneinander zu unterscheiden. Chemisch verwandte Riechstoffe, welche dem Menschen untereinander ähnlich erscheinen, werden auch von der Honigbiene nicht deutlich voneinander unterschieden. Bemerkenswert ist, daß diese Bienenart aber auch einige Riechstoffe von beträchtlich verschiedener chemischer Zusammensetzung, welche für den Menschen dem Dufte nach ähnlich sind, z. B. Nitrobenzol und Bittermandelöl, ebenfalls miteinander verwechselt. Dieses Verhalten deutet nach Frisch darauf hin, „daß die physiologischen Grundlagen des Geruchsinnes beim Menschen und bei der Biene mehr Gemeinsames haben,

¹⁾ Eine gute Übersicht über die auf chemische Reize abgestimmten Sinnesorgane und ihre Leistungen gewährt die eben erschienene Arbeit von Frisch: Vergleichende Physiologie des Geruchs- und Geschmackssinnes (im Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie, herausgegeben von A. Bethe u. a., Bd. XI). Dort findet man auch zahlreiche Angaben über die neuere Literatur.

als man bei derart verschiedenen Sinnesorganen von vornherein annehmen möchte“. Andere Blüteninsekten dürften sich in dieser Hinsicht wohl anders verhalten als die Honigbiene.

Die Geschmacksorgane können beim vollentwickelten Insekt an verschiedenen Stellen der Mundregion vorkommen und dadurch den Blüteninsekten die rasche Untersuchung der Blütenprodukte auf ihre Eignung als Futter gestatten. Besonders wirksam ist die Anbringung dieser Organe an den Enden beweglicher „Taster“, wie solche bei den Mundteilen der Insekten so häufig vorkommen. Tiere, welche mit einem langen Rüssel (Sauger) ausgestattet sind, können auch mit diesem einzelne Stellen der Blüte abtasten und dadurch bestimmte Geschmacksorgane betätigen. Bei manchen Schmetterlingen kann nach Minnich die Wahrnehmung von Geschmacksreizen auch durch Sinnesorgane der Fersenglieder (Tarsen) vermittelt werden.¹⁾

Wie weit blütenbesuchende Insekten imstande sind, mit Hilfe des Geschmackssinnes ihr gewöhnliches Futter zu erkennen, ist nur in ganz wenigen Fällen einwandfrei festgestellt. Von besonderem Wert für die Blütenökologie sind in dieser Hinsicht die Untersuchungen von Minnich, durch welche nachgewiesen wurde, daß die Reizschwelle für die Wahrnehmung von Rohrzucker (Saccharose) bei bestimmten Schmetterlingen weit unter der für den Menschen als Reizschwelle geltenden Verdünnungsgrenze der Lösung liegt. Bei den Geschmacksorganen der Fersenglieder von *Pyrameis atalanta*, die hauptsächlich den aus Früchten und Rissen der Baumrinde austretenden Saft, aber auch Nektar saugt, beträgt die Empfindlichkeit für Rohrzucker das 256fache der Empfindlichkeit der menschlichen Zunge. Eine derartig gesteigerte Empfindlichkeit kann unter Umständen das Auffinden des Nektars in der Blüte wesentlich erleichtern. Der von den Blüteninsekten so sehr beachtete Nektar schmeckt für den Menschen deutlich süß. Aber nicht alle uns süß erscheinenden wässrigen Lösungen wirken auf einen Schmetterling ebenso wie eine für uns gleich süße Rohrzuckerlösung. So kann nach meinen Untersuchungen an dem Taubenschwanz eine dem Menschen kräftig süß schmeckende Saccharinlösung bei einem mit Wasser gesättigten, aber noch hungrigen Falter keine andauernde Rüsselreaktion auslösen, während eine für uns annähernd gleich süße Lösung von Rohrzucker unter völlig gleichen Umständen bei demselben Tier sofort ein langandauerndes Saugen zur Folge hat. Daß Saccharin auch von anderen zuckerliebenden Insekten nicht beachtet wird, ist schon von der Honigbiene und von Ameisen bekannt.

¹⁾ Minnich, D. E., An experimental study of the tarsal chemoreceptors of two Nymphalid butterflies. (Journ. of exper. zool., Bd. 33, 1921, S. 173—203.) — Siehe hierzu K. v. Frisch, Vergleichende Physiologie des Geruchs- und Geschmackssinnes (Handb. d. norm. u. pathol. Physiologie von A. Bethe u. a., Bd. XI), S. 228 und die dort angegebenen weiteren Arbeiten von Minnich.

Zusammenfassend kann man aber wohl mit Frisch sagen: „Was für uns riecht, scheint im allgemeinen auch für das Geruchsorgan der Insekten, was für uns schmeckt, für ihre Geschmacksorgane den adäquaten Reiz zu bilden.“¹⁾ Somit ermöglicht unser Geruchssinn und unser Geschmacksinn bei blütenökologischen Untersuchungen vielfach wenigstens vorläufige Auskünfte darüber, wie sich bestimmte Blütenbesucher unter gegebenen Umständen benehmen dürften. Die endgültige Antwort kann uns aber natürlich nur das betreffende Insekt selbst geben.

Die Vorliebe der Blüteninsekten für bestimmte Düfte.

Nach den Versuchen von Frisch scheint die Honigbiene eine „Vorliebe“ für bestimmte Düfte zu besitzen. Dies zeigt sich darin, daß die Bindung an solche Düfte, welche an den Blumen vorkommen, in den Versuchen mit Leichtigkeit erzielt werden konnte, wogegen Versuche, eine Bindung an faulig riechende Substanzen (Schwefelkohlenstoff, Skatol) zu erreichen, fast ganz mißlingen, obgleich diese Düfte, wie durch besondere Versuche nachgewiesen werden konnte, von den Bienen sehr deutlich wahrgenommen wurden. Es wäre von großem Werte, zu erfahren, wie der Erfolg solcher Dressurversuche bei gänzlich unerfahrenen Bienenindividuen ausfällt. Falls die Versuche auch dann mißlingen, wenn sie mit Bienen ausgeführt werden, die erst die Puppenhülle verlassen und noch keine Erfahrung an Blüten gewonnen haben, dann müßte man den Honigbienen eine „angeborene“ Vorliebe für bestimmte in Blüten vorkommende Duftstoffe zusprechen.

Viel klarer ist die Vorliebe für bestimmte Düfte bei jenen Blüteninsekten ausgeprägt, welche sich beim Aufsuchen der Blüten nur von der chemischen Fernwirkung der Blumen leiten lassen. Dementsprechend zeigen verschiedene Blumen, die nur mit Hilfe ihres Duftes Besucher anzulocken vermögen, eine starke Spezialisierung in der Darbietung bestimmter Duftstoffe. Ich konnte dies besonders bei den Besuchern der Blütenstände verschiedener *Arum*-Arten nachweisen. Schon die menschliche Nase vermag hier ohne Schwierigkeit einzelne Arten der genannten Gattungen nach dem Dufte zu unterscheiden. Diese Duftverschiedenheit äußert sich auch in den Besucherlisten der verschiedenen Arten. Während sich z. B. der Besucherkreis von *A. nigrum* aus einer großen Anzahl Aas und Kot liebender Fliegen und Käfer zusammensetzt, wird *A. conophalloides* nur von blutsaugenden Zweiflüglern (in wenigen Arten, aber in großer Individuenzahl) besucht und bestäubt.

Wenn man erst festgestellt hat, daß bestimmte Blumen ihre Besucher wirklich nur mit Hilfe von Düften anlocken, lassen sich an solchen Blumen wichtige Nachweise für die Duftvorliebe ihrer Besucher erbringen. Untersuchungen nach dieser Richtung wären sehr erwünscht.

¹⁾ Vgl. die vorhin angegebene Arbeit von Frisch, S. 229.

Bei solchen Untersuchungen wird sich zeigen müssen, wie weit wir entsprechend der Duftgruppenunterscheidung, deren das menschliche Geruchsorgan fähig ist, aus dem Dufte einer Blume ihren Besucherkreis voraussagen können. In diesen Dingen dürften die Anschauungen der älteren Blütenbiologen vielfach Recht behalten, wenngleich meine *Arum*-Versuche zeigten, daß dies nicht durchgehends der Fall ist.

Die chemische Bindung.

Entnimmt eine Honigbiene durch längere Zeit Nektar oder Pollen aus Blüten derselben Art, dann entsteht für sich allein oder neben der optischen Bindung in der Biene auch eine chemische Bindung. Die Duftstoffe, welche diese chemische Bindung bewirken, werden in verschiedenen Teilen der Blüte gebildet, besonders in den Kronblättern und Staubgefäßen. Die Honigbienen sind imstande, die Düfte dieser beiden Organgruppen auseinanderzuhalten. Bei den Staubgefäßen ist der Pollenduft das Wesentliche. Hierzu sei noch besonders hervorgehoben, daß es widersinnig ist, zu behaupten, die Bienen und andere Insekten würden oft durch den „Honigduft“ der Blüten angelockt. Frisch betont mit Recht, daß der Nektar als solcher für die Bienen duftlos ist und daß er höchstens den Duft der ihn umgebenden duftenden Organe der Blüte an sich ziehen und dadurch duftend werden kann. Im letzteren Falle ist der Nektarduft dann weit geringer als der Duft jener Organe, die ihn hervorgebracht haben.¹⁾

Der bereits erwähnte Pollenduft bewirkt ganz oder teilweise jene chemische Bindung, welche bei den gerade Pollen sammelnden Bienen eine oft weitgehende Einheitlichkeit bei dieser Tätigkeit hervorruft. So kann es auch geschehen, daß gleichzeitig in verschiedenen Blüten derselben Pflanzenart die eine Bienenschar mit dem Saugen von Nektar sich betätigt, während eine andere ebenso eifrig Blütenstaub sammelt.

¹⁾ Ein solcher Nektarduft ist wohl zu unterscheiden von dem Dufte des Honigs, den die Bienen daraus bereiten. Einem aus der Bienenwabe entnommenen Honig haftet der charakteristische Wachsgeruch der Waben an, abgesehen davon, daß er auch noch mehr oder weniger von den Düften verschiedener Blütenarten enthält, da die Bienen den Nektar nur bei reicher Tracht einheitlich einsammeln. Überhaupt darf man nicht ganz allgemein von „dem Honigdufte“ sprechen, da es ebenso fast geruchlosen wie sehr stark duftenden Bienenhonig gibt. Dies hängt davon ab, wie weit der Honig aus Nektar stark duftender Blüten zusammengesetzt ist. Frisch hat bei seinen Dressurversuchen festgestellt, daß eine Dressur der Honigbienen auf einen für den Menschen kaum duftenden Bienenhonig keinen sicheren Erfolg hat, daß also ein solcher Honig auch für die Bienen nicht wesentlich duftet. — Aus all dem ergeben sich die mannigfachen Widersprüche, welche die Freilandversuche verschiedener Forscher zeitigten, wenn sie natürliche oder künstliche Blumen mit Bienenhonig anfüllten und nach dem erzielten Erfolge Rückschlüsse auf die anlockende Wirkung des vermeintlichen „Honigduftes“ natürlicher und noch unveränderter Blüten zogen.

Es ist anzunehmen, daß auch bei bestimmten anderen Arten duftempfindlicher Blüteninsekten Bindungen an bestimmte Blumendüfte entstehen können. Wir dürfen dies besonders bei verschiedenen als Blütenbesucher sehr leistungsfähigen Hautflüglern erwarten. Doch wurden darüber noch keine Untersuchungen angestellt.

Die Nahwirkung des Blumenduftes.

Es ließ sich nicht vermeiden, daß bei der Besprechung der chemischen Fernwirkung der Blumen bereits einiges über deren Nahwirkung erörtert wurde. Über die chemische Nahwirkung sind wir im allgemeinen ebenso wenig genau unterrichtet wie über die optische, was teilweise damit zusammenhängt, daß es keine scharfe Grenze zwischen der chemischen Fern- und Nahwirkung gibt. Vor allem ist dies aber in den beträchtlichen technischen Schwierigkeiten begründet. Trotzdem besitzen wir über die chemische Nahwirkung der Blüten auf die Honigbiene seit den Untersuchungen von Frisch verhältnismäßig eingehende Kenntnisse.

Die einzige über die Blüte hinausreichende chemische Wirkung ist der Duft. Was ich über den Duft im allgemeinen schon bei der chemischen Fernwirkung sagte, gilt natürlich auch für die Nahwirkung. Der Duft als „Merkzeichen“, wovon bereits gesprochen wurde, gehört zu den Nahwirkungen. Wenn eine Honigbiene innerhalb der Blüte bestimmte Gehbewegungen macht und schließlich den Rüssel vorstreckt oder die beim Pollensammeln nötigen Beinbewegungen ausführt, so muß dies ebenfalls auf bestimmte Nahwirkungen der Blüte zurückgehen, ohne daß wir jedoch wissen, ob es sich dabei um chemische oder optische Wirkungen oder um beides handelt. Daß die Auslösung bestimmter Bewegungen auch mit Hilfe von Duftwirkungen allein möglich ist, zeigen Versuche, die ich mit dem sehr duftempfindlichen Tagfalter *Charaxes jasius* angestellt habe.¹⁾ Brachte ich zwischen die keuligen Fühlerenden dieses Falters, ohne sie jedoch zu berühren, ein mit einem passenden Duftstoff benetztes Stäbchen, so streckte das Tier sogleich den bisher spiralig eingerollten Rüssel vor und machte mit diesem vor sich auf der Unterlage „Suchbewegungen“. Befand sich die Duftquelle einige wenige Zentimeter vor dem Kopfe des Tieres, so bewegte es sich dabei auch einige Schritte vorwärts und näherte sich dadurch dem Duftobjekt. Ebenso verhielt sich auch *Plusia gamma*. Die Rüsselreaktion ist hier also eine ausgesprochene Folge der chemischen Nahwirkung. Diese Reaktion ist somit ein bequemes Mittel, um an geeigneten Faltern die

¹⁾ *Charaxes jasius* ernährt sich als Imago vom Zuckersafte, der aus überreifen Früchten und aus Rindenspalten bestimmter Bäume hervorquillt. An Blüten habe ich ihn nie gefunden, doch war er infolge der Art seines Nahrungserwerbes und seiner besonderen Duftempfindlichkeit für Duftversuche sehr geeignet.

Wirksamkeit von Duftstoffen zu prüfen. Auch bei *Bombylius* ist allem Anscheine nach der Duft der Blüte am Zustandekommen der Saugtätigkeit beteiligt.

Die Nahwirkung des Nektars.

Zu den chemischen Nahwirkungen der Blüte gehört auch die Wirkung des Nektars auf die Geschmacksorgane eines bereits in der Blüte befindlichen Tieres. Wenn z. B. ein auf der Blume sitzender Tagfalter durch den Duft dazu gebracht wurde, die vorhin erwähnten Suchbewegungen mit dem Rüssel auszuführen, und wenn dann dabei zufällig die Rüsselspitze in den Nektar gelangt, so beantwortet der hungrige Organismus des Falters diesen Geschmacksreiz sogleich mit bestimmten Bewegungen (Saugbewegungen) des Kopfes. Bei manchen blütenbesuchenden Schmetterlingen dürften auch andere außerhalb der Saug-einrichtung gelegene Geschmacksorgane jene Reaktionen auslösen, welche das erfolgreiche Saugen bedingen. So hat Minnich gefunden, daß manche sich hauptsächlich von Fruchtsäften nährenden Tagfalter sogleich den vorher eingerollten Rüssel ausstrecken, wenn eine der Fußspitzen ihrer vier Schreitbeine mit einer Zuckerlösung in Berührung kommt.

g) Das Zusammenwirken der optischen und chemischen Eigenschaften der Blumen.

In der vorliegenden Erörterung habe ich bei der Besprechung einer bestimmten Blumenwirkung immer auch auf die Zusammenhänge mit anderen Wirkungen hingewiesen, so daß eine Schilderung einzelner Fälle hier nicht mehr nötig erscheint. Kurze zusammenfassende Rückblicke auf das früher Gesagte werden also genügen.

Wenn uns auch im einzelnen vielfach noch die Kenntnisse über die Art und das Ausmaß des Zusammenwirkens fehlen, so können wir uns doch heute schon ein allgemeines Bild davon machen. Wir wissen vor allem, daß sich in dieser Hinsicht verschiedene Insektenarten ganz verschieden verhalten. Auch ist uns klar, daß bei jenen Insekten, die man hinsichtlich ihres Blütenbesuches als die höchstentwickelten (im Sinne einer weitgehenden Differenzierung) zu betrachten pflegt, das in Rede stehende Zusammenwirken sich vielfach als ganz besonders geeignet erweist, den Blüten zu einem artgleichen Pollen zu verhelfen. Gerade diese Insekten sind es auch, bei welchen die Übertragung des Blütenstaubes auf artfremde Blüten und damit die Vergeudung des Blütenstaubes das bei der Fremdbestäubung mögliche Mindestausmaß erreicht.

Das Zusammenwirken der optischen und chemischen Eigenschaften äußert sich nicht nur sogleich und unmittelbar beim Blütenbesuch, sondern vielfach auch mittelbar in mehr oder weniger lange andauernden Nachwirkungen bei späteren Besuchen. Die Unkenntnis dieser Nachwirkungen hatte zunächst durch sehr lange Zeit das Eindringen

in die verwickelten Vorgänge beim Blütenbesuch vereitelt. Als man aber diese Nachwirkungen als solche sicher erkannt und sie in ihren Einzelheiten untersucht hatte, gaben sie uns ein für viele Fälle so außerordentlich wirksames Mittel zur Aufklärung des Blütenbesuches ab, daß wir gerade diesem Verhalten einen wesentlichen Teil des heutigen Fortschrittes zu verdanken haben. Alle diese Nachwirkungen zeigen sich uns als bestimmte Bindungen, die untereinander in Beziehung treten können.

Die durch dieses Zusammenwirken erzielte *Artstetigkeit* im Blütenbesuch ist bei der Honigbiene ganz besonders stark ausgeprägt — vorausgesetzt, daß die Blüten des Flugbereiches in ihrer Art und Anzahl gerade die Möglichkeit für das Zustandekommen eines solchen Bindungskomplexes bieten. Es scheint mir das Verhalten der Honigbiene in dieser Hinsicht einzig dastehend zu sein. Selbst bei anderen *Apiden* ist die Artstetigkeit schon weniger gut sichtbar, und bei zahlreichen anderen Blütenbesuchern bemerkt man nur Andeutungen oder überhaupt nichts mehr davon. Man sieht daraus, daß die Artstetigkeit der Besucher für die meisten Blüten nicht unbedingt notwendig ist, wenn die Bestäubung gesichert sein soll. Die durchschnittlich übliche Vergeudung von Pollen vermögen die meisten Blütenpflanzen gut zu vertragen.

Das Zusammenwirken der optischen und der chemischen Eigenschaften der Blüten auf das Zustandekommen des Besuches läßt sich in gleicher Weise bei solchen Blüten feststellen, die den Tieren nur Nektar bieten (Nektarblumen), wie auch bei solchen, die ihnen nur Blütenstaub liefern (Pollenblumen), und ebensogut bei jenen so zahlreichen Blüten, aus denen sich die Besucher beides holen können. Dabei kann in dem Gesamtkomplex bald die optische, bald die chemische Wirkung überwiegen.

Wenn ein Schmetterling seine Eier auf eine bestimmte Pflanze ablegt, welche den jungen Raupen als Futter zu dienen vermag, so kann beim Ausfindigmachen einer solchen Pflanze ebenfalls das Zusammenwirken der optischen und chemischen Eigenschaften (Duft) der betreffenden Pflanzenart maßgebend sein. So folgt, wie ich schon (auf S. 591) kurz auseinandersetzte, beim Legeflug des Taubenschwanzweibchens auf die optische Fernanlockung durch die grünen Pflanzenteile eine Reihe von Körperbewegungen, welche unmittelbar an der Pflanze von deren Duft ausgelöst werden und die dazu führen, daß das Tier — gewöhnlich an der Unterseite eines Blattes — ein Ei anklebt. Es handelt sich hier also um eine ähnliche Verkettung von optischen und chemischen Wirkungen wie beim Blütenbesuch bestimmter Insekten. Derartige Verkettungen dürften wohl auch sonst häufig maßgebend sein, wenn ein Insekt für irgendeine Verrichtung eines bestimmten Objektes bedarf und dieses aus einer mannigfach zusammengesetzten Umgebung herauszufinden vermag.

3. Die mechanischen Wirkungen der Blüte und bestimmter Teile des Blütenstandes auf die besuchenden Insekten.

Die meisten Insekten sind darauf angewiesen, sich beim Besuch einer Blüte auf ihr niederzulassen, wenn sie die ihnen zusagenden Blütenprodukte sich aneignen. Dies setzt voraus, daß die einzelnen Teile der betreffenden Blüte eine genügende Festigkeit besitzen, um durch die oft beträchtliche Last des Insektes keine bleibenden Formveränderungen zu erfahren. Eine solche Festigkeit wird in den meisten Fällen durch den Turgor der die Blüte zusammensetzenden Zellen erreicht. Dementsprechend vermögen die Blütenteile, wenn sie einmal welken, die Last größerer Besucher gewöhnlich nicht mehr zu tragen.

Besonders wichtig ist die Festigkeit der Blütenepidermis. Dieses Gewebe ist es ja, welches zuerst dem Anprall der sich niederlassenden Insekten ausgesetzt ist. Es zeigt sich, daß die Epidermis infolge der Turgeszenz ihrer Zellen dieser Anforderung gewachsen ist. Verdickungen der Epidermisaußenwand und andere mechanische Behelfe spielen dabei eine untergeordnete Rolle. Wenn die Blüte eine flache, mehr oder weniger horizontal stehende Schüssel mit vertikaler Achse darstellt, ist es für die Insekten nicht schwer, sich auf ihr niederzulassen und sich in ihr zu betätigen, ohne aus der Blüte herauszufallen. Dagegen ist bei vielen Blüten mit schräg oder horizontal gestellter Achse das Niedersetzen und das Arbeiten in der Blüte an die Bedingung geknüpft, daß sich das besuchende Tier mit seinen Beinen in ausreichendem Maße an den Blütenteilen festzuhalten vermag. In älteren Arbeiten findet man immer wieder die Anschauung vertreten, daß sich beim Anklammern an die Blüte die Insektenkrallen in die Blütenepidermis einhaken und daß ihnen dabei vielfach die in Blüten so häufigen Epidermispapillen zu Hilfe kommen. Das gilt in Wirklichkeit aber bloß für solche Blütenbesucher, deren Beine nur mit (hiez zu besonders geeigneten) Krallen ausgerüstet sind, z. B. für die als Bestäuber tätigen Käfergattungen *Cetonia*, *Tropinota* u. a. Nun finden wir aber gerade bei den leistungsfähigsten Blütenbesuchern, vor allem bei Hymenopteren und Dipteren an den Beinenden neben den Krallen auch noch Haftscheiben (Haftlappen, Pulvilli), welche diese Tiere in den Stand setzen, selbst auf senkrecht stehenden völlig glatten Flächen, etwa auf einer Fensterscheibe, mit Leichtigkeit emporzulaufen. Man kann sich auf einfache Weise davon überzeugen, daß gerade diese Haftscheiben es sind, welche den genannten Insekten das sichere Anklammern an der Blüte ermöglichen und dadurch das Herunterfallen selbst von sehr ungünstig gestellten glatten Blütenflächen verhindern. Sind an der Epidermisoberfläche zahlreiche dicht nebeneinander stehende Papillen entwickelt, so wird durch diese das Anklammern mit Hilfe der Haftscheiben oft beträchtlich

erschwert, da diese sich dann nicht mit ihrer ganzen Klebfläche an die Unterlage anschmiegen können, so daß sie vielfach hohl liegen und demnach teilweise wirkungslos bleiben müssen. Manchmal findet man an Blüten und Blütenständen aber auch Oberflächenteile, welche selbst den am besten ausgestatteten Insektenbeinen keinen Halt bieten können. Dies ist der Fall, wenn eine fugenlose glatte Epidermis mit zahlreichen sich leicht ablösenden kleinen Wachsteilchen bedeckt ist. Solche Wachskörnchen bleiben an den Klebflächen der Beine hängen und schalten dadurch die Wirksamkeit der Haftenrichtungen so lange aus, bis sie durch die Putzbewegungen des Tieres wieder von den Haftlappen abgestreift werden.¹⁾ Ein Beispiel für ein solches Verhalten der Epidermis bietet die Blüte von *Magnolia Yulan*. Diese kann infolge ihrer wachsbefleckten Epidermisoberfläche zu einem vorübergehenden Gefängnis für bestimmte Blütenbesucher werden. In anderen Fällen vermag fettes Öl, das auf der Oberfläche einer Blütenepidermis ausgeschieden wird, diese auch für Beine mit leistungsfähigen Haftlappen unersteigbar zu machen. Auch solche eingeölte Epidermen können sich an der Ausbildung von Falleneinrichtungen beteiligen, welche sich mehr oder weniger bedeutungsvoll in den Bestäubungsmechanismus der Blüte einfügen. Ich will hierfür nur zwei Arten von Fallenblumen als Beispiele anführen, deren Einrichtung von mir mit Hilfe von Versuchen aufgeklärt werden konnte. Bei den Blüten der *Cypripedilinae* ist die glatte Epidermis des kesselförmigen Labellums und anderer Blütenteile mit einer die Haftscheiben ausschaltenden zusammenhängenden Ölschicht versehen, welche diese Flächenabschnitte für die angelockten Hautflügler ungangbar macht und sie zwingt, beim Verlassen der Labellumhöhle jenen Weg einzuschlagen, der allein zur passenden Abgabe und Übernahme des Pollens führen kann.²⁾ Die Kesselfallen der Gattung *Arum*³⁾ tragen auf der Außenfläche der Epidermiszellen bestimmter Teile zahlreiche winzige Öltröpfchen, die im Verein mit anderen Einrichtungen bewirken, daß solche Blütenstände zu Tierfallen werden, welche in sehr vollkommener Weise die Bestäubung der Blüten durch bestimmte Insekten gewährleisten. Bei der experimentellen Untersuchung der *Arum*-Blütenstände zeigte es sich, daß die bisherigen Ansichten über den Mechanismus solcher Falleneinrichtungen unrichtig waren. Da die Besucher durch Ausgleiten an bestimmten Teilen des Blütenstandes in die zur Bestäubung führende Gefangenschaft geraten, habe ich solche Blumen mit einem neuen Namen als „Gleitfallenblumen“ bezeichnet.

¹⁾ Knoll, Fr., Über die Ursache des Ausgleitens der Insektenbeine an wachsbefleckten Pflanzenteilen. (Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. 54, 1914, S. 448—497.)

²⁾ Knoll, Fr., Fettes Öl auf den Blütenepidermen der *Cypripedilinae*. (Österr. botan. Zeitschr., 1922, Bd. LXXI, S. 120—129.)

³⁾ Insekten und Blumen IV.

Weitere Untersuchungen zeigten dann, daß dieser Typus von Falleneinrichtungen auch noch bei anderen Kesselfallen vorkommt.

Die mechanischen Eigenschaften der Blüte spielen aber nicht nur beim Niedersetzen der Tiere eine Rolle, sondern auch bei der Entnahme der Blütenprodukte. Um aus den Antheren den Blütenstaub fortzuschaffen, müssen die Insekten einen sicheren Stand haben, der nur durch eine bestimmte mechanische Beschaffenheit der Blüte gewährleistet wird. Dazu kommen bei bestimmten Blüten noch eigene mechanische Einrichtungen, welche die Übergabe und Übernahme des Blütenstaubes erleichtern. Ein altbekanntes Beispiel einer solchen mechanischen Vorrichtung ist der Hebelmechanismus der *Salvia*-Arten. Wie dieser funktioniert, kann man durch einen sehr einfachen und oft abgebildeten Versuch zeigen. Auch die verschiedenen Reizbewegungen (Reizkrümmungen) von Staubgefäßen und Narbenteilen wurden frühzeitig experimentell geprüft und zur Ökologie der Blüte in Beziehung gebracht.¹⁾ Die Explosionsmechanismen bestimmter Blüten gehören ebenfalls hieher. Alle diese Einrichtungen sind so bekannt, daß der bloße Hinweis auf sie hier genügt.

Einen besonderen Fall einer dem Experiment zugänglichen mechanischen Leistung der Blüte stellen jene Vorkehrungen dar, welche das Einführen des Rüssels bei Schwärmerblumen erleichtern. In ein lose hängendes, leicht bewegliches (wackeliges) Gebilde führt ein Schwärmer seinen Rüssel nicht ein. Erst wenn sich der aufgesetzten Spitze des vorgestreckten Rüssels ein ausreichender Widerstand entgegenstellt, schiebt das Tier im Fluge den Rüssel mit Gewalt nach unten vor, so daß er in den oft tief geborgenen Nektar hineingelangen kann. Ich habe darüber mit dem Taubenschwanz und anderen Schwärmern Versuche angestellt. Dabei zeigte es sich, daß durch Welken schlaff gewordene Blumen von diesen Tieren wohl mit der Rüsselspitze flüchtig berührt, aber hernach aus dem angegebenen Grunde sogleich wieder verlassen werden. Trichterförmige Zugänge, welche durch feste Blütenteile gebildet werden, erleichtern beträchtlich das erfolgreiche Einführen des Schwärmerriüssels, vorausgesetzt, daß die Blüte als solche durch genügende Widerstände an Ort und Stelle festgehalten wird. Durch dieses Verhalten der Schwärmer wird verständlich, daß es keine Schwärmerblumen gibt, welche nach Art der männlichen Kätzchen vieler windbestäubter Pflanzen an leichtbeweglichen Stielen herabhängen. Auch bei Blumen, welche von anderen Insekten bestäubt werden, sind vielfach Einrichtungen vorhanden, welche durch ihre Widerstandsfähigkeit erst die weiteren Betätigungen des Besuchers in der Blüte ermöglichen. Ohne

¹⁾ Von neueren Untersuchungen nach dieser Richtung erwähne ich die Arbeit von W. Troll: Über Staubblatt- und Griffelbewegungen und ihre teleologische Deutung. (Flora, 1922, N. F. Bd. 15, S. 191–250.) In dieser Arbeit ist die ältere Literatur angegeben und berücksichtigt.

einen solchen Widerstand an bestimmten Teilen des Perianths wäre es z. B. nicht möglich, daß eine Holzbiene (*Xylocopa*) die explodierenden Blüten von *Spartium* oder *Sarothamnus* zur plötzlichen Übergabe ihres Pollens zwingt.

Was ich hier an mechanischen Problemen angeführt habe, sind nur einige wenige Beispiele aus der großen Menge der Fälle, welche mit Hilfe von Versuchen aufgeklärt werden können. Sie mögen dazu anregen, auch andere blütenmechanische Erscheinungen zu betrachten und experimentell zu erforschen.

4. Weitere Probleme der experimentellen Blütenökologie.

In den vorliegenden Ausführungen habe ich entsprechend dem vorgezeichneten Plane nur auf die Beziehung der Blüte zu den blütensuchenden Insekten Rücksicht genommen. Nun spielen aber auch andere Tiere und auch bestimmte physikalische Faktoren ohne Beteiligung von Tieren eine wichtige Rolle bei der Übertragung des Blütenstaubes auf die Narbe.

Eine notwendige Voraussetzung für zahlreiche blütenökologische Erörterungen ist die Feststellung, ob und wie weit bei bestimmten Zwitterblüten die Eizellen mit Pollen aus den Staubgefäßen derselben Blüte befruchtet werden können. Man hat früher vielfach angenommen, daß in solchen Fällen, wo Selbstbestäubung leicht möglich ist, auch Selbstbefruchtung zustande kommen kann. Eine Fortsetzung der bekannten Untersuchungen Darwins über die Kreuzbefruchtung wäre in dieser Hinsicht von größter Wichtigkeit. Sie müßte sich vor allem auf eine Anzahl blütenökologisch bemerkenswerter Pflanzen erstrecken. Denn was nützt die geistreichste Spekulation über die der Fremdbestäubung dienenden Einrichtungen einer Zwitterblüte, wenn wir in einem bestimmten Falle nicht einmal wissen, ob diese Fremdbestäubung notwendig oder wenigstens für den Samenertag vorteilhafter ist! Hierher gehört auch die Fortsetzung der Untersuchungen über kleistogame Blüten mit Hilfe experimenteller Methoden.¹⁾

Wenn wir die verschiedenen Abteilungen des Tierreiches nach ihrer Wichtigkeit für die Bestäubung betrachten, so werden wir finden, daß neben den Insekten den blütenbesuchenden Vögeln die größte Bedeutung für die Übertragung des Blütenstaubes zukommt. Dies zeigt sich besonders in den Tropen, wo unter Umständen die Tätigkeit der Blumenvögel das Bestäubungswerk anderer Tiere in bezug auf die Anzahl der bestäubten Blütenarten und Blütenindividuen sogar übertreffen

¹⁾ Vgl. hierzu Goebel, K., Die Entfaltungsbewegungen der Pflanzen und deren teleologische Deutung, Jena 1920 (1. Aufl.), S. 28.

kann. Über das Verhalten der Vogelblumen und ihrer Bestäuber sind wir in der letzten Zeit durch die umfangreichen Untersuchungen von Porsch eingehendst unterrichtet worden, und es ist zu hoffen, daß wir von dieser Seite noch viele wichtige Tatsachen über die Ökologie dieses interessanten Blumentypus erfahren werden.¹⁾ Hier eröffnet sich für die experimentelle Blütenökologie ein sehr großes Arbeitsfeld, wenn die Blumenvögel in ähnlicher Weise, wie es für einige Blüteninsekten bereits geschah, mit den Methoden der Experimentalphysiologie auf ihre den Blütenbesuch auslösenden und lenkenden Eigenschaften genauer untersucht werden.

Hinter der blütenökologischen Bedeutung der Insekten und der verschiedenen Blumenvögel tritt die Bedeutung anderer blütenbesuchender Tiere weit zurück. Aber auch hier können uns experimentelle Arbeiten nützliche Dienste leisten, z. B. bei der noch immer nicht ausreichend beantworteten Frage, ob es an die Bestäubung durch Schnecken „angepaßte“ (malakophile) Blumen gibt oder nicht.

Den Gegensatz zu den blütenbesuchenden Tieren bilden die „ungebetenen Gäste“ der Blüten. A. Kerner von Marilaun hat eine Menge von Einrichtungen beschrieben, welche den Blüten gegen solche ungebetene Gäste Schutz gewähren sollen.²⁾ Allein wir wissen in den meisten Fällen überhaupt nicht, ob ein derartiges Schutzbedürfnis vorhanden ist, und wissen auch nicht sicher, ob diese Einrichtungen in ausreichendem Maße Schutz gewähren können. Ich will damit nicht sagen, daß die Ansicht Kerners irrig ist, doch bedarf sie noch einer weitgehenden experimentellen Überprüfung. Die hiehergehörigen Fragen berühren sich vielfach mit dem in letzter Zeit wieder kritischer angefaßten Problem der Ameisenpflanzen und der „Schutzameisen“ (Myrmekophilie).

Einen sehr wichtigen, aber bisher etwas zu wenig beachteten Abschnitt der Blütenökologie bildet die bei vielen Blüten vorkommende Windbestäubung. Auch hier gibt es verschiedene Probleme, die mit Hilfe von Versuchen geklärt werden können. Ich habe bereits mit der experimentellen Untersuchung der Verbreitung des Pollens durch den Wind begonnen, doch sind diese Arbeiten noch nicht abgeschlossen. Ebenso nötig wäre eine experimentelle Untersuchung über die Bestäubung jener Blüten, welche untergetaucht im Wasser sich entwickeln und sich auch dort entfalten, ohne sich über den Wasserspiegel zu erheben. Hierher gehören die Blüten von *Zostera*, *Posidonia* und einiger weniger anderer Gattungen.

¹⁾ Vgl. darüber O. Porsch, Vogelblumenstudien I (Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. LXIII, 1924, S. 553—706) und die dort angegebene Literatur.

²⁾ Kerner v. Marilaun, A., Die Schutzmittel der Blüten gegen unbefugene Gäste (Festschrift der Zool.-botan. Gesellschaft in Wien, 1876); ferner: Pflanzenleben, 2. Aufl., Bd. 2, S. 211—224.

Ein weites Feld der experimentellen Betätigung bieten die wirklichen und angeblichen Schutzmittel der Blumen gegen schädliche klimatische Einflüsse. Es wurden verschiedene Schutzmittel der Blüten gegen die Beschädigung durch den Regen beschrieben.¹⁾ Auch Schutzmittel gegen zu starke Abkühlung der Blüten bei Nacht werden angegeben, die auch den in Blumen allenfalls übernachtenden Besuchern zugute kommen sollen. Auch kämen zur Untersuchung Einrichtungen in Betracht, die das übermäßige Warmwerden der im Sonnenschein stehenden Blüten und damit das Verdunsten des im Nektar vorhandenen Wassers verhüten. Ferner wären die Einrichtungen zu prüfen, welche die Beschädigungen von Blüten durch den Wind mit Hilfe mechanischer Einrichtungen oder durch Verminderung der Transpirationstätigkeit erschweren oder unmöglich machen. Auch die Schutzfunktion des Kelches während des Knospenzustandes der Blüte könnte mit Hilfe von Versuchen analysiert werden.

Von den eben erwähnten Problemen will ich hier nur auf die ökologische Bedeutung der starken Wärmeentwicklung der *Arum*-Blütenstände etwas näher eingehen. Man hat immer wieder angegeben, daß diese Blütenstände mit Hilfe der abgegebenen Wärme ihre wärmeliebenden Besucher anlocken und daß sie ihnen überdies auf solche Weise ein warmes Nachtquartier zu bieten vermögen. Ich konnte im Anschluß an meine Untersuchungen über *Arum nigrum* mit Hilfe von Versuchen nachweisen, daß die beträchtliche Wärmeabgabe der den Blütenstand abschließenden Keule nicht imstande ist, die üblichen Besucher anzulocken und bei deren Gefangennahme mitzuwirken.

Die Untersuchung der Blütenentfaltung und des Verblühens bietet ebenfalls ein aussichtsreiches Feld der experimentellen Betätigung. Über die Entfaltungserscheinungen hat Goebel in der letzten Zeit ausführlich berichtet. Es wurde von ihm das Ergebnis verschiedener Versuche mitgeteilt und dabei mannigfache Anregungen zu weiteren experimentellen Untersuchungen gegeben.²⁾ Für die Art, wie man das Verblühen mit Hilfe von Experimenten analysieren kann, haben die vorbildlichen Untersuchungen von Fitting an Orchideenblüten für künftige Arbeit den Weg gewiesen.³⁾ Die Ökologie des Pollens und des Pollenschlauches sowie die Ökologie der Samenanlage bieten ebenfalls noch viel Gelegenheit zu Versuchen. Besonders bedarf das Zusammenarbeiten von Pollenschlauch, Griffelkanal und Samenanlage noch weitgehender Untersuchungen. Auch das Heterostylie-Problem, das in letzter

¹⁾ Vgl. hierzu die Arbeit von M. Hallermeyer: Ist das Hangen der Blüten eine Schutz Einrichtung? (Flora, Neue Folge Bd. 15, 1922, S. 75--101.)

²⁾ Besonders im 6., 7. und 8. Abschnitt seines Buches über die Entfaltungsbewegungen.

³⁾ Fitting, H., Die Beeinflussung der Orchideenblüten durch die Bestäubung und durch andere Umstände, (Zeitschr. f. Botan., I. Jahrg., 1909, S. 1--86.)

Zeit mehrfach kritisch bearbeitet wurde, verdient noch weitere Förderung durch Versuche.¹⁾

Mit dieser kurzen Aufzählung sind die Möglichkeiten, die Blütenökologie mit Hilfe des Experimentes zu fördern und neu zu gestalten, noch keineswegs erschöpft. Ich habe hier nur eine Anzahl wichtiger Probleme herausgegriffen, um einige Richtungen gegenwärtiger und künftiger experimenteller Blütenforschung anzudeuten.

* * *

Die experimentelle Blütenökologie hat somit, seit sie zielbewußter und eifriger betrieben wird, recht bemerkenswerte Erfolge aufzuweisen. Aber weit größere Erfolge können noch errungen werden. Es eröffnet sich demnach für alle, die Vorliebe und Eignung für diese Art der Forschung besitzen, ein weites Feld der Betätigung. Wenn Ernst und Kritik die Arbeit leiten, dann wird die Blütenökologie bald ebenso gewürdigt werden wie andere „exakte“ Zweige der Biologie.

¹⁾ Vgl. besonders die Arbeit von G. v. Ubisch, Versuche über Vererbung und Fertilität bei Heterostylie und Blütenfüllung (Zeitschr. f. Botan., 15. Jahrg., 1923, S. 193—232), und die dort angegebene Literatur. Dazu kommt noch die Arbeit von Fr. Laibach: Zum Heterostylie-Problem (Biolog. Zentralbl., 45. Bd., 1925, S. 170 bis 179).