

Die Sprengel'sche „Saftmal-Theorie“.

Von H. Kraepelin.

A. Die Sprengel'sche Saftmaltheorie.

B. I. Form der Saftmale:

- a) Flecken, Punktierung, Strichzeichnung,
- b) Adern,
- c) Flächenfärbung,
- d) Ringe und Leisten.

II. Vorkommen und Lage:

- a) radiäre und dorsiventrale Blüten,
- b) Ober- und Unterseite,
- c) Vorder- und Rückseite,
- d) Lage zu den Geschlechtsorganen,
- e) Vorkommen in den einzelnen Familien,
- f) Vorkommen bei Nektar- und Pollenblüten,
- g) Vorkommen bei männlichen und weiblichen Blüten.

III. Farbe:

- a) der Saftmale,
- b) des Untergrundes,
- c) Farbenzusammenstellungen.

IV. Entstehungstheorien:

- a) gefüllte Blüten,
- b) Färbung von andern Teilen der Blüte,
- c) Flecken auf andern Teilen der Pflanze,
- d) Dorsiventralität.

V. Beeinflussung der S durch:

- a) äußere } Momente,
- b) innere }

VI. Biologische Bedeutung:

- a) Versuche mit Entfernen der Saftmale,
 1. durch Abschneiden (Lobelien (Darwin), *Dracocephalum*, *Erodium*),
 2. durch Umdrehen (*Digitalis purp.*, *Impatiens Roylei*).
- b) Beobachtung an *Hibiscus syriacus*,
- c) Aufkleben von Saftmalen (*Rudbeckia laciniata*),
- d) Nachtfalterblumen.

VII. Beobachtungen über die Sinne der blumenbesuchenden Insekten.

C. VIII. Zusammenfassung.

Als Christian Konrad Sprengel im Jahre 1793¹⁾ zum ersten Male eingehend auf die Beziehungen zwischen Blumen und Insekten aufmerksam machte, schrieb er, in der Überzeugung, „daß der weise Urheber der Natur auch nicht ein einziges Härchen ohne eine gewisse Absicht hervorgebracht habe“ auch den Zeichnungen in der Blüte eine Rolle beim Insektenbesuch zu. Er sagte darüber: „Wenn nun ein Insekt durch die Schönheit der Krone oder durch den angenehmen Geruch einer Blume gelockt, sich auf dieselbe begeben hat: so

1) Chr. K. Sprengel, das entdeckte Geheimnis im Bau und in der Befruchtung der Blüten. Berlin 1798.

wird es entweder den Saft sogleich gewahrt, oder nicht, weil dieser sich an einem verborgenen Ort befindet. Im letzteren Falle kömmt ihnen die Natur durch das Saftmaal zu Hilfe. Dieses besteht aus Einem oder mehreren Flecken, Linien, Döpfel oder Figuren von einer anderen Farbe als die Krone überhaupt ist, und sticht folglich gegen die Farbe der Krone schwächer oder stärker ab. Es befindet sich jederzeit da, wo die Insekten hineinkriechen müssen, wenn sie zum Saft gelangen wollen. Reguläre Blumen haben ein reguläres, irreguläre ein irreguläres Saftmaal. Wenn der Safthalter von der Öffnung, durch welche die Insekten hineinkriechen, entfernt ist, so zieht sich das Saftmaal, welches vor der Öffnung anfängt, durch dieselbe hindurch bis zum Safthalter, dient also den Insekten zu einem sicheren Wegweiser. Hat eine Blume mehrere Eingänge zum Safthalter, so hat sie auch ebensoviele Saftmäler. Wenn eine Blume mehrere Safthalter hat, welche ringsherum um den Fruchtknoten stehen, oder zwar nur Einen, welcher aber in die Gestalt eines Ringes den Fruchtknoten umgibt, und dessen Saft das Insekt nicht anders verzehren kann, als wenn es im Kreise um denselben herumläuft, und seinen Saugrüssel öfters hineinsteckt: so hat das Saftmaal eine ringförmige Gestalt und führt das Insekt im Kreise herum.“

Um dem Saftmal überhaupt eine Bedeutung als Wegweiser zum Nektor zusprechen zu können, gilt vor allem die Voraussetzung, daß die Blüten auch wirklich Nektar enthalten. So wurden für die nachfolgenden Tabellen 130 Pflanzen ausgewählt, die dieser Voraussetzung genügen und ein Saftmal tragen. Als solche Saftmale wurden alle Zeichnungen auf den Blüten angesehen, sei es, daß sie sich nur durch den Helligkeitsgrad oder eine andere Färbung von der übrigen Blüte unterscheiden. Der Einfachheit halber soll der Ausdruck Saftmal (abgekürzt S) beibehalten werden.

Der Form nach lassen sich die S einteilen in:

1. Flecken, Punktierung, Strichzeichnung,
2. Fortlaufende Färbung der Adern,
3. Flächenfärbung, d. h. einzelne größere Partien sind anders gefärbt als die übrige Blüte,
4. Ringe und Leisten.

Von den S der untersuchten 130 Blütenpflanzen fallen unter die einzelnen Kategorien:

1. 67 S
2. 34 „
3. 22 „
4. 22 „

145 S.

Das Mehrergebnis der S gegenüber der Anzahl der Blüten rührt davon her, daß eine Blüte zweierlei S tragen kann (z. B. *Linaria*-Arten, die Leisten und Adernfärbung haben). Diese Gruppierung wurde deshalb vorgenommen, weil Darwin darauf hinwies, daß die S den Adern in den Kronblättern folgen oder zwischen ihnen liegen. Unter diese beiden

Formen lassen sich jedoch nur die 2. und ein Teil der 1. Kategorie einordnen und die 3. und 4. überhaupt nicht.

Um die auffallende Häufigkeit der mit S versehenen dorsiventralen Blüten zahlenmäßig festzustellen, wurden die untersuchten Blüten nach diesem Gesichtspunkte geordnet und es ergab sich, daß darunter 87 dorsiventral waren gegenüber 43 radiären, also die doppelte Anzahl dorsiventral, was ja die von Sprengel angegebene biologische Bedeutung bekräftigen könnte, da die dorsiventralen Blüten in der Regel einen komplizierteren Bau haben.

Im Hinblick auf die Sprengel'sche Theorie war es von Interesse, wo das S für das ausbeutende Insekt zu sehen ist. Auf die untersuchten S entfielen auf die verschiedenen Möglichkeiten:

1. unten:	a) radiäre Blüten	38 S	} 101
	b) dorsiventrale	63 S	
2. oben:	a) radiäre	23 S	} 26
	b) schwach dorsiventrale	3 S	
3. a)	oben und unten (schon unter 1. u. 2. angeführt)		
β)	allseitig (z. B. <i>Gentiana</i>)	15 S	
	a) dorsiventrale	9 S	} 15
	b) radiäre	6 S	
γ)	seitlich		2
δ)	seitlich und unten		1
			145 S

Es stellt sich hieraus ein Übergewicht der für das Insekt unten sichtbaren S für alle Blüten heraus, und auch für die dorsiventralen Blüten allein ein solches, was hauptsächlich durch die beim Labiatentypus häufig auftretende Zeichnung der Unterlippe bedingt ist. Orientiert sich das Insekt aber erst nach dem S, wie Sprengel angibt, nachdem es sich auf der Blüte niedergelassen hat, so würde es sich bei dieser Blütenform selbst im Wege sein, da die das S tragende Unterlippe die Anflugstelle ist.

Die S befinden sich mit nur wenigen Ausnahmen (z. B. *Ononis natrix*, *Dimorphotheca pluvialis*) auf der Innenseite der Kronblätter, also auf der den ausbeutenden Insekten zugekehrten Seite.

Was die Lage zu den Geschlechtsorganen bei den dorsiventralen Blüten anlangt, so ist das S meist auf der entgegengesetzten Seite der Blütenöffnung. So sind bei den Labiaten und Scrophulariaceen die S unten, während sich Staubblätter und Griffel an die Innenseite der Oberlippe anlegen, bei den Papilionaceen dagegen in der Regel das S oben und die Geschlechtsorgane unterhalb des Zuganges zum Nektar. Es wäre demnach noch festzustellen, ob an der Seite, wo das S sich befindet, die Honigabsonderung reichlicher ist (wie z. B. bei *Erodium Manescavi*), was für das Insekt von Vorteil wäre, da es hier nicht so durch die Geschlechtsorgane beim Saugen gehindert wäre.

In den einzelnen Familien treten die S am häufigsten bei den Scro-

phulariaceen und den Labiaten auf. Von den Umbelliferen ist mir keine Blüte mit S bekannt; ebenso könnte man von den Cruciferen höchstens *Matthiola* nennen, die aber kein ausgeprägtes S besitzt. Von den Ranunculaceen hat nur *Adonis autumnalis*, der jedoch keinen Nektar absondert, S; überhaupt kommen sie bei Familien mit choripetalen Blüten (Ranunculaceen, Rosaceen, Hypericaceen), bei denen auch die Honigabsonderung spärlicher ist, nicht so häufig vor. Man sieht auch, daß mit dem komplizierteren Bau und dem größeren Farbenreichtum, den z. B. die Scrophulariaceen gegenüber den Umbelliferen aufweisen, auch die Ausbildung der S zunimmt, und man muß zugeben, daß gerade hier die Auffindung des Nektars erschwert ist und so die Entwicklung eines „Wegweisers“ von Vorteil wäre. Dieser „Wegweiser“ kann aber nur für höhere, blumentüchtige Insekten wie Bienen und Hummeln von Bedeutung sein, denn nur sie können den schwieriger zu erreichenden Nektar finden. Eine Ausnahme machen die sogen. Ekelblumen mit freiliegendem oder halbverborgenem Nektar, die häufig gelblich und rot gefleckt sind und von Aasfliegen aufgesucht werden.

Bei kleinen Formen von S besitzenden Gattungen, die dann in der Regel autogam sind und keinen oder nicht wahrnehmbare Mengen Nektar absondern (*Euphrasia officinalis*, *Linaria arvensis*, *minor* u. a. nach Loew, *Stachys arvensis* nach Kirchner, *Viola arvensis*) bleiben die S erhalten oder verblassen höchstens mit der verminderten Färbung der ganzen Blüte.

Daß S und Nektarabsonderung nicht unter allen Umständen verbunden sind, lehrt einmal die Tatsache, daß nicht alle auch komplizierter gebauten Blüten S besitzen, und andererseits die Erfahrung, daß nicht alle Blüten Nektar absondern, die S besitzen. Darin liegt auch ein Gegenbeweis für die S-Theorie, und Sprengel hat selbst den zweiten Punkt als Widerspruch empfunden. Er bezeichnete daher die schwarzen Flecken bei *Papaver Rhoeas* z. B. als „Pollenmale“ und die Blüten, bei denen er zwar S, aber weder Nektar noch reichlichen Pollen fand, als „Scheinsaftblumen“. Bei der Untersuchung der Pollenmale von *Papaver Rhoeas* fiel mir erstens auf, daß die Antheren sich schon in der Knospe öffnen und so wohl leicht Selbstbestäubung eintreten kann, und zweitens waren die Male an den einzelnen Stöcken sehr verschieden stark ausgebildet. Von rein roten Blüten gab es Zwischenstufen bis zu Blüten mit tiefschwarzen Flecken, die oben einen weißen Rand hatten. Bemerkenswert ist auch, daß die rein roten Blüten kleiner und weniger intensiv gefärbt waren als die andern, wie man auch bei allen Übergangsformen einen derartigen Unterschied bemerken konnte. Es wäre festzustellen, ob es sich hier um zwei verschiedene Formen und deren Kreuzungsprodukte handelt, oder ob es andere Momente sind, die diese Verschiedenheiten bedingen. Als Standortsvariationen sind sie nicht anzusehen, da sie nebeneinander vorkommen, und ebenso spielt das Alter der Blüte dabei keine Rolle. Ferner habe ich beobachtet, daß die Insekten fast in die Blüten hineinfallen, da die Kronblätter infolge ihrer Weichheit

und glatten Oberfläche ihnen keinen Halt bieten, so daß man hier kaum von einem „Mal“ sprechen kann, das ihnen erst den Weg zum Pollen angeben muß. Daß die Insekten dadurch sogar irregeleitet werden können, geht aus einer Beobachtung hervor, die ich an der var. *umbrosum* machte, die neben einer intensiver roten Färbung auch auffallendere Flecken aufweist. Eine Hummel, die anscheinend nach Nektar suchte, stieß immer wieder von außen und dann von innen an die Male, vielleicht, weil die Insekten gewohnt sind beim Hineinschlüpfen in eine Blüte der Dunkelheit zu folgen.

Auffallend ist, daß unter den wenigen nektarlosen Blüten, die S besitzen, das leuchtende Mohnrot mit schwarzem Fleck öfters auftritt, nämlich bei:

1. *Papaver Rhoëas, orientale*.
2. *Glaucium corniculatum* oft mit schwarzem Fleck, während das gelbe *Glaucium luteum* kaum auffallende rote Striche am Grunde der Kronblätter, namentlich auf der Unterseite trägt).
3. *Tulipa Gesneriana*.
4. *Adonis autumnalis*.
- (5. *Vicia Benghalensis*, die nach Sprengel anscheinend auch in diese Gruppe gehört).

Nimmt man nun an, daß die blumenbesuchenden Insekten rot-grünblind sind, so hätte dieses S, wie wir es kurz nennen wollen, eine Berechtigung, da sich dadurch die Blüten erst vom grünen Laube unterschieden. Zu erinnern ist auch daran, daß dieses Rot, das häufig durch Schwarz gehoben wird, in der Insektenwelt als Schreckfarbe aufgefaßt wird, was auch für höhere Tiere durch die Versuche von Stahl²⁾ mit roten und grünen Blättern wahrscheinlich gemacht wird. Man könnte also daran denken, daß sich hier die Eigenschaft, Nektar abzusondern, bei dem ausbleibenden Besuch der ursprünglich durch die Farbe abgeschreckten Insekten entweder gar nicht ausgebildet hat oder verloren gegangen ist.

Ein Beispiel dafür, daß Nektar und S nicht immer zusammenfallen, bietet auch die Familie der Papilionaceen. Als einheitliches Merkmal für die nektarabsondernden Arten gilt hier die Regel, daß von den 10 Staubblättern 9 verwachsen und 1 frei ist (eine Ausnahme fand ich allerdings in *Cytisus austriaca*). Diese Gruppe besitzt, so wie ich nach meinen allerdings nicht ganz genügenden Untersuchungen beurteilen kann, zwar häufig S (*Colutea*), aber nicht immer. S-tragende Blüten mit 10 verwachsenen Staubblättern habe ich noch nicht gefunden.

Es wäre noch darauf einzugehen, ob bei Pflanzen mit männlichen und weiblichen Blüten etwa Unterschiede in der Zeichnung zu finden sind, doch habe ich über diesen Punkt selbst keine Beobachtungen machen können und kann aus der Literatur nur eine Angabe von Ludwig anführen, die besagt, daß bei *Phyllanthus Niruri* die männlichen

2) Stahl, Über bunte Laubblätter.

Blüten augenfällige Nektarien haben, während bei den weiblichen keine vorhanden sind.

Um die Richtigkeit der oben erwähnten Angabe Sprengel's, daß die S von einer anderen Farbe als die Krone überhaupt seien und folglich gegen die Farbe der Krone schwächer oder stärker abstechen, nach-

I. Tabelle (nach eignen Untersuchungen).

		Saftmale						
Untergründe		Rot	Gelb	Weiß	Violett	Blau	Grün Grünl.- Gelb	Summe
	Rot	31	9	2	1	0	1	44
	Gelb	12	3	0	3	0	0	18
	Weiß	17	7	—	9	4	5	42
	Violett	3	8	0	4	0	0	15
	Blau	2	4	5	4	7	4	26
	Summe	65	31	7	22	11	10	145

II. Tabelle (nach Sprengel's Angaben).

		Saftmale						
Untergründe		Rot	Gelb	Weiß	Violett	Blau	Grün Grünl.- Gelb	Summe
	Rot	23	10	12	0	0	2	47
	Gelb	9	3	0	0	3	1	16
	Weiß	20	11	—	6	2	10	49
	Violett	3	2	6	3	0	2	16
	Blau	1	4	7	1	4	0	17
	Summe	56	30	25	10	9	15	145

zuprüfen, wurden die 130 untersuchten nektarabsondernden Blüten in einer Tabelle nach ihrer Farbe und der des S zusammengestellt. In gleicher Weise wurden die von Sprengel beschriebenen Blüten geordnet, so weit es nach den Angaben möglich war.

Der Vergleich der beiden Tabellen ergibt im großen und ganzen eine Übereinstimmung; eine merkliche Differenz besteht bei weiß auf rot und violett, die darauf beruht, daß Sprengel weiß als S-Farbe vorzieht, wenn ein Abwechseln zwischen diesem und einer andern Farbe auftritt, während ich die von Farbstoffen erzeugte Farbe im Zweifelsfalle für das S erklärte. Eine Folge von dieser Auffassung ist daher auch die höhere Anzahl der roten und violetten S in Tabelle I gegenüber der in Tabelle II erhaltenen. Unterschiede zeigen sich ferner, noch in der Summe der Untergründe: während Sprengel mehr weiße Blüten untersucht hat (offenbar um die von ihm aufgestellte Hypothese zu prüfen, ob weiße Nachfalterblüten wirklich keine S haben), gleicht sich die Differenz durch die größere Anzahl der von mir angegebenen blauen Blüten aus.

Auffallend ist das Vorherrschen des Rot als S-Farbe und des Rot und Weiß als Untergrund. Während Weiß überhaupt die häufigste Blütenfarbe ist und so das Resultat verständlich ist, läßt sich für das Dominieren des Rot kaum eine ausreichende Erklärung finden.

Zur Aufklärung über die Beziehungen zwischen Form und Farbe der S wurde eine tabellarische Übersicht auf Grund der anfangs angegebenen Einteilung vorgenommen, welche nachstehend wiedergegeben ist:

III. Tabelle.

	Rot	Gelb	Weiß	Violett	Blau	Grün- Grünl- Gelb	Summe
I.	39	9	3	6	5	5	67
II.	18	1	0	11	2	2	34
III.	7	3	2	4	4	2	22
IV.	1	18	2	1	0	0	22
Summe	65	31	7	22	11	9	145

Am häufigsten sind demnach die roten Flecken mit 39 Fällen, dann mit je 18 Fällen die roten Adern und die gelben Leisten und Ringe und

endlich die violetten Adern mit 11 Fällen. Selten sind gelbe Adern, rote und violette Ringe und Leisten, und gar nicht vertreten weiße Adern und blaue und grünliche Leisten und Ringe. Aus Rubrik II geht hervor, daß die Adern nie farblos sein können, ferner, daß der Farbstoff kaum in alkalischer Lösung in der Nähe der Leitungsbahnen vorkommt und häufig in saurer (blau und gelb mit 3 Fällen gegenüber rot mit 18). Violette Adern kommen ebenfalls oft, namentlich in blauen Blüten, durch ein Über- oder Nebeneinanderlagern von Farbstoffkörpern in alkalischer und den in saurer Lösung befindlichen in der Nähe der Adern zustande.

Um festzustellen, inwieweit kontrastierende Farben von S und Untergrund vorherrschen, wurden aus Tabelle I und II zwei weitere hergestellt als Übersicht über die Farbenzusammenstellungen.

IV. Tabelle.

rot-rot 31	gelb-rot 9+12 21	weiß-rot 2+17 19	violett-rot 1+3 4	blaurot 0+2 2	grün-rot 1	Summe 78
	gelb-gelb 3	weiß-gelb 0+7 7	violett-gelb 3+8 11	blau-gelb 0+4 4	grün-gelb 0	25
		weiß-weiß —	violett-weiß 9+0 9	blau-weiß 4+5 9	grün-weiß 5	23
			violett-violett 4	blau-violett 0+4 4	grün-violett 0	8
				blau-blau 7	grün-blau 4	11
						145

Daraus ergeben sich Farbenzusammenstellungen mit:

rot	gelb	weiß	violett	blau	grün
78	46	49	32	30	10

V. Tabelle (nach II).

rot-rot 23	gelb-rot 10+9 19	weiß-rot 12+20 32	violett-rot 0+3 3	blau-rot 0+1 1	grün-rot 2
	gelb-gelb 23	weiß-gelb 0+11 11	violett-gelb 0+2 2	blau-gelb 3+4 7	grün-gelb 1
		weiß-weiß —	violett-weiß 6+6 12	blau-weiß 2+7 9	grün-weiß 10
			violett-violett 3	blau-violett 0+1 1	grün-violett 2
				blau-blau 4	grün-blau 0

Daraus ergeben sich Farbenzusammenstellungen mit:

rot	gelb	weiß	violett	blau	grün
90	43	74	23	22	4

Obwohl eine Schematisierung von Farben manchen Fehler in sich schließen muß, so habe ich doch im folgenden versucht, die für das normale Menschaugen kontrastierenden Farbenzusammenstellungen denjenigen gegenüberzustellen, die nur Helligkeitsunterschiede darstellen oder nahe verwandte Farben sind.

IV. Tabelle.

	Kontrastfarben		Nicht kontrastierende	
	IV	V	IV	V
rot-gelb	21	19	rot-rot	31 23
rot-weiß	19	32	blau-blau	7 4
violett-gelb	11	2	gelb-weiß	7 11
violett-weiß	9	12	grün-weiß	5 10
blau-weiß	9	9	violett-blau	4 1
blau-gelb	4	7	violett-rot	4 3
grün-blau	4	0	violett-violett	4 3
rot-blau	2	1	gelb-gelb	3 3
grün-rot	1	2	grün-gelb	0 1
grün-violett	0	2		
	80	86		65 59

Aus der Tabelle ist ersichtlich, daß die Kontrastfarben in einer nicht so überwiegenden Mehrzahl von Fällen vorkommen, als man von vorneherein annehmen möchte; das Verhältnis ist etwa 4:3. Es ist noch zu bemerken, daß die S sehr häufig dunkler gefärbt sind als die Kronblätter, namentlich trifft dies für die Adernzeichnung zu.

Die Untersuchung der biologischen Bedeutung der S legte die Frage nach ihrer Entstehung nahe. Ihrem Wesen nach kann man sie gliedern in solche, die herrühren von:

1. einer Anhäufung von Farbstoffkörpern,
2. einem Zurücktreten von Farbstoffkörpern,
3. von der übrigen Blüte verschieden gefärbten Stellen und zwar kann es sein:
 - a) der gleiche Farbstoff in anderer Lösung (alkalisch oder sauer),
 - b) ein anderer Farbstoff.

Auch kann eine Vereinigung von 1 und 2 vorkommen, wie z. B. bei *Digitalis purpurea*, deren rote Flecken von einem weißen Hof umgeben sind, während die übrige Blüte hellrot ist. In der Knospe bilden sich die nach 1. entstandenen S schon aus, bevor die Farbe sonstwo auftritt.

Auf Grund der Annahme, daß die Kronblätter umgebildete Staubblätter sind, untersuchte ich verschiedene gefüllte Blüten, bei denen Zwischenstufen in dieser Umwandlung zu sehen sind, um die Entstehung der S hier zu beobachten. So fand ich bei gefülltem *Dianthus* dieselbe Unregelmäßigkeit der Farbstoffverteilung bei den inneren Blättern, die zum Teil noch in 2 Taschen Pollen enthielten, wie bei den äußeren. Ebenso waren bei *Hibiscus syriacus* die petal ausgebildeten Staubblätter genau so mit S versehen wie die äußersten Blütenblätter, an deren Basis allein Honig zu finden war. Bei gefülltem *Papaver Rhoeas* besaßen die umgebildeten Staubblätter meist den schwarzen Fleck, nur war er, wie überhaupt das ganze Blatt, schmaler. Schon bei ungefülltem Mohn besteht ein Unterschied zwischen den beiden äußeren breiteren Blättern mit stärker ausgebildeten Malen, welche meist noch oben einen weißen Rand haben, und den inneren schmäleren mit schwächeren Flecken. Um noch eine dorsiventrale Blüte zu nennen, sei *Impatiens balsamina* angeführt, die in der Nähe des Sporeneingangs einen gelben Fleck hat. Bei der gefüllten Form ist neben den vermehrten übrigen Blütenblättern auch die Anzahl der Sporne auf 2—4 erhöht, von denen jeder das angegebene S besitzt. Ob hier noch Nektar abgesondert wird, konnte ich nicht feststellen; jedenfalls habe ich kein Insekt daran gesehen. Ein Beispiel dafür, daß S und Nektar mit der Füllung verschwinden, bietet uns *Nigella damascena*. Die ungefüllte Blüte hat besonders geformte Honigblätter, die neben einer S-Zeichnung auch zwei glänzende Hervorragungen haben. Bei der Füllung verschwinden die Nektarien, und die Staubblätter werden zugunsten der Blumenblätter reduziert. Da bei einem Exemplar an dem innersten Kreis der zerschlitzen Kronblätter sich nicht weit von der Ansatzstelle kleine sackartige gelbliche Ausstülpungen befanden, behan-

delte ich eins der Blätter mit Fehling'scher Lösung und bekam eine gelbrote Kupferoxydulfärbung auf dem ganzen Blatt. Eines der äußeren Blätter reduzierte die Lösung jedoch nicht. Demnach könnte man die innersten Blätter als zurückgebildete Nektarien ansprechen, die aber die beschriebenen S verloren haben.

Wie die durch Umwandlung von Staub- in Blumenblätter entstehende Füllung auf einer petalen Ausbildung von Filament und Antheren beruht, so kann auch in einzelnen Fällen eine Beziehung zwischen ihrer Färbung und ihren Zeichnungen und den S gefunden werden. So tragen z. B. die Filamente von *Nigella arvensis* auf der den Griffeln zugekehrten Seite nach Sprengel³⁾ einen violetten Fleck, der sich bei den Nektarien als S ausgebildet hat. Bei *Papaver Rhocas* bewirkt anscheinend die Färbung des Filamentes den schwarzvioletten Fleck bei der petalen Ausbildung, denn ich habe bei Übergangsstadien in der gefüllten Blüte die dunklere Färbung von einem nicht umgebildeten Staubbeutel oben begrenzt gesehen; auch könnte die farblose Stelle des Filamentes unterhalb der Antheren für eine Beziehung zu dem schon erwähnten weißen Rand des Mals sprechen. Bei andern Blüten, z. B. *Linaria*, deuten die meist gelb gefärbten beiden Höcker oder Leisten auf die beiden Antheren hin. Bei anderen Blüten wiederum ist schon eine feine Punktierung auf den Staubbeuteln vorhanden (*Digitalis purpurea*, *Lilium speciosum*) oder ein Fleck (*Hypericum perforatum*) oder auch eine Zeichnung auf den honigabsondernden Ring an der Basis (*Rehmannia*) oder dem Fruchtknoten (*Saxifraga Hirculus*). Diese Punktierungen sind allerdings oft so fein, daß sie mit bloßem Auge nicht wahrnehmbar sind (z. B. die Punkte auf den Filamenten von *Verbascum phlomoides*, *tapsiforme*).

Ferner kommt noch der Fall in Betracht, daß schon die Blätter und Stengel Stellen mit Anthocyan aufweisen und so vielleicht die unregelmäßige Färbung der Blüten in Beziehung damit stehen kann (*Orchis militaris*).

Noch ein anderer Grund für die Entstehung von S scheint in der Umwandlung von radiären in dorsiventrale Blüten zu liegen. So hat die Gattung *Geranium* regelmäßige Blüten ohne S, während die nahe verwandten *Erodium*-Arten, die etwas dorsiventral sind, z. T. nur stärker gefärbte Adern an den oberen Kronblättern (z. B. *E. amanum*) oder S wie *E. cicutarium* und *Manescavi*. Die Blüten sind dann nach der Seite geneigt, die Kelchblätter sind verschieden breit; von den Blütenblättern sind die unteren länger, aber schmaler als die oberen. Die S treten sehr verschieden auf, am häufigsten auf 2 Kronblättern, aber auch auf 3—5. Kommen annähernd radiäre Blüten vor, so sind auch die S auf allen 5 Blättern, wenn auch nicht gleichmäßig stark, ausgebildet. Auffallend ist die Tatsache, daß bei diesen dorsiventralen Formen die Nektarpolster zwischen den oberen mit S versehenen Blütenblättern stärker entwickelt

3) Sprengel, Das entdeckte Geheimnis der Natur. p. 280.

sind als zwischen den unteren. Es variiert auch die Größe der Nektarien mit den S. Wie bei *Erodium*, so geht auch bei den dorsiventralen *Pelargonium*-Blüten die Nektarausscheidung im oberen Teil der Kronröhre mit der stärkeren Färbung der Adern Hand in Hand. Ein ähnlicher Vergleich wie zwischen den Gattungen *Geranium* und *Erodium* läßt sich zwischen den Campanulaceen und den Lobeliaceen ziehen. Während die ersteren radiäre S-lose Blüten besitzen, haben die letzteren dorsiventrale Blüten mit S. Bei den Valerianeen gibt es ebenfalls solche Übergänge: *Valeriana officinalis*, annähernd radiär, nur mit asymmetrischer Kronröhre, hat keine S, *Centranthus macrosiphon* trägt auf der dorsiventralen Blüte beim Kelchröhreneingang einen weißen Fleck, der jedoch nur im männlichen Zustand vorhanden ist und mit der Entwicklung des Griffels die rote Farbe der übrigen Blüte annimmt. Noch weniger symmetrisch ist *Fedia cornucopiae* gebaut, die ein dauerndes S besitzt. Wird eine dorsiventrale Blüte radiär, wie bei der Pelorienbildung, so bildet sich das S gleichmäßig aus (*Digitalis purpurea*).

Zu unterscheiden von den S sind die durch Bastardierung entstandenen Unregelmäßigkeiten in der Färbung, die auch nicht so angeordnet sind, daß sie eine Bedeutung für die Orientierung der Insekten haben könnten.

Es sei noch auf die S der Labiaten hingewiesen, bei denen häufig die dunkleren Stellen der Unterlippe mit Vertiefungen und Falten zusammenfallen. Ob diese Wachstumshemmung in Beziehung zu der stärkeren Anthocyanbildung steht, bleibt zu untersuchen.

Es wäre noch die Frage zu beantworten, inwiefern man die S durch äußere Einflüsse verändern oder ihre Veränderung auf innere Bedingungen zurückführen kann. Da noch wenig Versuche über ihr Reagieren auf äußere Bedingungen vorliegen, so kann ich nur die Tatsache anführen, daß sie mit der intensiveren Färbung der ganzen Blüte sich ebenfalls verstärken, während bei warm gehaltenen Blüten auch sie mit der ganzen Farbe verblassen⁴). Ob man dieses Abblässen mit dem Verschwinden des Nektars, das man ja häufig im Gewächshaus beobachten kann, in Verbindung bringen darf, müßte näher untersucht werden. Die Beziehung zwischen den bei *Erodium*-Arten auftretenden S und der gleichzeitigen stärkeren Ausbildung der oberen Nektarien und Verkümmern der unteren, wurde schon erwähnt. Die S jedoch durch Entfernen der Honigpolster zu verändern, gelang schon deshalb nicht, weil die Blütenblätter schon in 1—2 Tagen abgefallen sind und so die Reaktionszeit zu kurz ist. Vielleicht könnte man durch Verdunkeln der Blätter und Etiolieren derselben einen Einfluß ausüben, da nach Wilson und Schimper die Nektarabsonderung unter diesen Umständen sistiert wird. Über die Veränderung der S bei der Füllung der Blüten schreibt

4) Vgl. die Versuche von Goebel an „*vicola tricolor*“ in Goebel, Einleitung in die exper. Morphologie der Pflanzen. p 129.

Hildebrand⁵⁾): „Namentlich wird auch meistens die schöne Zeichnung der Blütenblätter, welche dazu dient, den Bestäubern den Weg zum Honigsaft zu zeigen, bei der Füllung ganz verwischt oder doch durch dieselbe verdeckt.“ Da bei der Füllung häufig der Nektar verschwindet, könnte hier wieder ein Hinweis auf die Korrelation zwischen Nektar und S bestehen.

Vergleicht man die Varietäten einer S-tragenden Art, so kann man häufig finden, daß bei weißen Abarten die S entweder in der ursprünglichen Farbe erhalten oder in ein wenig auffallendes Grünlichgelb übergegangen sind. So gibt es z. B. von *Digitalis purpurea* eine weiße Form, die noch die roten Flecken hat und eine zweite, bei der sie kaum noch mit ihrer grünlichen Farbe von dem Weiß zu unterscheiden sind. Ebenso haben die rotblühenden *Lamium*-Arten rote S, *Lamium album* dagegen grünliche. Daß grünliche S auf weißen Blüten sehr häufig sind, läßt sich auch aus den Tabellen I und II ersehen.

Eine Veränderung der S besteht auch nach den Angaben von Kirchner und Günthart⁶⁾ bei Saxifragen: „Alle *Saxifraga*-Arten mit weißen und punktierten Petalen sind protandrisch... Durch Veränderung der Farbe der Punkte und der übrigen Farben und Formen der Blütenteile gewinnen solche Blüten im zweiten weiblichen Stadium oft ein ganz anderes Aussehen als im ersten männlichen.“ Die gleiche Beobachtung machte ich bei dem schon erwähnten *Centranthus macrosiphon*, dessen weißer Fleck im weiblichen Zustand verschwindet.

Ein Verschwinden der S mit dem Alter liegt bei *Arnebia echinoides* vor, und zwar sind auf der gelben Blüte zweierlei S zu unterscheiden: erstens die auffallenden dunkelrot erscheinenden 5 Flecken und zweitens ein innerer hellroter Ring. Die ersteren verschwinden nun bei der etwas dorsiventralen Blüte zuerst oben und nehmen dann allmählich nach unten zu ab, während der Ring auch zuerst unten und dann oben verblassen kann. An einem abgeschnittenen Zweig, der 4 Tage lang beobachtet wurde, blühte jeden Tag eine Blüte auf; am 2. Tag waren die großen S oben verblaßt, am 3. war die Blüte ganz gelb und am 4. Tag war sie verwelkt. Die am letzten Tag aufgehende Blüte hatte im ganzen schwächer gefärbte S, was wohl mit dem Mangel an Nährstoffen zusammenhing⁷⁾. Unter den im Freien beobachteten Blüten gab es solche, deren nicht gleichzeitig streuende Antheren schon ganz vertrocknet waren und noch vollkommen dunkelgefärbte S besaßen. Leider konnte das Verhalten der Insekten gegenüber den verschiedenen Stadien nicht festgestellt werden, da die Blüten sehr selten besucht werden. Die Honigabsonderung scheint im Anfang am stärksten zu sein. Ebenso verschwinden bei *Madia elegans* die roten Flecken fast ganz mit dem Alter.

5) Hildebrand, Über die Zunahme des Schauapparates.

6) Günthart, Beiträge zur Blütenbiologie der Cruciferen, Crassulaceen und der Gattung *Gaseifraga*, Bibliotheca Botanica 11, Heft 58, p. 89.

7) Vgl. Goebel, Einleitung in die experimentelle Morphologie p. 127.

Eine Umfärbung des S mit dem Alter habe ich bei *Androsace chamaejasme* gefunden, dessen gelber Ring in rot umschlägt bei *Leucoium venum*, dessen grüne Flecken allmählich gelb werden, und *Aesculus hippocastanum* mit anfangs gelben, dann purpurfarbenen S.

Einen einzigen Fall kann ich anführen, wo das S seinen Namen mit Recht führt, da es selbst Zucker enthält. Bei *Lilium speciosum* nämlich sind gegen den Blütengrund zu die roten Flecke zu Papillen umgebildet, welche in F.'scher Lösung einen Niederschlag von Kupferoxydul hervorriefen.

Zur Beantwortung der biologischen Bedeutung der S ist die Frage zu entscheiden, ob die Insekten bei jedem Besuch einer Blüte wieder neu den Weg mit Hilfe des S finden, oder ob es ihnen nur als Stütze des Gedächtnisses dient. Sprengel scheint der ersten Ansicht zu sein, denn er schreibt: „Wenn sich nun das Insekt... auf die Blume begeben hat, so wird es entweder den Saft sogleich gewahr, oder nicht, weil dieser sich an einem verborgenen Ort befindet. Im letzteren Fall kömmt ihm die Natur durch das Saftmaal zu Hülfe.“ Wenn das Insekt sich jedoch jedesmal mit dem S nach der Lage des Nektars orientieren müßte, so würde das wohl viel zu viel Zeit in Anspruch nehmen. Da die Insekten die Neigung haben, beim Nektar- und Pollensammeln bei der gleichen Spezies oder Blütenform zu bleiben, könnte man sich wohl denken, daß irgendein Fleck an der Zugangsöffnung oder eine dunklere Färbung des Blütengrundes ihnen das Auffinden der Stelle erleichtern kann, an der sie den Rüssel einführen müssen. Auch wird der Rüssel rein mechanisch zwischen den beiden behaarten Leisten bei *Linaria* z. B. leichter hindurchgleiten können, als wenn diese nicht vorhanden wären. Wie Sprengel selbst sagt, befindet sich das S jederzeit da, wo die Insekten hineinkriechen müssen um zum Nektar zu gelangen, und man kann hinzusetzen, daß es häufig da zu finden ist, wo sie anfliegen müssen. So kann das S, namentlich beim fortgesetzten Besuch vieler gleichartiger Blüten die Schnelligkeit der Ausbeutung steigern.

Es kann jedoch nicht nur das S als „Wegweiser“ und Anflugssignal dienen, sondern bei jeder Blütenform scheint es mir ein anderer Teil der Blüte zu sein, der diese Aufgabe übernimmt. Die vielen Versuche an Kompositen, bei denen sich die Entfernung der Strahlenblüten als einflußlos für den Besuch der Insekten (nicht für die Anlockung von weitem) erwiesen hat, während beim Herausschneiden der inneren Scheibe die Insekten fortblieben, zeigen hinreichend, daß diese der Anziehungspunkt ist. Um den Einfluß der S festzustellen, wurden bei *Erodium Manescavi* die 2—3 S-tragenden oberen Kronblätter entfernt mit dem Erfolg, daß die Blüten ruhig weiter besucht wurden. Bei Entfernung der unteren S-losen Blätter sah ich kein Insekt mehr anfliegen, wohl weil dadurch das Festhalten erschwert war. Wurden die Blüten umgedreht, so daß das S unten war, so fingen die Bienen an den unteren Nektarien an zu saugen und danach auch oben. In einem Falle, wo die

Polster bei den S schlecht zu sehen waren, wurden die oberen zuerst beleckt. Man kann nach diesen Versuchen annehmen, daß nicht die Zeichnung der oberen Kronblätter, sondern die gut sichtbaren, dunklen Nektarien zwischen ihnen das eigentliche „Saftmal“ sind. Ein weiterer Beweis dafür ist die Tatsache, daß die Bienen oft von hinten kommen und dann das oberste Nektarium, das durch das Abstehen des obersten Kelchblattes erreichbar ist, ausbeuten. Dasselbe konnte ich bei *Lopezia coronata* beobachten, die von den Wespen auch oft auf die Weise besucht wurde, daß der Rüssel oben über die Blüte in die beiden seitlichen Nektarien eingeführt wurden, ohne daß die beiden glänzenden Höcker beachtet wurden.

Knuth⁸⁾ spricht nun die Ansicht aus, es sei nicht so wichtig, daß jede Blüte ein S trage und sich das Insekt jedesmal danach orientiere, sondern wenn erst durch einige mit S versehene Blüten der Weg zum Nektar gezeigt sei, dann werde es auch bei den übrigen S-losen leicht gefunden. Er sagt dies mit Bezug auf die *Erodium*-Arten; meiner Meinung nach ist jedoch nicht einzusehen, weshalb sich die Insekten an ein so stark variierendes Merkmal halten sollen. Auch teilt er selbst mit, daß der Insektenbesuch für alle Formen derselbe sei mit den Worten⁹⁾: „Es werden keineswegs die mit stärkeren S versehenen Blüten etwa auch stärker besucht als die fast S-losen, sondern die Kerfe fliegen von einer Blütenform zur andern, ohne Auswahl in bezug auf die Stärke des S zu treffen.“ Würde das S wirklich eine Erleichterung bei der Auffindung des Nektars gewähren, so müßten doch wohl auch diejenigen Blüten mehr besucht werden, die eine schnellere Ausbeute ermöglichen.

Einen Versuch, bei dem das S sich auf dem unteren Teil der Blüte befand, teilt uns Darwin¹⁰⁾ mit. Er schnitt bei Lobelien die unteren Kronblätter mit dem S ab, woraufhin die Bienen den Nektar nicht mehr fanden, „obgleich sie faktisch über die Blüten hinwegkrochen.“ Ein Entfernen der oberen Kronblätter blieb ohne Einfluß auf den Besuch. Einen ähnlichen Versuch stellte ich mit *Dracocephalum moldavicum* an mit dem Ergebnis, daß beim Entfernen der Oberlippe der Besuch nicht gestört wurde, während ich beim Wegschneiden der Unterlippe nur noch große Hummeln anfliegen sah, die infolge ihrer Größe sich nicht nur an der Unterlippe festzuhalten brauchen. Da bei den meisten Labiaten und Scrophulariaceen das S mit der Anflugstelle zusammenfällt, so ist es schwer, diese beiden Momente zu trennen. Um die alleinige Wirkung der S zu untersuchen, wurden Blüten von *Digitalis purpurea* umgedreht, so daß die S für das anfliegende Insekt nicht oder beim Niederlassen nur oben, also an einer ungewohnten Stelle wahrnehmbar waren. Das Ergebnis war folgendes:

8) Knuth II, I. Bd. p. 240.

9) Knuth II, I. Bd. p. 240.

10) Darwin, Die Kreuz- und Selbstbefruchtung. p. 403.

I. Mit Erfolg:

1. Einfliegen

- a) in richtiger Weise 9,
- b) mit dem Rücken nach unten an der S-Seite 2.

2. Ausfliegen

- a) in richtiger Weise (Abdomen voran) 5,
- b) mit dem Kopf voran 6.

II. Ohne Erfolg 2.

Wenn auch die Zahlen zu klein sind, um einen sicheren Schluß ziehen zu können, so ist doch daraus ersichtlich, daß die Gewohnheit, unten anzufliegen, meist stärker ist als der Eindruck der S. Noch dazu sind bei *Digitalis* die S mit langen Haaren verbunden., die namentlich für die Bienen, die neben den größeren Hummeln auch hie und da die Blüten besuchen, zum Festhalten sehr wichtig sind. Liegt die glatte haarlose Seite unten, so gleiten die Insekten häufig ab. Eine Verminderung seiner Beweiskraft kann dieser Versuch dadurch erfahren, daß neben den mit roten Punkten versehenen roten und weißen *Digitalis*-Stöcken solche mit kaum sichtbaren gelblichgrünen Flecken sich befanden und so die Insekten schon gelernt haben konnten, daß auch Blüten ohne S Nektar enthalten. Wie *Digitalis*, so wurden auch Blüten von *Impatiens Roylei* umgedreht. Der Honig wurde vielfach doch erreicht, entweder indem der Rüssel nach oben gebogen und so in den Sporn eingeführt wurde, oder das Insekt klammerte sich, wie ich es schon bei *Digitalis* beobachtet hatte, an der Oberwandung an. Öfters wurden die umgedrehten Blüten sofort im Stich gelassen, sowie eine Veränderung wahrgenommen wurde. Es sei hier noch erwähnt, daß Sprengel für *Viola odorata* angibt, das Insekt fliege an dem untersten Kronblatt an und drehe sich dann zum Saugen um.

Ein weiterer Versuch wurde mit der Feuerbohne angestellt, um zu prüfen, ob das etwas dunkler gefärbte, gedrehte letzte Ende des Schiffchens eine Bedeutung für die Orientierung der Insekten hat. Wie schon Darwin beobachtete, fliegen die Insekten immer an der linken Seite (von vorne gesehen) an, was ich für Hummeln auch bei *Lathyrus latifolius* bestätigt fand, ebenso auch in ein paar Fällen bei *Lotus tetragonolobus* und *Colutea* beobachten konnte. Da die kleine Erhöhung bei *Phaseolus* etwas links von der Symmetrieachse liegt, wurde dementsprechend auf die rechte Seite eine Stecknadel gesteckt, deren Kopf mit annähernd übereinstimmendem Seidenpapier umwickelt war. Die Veränderung war ohne Wirkung auf die Ausbeutungsweise. Um festzustellen, ob vielleicht die wagrechte Lage des linken unteren Blütenblattes für den Anflug bestimmend sei, wurde dieses abgeschnitten, ohne eine Änderung in dem Benehmen der Hummeln dadurch zu erzielen. Nebenbei sei bemerkt, daß das frühere Absterben des erwähnten Blütenblattes wahrscheinlich durch die Beschädigungen bedingt ist, die das Anfliegen der Insekten

mit sich bringt. Da ich als Grund für die angegebene Art der Ausbeutung noch für denkbar hielt, daß die Hummeln ihren Rüssel leichter nach rechts abbiegen können, so suchte ich nach Fällen, wo sie die Wahl hatten, ihn rechts oder links abzubiegen. Als Gegenbeweis für die Annahme fand ich *Dracocephalum moldavicum* und *virginianum* stets auf der rechten, also der entgegengesetzten Seite, erbrochen. So kann die Ausbeutungsweise nur von der Biegung des Schiffchens abhängen, die bei *Phaseolus* sehr stark ist, bei *Lathyrus latifolius* schwach und bei *Lotus tetragonolobus* und *Colutea* überhaupt nicht vorhanden ist. Bei Bienen habe ich übrigens nie ein Saugen auf der linken Seite beobachten können wie bei den Hummeln. Sie stecken entweder den Rüssel beim Kelch hinten hinein oder sie erreichen den Nektar durch Abwärtsdrücken der unteren Blütenblätter von vorne.

Wie wenig Bedeutung das S für die Insekten haben kann, beweisen auch meine Beobachtungen an gefülltem *Hibiscus syriacus*. Obwohl die in Blütenblätter umgewandelten Staubblätter die gleichen deutlich ausgeprägten S trugen, suchten die Insekten nur an die Basis der äußersten Kronblätter zu gelangen, wo der Nektar abgesondert wurde. Dabei war es für die Tiere sehr schwierig, sich durch die störenden inneren Blätter nicht verwirren zu lassen. Man muß wohl annehmen, daß der Geruch für sie das Führende dabei war, obwohl, wie weiter unten mitgeteilt werden soll, dieser Sinn bei Bienen und Hummeln nicht so stark ausgebildet zu sein scheint, wie man annehmen möchte.

Zur experimentellen Prüfung der biologischen Bedeutung des S wurde weiterhin folgender Versuch angestellt an *Rudbeckia laciniata* während 4 Tagen. Am ersten und zweiten Tage (15. und 16. Sept.) wurden an 9 Blüten zusammen 15 Blütenblätter mit kleinen Stückchen roten Seidenpapiers oder gleichfarbiger Blütenblätter versehen, während 15 Blätter frei blieben. Die übrigen Strahlenblüten wurden so über den Kegel geschlagen und befestigt, daß nur an einer Seite ein Zugang zu den den Nektar enthaltenden Röhrenblüten blieb. Um zu vermeiden, daß die Insekten etwa durch den Geruch des Klebmittels abgeschreckt würden, wurden die Male mit Mehlkleister befestigt. Es wurden nun am ersten Tag die Anzahl der Anflüge auf den Papiermalen mit „+“ notiert, diejenigen auf den freigebliebenen Blütenblättern mit „--“. Am zweiten Tag änderte ich die Zählweise in folgender Weise ab, die ich auch den dritten und vierten Tag beibehielt:

Für den Anflug bei:

1. S und Öffnung auf der gleichen Seite: +,
2. S, während Öffnung auf der gegenüberliegenden Seite: ++,
3. Öffnung, während S auf der gegenüberliegenden Seite: --,
4. S-losem Blatt, während S und Öffnung auf der gegenüberliegenden Seite: ---.

Dabei kann man die Öffnung als Faktoren des Geruchs betrachten, da verständlicherweise der Duft hier stärker sein wird als da, wo der Kegel von den Scheibenblüten überdeckt worden war, oder als Faktor

der Vorstellung, die für das Insekt mit der Nektarauffindung verknüpft ist.

Am 23. und 24. September wurden andere Blüten in ähnlicher Weise behandelt. Auf die gelben Strahlenblüten klebte ich blaue Scheibenblüten einer Herbstaster und zwar beobachtete ich dabei, daß bei den 12 Versuchsblüten immer 2 Blütenblätter auf der Sonnenseite und 2 auf der Schattenseite als Anflugstelle dienen konnten, da der Farbenkontrast verschieden stark ist je nach der Beleuchtung. Ebenso wurde bei 6 Blüten die Öffnung nach der Sonnenseite und bei den übrigen 6 nach der Schattenseite gelassen, da womöglich die Nektarabsonderung auf der Sonnenseite reichlicher sein kann und so der Duft die Insekten hier mehr anziehen würde. Ferner wurden die bisher außer acht gelassenen Anflüge am Kegel (0) aufgezeichnet, so daß 0+ z. B. heißt, daß das Insekt am Kegel angefliegen ist und sich dann zu der Seite gewandt hat, wo S und Öffnung zusammenfielen.

Zum Vergleich wurden bei anderen Blüten die Anflüge auf dem Kegel und den Strahlenblüten gezählt und es wurde folgendes Ergebnis erhalten:

Anflug an

1. dem Kegel 80,
2. den Strahlenblüten 26,

also eine überwiegende Mehrzahl der Anflüge am Kegel im Gegensatz zu den Versuchsblüten. Dabei ist zu bemerken, daß bei 2. oft ganz junge Blütenstände besucht wurden, die sich erst unten zu öffnen begannen, so daß ein Anfliegen auf dem Kegel nicht zweckmäßig gewesen wäre. Die Bienen flogen am Beobachtungstage schlecht, so daß das Niederlassen auf den Scheibenblüten oft nur ein Verfehlen des eigentlichen Zieles war.

Die Resultate des oben beschriebenen Versuchs waren folgende:

	Besuche		+		—	
15. Sept.	90		42		48	
16. Sept. 1.	80	27+ 7+++	41	26— 19---	64	
2.	80	32+ 15+++	62	13— 19---	51	
3.	73	28+ 4+++	36	19— 22---	63	
23. Sept.	13 (16)	2+ 1+++	4	8— 2---	12	1_0 —; 1_0 +
24. Sept.	31 (37)	5+ 8+++	21	12— 6---	24	1_0 —; 3_0 — 1_0
Summe	367 (376)	94+ 35+++	206 (207)	78— 68---	262 (269)	7_0 —; 1_0 +

Das Verhältnis von +:— ist also rund 1 : 1,3; beim Vergleich von +++:--- ergibt sich sogar ein solches von rund 1 : 2. Wenn man aus diesen Versuchsreihen auch nicht auf eine Bedeutungslosigkeit

des S für das Insekt schließen kann, so wird dadurch eher das Vermeiden eines ungewohnten Farbfleckes als das Aufsuchen desselben zur Orientierung ausgedrückt. Ein weiterer Versuch, in dem S und Öffnung stets auf der gleichen Seite sein sollten, um zu ermitteln, ob die Bienen es lernen, gleich den Zugang zum Nektar bei dem aufgeklebten S zu suchen, konnte leider nicht mehr ausgeführt werden. Dasselbe Ergebnis wie der oben angeführte Versuch an *Rudbeckia* lieferte eine Zählung der Besuche bei einer gelbblühenden *Coreopsis* und zwar für:

4 Blüten mit starken S 21 Besuche,

4 Blüten mit schwachen S 30 Besuche,

also im Verhältnis 1:1,5 stehend. Kommen auch für die Insekten noch andere Momente zur Geltung, denen man kaum bei der Auswahl der Versuchsblüten Rechnung tragen kann, so kann man doch wohl sagen, daß Blüten mit starken S keinesfalls mehr besucht werden als solche ohne oder nur mit schwachen S¹¹⁾. Auf welchen Umständen die verschieden starke Ausbildung der S bei der angeführten *Coreopsis* beruhte, konnte ich nicht feststellen; Altersunterschiede schienen es nicht zu sein.

Was die Angabe Sprengel's anlangt, daß die weißen Blüten, wenn sie keine S tragen, „Nachtblumen“ sein müßten, so möchte ich den Einwand machen, daß mit dem gänzlichen Verschwinden des Farbstoffes doch auch die S sich verlieren müssen, wie schon bei der zweiten Varietät von *Digitalis purpurea* erwähnt wurde. Andererseits besitzt *Petunia inflata*, eine Nachtfalterblume, eine netzadrige blaue Zeichnung an der oberen Innenseite ihrer Krönröhre.

Man mag nun annehmen, daß die Bienen farbenblind sind oder nicht, so bleibt noch die Frage, ob sie überhaupt so kleine Zeichnungen, wie die S es sind, als abgegrenzten, gesonderten Eindruck wahrnehmen oder nur eine Farbkomponente aus Untergrund und S. Nach Versuchen von v. Frisch¹²⁾, Bienen auf verschieden gemusterte Flächen zu dressieren, könnte man, wie der Autor sagt, auf den Gedanken kommen, daß das Mißlingen der Dressur auf das verschwommene Sehen der Bienen zurückzuführen sei. Er halte es jedoch für wahrscheinlicher, daß die Unterscheidung von unnatürlichen Mustern den Bienen zu schwer sei. Die (p. 79) angeführten Versuche Turner's, der mit Mustern arbeitete, die den Bienen von Natur aus bekannt sind, sind noch nicht ausreichend und exakt genug um einen endgültigen Schluß ziehen zu dürfen.

Es seien hier noch einige Beobachtungen über die blütenbesuchenden Insekten angeführt. Der Geruchssinn scheint im ganzen nicht so stark zu sein, wie man vermuten möchte. So habe ich bei *Impatiens Roylei* die Sporne abgeschnitten, ohne daß die Hummeln ihren Besuch einstellten, vielmehr krochen sie ganz in die Blüten hinein, und man sah von außen den herumtastenden Rüssel. Dasselbe teilt Kurr mit¹³⁾: „Die Insekten

11) Vgl. Knuth II, I. Bd., p. 240.

12) Frisch, Der Farbensinn und Formensinn der Biene, Zoolog. Jahrbücher, Bd. 35, 1./2. Heft, p. 77.

13) cit. bei Darwin, Wirkungen der Kreuz- und Selbstbefruchtung. p. 404. Anm.

dürften den Verlust des Nektariums nicht eher wahrnehmen, bis sie den Rüssel in die dadurch gemachte Höhlung eingeführt haben¹⁴⁾). Da mir auffiel, daß größere Bestände von gleichartigen Blüten viel mehr besucht wurden als solche Quartiere, wo die Blumen gemischt standen, so schien es mir möglich, daß der Geruch ihrer Artgenossen, der ja schon im geschlechtlichen Leben eine Rolle spielen muß, andere Insekten heranlockt.

Für die Konstanz der blumenbesuchenden Insekten spricht die Tatsache, daß man an Quartieren mit Blüten, die wegen ihres Nektars aufgesucht werden, sehr selten Insekten mit Pollenhöschchen antrifft, während man an solchen mit Pollenblüten fast immer Bienen und Hummeln mit Pollen findet, und zwar in der Farbe des Pollens der gerade besuchten Blüten. Wie alle biologischen Gesetze kann diese Konstanz natürlich nicht im strengen Sinne ein Gesetz, sondern nur eine Regel sein.

Die Tatsache, daß die Blüten von ganz bestimmten Insekten besucht werden, führte mich zu der Vermutung, daß auch die Insekten in bezug auf ihre Ernährung bestimmten Blüten angepaßt seien. Ich fand bei Sprengel¹⁵⁾ folgendes: „Aus einer Erfahrung, welche ich in meinem „Entdeckten Geheimnis der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen“ angeführt habe, scheint sich zu ergeben, daß der Zuckersaft der Lindenblumen bloß für die Bienen bestimmt sei, weil andere Insekten vom Genuß desselben sterben. So wie es hingegen Gewächse gibt, deren Blumensaft den Bienen ein Gift ist. „Wir finden,“ sagt Geditsch S. 122, „zuweilen Bienen auf einigen Blumen tot, auf anderen bekommen sie eine Art von Ruhr und sterben.“ Es ist nun möglich, daß der Nektar solcher Blüten für die Bienen schädliche Stoffe enthält oder nur durch zu starke Konzentration schadet, wie auch nach Erfahrung der Bienezüchter die Bienen im Winter bei Wassermangel ruhrkrank werden. Es wäre demnach verständlich, warum die Bienen den Nektar hauptsächlich in solchen Blüten suchen, in denen er vor allzu großer Verdunstung geschützt ist. Vielleicht steht auch die bei diesen Blüten sicher abgeminderte Zuckerausscheidung in Beziehung mit der schöneren Färbung und den S. Auch glaube ich, daß die Haare in vielen Blüten, denen Sprengel die Aufgabe zuschrieb, den Nektar vor Regen und Tau zu schützen, und vielleicht auch die Dorsiventralität die Verdunstung des Nektarwassers verlangsamen und daß daher mehr Assimilate zur Entwicklung der Blüte zur Verfügung stehen. So wird bei gefüllten Blüten meist kein Nektar mehr abgesondert, während die Blütenblätter stark entwickelt sind.

Was den Farbensinn der Bienen und Hummeln anlangt, so kann ich nur die Erfahrung bestätigen, daß bei *Symphytum asperrimum* z. B. nur die jungen roten Blüten besucht werden und bei *Cytisus austriaca* nur die jüngeren gelben und schwach rot gefärbten. Bei *Symphytum* ist aller-

14) Die Nützlichkeit der Biene. Verlag Pfenningstorff, Berlin, p. 49. Anm.

15) Heß, Beiträge zur Frage nach einem Farbensinne bei Bienen. Archiv für die gesamte Physiologie, Bd. 170, p. 343.

dings die Einschränkung zu machen, daß alle Blüten ohne Unterschied ausgebeutet werden, wenn sie einmal erbrochen sind, wie dies gegen Ende der Blütezeit der Fall war, während im Anfang (August) kaum eine Blüte angebrochen war. Ferner möchte ich im Anschluß an meine Beobachtungen auf einen Versuch von Heß¹⁶⁾ hinweisen. Wie schon oben gesagt wurde, scheint mir die Anlockung und Orientierung der Bienen im wesentlichen durch verschiedene Gesichtseindrücke bestimmt zu sein. In dem angegebenen Versuch war ein blauer Flanell, auf den die Tiere „dressiert“ waren, ohne Glasplatte imstande, die Bienen irrezu-leiten, während sie beim Überdecken mit einer Glasplatte das richtige, wenngleich veränderte Flugloch, fanden. In letzterem Falle orientierten sie sich also nach anderen unveränderten Merkmalen, die zuerst hinter dem Eindruck des blauen Flanells zurückstanden, angenommen man zöge den Geruchssinn nicht in Betracht. In gleicher Weise könnte man vielleicht die abweichenden Resultate von Heß und v. Frisch erklären (z. B. die „Schachbrettversuche“¹⁷⁾). Während ersterer die Bienen eigentlich nur auf „Glas“ oder „Honig“ dressiert hat, hat letzterer die Farbe in einer ganz bestimmten Ausdehnung und Qualität in den Vordergrund gestellt, was etwa in der Natur in dem einen Fall einer Blüte mit offen sichtbarem, glänzendem Nektar entspricht, im andern Fall einer gefärbten Blumenkrone mit verborgenem Nektar.

Bei der Untersuchung auf Nektarabsonderung stellte sich die Tatsache heraus, daß die Eigenschaft, Nektar auszuschcheiden, innerhalb nahe verwandter Gattungen unbeständig ist. Es kann höchstens für einzelne Familien eine größere Neigung dafür bestehen, wie bei den Labi-aten, Umbelliferen u. a., oder eine geringere, wie bei den Rosaceen, Hypericaceen u. a. So fand ich bei den, bisher nur als pollenliefernde Gattungen bezeichneten *Hypericum*- und *Clematis*-Arten: *Hypericum patulum*, *hircinum*, *ascyron* und *Clematis grata* und *Davidiana* mit Nektar versehen, der von Bienen ausgebeutet wurde. Bei den Arten *Verbascum*, *Papaver*, *Genista*, *Nymphaea* und *Nuphar* konnte ich niemals saugende Insekten an den Blüten bemerken. Eine Probe mit F.'scher Lösung ergab jedoch für die Blütenblätter von: *Verbascum nigrum*, *Genista tinctoria* (vergl. auch Kurr), *Schizanthus pinnata* eine positive Reaktion, was auf eine Ablagerung von Zucker in den Blütenblättern hinweisen könnte. Auf den Blütenständen von *Verbascum Schiedeanum*, die nur an ihrer Spitze noch einige Blüten trugen, beobachtete ich Wespen, die anscheinend die kleinen Tröpfchen, welche an den Kelchen dieser letzten Blüten ausgeschieden wurden, aufsaugten. Den Wespen weiter nachgehend fand ich sie nicht nur an den extrafloralen Nektarien von *Impatiens scabrada* und *Centaurea montana*, sondern auch auf den

16) Heß, Beitr. zur Frage nach einem Farbensinne der Bienen, p. 355 u. f.; v. Frisch, Demonstration von Versuchen zum Nachweis des Farbensinnes bei angeblich total farbenblinden Tieren, Verhandlungen d. Deutschen Zool. Gesellschaft auf der 24. Jahresversammlung zu Freiburg i. Br. 1914, p. 57.

17) Vgl. Darwin, Wirkungen der Selbst- und Kreuzbefruchtung, p. 387 u. f.

Blättern von *Nymphaea alba*, wo sie namentlich auf Blattstellen, die durch etwas über den Wasserspiegel ragende Blätter geschützt waren, herumkrochen. Die mikroskopische Untersuchung ergab die Anwesenheit von weißen und braunroten Kristallen, die sich in Kalilauge lösten und F.'sche Lösung reduzierten. Das gleiche konnte ich bei *Nuphar* feststellen, wo die Wespen auch an manchen Tagen die reichlich vorhandenen Blattläuse ableckten. Ebenso beobachtete ich Wespen an einer Balsampappel, an den Blättern von *Papaver orientale*, an denen sich auch kleine rote Papillen befanden, und an unter Glas gezogenen Chrysanthemen¹⁸). Nach diesen und anderen Erfahrungen scheint mir einmal der Gedanke nahezuliegen, daß die Zuckerabsonderung, die am meisten in der Blüte und, wenn da nicht, an anderen Teilen der Pflanze vor sich geht, einen notwendigen Prozeß im Stoffwechsel darstellt, und andererseits muß ich den Wespen den besten Geruchssinn von den blütenbesuchenden Insekten zuschreiben, wie ja auch die tägliche Erfahrung lehrt.

Zusammenfassung.

Die in Form, Farbe und Entstehungsweise sich voneinander unterscheidenden S sind bei dorsentralen Blüten doppelt so häufig als bei radiären und befinden sich in der Regel an höher organisierten Blüten. Sie sind weder an allen Blüten, die Nektar absondern, vorhanden, noch sondern alle Blüten Nektar ab, die S besitzen. Von allen Farben ist rot am öftesten als Farbe des S und des Blütenuntergrundes vertreten.

Die biologische Bedeutung der S läßt sich dahin zusammenfassen, daß durch die Unregelmäßigkeit in der Färbung die Schnelligkeit im Auffinden der Anflugsstelle gesteigert werden kann, daß aber für die Erreichung des Nektar die S in wenigen Fällen wichtig sind.

Die mitgeteilten Untersuchungen wurden im Münchener botanischen Garten ausgeführt.

Referate.

Johs. Schmidt (Carlsberg-Labor. Kopenhagen), Der Zeugungswert des Individuums

beurteilt nach dem Verfahren kreuzweiser Paarung.

gr. 8°, 40 S. Jena, Gust. Fischer 1919. Preis Mk. 1.80.

Der Verfasser geht davon aus, daß die neueste experimentelle Vererbungslehre über die Vererbung meßbarer (quantitativer) fluktuierender Eigenschaften noch wesentlich weniger auszusagen vermag, als über die Vererbung nicht meßbarer Qualitäten (Haarfarbe u. ä.) und daß wir über den Zeugungswert der Individuen (Genotypus unabhängig vom Phänotypus, der durch äußere Einflüsse bedingten Erscheinung des Individuums) bisher sicheres nur bei den von Johansen untersuchten reinen Linien — also ausschließlich durch Selbstbefruchtung vermehrten Pflanzen wissen.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1920

Band/Volume: [40](#)

Autor(en)/Author(s): Kraepelin H.

Artikel/Article: [Die Sprengel'sche „Saftmal-Theorie“. 120-141](#)