

Universitäts- und Landesbibliothek Tirol

Die Befruchtung der Blumen durch Insekten und die gegenseitigen Anpassungen beider

Müller, Hermann

Leipzig, 1873

Vierter Abschnitt. Allgemeiner Rückblick

Vierter Abschnitt.

Allgemeiner Rückblick.

A. Allgemeine Begründung der Auffassung gewisser Eigenthümlichkeiten der Blumen und der sie besuchenden Insekten als durch natürliche Auslese erworbener Anpassungen.

Die im vorhergehenden Abschnitte mitgetheilten Einzeluntersuchungen sind in der Absicht angestellt worden, die für die Erkenntniss der ursächlichen Bedingtheit der einheimischen Blumenformen unerlässliche Grundlage feststehender That-sachen zu gewinnen. Obgleich meine Beobachtungen nur den kleinsten Theil der einheimischen Blumen umfassen und eine erschöpfende Vollständigkeit sicherlich bei keiner einzigen in Betracht gezogenen Art erreicht haben, so reichen sie gleichwohl aus, um in Bezug auf die Wirkung gewisser Blumeneigenthümlichkeiten auf die besuchenden Insekten und dadurch mittelbar auf die Befruchtung der Pflanzen zuverlässige Schlüsse zu gestatten. Ich habe diese Schlüsse nicht nur stillschweigend sogleich gezogen, sondern auch bei der Besprechung der einzelnen Arten das Endergebniss derselben sogleich mit der Mittheilung des Thatsächlichen verschmolzen, indem ich die Blütheneigenthümlichkeiten meist sogleich als Anpassungen an besuchende Insekten dargestellt habe. Zu dieser kurzen, zusammenfassenden Art der Darstellung war ich durch die Beschränktheit des Raumes durchaus gezwungen; denn ich würde einen vielmal grösseren Raum nöthig gehabt haben, um jedesmal erst die Einzelheiten des Blütenbaues und des stattfindenden Insektenbesuches für sich hinzustellen, darauf die in Wechselbeziehung stehenden beiderseitigen That-sachen zu combiniren und in ausgeführter oder auch nur angedeuteter Schlussfolge als Anpassungen nachzuweisen. Die Verschmelzung des Thatsächlichen mit dem Erschlossenen erschien mir aber auch im vorliegenden Falle um so unbedenklicher, als die in Anwendung gebrachte Schlussfolge der Hauptsache nach die allgemein bekannte, der Selectionstheorie zu Grunde liegende ist und jeder Leser leicht die beobachteten That-sachen von den erschlossenen Anpassungen getrennt wieder heraus-schälen kann.

Um jedoch auch für diejenigen Leser, welchen die Begründung der Selectionstheorie weniger geläufig ist, über den Grad der Zuverlässigkeit der im Vorhergehen-

den über gegenseitige Anpassung von Blumen und Insekten erlangten Ergebnisse keinen Zweifel übrig zu lassen, erscheint es nöthig, die bei der Betrachtung der einzelnen Blumen- und Insektenformen absichtlich unterdrückte Schlussfolgerung, durch welche sich gewisse Eigenthümlichkeiten als gegenseitige Anpassungen ergeben, nachträglich vollständig auszuführen und die Voraussetzungen, auf welchen sie basiert, in Bezug auf ihre Begründung ins Auge zu fassen.

Die Selectionstheorie beruht auf folgenden drei Voraussetzungen: 1) dass Thiere und Pflanzen variiren, 2) dass Eigenthümlichkeiten der Erzeuger sich auf die Nachkommen vererben, 3) dass jede Thier- und Pflanzenart eine grössere Zahl von Nachkommen erzeugt, als zur Erhaltung der bereits vorhandenen Individuenzahl nöthig wäre. Die beiden ersten dieser Voraussetzungen werden durch so alltägliche Erfahrungen bestätigt, dass noch Niemand die thatsächliche Richtigkeit derselben in Zweifel zu ziehen versucht hat. Durch welche Art von Einwirkungen aber das Variiren der Thiere und Pflanzen überhaupt bestimmt wird, durch welche einzelnen Ursachen bestimmte erbliche Formenveränderungen der einzelnen Arten bewirkt werden und welche Gesetze die Erblichkeit regeln, darüber sind wir noch fast vollständig im Dunkeln; selbst DARWIN'S umfassende Zusammenstellung und eingehende Erörterung aller bis jetzt über das Variiren der Thiere und Pflanzen und die Erblichkeit ihrer Eigenthümlichkeiten festgestellten Thatsachen*) dient, indem sie unsere Unwissenheit über die ursächliche Bedingtheit des Variirens und der Erblichkeit in fast allen einzelnen Punkten und nach fast allen Richtungen hin klar darlegt, weit mehr zur Anbahnung auf Erkenntniss des ursächlichen Zusammenhanges gerichteter Untersuchungen als zur unmittelbaren Ausfüllung dieser grossen Erkenntnisslücke; die Thatsächlichkeit der beiden Voraussetzungen des Variirens und der Erblichkeit aber ist durch DARWIN'S angegebenes Werk ganz unbestreitbar festgestellt. Wir nehmen daher diese beiden Voraussetzungen der Selectionstheorie als feststehende Thatsachen hin, auf welche sich zuverlässige Schlüsse gründen lassen, bleiben uns jedoch dessen wohl bewusst, dass das ursächliche Verständniss dieser Thatsachen bei dem jetzigen Stande der Erfahrungen unserer Erkenntniss noch unzugänglich ist.

Die dritte Voraussetzung wird nicht nur als thatsächlich richtig durch die alltägliche Erfahrung bewiesen, dass alle uns näher bekannten Thier- und Pflanzenarten eine Mehrzahl von Nachkommen erzeugen, sondern ist auch in ihrem ursächlichen Zusammenhange leicht verständlich. Denn bei den mannichfachen feindlichen Einwirkungen, denen jede Thier- und Pflanzenart in dem Grade ausgesetzt ist, dass durch dieselben häufig oder doch zeitweise eine frühzeitige Vernichtung von Einzelwesen bewirkt wird, muss eine Art von so schwacher Fruchtbarkeit, dass die Zahl der Nachkommen die der Erzeuger nur eben erreicht, unausbleiblich bald aussterben; Erzeugung einer Mehrzahl von Nachkommen ist mithin nothwendige Bedingung dauernder Erhaltung durch geschlechtliche Fortpflanzung.

Aus diesen drei Voraussetzungen, deren thatsächliche Richtigkeit nicht bestritten werden kann, ergibt sich als nothwendige Folge das von der Selectionstheorie behauptete Erhaltenbleiben der ihren Lebensbedingungen am besten entsprechenden Abänderungen und das Auseinanderweichen ursprünglich einfacher Formen in getrennte, immer mehr specialisirte Zweige. Denn wenn jede Thier- und Pflanzenart eine Mehrzahl von Nachkommen erzeugt, so sind von Generation zu Generation nur

*) CHARLES DARWIN, On the variation of animals and plants under domestication. Aus dem Englischen übersetzt von VICTOR CARUS: „Das Variiren der Thiere und Pflanzen im Zustande der Domestication“.

2 Fälle möglich: entweder alle Nachkommen gelangen zur vollen Entwicklung und zur Fortpflanzung, oder ein Theil derselben geht vor Erlangung der Fortpflanzung zu Grunde. Da der erstere Fall eine Zunahme der Individuenzahl in geometrischer Reihe in sich schliesst, so setzt ihm die Beschränktheit der Erdoberfläche eine unüberschreitbare Grenze, welche noch dadurch in wirksamster Weise eingeengt wird, dass jede Art sich mit allen übrigen Arten in den vorhandenen Raum theilen und mit ihnen um die nothwendigen Lebensbedingungen kämpfen muss.

Zunahme in geometrischer Reihe ist daher nur unter ausnahmsweise günstigen Bedingungen, z. B. bei Uebersiedlung auf einen neuen Erdtheil, zeitweise möglich; im Ganzen genommen kann bei allen Thier- und Pflanzenarten in der Regel nur der zweite Fall stattfinden; d. h. ein Theil der Nachkommen muss vor erlangter Fortpflanzung zu Grunde gehen, nur ein Theil kann zu voller Entwicklung und zur Fortpflanzung gelangen. Da nun die Nachkommen desselben Elternpaares nie absolut gleich sind, so kann auch die Wahrscheinlichkeit, zur vollen Entwicklung und zur Fortpflanzung zu gelangen, für dieselben nicht gleich sein. Jede Abänderung, welche die Lebensbedürfnisse eines Einzelwesens beschränkt, oder welche dasselbe zur Aneignung seiner Lebensbedürfnisse oder zur Vermeidung oder Ueberwindung feindlicher Einwirkungen geeigneter macht als seine Geschwister und Artgenossen, oder welche es zur Ausfüllung eines noch unausgefüllten Platzes im Naturhaushalte befähigt und dadurch den Wettkampf um die Lebensbedingungen, den es mit gleichartigen und ungleichartigen organischen Wesen zu bestehen hat, beschränkt, kurz jede in Bezug auf die gegebenen Lebensbedingungen vortheilhafte Abänderung eines Einzelwesens steigert folglich die Wahrscheinlichkeit seines Erhaltenbleibens und seiner Fortpflanzung, jede nachtheilige Abänderung dagegen steigert die Wahrscheinlichkeit seines frühzeitigen Todes und seines Aussterbens ohne Hinterlassung von Nachkommen. Da von Generation zu Generation dieselbe Verknüpfung von Ursache und Wirkung sich wiederholt und im Ganzen die Eigenschaften der Erzeuger sich auf die Nachkommen vererben, so müssen ihren Lebensbedingungen besser entsprechende Abänderungen, sobald sie einmal entstanden sind, von Generation zu Generation ein grösseres Uebergewicht über ihre Artgenossen erlangen und schliesslich allein übrig bleiben, während ihre unvollkommeneren Artgenossen aussterben. Da aber auch jede Eigenthümlichkeit, welche zur Ausfüllung eines noch unbesetzten Platzes im Naturhaushalte führt, im Kampfe um das Dasein ein unbestreitbarer Vortheil ist, so führt derselbe ursächliche Zusammenhang, welcher eine immer vollkommere Anpassung der Lebensformen an ihre Lebensbedingungen bewirkt, falls es am Erscheinen neuer Abänderungen nicht fehlt, mit gleicher Nothwendigkeit auch zu einer stetigen Divergenz der Lebensformen.

Diese Grundzüge der Selectionstheorie, welche DARWIN in seiner »Entstehung der Arten« ausführlich entwickelt und in seinem »Variiren der Thiere und Pflanzen im Zustande der Domestication« weiter begründet hat, sind eben so unbestreitbar, als die thatsächliche Richtigkeit der ihnen zu Grunde liegenden Voraussetzungen. Wir haben daher, um die Zuverlässigkeit der in den beiden vorigen Abschnitten erlangten Ergebnisse zu prüfen, nur noch die Berechtigung derjenigen Schlüsse ins Auge zu fassen, welche von der Grundlage der Selectionstheorie aus zu jenen Ergebnissen geführt haben.

In Bezug auf diejenigen Eigenthümlichkeiten der blumenbesuchenden Insekten, welche oben als Anpassungen an die Gewinnung der Blummahrung gedeutet worden sind, ist diese Schlussfolge eben so einfach als sicher. Wenn die heutigen Insektenarten überhaupt aus gemeinsamen, gleichartigen Stammeltern dadurch entstan-

den sind, dass individuelle Eigenthümlichkeiten, welche den Besitzern unter ihren Lebensbedingungen von Vortheil waren, oder ihnen noch unbesetzte Stellen im Naturhaushalte eröffneten, erhalten blieben und sich im Laufe der Generationen immer weiter ausprägten und differenzirten, so müssen diejenigen Eigenthümlichkeiten bestimmter Insektenarten, welche ihnen erfolgreiche Gewinnung von Blütenstaub und Honig ermöglichen, dagegen für alle übrigen Lebensthätigkeiten nutzlos sind, nach erfolgter Gewöhnung dieser Insekten an Blütenbesuch und Blüthennahrung dadurch entstanden sein, dass die zu erfolgreicher Gewinnung der Blumennahrung passenderen Abänderungen im Kampfe um das Dasein den Sieg über weniger begünstigte Artgenossen davontrugen und die allein überlebenden blieben; der lange, in verschiedener Weise einziehbare Rüssel gewisser Bienen, Schmetterlinge und Schwebfliegen, die Pollen-Sammelapparate der Bienen müssen sich, mit anderen Worten, unter stetiger Wirkung der natürlichen Auslese, in allmählichen Abstufungen als Anpassungen an die Blumennahrung entwickelt haben.

In Bezug auf die Eigenthümlichkeiten, welche im vorigen Abschnitte als Anpassungen der Blumen an die sie besuchenden Insekten gedeutet wurden, ist die Schlussfolge insofern weniger einfach und weniger unmittelbar sicher, als sie sich auf eine vierte, besonderen Beweises bedürftige Voraussetzung stützen muss, auf die im ersten Abschnitte ausführlich besprochene Voraussetzung nemlich, dass Fremdbestäubung kräftigere und entwicklungsfähigere Nachkommen liefert, als Selbstbestäubung.

Diese Voraussetzung lässt sich zwar für jeden einzelnen Fall mittelst der in der Einleitung beschriebenen, von DARWIN so zweckmässig ausgesonnenen Untersuchungsmethode *) durch den Versuch erproben; bis jetzt aber ist diess nur bei einer verhältnissmässig geringen Zahl von Pflanzen geschehen; auch wenn wir alle bis jetzt bekannt gewordenen Beispiele von selbstimpotenten Pflanzen hinzurechnen, bildet die Zahl derjenigen, für welche die überwiegende Wirkung der Fremdbestäubung thatsächlich festgestellt ist, nur einen kleinen Bruchtheil derjenigen, deren Blüthen-einrichtung man aus der Voraussetzung des Vortheils der Fremdbestäubung oder des Nachtheils der Selbstbestäubung zu erklären versucht hat. So lange man den Beweis des eines strengen Beweises unfähigen KNIGHT-DARWIN'schen Satzes als Ziel der Blumenuntersuchungen ins Auge fasste, konnte und musste man sich mit Wahrscheinlichkeitsgründen begnügen. Sobald man dagegen, völlig unbekümmert um den KNIGHT-DARWIN'schen Satz, nur die Erkenntniss der ursächlichen Bedingtheit der Blumenformen als Ziel der Blumenuntersuchungen ins Auge fasst, kann und muss man als unerlässliche Grundlage einer solchen Erkenntniss den thatsächlichen Beweis der vorausgesetzten überwiegenden Wirkung der Fremdbestäubung für alle Blumen, auf welche sich die Erklärung erstrecken soll, unbedingt fordern.

Wir müssen es deshalb als wesentlichste Lücke der im vorhergehenden Abschnitte gegebenen Erklärungen von Blumeneigenthümlichkeiten ausdrücklich hervorheben, dass dieser Nachweis bis jetzt nur für die wenigsten in Betracht gezogenen Beispiele beigebracht ist. Erst dann, wenn die Versuche, die aus Selbstbestäubung und die aus Kreuzung hervorgegangenen Nachkommen derselben Pflanzen Generationen hindurch in den Kampf um das Dasein mit einander zu versetzen, in der umfassendsten Weise durchgeführt sind und ausnahmslos das vorausgesetzte Resultat des schliesslichen Unterliegens der Selbstbestäubten ergeben haben, erst dann können wir die Selectionstheorie mit gleicher Sicherheit auf die Anpassungen der Blumen an die sie besuchenden Insekten, wie auf die Anpassungen der Insekten an die von ihnen

*) Siehe Seite 8.

besuchten Blumen anwenden. Erst dann können wir mit Sicherheit allgemein schliessen, wozu wir bis jetzt nur in Bezug auf einen kleinen Theil der Pflanzen berechtigt sind und was wir allgemein nur mit Wahrscheinlichkeit vermuthen können: «Wenn die aus Fremdbestäubung hervorgegangenen Nachkommen im Kampf um das Dasein über die aus Selbstbestäubung hervorgegangenen ausnahmslos den Sieg davontragen, so mussten von jeher bei den Stammeltern der heutigen Pflanzen und müssen noch jetzt bei diesen selbst von den mannichfachen gelegentlich auftretenden Abänderungen der Blüthen diejenigen, welche die Wahrscheinlichkeit eintretender Fremdbestäubung steigern, im Kampfe um das Dasein die Ueberlebenden bleiben. Je nach dem natürlichen Transportmittel, welches den Blüthenstaub einer bestimmten Blüthenform gelegentlich auf die Narben anderer Blüthen derselben Art übertrug, mussten ganz verschiedene Eigenthümlichkeiten die Wahrscheinlichkeit der Fremdbestäubung erhöhen und dem entsprechend durch natürliche Auslese erhalten und allmählich weiter ausgeprägt werden, bei unter Wasser sich öffnenden Blüthen lange Fadenform des Pollens oder der Narben, bei gelegentlich von Insekten besuchten Blüthen bunte Farbe, Wohlgeruch, Honigabsonderung, sich anheftender Pollen, klebrige oder warzig rauhe Narben, bei an der Luft blühenden, von übertragenden Thieren nicht besuchten Leichtausstreubarkeit des Pollens, zum Auffangen desselben aus der Luft geeignete Narben etc. Wenn wir daher eine Blüthe mit bestimmten Eigenthümlichkeiten ausgestattet sehen, welche ausschliesslich für die Uebertragung des Pollens durch ein bestimmtes Transportmittel nützlich sein können, und wenn wir zugleich direct beobachten, dass dieses Transportmittel thatsächlich in ausgedehntem Maasse den Blüthenstaub auf Narben anderer Blüthen überträgt, so dürfen wir umgekehrt schliessen, dass diese Eigenthümlichkeiten ursprünglich als individuelle Abänderungen entstanden sind und dadurch, dass sie ihren Inhabern eine kräftigere Nachkommenschaft verschaffen, sich erhalten und ausgeprägt haben, mit anderen Worten, dass diese Eigenthümlichkeiten sich unter stetiger Wirkung der natürlichen Auslese als Anpassungen an das bestimmte natürliche Transportmittel entwickelt haben.»

Auf dieser Schlussfolge beruhen alle im vorigen Abschnitte enthaltenen Deutungen bestimmter Blütheneigenthümlichkeiten als Anpassung an die besuchenden Insekten. Die Schlussfolge in sich ist unbestreitbar richtig; von den Voraussetzungen, auf welche sie sich stützt, sind die drei ersten als thatsächlich richtig ebenfalls unbestreitbar feststehend; die vierte, die Voraussetzung des Uebergewichtes der aus Fremdbestäubung hervorgegangenen Nachkommen über die selbstbestäubten, ist für einige Fälle ebenfalls thatsächlich festgestellt; für die übrigen Fälle bleibt die Bestätigung der vorläufigen Voraussetzung durch den Versuch abzuwarten. Wir haben uns ausserdem beständig zu erinnern, dass wir über die Ursachen des Variirens, der Erblichkeit und der überwiegenden Wirkung der Fremdbestäubung noch fast nichts wissen.

Nachdem wir nun die Zuverlässigkeit unserer Ergebnisse geprüft und die Schwäche der unseren Schlüssen zu Grunde liegenden Voraussetzungen ausdrücklich hervorgehoben haben, müssen wir, um unsere Auffassungsweise als die uns jetzt allein mögliche nachzuweisen, noch die Berechtigung abweichender Ansichten einer Prüfung unterwerfen.

DELPINO, von dessen Arbeiten in der Einleitung und im vorigen Abschnitte nur der sachliche Inhalt kurz mitgetheilt worden ist, legt seinen Erklärungen bald die teleologische Auffassung SPRENGEL's, bald eine eigenthümliche teleologische

Descendenztheorie zu Grunde. Die Natur ist für ihn, wie für SPRENGEL, ein menschlich denkendes Wesen, welches sich bestimmte, mit Nothwendigkeit zur Fremdbestäubung führende Blumenformen ausgedacht hat, die es dann, in verschiedenen Pflanzenfamilien durch Benutzung verschiedener Blüthentheile zu demselben Zwecke, gleich vollkommen in Ausführung bringt.*) Dieser dem talentvollsten Menschen noch überlegene**) Blumenschöpfer hat gewisse Blumenformen für gewisse Insekten, gewisse Insekten für gewisse Blumenformen im Voraus bestimmt und beide für einander passend eingerichtet***); er kann es aber ebensowenig wie der SPRENGEL'sche Blumenschöpfer hindern, dass Blumen, die er eigentlich für ganz bestimmte Insekten eingerichtet hat, auch von anderen Insekten ausgenutzt werden†); ebenso muss er es geduldig geschehen lassen, dass Insekten, die nach seiner Absicht eigentlich ganz bestimmte Blumen besuchen sollten, für welche er sie zweckentsprechend eingerichtet hat, ihrer eignen Neigung folgend sich auch auf den mannichfachsten anderen Blumen weidlich umhertreiben.††)

Wir sehen, der DELPINO'sche Blumenschöpfer gleicht dem SPRENGEL'schen, und beide gleichen in ihren Vollkommenheiten und Schwächen einem menschlichen Spiegelbilde, wie ein Ei dem anderen.

An anderen Stellen seiner Schriften bekennt sich DELPINO als entschiedenen Anhänger der Descendenztheorie, aber als eben so entschiedenen Gegner der Selectionstheorie, indem er sich durch Combination DARWIN'scher Sätze und teleologischer Voraussetzungen eine eigenthümliche Entwicklungstheorie der organischen Natur zurecht legt, die sich, wenn ich sie richtig verstanden habe, in folgendem Satze zusammen fassen lässt †††): »die heutigen Thier- und Pflanzenarten sind aus einfachen, gemeinsamen Stammeltern durch den Lebensbedingungen entsprechende, individuelle Abänderungen hervorgegangen, welche durch Vererbung befestigt wurden; aber der Grund ihres Variirens ist nicht in irgend welchen physikalischen Bedingungen zu suchen, sondern in dem freien Willen der organischen Wesen selbst, welche vermöge der ihnen inwohnenden Einsicht erkennen, welche Abänderung ihnen unter gegebenen Lebensbedingungen nützlich sein werde und dieser Einsicht entsprechend aus freiem Willen und aus eigner, den physikalischen Gesetzen nicht unterworfenen Kraft abändern.« Für diese Theorie führt DELPINO folgende Gründe an:

1) So wunderbar vollkommene Anpassungen, wie sie uns in den Wechselbeziehungen zwischen Blumen und Insekten entgegentreten, könne man sich unmög-

*) Es wird genügen, wenn ich jede meiner Behauptungen in Bezug auf den DELPINO'schen Blumenschöpfer mit einer einzigen Stelle belege; jeder Leser der D.'schen Schriften wird auf zahlreiche weitere Belege stossen. *Ult. oss. p. 76:* Quella gran verità che nella natura il pensiero è uno, mentre la esecuzione è molteplice, e che il concetto biologico è sempre il fondamentale mentre subordinato e secondario è il concetto morfologico.

**) *Ult. oss. p. 77:* Poteva un uomo dotato anche di fertile immaginazione trovare per la soluzione del problema un numero di formule maggiore di quello trovato ed eseguito dalla Natura?

***)) *Ult. oss. p. 123:* Heriades truncorum è predestinato per le calatidi degli Helianthus e dei generi affini, e le calatidi degli Helianthus e dei generi affini sono predestinate ad essere fecondate dalle Heriades truncorum o da insetti costrutti analogamente.

†) *Ult. oss. p. 57:* Gli articolati che visitano le caldaje florali di dette piante devono essere divisi in due categorie: la prima comprende quelle che vi accorrono conformemente allo scopo prefisso dalla natura; la seconda invece quelli che vi accorrono per altro incentivo.

††) *Ult. oss. p. 124:* Quest' insetti, sebbene siano reperibili presso una quantità di fiori diversissimi, nondimeno io credo che siano i veri predestinati per tutte quelle composte etc.

†††) *Applic. p. 1. 2. 31. 32.* Vgl. auch *Pensieri sulla biologia vegetale.*

lich als Producte mit Nothwendigkeit waltender Naturgesetze, sondern lediglich als freiwillige Schöpfungen intelligenter und zweckmässig handelnder Wesen vorstellen.

2) Der Mensch sei ein mit freiem Willen und Verstand begabtes Wesen, welches seine Handlungen seinen Zwecken entsprechend einricthe; alle organischen Wesen seien mit dem Menschen durch eine untrennbare Stufenleiter näherer und fernerer Verwandtschaft verbunden; folglich sei auch bei allen organischen Wesen irgend welcher Grad von freiem Willen, von Einsicht und von zweckmässigem Handeln anzunehmen und in diesem die Ursache des Variirens und des Entstehens so wunderbar vollkommener Anpassungen durch das Variiren zu suchen.

3) Seine Auffassungsweise sei zwar eine blosse Theorie, deren Richtigkeit sich nie werde beweisen lassen, aber die entgegengesetzte Auffassungsweise, welche jede Abänderung als durch bestimmte physikalische Ursachen bedingt betrachte, sei nicht minder eine blosse Theorie; bei übrigens gleicher Berechtigung beider müsse er sich, im Bewusstsein seines eigenen freien Willens, für die erstere entscheiden (Vgl. Applic. p. 2. Anmerkung).

Ob und in welcher Weise DELPINO diese teleologische Entwicklungstheorie mit seiner vorher charakterisirten Vorstellung eines mit menschlichen Vollkommenheiten und Schwächen behafteten Blumenschöpfers in Einklang zu bringen vermag, geht aus seinen Schriften nicht hervor. Diese Entwicklungstheorie selbst entzieht sich, wenn wir als Grundbedingung irgend welcher ursächlichen Erkenntniss den Satz fordern: »Keine Wirkung ohne ausreichende Ursache; keine Ursache ohne eine ihr genau entsprechende Wirkung«, vollständig jeder weiteren Discussion, da sie ja für die organische Welt die Aufhebung des ursächlichen Zusammenhanges fordert. Sehen wir aber ab von dieser zwar unbeweisbaren, aber jeder Forschung nothwendig zu Grunde liegenden Voraussetzung, so bleiben auch dann noch die beiden ersten Gründe, also überhaupt alle positiven Stützen der DELPINO'schen Entwicklungstheorie durchaus hinfällig. Denn 1) ist es durchaus unrichtig, dass sich so wunderbar vollkommene Anpassungen, wie sie uns in den Wechselbeziehungen zwischen Blumen und Insekten entgegen treten, als Producte mit Nothwendigkeit waltender Naturgesetze nicht erklären lassen; vielmehr bietet uns die Selectionstheorie, welche von DELPINO in keinem einzigen Punkte widerlegt, oder auch nur zu widerlegen versucht wird, wie oben kurz angedeutet wurde und wie DARWIN in seinem Werke über die Entstehung der Arten ausführlich gezeigt hat, einen eben so einfachen als ausreichenden Schlüssel zu dieser natürlichen Erklärungsweise. DELPINO zieht weder das thatsächliche Stattfinden des Variirens der Thiere und Pflanzen nach den verschiedensten Richtungen hin, noch die Erblichkeit ihrer Eigenthümlichkeiten, noch das Erzeugtwerden einer Mehrzahl von Nachkommen in Zweifel, noch weist er in den aus diesen Voraussetzungen gezogenen Folgerungen des Kampfes ums Dasein, des Ueberlebens der ihren Lebensbedingungen am besten entsprechenden Abänderungen und der dadurch eröffneten Möglichkeit unbegrenzter Vervollkommnung und Differenzirung irgend eine Unrichtigkeit nach. Durch die zum Theil sehr vollkommenen gegenseitigen Anpassungen der Blumen und Insekten wird daher die von DELPINO gemachte Annahme des Variirens der Thiere und Pflanzen aus freiem Willen und nach bestimmten zweckmässigen Richtungen in keiner Weise unterstützt, dagegen durch das thatsächlich nach den verschiedensten Richtungen hin stattfindende Variiren der gezüchteten Thiere und Pflanzen, wenn nicht unmöglich, so doch in hohem Grade unwahrscheinlich gemacht.

2) Der sogenannte freie Wille des Menschen lässt sich als ursächlich bedingt in vielen einfacheren Fällen mit grösster Bestimmtheit erkennen; wo diess nicht gelingt,

ist daher der Grund des Misslingens nur in dem verwickelteren Zusammenwirken zahlreicherer Factoren zu suchen.

Nicht nur werden wir uns der ursächlichen Bedingtheit unserer eigenen Willensacte in vielen Fällen nachträglich bewusst; wir sind auch bei unseren Kindern und Schülern, überhaupt bei Personen, deren geistige Entwicklung wir einigermassen vollständig überblicken können, oft im Stande, im Voraus mit Sicherheit zu bestimmen, welche Willensrichtungen durch bestimmte äussere Einwirkungen bewirkt werden müssen.

Die Stufenleiter des verwandtschaftlichen Zusammenhanges aller organischen Wesen mit dem Menschen und die directe Erfahrung berechtigen uns allerdings zu der Behauptung, dass Wille, Verstand und zweckmässiges Handeln innerhalb des Thierreichs alle Abstufungen von der von uns selbst erreichten Stufe der Ausbildung bis zu Null hinab darbieten und legen uns die Annahme nahe, dass die geistigen Kräfte auch der höchsten Organismen durch die Grundeigenschaften der organischen Stoffe bedingt sind, aber diese geistigen Kräfte deshalb auch für Pflanzen anzunehmen ist ebenso unstatthaft, als die Fähigkeiten zu sehen, zu hören, zu riechen, zu schmecken und zu fühlen, die ja ebenso alle Abstufungen bis zu Null hinab darbieten, den Pflanzen beizulegen. — Endlich würde aber DELPINO's Schlussfolgerung selbst dann, wenn wir für alle organischen Wesen freien Willen, Einsicht und zweckmässiges Handeln annehmen wollten, völlig unbegründet sein. Denn die Menschen, welchen Wille, Einsicht und zweckmässiges Handeln im höchsten Grade der Ausbildung zukommt, variiren doch sicher deshalb nicht willkürlich. Oder sind etwa die Eigenthümlichkeiten der Neger, der Mongolen u. s. w. dadurch entstanden, dass ihre Stammeltern es für nützlich erkannten, eine bestimmte Hautfarbe, Behaarung, Gesichtsausprägung u. s. w. zu besitzen, und dass sie in Folge dieser Einsicht willkürlich und zweckmässig abänderten? Vermag uns DELPINO überhaupt irgend ein Beispiel einer willkürlichen Abänderung eines Menschen anzuführen?

Wenn so alle positiven Stützen der DELPINO'schen Entwicklungstheorie in sich selbst zusammenfallen, so bleibt derselben als einzige Zufluchtsstätte die grosse Lücke unserer Erkenntniss in Bezug auf die Ursache des Variirens der Thiere und Pflanzen. Wir kennen zwar eine ziemliche Anzahl von Beispielen bestimmter Veränderung gewisser Organismen durch unmittelbare Einwirkung bestimmter äusserer Ursachen, wie Feuchtigkeit, Wärme, Licht, Ernährung u. s. w. (vgl. DARWIN, Das Variiren der Thiere und Pflanzen, Cap. 22—26), aber diese unmittelbaren Wirkungen verschwinden wieder mit der wirkenden Ursache; sie sind nicht erblich; es sind nicht die Abänderungen, welche wir zur Erklärung der Entstehung neuer Thier- und Pflanzenformen nöthig haben. Wir können daher nur sehr allgemein und unbestimmt vermuthen, dass in den höchst complicirten Wechselwirkungen, welche im Innern des Organismus selbst stattfinden, eine Gleichgewichtsstörung durch äussere Einwirkungen veranlasst werden kann, welche auch nach Beseitigung des ersten Anstosses fort dauert und zum Auftreten erblicher Abweichungen führt. Aber welcher Art diese Anstösse, welcher Art diese Wirkungen sind, darüber bleiben wir vorläufig im tiefsten Dunkel. Wir gestehen daher gern zu, dass wir nicht im Stande sind, und voraussichtlich, wenigstens auf lange Zeit, nicht im Stande sein werden, die DELPINO'sche Annahme, dass die organischen Wesen absichtlich und zweckmässig variiren, direct durch thatsächlichen Nachweis zureichender Ursachen des Variirens zu widerlegen, sondern dass wir die DELPINO'sche Entwicklungstheorie als unannehmbar nur deshalb zurückweisen, weil sie jeder positiven Begründung entbehrt und selbst durchaus entbehrlich ist.

Wir glaubten dieser Theorie eine eingehendere Erörterung schuldig zu sein, weil ihr genialer Urheber, dem wir so zahlreiche interessante Beobachtungen und glückliche Deutungen verdanken, den grössten Werth auf dieselbe legt und sie bei jeder Gelegenheit hervorhebt.

Da sich jede teleologische Erklärung einer Anpassung organischer Wesen mit Hilfe der Selectionstheorie ohne Weiteres in die natürliche Auffassungsweise übertragen lässt, so könnte es als völlig gleichgültig erscheinen, ob wir unseren Erklärungen die eine oder andere Auffassungsweise zu Grunde legen; aber diess ist insofern nichts weniger als gleichgültig, als die ursächliche Auffassung uns die Lücken unserer Erfahrung beständig klar im Bewusstsein erhält und uns daher zur Ausfüllung derselben fortwährend anregt, während dagegen die teleologische Auffassung diese Lücken mit unbegründeten Voraussetzungen gefällig überdeckt und damit die Veranlassung zur Ausfüllung derselben beseitigt. Wer daher die Nothwendigkeit der Verknüpfung von Ursache und Wirkung als allumfassendes Naturgesetz anerkennt, sollte alle aus der teleologischen Periode der Naturauffassung stammenden Ausdrücke gefissentlich vermeiden.*)

B. Allgemeiner Rückblick auf die Eigenthümlichkeiten der Blumen und ihre Wirkung.

So lange wir nicht wissen und nicht zu ermitteln verstehen, durch welche Ursachen gewisse Abänderungen der Blumen bedingt sind, müssen wir uns damit begnügen, die Wirkung gegebener Blumenabänderungen auf das Leben der Pflanze festzustellen, um mit vorläufigem Verzicht auf Erkenntniss der ersten Ursachen wenigstens den ursächlichen Zusammenhang der mittelbar aus ihnen folgenden Erscheinungen zu erfassen. Nachdem der Versuch, diesen Zusammenhang nachzuweisen, im dritten Abschnitte dieses Buchs an zahlreichen einzelnen Beispielen durchgeführt worden ist, handelt es sich hier hauptsächlich nur darum, die hervorstechendsten, an vielen einzelnen Beispielen sich wiederholenden Eigenthümlichkeiten der Blumen und ihre Wirkung zusammenzufassen und im Ganzen zu überblicken.

Nach ihrer Wirkung auf das Leben der Pflanze ordnen sich die im dritten Abschnitte besprochenen Eigenthümlichkeiten der Insektenblüthen (Blumen) in folgende Gruppen:

- 1) Eigenthümlichkeiten, welche Insektenbesuch bewirken.
 - a) Allgemeine Anlockung blumenbesuchender Insekten
 - α. durch Bemerkbarmachung der Blume (durch Farbe und Geruch),
 - β. durch Darbietung von Genussmitteln (Honig, Blütenstaub, Obdach).

*) Vgl. HILD. über *Aristolochia Clematidis* (Jhrb. f. wiss. Bot. V) »eine so weise Einrichtung, wie sie nur ihres Gleichen sucht«. Derselbe, Comp. (S. 4.) »Die von der Natur beabsichtigte Fremdbestäubung« SACHS, Lehrbuch der Bot. II. Aufl. S. 106: »Derselbe Zweck wird in der Pflanze erreicht« und zahlreiche andere Stellen. SACHS sagt S. 667 seiner Botanik jedenfalls mit Unrecht: »Wenn man von der Zweckmässigkeit im Baue der Pflanzen redet, so ist damit thatsächlich auch nur gemeint, dass die Form und sonstigen Eigenschaften der Organe den Lebensbedingungen der Pflanze angepasst sind. — Die Ausdrücke Zweckmässigkeit, Adaptation und Metamorphose bezeichnen also dieselbe Thatsache, sie können daher als Synonyme gebraucht werden.« Die thatsächlichen Verhältnisse, welche der Eine als zweckmässig, der Andere als ursächlich bedingt auffasst, sind allerdings dieselben, die Auffassungen aber sind entgegengesetzt, die Ausdrücke daher nichts weniger als gleichbedeutend.

- b) Ausschluss gewisser, verstärkte Anlockung anderer blumenbesuchender Insekten.
 - α. Durch Farbe und Geruch,
 - β. durch Bergung der Genussmittel,
 - γ. durch Blüthezeit und Standort.
- 2) Eigenthümlichkeiten, welche Befruchtung bewirken.
 - a) Passende Beschaffenheit des Blüthenstaubes und der Narbe.
 - b) Sicherung der Fremdbestäubung bei eintretendem, der Sichselbstbestäubung bei ausbleibendem Insektenbesuche.

1. Eigenthümlichkeiten der Blumen, welche Insektenbesuch bewirken.

a. Allgemeine Anlockung blumenbesuchender Insekten.

α. Wirkung der Augenfälligkeit und des Geruches der Blumen.

Im dritten Abschnitte sind so zahlreiche Vergleiche nächstverwandter und daher in den übrigen Stücken grösstentheils übereinstimmender Blumenformen in Bezug auf Augenfälligkeit, Reichlichkeit des Insektenbesuchs und Wahrscheinlichkeit von Fremdbestäubung und Sichselbstbestäubung angestellt worden, dass es hier zur Feststellung des Gesammtresultates genügt, auf einige derselben zu verweisen. Wir haben in der genannten Beziehung namentlich gleich gemeine Gattungen der Umbelliferen, Arten der Gattungen *Ranunculus*, *Geranium*, *Malva*, *Polygonum*, *Stellaria*, *Cerastium*, *Epilobium*, *Rosa*, *Rubus*, *Veronica*, *Carduus*, *Hieracium*, verschiedene Blüthenformen von *Euphrasia officinalis*, *Rhinanthus crista galli* und *Lysimachia vulgaris* miteinander verglichen, und es hat sich in allen Fällen in unzweideutiger Weise ein und dasselbe Resultat herausgestellt, welches sich in folgenden Sätzen zusammen fassen lässt: 1) Unter übrigens gleichen Bedingungen wird eine Blumenart um so reichlicher von Insekten besucht, je augenfälliger sie ist. 2) Wenn nächstverwandte und in ihrer Blütheneinrichtung übrigens übereinstimmende Blumenformen in der Augenfälligkeit und zugleich in der Sicherung der Fremdbestäubung bei eintretendem, der Sichselbstbestäubung bei ausbleibendem Insektenbesuche differiren, so hat unter übrigens gleichen Umständen ohne Ausnahme diejenige die am meisten gesicherte Fremdbestäubung, deren Blumen die augenfälligsten sind und deren Insektenbesuch in Folge dessen der reichlichste ist. Dagegen haben 3) unter denselben Bedingungen diejenigen Blumen die gesicherte Sichselbstbestäubung, welche am wenigsten in die Augen fallen, deren Insektenbesuch daher am spärlichsten und deren Fremdbestäubung in Folge dessen am unsichersten ist. Diese drei Sätze sind durch die im vorigen Abschnitte mitgetheilten Beobachtungen für zahlreiche Pflanzen mit unbestreitbarer Sicherheit als Erfahrungssätze festgestellt. Der Gewinn aber, für die Beurtheilung einer so schwierigen und umfassenden Gruppe von Erscheinungen, wie die Wechselbeziehungen zwischen Blumen und Insekten offenbar sind, irgend eine nicht auf Vermuthungen oder indirecten Schlüssen beruhende, sondern thatsächlich festgestellte Grundlage erlangt zu haben, scheint mir werthvoll genug, um den grossen Aufwand von Zeit und Mühe aufzuwiegen, welche ich auf die Aufstellung so zahlreicher, umfassender Listen der Besucher unserer Blumen verwendet habe.

Die beiden letzten der drei im engsten Zusammenhange stehenden Sätze betreffen schon Wirkungen auf die Befruchtung. Wir fassen daher zunächst nur den ersten näher ins Auge. Die wichtigste Folgerung, welche sich aus demselben ergibt, ist die, dass im Allgemeinen blumenbesuchende Insekten nicht durch einen erbten Instinkt auf Aufsuchung bestimmter Blumenarten beschränkt sein können, sondern frei umher suchend die Blumennahrung nehmen, wo sie sie finden. Denn wäre das erstere der Fall, hätte jede blumenbesuchende Insektenart ihre bestimmten Blumenarten, auf die sie sich in derselben Weise beschränkte, wie sich z. B. die meisten Raupen auf gewisse Futterpflanzen beschränken, so würde die Reichlichkeit des Insektenbesuchs einer Blume von ihrer Augenfälligkeit eben so wenig abhängig sein, als die Reichlichkeit des Raupenbesuchs einer Pflanze von ihrer Augenfälligkeit abhängig ist. Sehen wir zu, wie diese unvermeidliche Folgerung mit der directen Beobachtung der Blumenbesuche der einzelnen, zu einem sichern Urtheil hinreichend häufig beobachteten Insektenarten übereinstimmt.

In einzelnen Fällen sehen wir allerdings eine bestimmte Insektenart sich ausschliesslich oder fast ausschliesslich auf den Besuch einer bestimmten Blumenform beschränken. Aus meiner Erfahrung kann ich folgende Beispiele solcher Beschränkung anführen: *Andrena florea* wurde ausschliesslich auf *Bryonia dioica*, *Haliectoides* ausschliesslich in *Campanulablüthen* von mir gefunden; *Andrena hattorfiana* beschränkt sich fast ausschliesslich auf den Besuch von *Scabiosa arvensis*, ebenso *Cilissa melanura* auf *Lythrum Salicaria*, *Macropis labiata* auf *Lysimachia vulgaris*, *Osmia adunca* und *caementaria* auf *Echium*; aber diese Beispiele zusammengenommen bilden von allen von mir beobachteten Insektenarten noch nicht ein Procent, und selbst in diesen wenigen Fällen ist die Beschränkung meist nur eine fast ausschliessliche, nur in 2 Fällen vielleicht eine ausschliessliche.

Dagegen habe ich sehr zahlreiche Fälle im dritten Abschnitte einzeln angeführt, und in dem alphabetischen Verzeichnisse der blumenbesuchenden Insekten durch * hervorgehoben, in welchen Insekten in solchen Blüthen nach Honig suchen, die gar keinen Honig enthalten, oder in welchen sie den Honig nicht erlangen können. So finden sich z. B. auf den honiglosen Blüthen von *Hypericum perforatum* Schmetterlinge ein, die mit der Spitze ihres ausgestreckten Rüssels an verschiedenen Stellen des Blüthengrundes umhertasten, ohne dass es ihnen gelingt, Honig zu gewinnen oder Saft zu erbohren; die Honigbiene bemüht sich an den Blüthen von *Iris Pseudacorus*, *Rhingia* an den Blüthen von *Dianthus deltoides* und *Lamium maculatum* vergeblich, mit lang ausgerecktem Rüssel den Honig zu erreichen etc. *Bombus terrestris* versucht an *Aquilegia vulgaris*, *Primula elatior*, *Vicia Faba* u. a. vergeblich auf normalem Wege zum Honige zu gelangen, gewinnt aber schliesslich den Honig durch Diebstahl mit Einbruch; verschiedene kleinere Insekten (*Meligethes*, *Andrena parvula*, *Spilogaster semicinerea*) besuchen die Blüthen des Frauenschuh's, ohne etwas anderes als schliesslichen Hungertod in denselben zu finden. Derartige Beispiele glaube ich im dritten Abschnitte in hinreichender Zahl mitgetheilt zu haben, um ausser Zweifel zu stellen, dass die meisten blumenbesuchenden Insekten nicht durch erbten Instinkt auf den Besuch bestimmter Blumen hingeleitet werden, sondern frei umherfliegend ihre Blumennahrung nehmen, wo sie dieselbe erlangen können.

Eine andere Gruppe von Thatsachen zeigt ebenso unzweideutig, dass die der Gewinnung der Blumennahrung in ihrem Körperbau am wenigsten angepassten Insekten sich auch in der Aufsuchung und Gewinnung der Blumennahrung am dümm-

sten und ungeschicktesten anstellen, dass überhaupt die blumenbesuchenden Insekten in der Auffindung und Ausbeutung der Blumen im Ganzen um so mehr Klugheit und Gewandtheit entwickeln, in je höherem Grade ihr Körper der Gewinnung der Blumennahrung angepasst ist. Als umfassender Beleg dieses Satzes kann die weiter unten gegebene Liste blumenbesuchender Insekten und der von ihnen besuchten Blumen dienen. Zur Erläuterung desselben wird es genügen, wenn wir uns folgende Beispiele vergegenwärtigen: Die der Blumennahrung gar nicht angepasste *Coccinella septempunctata* gewinnt in den Blüthen von *Erodium cicutarium* den Honig in so komisch dummer und ungeschickter Weise, dass sie in der Regel ihre eigne Standfläche ablöst und nicht selten mit derselben zu Boden stürzt; auch durch mehrmals wiederholte Erfahrung wird sie nicht belehrt; *Sarcophaga carnaria* sucht an den Blüthen von *Polygonum Bistorta* eifrig nach Honig, gleitet aber in der Regel mit dem Rüssel an der Blüthe vorbei; *Andrena albicans* geht es anfangs längere Zeit ebenso, sie lernt aber allmählich die Sache geschickter anfangen und den Rüssel mit grösserer Sicherheit in die Blüthen senken; die Honigbiene verfehlt von Anfang an keine Blüthe.

Mit der in ihrer ursächlichen Bedingtheit leicht verständlichen Thatsache, dass sich im Ganzen in gleichem Verhältnisse mit der Anpassung des Körperbaus auch die Anpassung der Geistesthätigkeit an die Blumennahrung gesteigert hat, steht es nun auch im engsten Zusammenhange, dass diejenigen kurzrüssligen Insekten, welche noch gar keine Anpassung an Gewinnung von Blumennahrung zeigen, meist nur völlig offenen Honig, wie ihn *Listera*, *Parnassia*, *Cornus*, *Umbelliferen* etc. darbieten, aufzufinden wissen, während der ihnen sehr wohl zugängliche, aber nicht unmittelbar sichtbare Honig mancher anderen Blüthen ihnen entgeht, und dass ausgeprägtere Blumenbesucher am eifrigsten diejenigen Blumen aufsuchen und ausbeuten, welche ihnen die reichste Ausbeute gewähren, z. B. die Bauchsammler Blumen, die ihnen den Blüthenstaub von unten anheften, langgrüsslige Bienen ergibige Honigbehälter, von deren Benutzung das kurzrüsslige Geschmeiss ausgeschlossen ist, die an Rüssellänge alle andern Insekten übertreffenden SpHINGIDEN die langen, honigreichen Blumenröhren, deren Honig ihnen allein zugänglich ist. Diese Auswahl wird durch die in gleichem Schritt mit der Anpassung des Körperbaus fortgeschrittne Anpassung der Geistesthätigkeit an die Gewinnung der Blumennahrung mit Nothwendigkeit bewirkt; denn die genannten Insekten müssten so unausgeprägte Blumenbesucher sein wie *Coccinella*, wenn sie nicht ergibige Nahrungsquellen rasch von unergibigen unterscheiden lernen und mit Vorliebe aufsuchen sollten. Andererseits ist aber der Ausprägung einseitiger Liebhabereien zur erblichen Gewohnheit durch zeitweise eintretende Nahrungsnoth, welche fast jeden Blumenbesucher nöthigt, bisweilen auch zu den unergibigsten Nahrungsquellen seine Zuflucht zu nehmen, eine enge Grenze gesetzt.

Wir finden daher die oben bezeichneten Insekten ausser auf den ihnen ergibigsten auch auf den mannichfachsten anderen, zum Theil auf höchst unergibigen Blumen, wenn auch nicht so häufig. Nur in ganz vereinzelt Fällen bietet sich eine reichblumige und ausbeutereiche Pflanze während der ganzen Flugzeit eines Insekts in solcher Häufigkeit dar, dass sich das Insekt auf den Besuch dieser einen bestimmten Blumenart beschränken kann. Dass in solchen Fällen dann Vererbung der viele Generationen hindurch fortgesetzten Gewohnheit eintritt, ist im höchsten Grade wahrscheinlich; aber gelegentliches Spärlicher-Auftreten der auserwählten Pflanze muss auch in solchen Fällen die Insekten bisweilen zum Aufsuchen anderer Nah-

ungsquellen nöthigen, denn wir finden die Beschränkung auf bestimmte Blumenarten fast niemals streng ausgeprägt.

Die directe Beobachtung des Blumenbesuchs der einzelnen Insektenarten bestätigt also durchaus die aus dem reichlicheren Insektenbesuche augenfälligerer Blüten sich ergebende Folgerung, dass im Allgemeinen blumenbesuchende Insekten nicht durch einen ererbten Instinkt auf gewisse Blumen beschränkt sind, sondern frei umherschend die Blummahrung nehmen, wo sie sie finden.

Und damit ist zugleich das ursächliche Verständniss des ersten der drei oben aufgestellten Erfahrungssätze gewonnen. Denn es ist selbstverständlich, dass Blumen von den in der Luft umherfliegenden und ihrer Nahrung nachgehenden Insekten unter übrigens gleichen Umständen um so leichter aufgefunden werden können, je augenfälliger sie sind. Da nun Insektenbesuch für alle hier in Betracht kommenden Pflanzen die erste Bedingung der Fremdbestäubung ist, so begreifen wir, dass natürliche Auslese bei diesen Pflanzen alle sich anbietenden Abänderungen, welche die Blüten augenfälliger machten, als der Pflanze vortheilhafte Eigenthümlichkeiten erhalten musste. Hierdurch ist die Ausprägung vom Grün der Pflanzen abstechender Farben der Blumen, die Vergrößerung und augenfällige Stellung der gefärbten Flächen, die Vereinigung vieler Blüten zu einer stärker in die Augen fallenden Genossenschaft, die Theilung der Mitglieder der Genossenschaft in die Arbeiten des Anlockens der Insekten und des Fruchtragens, das Voraussitzen der Blüten vor der Entwicklung der Blätter bei *Salix*, *Cornus mascula* etc. erklärt.

Wirkung des Blumenduftes.

Dass den Pflanzen auch der Duft der Blumen dadurch von Vortheil ist, dass er dieselben den Insekten von weitem bemerkbar macht und dadurch gesteigerten Insektenbesuch und häufigere Fremdbestäubung bewirkt, erscheint von vornherein unzweifelhaft und kann durch eben so entscheidende Beispiele belegt werden, wie die Wirkung der Augenfälligkeit; es lässt sich sogar durch directe Beobachtung des Insektenbesuchs mit voller Sicherheit feststellen, dass Blumenduft ein weit kräftigeres Anlockungsmittel ist als bunte Farben. Die würzig duftenden Blüten von *Convolvulus arvensis* werden z. B. ungleich reichlicher von Insekten besucht, als, bei Tage wenigstens, die viel grösseren und in die Augen fallenderen, aber geruchlosen Blüten von *C. sepium*, die wohlriechenden Blüten des Veilchens viel reichlicher, als die grösseren und auffallender gefärbten, aber geruchlosen, des Stiefmütterchens; die kleinen, unscheinbaren, aber kräftig duftenden Blüten von *Lepidium sativum* übertreffen an Reichlichkeit des Insektenbesuchs die viel auffälligeren, aber geruchlosen Blüten anderer Cruciferen. Wie uns selbst der angenehme Geruch einer Speise viel wirksamer zur Esslust reizt, als der Anblick derselben, so ist es also auch mit der Wirkung der Blumen auf die Insekten der Fall. Auch ist die Ursache dieser Erscheinung leicht einzusehen; denn der Geruch einer Speise gibt von der stofflichen Beschaffenheit derselben unmittelbare Gewissheit, der Anblick nicht.

β. Wirkung dargebotener Genussmittel.

Jede Pflanze bietet, ganz abgesehen von der Anpassung an irgend welches Transportmittel des Blütenstaubes, in ihrem Blütenstaube selbst eine stickstoffreiche Nahrung dar, welche von manchen nahrungsbedürftigen Insekten gern genossen wird, und, einmal aufgefunden, dieselben leicht zu wiederholten Besuchen veranlasst. Daher werden, wie im vorigen Abschnitte an zahlreichen Beispielen gezeigt

worden ist, nicht selten auch ausgeprägteste Windblüthen von Insekten aufgesucht und ausgebeutet. *)

Die Feststellung dieser Thatsache ist für die Entstehung der Insektenblüthen überhaupt von Wichtigkeit; denn der Umstand, dass die niedrigsten und ältesten Phanerogamen**) windblüthig sind, nöthigt uns zu der Annahme, dass alle insektenblüthigen Pflanzen aus einem gemeinsamen Stamme windblüthiger ihren Ursprung genommen haben, dass also die ersten Anpassungen an Insektenbesuch an der Uebertragung ihres Pollens durch Wind angepassten Blüthen zur Ausprägung gelangt sind, dass mithin zuerst Windblüthen von Insekten besucht worden sind; diese Annahme wird aber durch die mitgetheilten Beobachtungen jetzt noch stattfindenden Insektenbesuches auf Windblüthen thatsächlich begründet.

Nur bei verhältnissmässig wenigen Insektenblüthen ist die Darbietung von Genussmitteln, welche die Besucher zu wiederholten Besuchen veranlassen, auf den der Pflanze selbst unmittelbar nöthigen Blüthenstaub beschränkt; bei weitem die meisten erzeugen entweder einen Ueberfluss von Pollen, oder sondern Honig ab und bieten in diesem den Besuchern ein zweites Genussmittel dar. Die Thatsache, dass manche Pflanzen (vgl. Orchideae, Vandinae und Epidendrinae S. 85.) auch ausserhalb der Blüthe Honig absondern, der zwar ebenfalls von Insekten begierig geleckt wird, aber für die Befruchtung natürlich nutzlos ist, macht es wahrscheinlich, dass die Honigabsonderung den Pflanzen, auch abgesehen von der Vermittlung der Befruchtung, nützlich ist und daher auch vor aller Anpassung an Insektenbesuch sich hat ausprägen können. Mag nun die in Insektenblüthen stattfindende Honigabsonderung vor oder nach der ersten Anpassung an den Insektenbesuch, durch irgend welche Ursache bedingt, als Abänderung aufgetreten und durch natürliche Auslese erhalten, und als erbliche Eigenthümlichkeit ausgeprägt worden sein, in jedem Falle erweist sich der Honig als das wirksamste und die grösste Mannichfaltigkeit verschiedenartiger Insekten anlockende Genussmittel. Dass unter übrigens gleichen Umständen eine Blume, welche Honig absondert, viel reichlicher und, falls der Honig leicht zugänglich ist, zugleich von viel mannichfaltigeren Insekten besucht wird, als eine honiglose, ergibt sich ganz unzweideutig, wenn man in Bezug auf ihren Insektenbesuch *Genista* mit *Lotus*, *Helianthemum vulgare* mit *Ranunculus acris*, *repens*, *bulbosus*, *Spiraea filipendula* und *Ulmaria* mit *salicifolia*, *ulmifolia*, *sorbifolia* vergleicht.

Ein drittes Genussmittel, welches Insekten zu wiederholten Blüthenbesuchen veranlasst, ist der in fleischigen Blüthenheilen eingeschlossene Saft. Für unsere Wiesenorchideen (Nr. 15—18) ist es durch DARWIN'S und meine eigenen directen Beobachtungen ausser Zweifel gestellt, dass das saftige Zellgewebe der Spornwand von den Besuchern erbohrt wird; für *Cytisus*, *Laburnum* und *Erythraea Centaurium* ist ein solches Erbohren eingeschlossenen Saftes nach den von mir berichteten Thatsachen sehr wahrscheinlich. Der Umstand, dass viele Fliegen (*Empiden*, *Conopiden*, *Bombyliden*) sowie die ausgeprägteren Bienen und Schmetterlinge an der Spitze ihrer Saugorgane mit Bohrwerkzeugen versehen sind (siehe II. Abschnitt) lässt sogar schliessen, dass in fleischigen Blüthenheilen eingeschlossener Saft in weit ausgedehnterem Maasse von blumenbesuchenden Insekten erbohrt und genossen wird, als die bisherigen Beobachtungen nachweisen. Von vornherein lässt sich indess vermuthen, und der verhältnissmässig immerhin spärliche Insektenbesuch unserer Wiesenorchideen bestätigt diese Vermuthung, dass eingeschlossener Saft, da er nur

*) Siehe Gramineae S. 87, Cyperaceae S. 88, Amentaceae S. 88, Poterium S. 210, *Artemisia* S. 397.

**) Siehe Gymnospermae S. 61.

mit grösserem Zeitverluste und spärlicherer Ausbeute zu gewinnen ist, eine geringere Anziehung auf blumenbesuchende Insekten ausübt, als frei abgesonderter Honig.

Ogleich ausser den genannten Stoffen auch Antheren, Staubfäden, Blumenblätter, Stempel, kurz alle zarten Blüthentheile, von gewissen Besuchern, namentlich Käfern, gelegentlich benagt und weggefressen werden, so können sie doch nicht als den Pflanzen vortheilhafte Genusmittel der blumenbesuchenden Insekten mit aufgezählt werden, da ihr Genuss im Gegentheile oft die geschlechtliche Fortpflanzung unmöglich macht.

Bei manchen Orchideen sollen fleischige Vorsprünge der Unterlippe von den besuchenden Insekten benagt werden, bei einer brasilianischen Malaxidee (*Polystachya*) das Labellum sich mit losen Zellen füllen, die als Lockspeise dienen; doch fehlen noch die nöthigen Beobachtungen, um die Wirkung dieser Genusmittel auf den Insektenbesuch zu beurtheilen. Dass auch das Obdach gegen Regen und Wind, welches manche Blumen ihren Besuchern gewähren, wiederholten und andauernden Insektenbesuch bewirkt, beweisen von unseren Blumen namentlich die Campanulaarten, in deren Blüthenglocken zahlreiche, verschiedenartige Bienenmännchen des Nachts und bei Regen Herberge nehmen, so wie die ein vorübergehendes Gefängniss ihrer Besucher bildenden Blumen von *Aristolochia* und *Arum*, in denen kleine Dipteren einen Schlupfwinkel suchen. Von allen aufgezählten Genusmitteln ist indess ausschliesslich offen dargebotener Honig geeignet, blumenbesuchenden Insekten aller Ordnungen zu nützen, und selbst dieser wirkt, indem er von einer bunten Mannichfaltigkeit verschiedenartigster kurzrüssliger Insekten genossen wird, mittelbar beschränkend auf den Besuch langrüssliger Insekten ein, so dass die Wirkung dargebotener Genusmittel überhaupt zweckmässiger unter der folgenden Gruppe von Blumeneigenthümlichkeiten zusammenhängend betrachtet wird.

b. Ausschluss gewisser, verstärkte Anlockung anderer blumenbesuchender Insekten.

Wenn es einerseits für eine Pflanze von Vortheil ist, wenn ihre Blüthen von möglichst mannichfachen Insekten besucht werden, insofern sich mit der Zahl der Besucher die Wahrscheinlichkeit der Fremdbestäubung steigert, so hat andererseits die Herbeilockung aller möglichen blumenbesuchenden Insekten für die Pflanze auch ihre unverkennbaren Nachteile; denn 1) befinden sich unter dieser bunten Gesellschaft auch schädliche Gäste, namentlich gefrässige Käfer, welche mit den entbehrlichen Blüthentheilen zugleich auch die zur Fruchtbildung nothwendigen verzehren; 2) wird jede einzelne Klasse von Besuchern natürlich um so weniger zu wiederholten Besuchen veranlasst, je mehr ihr die vorhandene Blüthennahrung von anderen Besuchern entzogen wird: allgemein zugänglicher Honig kann daher gerade die emsigsten, langrüssligeren Insekten am wenigsten zu eifrigem Besuche veranlassen; 3) ist allgemein zugänglicher Honig (und Blüthenstaub) auch dem Regen und damit dem Verderben am meisten ausgesetzt. Eine Beschränkung des allgemeinen Insektenzutrittes kann demnach insektenblüthigen Pflanzen vortheilhaft sein, wenn dadurch entweder schädliche Gäste ausgeschlossen, oder bestimmte Klassen von Besuchern zu eifrigeren Besuchen veranlasst, oder Honig und Blüthenstaub gegen Regen geschützt, oder mehrere dieser Wirkungen zugleich hervorgebracht werden. Bei weitem der grösste Theil der Blumen zeigt daher Eigenthümlichkeiten, durch welche der allgemeine Insektenzutritt mehr oder weniger beschränkt wird.

α. Beschränkung des allgemeinen Insektenzutritts durch
Eigenthümlichkeiten der Farbe und des Geruchs.

Von unmittelbarer Beschränkung des allgemeinen Insektenzutritts durch die Blumenfarbe scheinen die von uns betrachteten Pflanzenarten nur eine Klasse von Beispielen darzubieten. Die Thatsache nemlich, dass alle trübgegelb (schmutziggelb, braungelb, gelblichweiss) gefärbten Blumen (*Bupleurum*, *Anethum*, *Pastinaca*, *Rhus Cotinus*, *Galium Mollugo*, *Ruta*, *Neottia*, *Evonymus*, *Euphorbia*, *Adoxa*, *Alchemilla*) vom Besuche der Käfer gänzlich oder fast gänzlich verschont bleiben, während nächst verwandte, aber lebhaft gefärbte Blumen (die weissgefärbten Umbelliferen, *Rubus*, *Rosa*, *Galium verum*) in mehr oder weniger verheerender Weise von Käfern heimgesucht werden, dass ferner lebhaft gefärbte Blumen, selbst wenn sie geruchlos sind und keinen offenen oder gar keinen Honig darbieten (*Ranunculus*, *Helianthemum*, *Papaver*, *Genista* etc.), Käfer an sich locken, lässt sich kaum anders deuten, als dass Käfer ausschliesslich oder vorwiegend durch lebhaft gefärbte Farben zu den Blüten gelockt werden. Ist diese Deutung richtig, so musste es Pflanzen mit offen liegendem Honige unter Umständen von Vortheil sein, durch trübgegelbe Farben den Besuch dieser schädlichen Gäste auszuschliessen. Die Richtigkeit der angegebenen Deutung gewinnt noch dadurch bedeutend an Wahrscheinlichkeit, dass sich trübgegelbe Farben thatsächlich nur bei Blüten mit offen liegendem, auch den Käfern leicht zugänglichem Honige finden.

DELPINO geht in der Annahme einer den Insektenbesuch unmittelbar beschränkenden Wirkung der Blumenfarbe sehr viel weiter, indem er behauptet, dass trübgegelb und purpurngefleckte Blumen nur von Dipteren besucht würden. In Bezug auf trübgegelbe Blumen wird aber DELPINO'S Ansicht durch meine Besucherlisten, welche für fast alle oben genannten trübgegelb gefärbten Blumen auch Hymenopteren, für manche in grosser Zahl und Mannichfaltigkeit, nachweisen, vollständig widerlegt; von purpurngefleckten Blüten finden sich unter den von mir untersuchten nur zwei, *Cypripedium Calceolus*, deren als Lichtschirm fungirendes Staminodium mit purpurnen Flecken geziert ist, und *Lycopus europaeus*, mit purpurrothen Flecken auf der Unterlippe, aber auch diese Arten stehen mit DELPINO'S Behauptung in directem Widerspruche, da sie vorwiegend von Insekten verschiedener Ordnungen besucht werden.

Mittelbare Beschränkungen des allgemeinen Insektenzutritts durch Eigenthümlichkeiten der Blumenfarbe lassen sich noch mehrere andere erkennen, sie sind aber, da dieselben Blumen, an welchen sie auftreten, gleichzeitig weit durchgreifender wirkende unmittelbare Beschränkungen des Insektenzutritts darbieten, von sehr untergeordneter Bedeutung. Mehrere lebhaft gefärbte und besonders zierlich gezeichnete Blumen, namentlich *Dianthus*arten, locken in wirksamster Weise Tagfalter an sich; dadurch, dass diese den vorhandenen Honig wegsaugen, würde, selbst wenn derselbe anderen Insekten zugänglich wäre, der Besuch anderer Honig suchender Insekten beschränkt werden; aber der Honig befindet sich hier im Grunde so enger Blumenröhren, dass er nur den dünnen Rüsseln der Schmetterlinge zugänglich ist. — Ebenso fallen manche hell gefärbte Blumen, indem sie an schattigen Standorten wachsen oder das Licht nur schwach reflectiren, bei Tage wenig, bei Abend stark in die Augen (z. B. *Plantanthera*) und machen sich daher vorzüglich den des Abends fliegenden Schmetterlingen bemerkbar, aber auch hier sind andere Insekten in noch wirksamerer Weise als durch die Farbe durch die Bergung des Honigs im Grunde langer, enger Röhren vom Genusse desselben ausgeschlossen.

Beschränkungen des allgemeinen Insektenzutritts durch Eigenthümlichkeiten des Geruchs sind wahrscheinlich in grösserer Mannichfaltigkeit ausgeprägt, aber die bis jetzt vorliegenden Beobachtungen des Insektenbesuches sind noch zu wenig eingehend und umfassend, um abschliessende Urtheile zu gestatten. Dass Blumen mit Aasgeruch vorzüglich geeignet sind, Aas- und Fleischfliegen anzulocken, ist von vorn herein unzweifelhaft, aber inwieweit dieser Geruch zugleich andere blüthenbesuchende Insekten zurückschreckt, muss erst noch durch directe Beobachtung festgestellt werden; die einheimische Blumenwelt bietet dazu keine Gelegenheit dar. — Ebenso lässt sich kaum zweifeln, dass der urinöse Geruch von *Arum* besonders kräftig anlockend auf die Psychoden wirkt, da sich diese auch an Abtrittsfenstern in Menge umhertreiben; ob aber dieser Geruch zugleich anderen Blumenbesuchern in dem Grade zuwider ist, dass er sie vom Besuche ausschliesst, lässt sich an *Arum* nicht ohne Weiteres erkennen, da das den Blütheneingang verschliessende Gitter (S. 72, Fig. 21, 2) grössere Insekten überhaupt nicht zulässt. — Dass so starke Gerüche wie die von *Anethum* und *Ruta*, wie DELPINO behauptet, von Fliegen mit besonderer Vorliebe aufgesucht, von anderen Blumenbesuchern, besonders von Bienen, gemieden werden, ist nach den von mir mitgetheilten Beobachtungen mit Bestimmtheit in Abrede zu stellen; denn nicht nur finden wir dieselben Fliegen, welche *Anethum* und *Ruta* besuchen, auch auf den mannichfaltigsten andern, theils wohlriechenden, theils geruchlosen Blumen in gleicher Häufigkeit und mit gleichem Eifer beschäftigt, sondern auf den Blüthen von *Anethum* wurden ausser 15 Fliegenarten auch 6 Bienenarten und 25 Arten anderer Hymenopteren, auf den Blüthen von *Ruta* ausser 19 Fliegenarten auch 3 Bienenarten und 11 Arten anderer Hymenopteren angetroffen. Weit eher würde DELPINO'S Behauptung auf *Sambucus* passen, aber die Blüthen dieser Pflanze werden von Insekten überhaupt so spärlich besucht, dass sich aus der bisher fehlenden Beobachtung durchaus nicht schliessen lässt, dass sie nicht gelegentlich auch von Pollen sammelnden Bienen besucht werden. — Die *Prosopis*arten, welche selbst einen starken Geruch entwickeln, finden sich auch auf stark riechenden Blumen (*Reseda*, *Lepidium*, *Ruta*, *Anethum*, *Achillea*, *Matricaria*) mit besonderer Vorliebe ein, und jedes Vordrängen einer Klasse von Besuchern wirkt beschränkend auf andere, aber auch diese Wirkung des Geruchs der Blumen ist in keiner Weise eine durchgreifende.

Süsse, aromatische, auch dem Menschen angenehme Blumengerüche, wie sie z. B. *Asclepias syriaca*, *Rosa Centifolia*, *Thymus*, *Lavendula* entwickeln, wirken, wie DELPINO mit Recht hervorhebt, in hohem Grade anziehend auf Bienen, aber in nicht minderem Grade auf die verschiedenartigsten anderen Insekten; die Beschränkung des allgemeinen Insektenzutritts finden wir daher auch bei wohlriechenden Blumen in erster Linie durch Bergung der dargebotenen Genussmittel bewirkt.

β. Ausschliessung gewisser Klassen blumenbesuchender Insekten durch Beschränkung oder Bergung der dargebotenen Genussmittel.

Viel durchgreifender als Eigenthümlichkeiten der Farbe und des Geruchs wirken Abwesenheit des Honigs und versteckte Lage des Blüthenstaubes oder Honigs beschränkend auf den allgemeinen Insektenzutritt ein. Honiglose Blüthen mit offen hervorstehenden Staubgefässen werden fast nur von Pollen fressenden Fliegen, namentlich Syrphiden, und von Pollen sammelnden Bienen andauernd besucht,

Schmetterlinge und nur saugende Fliegen (Empiden, Conopiden, Bombyliden) werden an honiglose Blüten höchstens durch Anbohren saftiger Blüthentheile auf einige Zeit gefesselt, meist fliegen sie nach wenigen Secunden, von ihrer Hoffnung auf Honig enttäuscht, zu anderen Blüten; Käfer und Grabwespen verzehren zwar auch Blütenstaub honigloser Blumen, unvergleichlich häufiger finden sie sich aber in Blumen ein, die ihnen neben Blütenstaub auch Honig darbieten; nur einige gefräßige Lamellicornia (*Cetonia*, *Trichius*) weiden mit gleichem Wohlbehagen Antheren, Stempel und Blumenblätter honigloser wie honighaltiger Blumen ab. *) Da hiernach honiglose Blüten von honigsuchenden Insekten meist vergeblich und daher nur ganz flüchtig besucht werden, ohne deshalb vom Besuche der Blumen verwüstenden Käfer befreit zu sein und ohne die auf Pollenausbeute ausgehenden Insekten unmittelbar zu lebhafterem Besuche zu veranlassen, so sind diese Blüten honighaltigen gegenüber, unter übrigens gleichen Umständen, durchaus im Nachtheil; in den meisten Fällen ist aber dieser Nachtheil durch irgend welche vortheilhaften Eigenthümlichkeiten einigermaßen aufgewogen, am häufigsten durch überschwengliche Pollenproduction, in manchen Fällen (*Papaver*, *Hypericum* perf.) ausserdem durch ungewöhnliche Augenfälligkeit, welche auch solche Insekten herbeilockt, die zwar wenig oder keine Ausbeute finden, aber doch, indem sie auf einigen Blüten umhersuchen, durch Pollenübertragung der Pflanze nützen. Wo dagegen in honiglosen Blüten mit offenen Staubgefässen die Pollenproduction und die Augenfälligkeit auf niederer Stufe stehen bleibt, wie bei *Solanum*, *Hypericum hirsutum*, *quadrangulum*, *humifusum*, *Agrimonia Eupat.*, *Anagallis*, ist der Insektenbesuch ein so spärlicher, dass nur regelmässig eintretende Sichelbestäubung die Erhaltung der Art sichert.

Honiglose Blüten mit geborgen liegenden Staubgefässen lassen sich leichter verstehen, wenn man zuvor die Wirkung der Bergung des Honigs sich klar gemacht hat; wir fassen deshalb zunächst diese ins Auge.

Die Bergung des Honigs in einen durch überragende Blüthentheile, Vorsprünge, Haare u. s. w. gedeckten Safthalter hat einen doppelten Vortheil für die Pflanzen im Gefolge: 1) Den Schutz des Honigs gegen Regen und damit die Erhaltung dieses kostbaren Anlockungsmittels der Befruchter auch bei wechselnder Witterung. 2) Die Ermöglichung reichlicher Absonderung und Ansammlung des Honigs und dadurch wirksamere Veranlassung der Befruchter zu wiederholten Besuchen. Mit diesen Vortheilen ist der doppelte Nachtheil verbunden, dass 1) der Honig um so weniger leicht unmittelbar bemerkt wird, je vollständiger er gegen Regen gedeckt ist, wodurch eine grosse Schaar weniger einsichtiger Blumenbesucher vom Genusse desselben ausgeschlossen wird, und dass 2) die einsichtigeren Besucher, welche auch den versteckten Honig aufzufinden wissen, denselben nicht so rasch weg nehmen können, als wenn er völlig offen liegt, dass sie also zu langsamerem Ausbeuten der Blumen

*) Die auf ihren Insektenbesuch von mir am genauesten untersuchten honiglosen Blumen mit frei hervor stehenden Antheren sind: *Clematis recta*, *Thalictrum aquilegiaefolium* und *flavum*, *Anemone nemorosa*, *Papaver Rhoeas*, *Chelidonium majus*, *Helianthemum vulg.*, *Hypericum* perf., *Agrimonia Eup.*, *Spiraea Ulmaria*, *filipendula* und *Arunceus*. An diesen 12 Arten wurden zusammen 145 verschiedenartige Insektenbesuche von mir beobachtet und zwar: 40 Psde, 6 Pfd, 4 Saft erbohrende Bienen, 2 Pfd, 2 auf Fliegenraub ausgehende, 4 anscheinend vergeblich nach Honig suchende andere Hymenopteren, 57 Pfd Syrphiden, 5 Pfd Musciden, 2 Saft erbohrende Bombylius, 3 anscheinend vergeblich nach Honig suchende Dipteren, 18 meist Pollen und Antheren fressende, zum Theil jedoch auch andere Blüthentheile (Stempel, Blumenblätter) abweidende Käfer, 2 vergeblich nach Honig suchende Schmetterlinge.

und damit auch zu langsamerer Befruchtungsarbeit veranlasst werden. Beide Nachteile können jedoch durch besondere Blütheneigenthümlichkeiten wieder beschränkt und selbst in Vortheile umgewandelt werden. Denn der Ausschluss der überwiegenden Schaar wenig einsichtiger, kurzrüssligster Blütenbesucher ist bloss so lange ein Nachtheil, als langrüssligere Besucher sich in zu spärlicher Menge einfinden, um für sich allein das Befruchtungsgeschäft auszuführen; sobald aber die durch Ausbildung eines Safthalters und einer Saftdecke ermöglichte reichlichere Honigabsonderung und -ansammlung thatsächlich stattfindet, wird durch diese selbst eine so erfolgreiche Steigerung der Anlockung langrüssligerer Insekten bewirkt, dass durch diese Steigerung die Ausschliessung der kurzrüssligen oft mehr als vollständigen Ersatz findet. Die Verlangsamung der Befruchtungsarbeit durch Bergung des Honigs aber finden wir durch die mannichfachsten untergeordneten Anpassungen in jedem Grade gemindert und bisweilen vollständig beseitigt: den Nachtheil, dass gegen Regen gedeckter Honig nicht unmittelbar gesehen werden kann, beseitigen nach dem Safthalter hin gerichtete, besonders gefärbte Flecken oder Linien, durch welche einsichtiger Besucher augenblicklich über die Lage des Honigs orientirt werden (das Saftmal SPRENGEL's); den Nachtheil, dass geborgener Honig langsamer erlangt werden kann als völlig offen liegender, beseitigen bequeme Anflugflächen, Führungen des Kopfes und Rüssels durch bestimmt angepasste Form des Blütheneinganges (vgl. Labiaten, Echium etc.) und Zusammendrängen der Blüthen zu dichteren Gruppen, welche rasches Uebergehen von Blüthe zu Blüthe ermöglichen (Thymus, Mentha, Jasione). Die Scabiosen und Compositen endlich liefern uns den thatsächlichen Beleg, dass durch freies Hervorragen der Befruchtungsorgane und dichogamische Ausbildung derselben in geschlossenen Blüthenständen selbst massenhafte Befruchtung mit Bergung des Honigs vereinbar ist.

In der eben gegebenen Darstellung der Entstehung von Blumenformen mit mehr oder weniger tief geborgenem Honige ist vorausgesetzt worden, dass der erste Vortheil, welcher die Ausbildung derselben bedingt hat, der Schutz gegen Regen und die Ermöglichung reichlicherer Honigansammlung gewesen sei und erst mittelbar zum Ausschluss der kurzrüssligsten Insekten geführt habe. Man könnte dagegen einwenden, dass sich mit eben so viel Berechtigung voraussetzen liesse, der Ausschluss der kurzrüssligsten Insekten sei der nächste, die Bergung des Honigs bedingende Vortheil gewesen, und dieser habe erst in zweiter Linie zum Schutze des Honigs gegen Regen geführt. Aber da die langen Rüssel blumenbesuchender Insekten und die langen Röhren von Insekten besuchter Blumen nur in gegenseitiger Anpassung an einander sich ausgebildet, und nur in gleichem Schritte sich gesteigert haben können, so muss man durchaus annehmen, dass die ersten honigführenden Insektenblumen offenen Honig dargeboten und dass die ersten blumenbesuchenden Insekten nur zum Ablecken offenen Honigs ausreichende Saugorgane besessen haben. Was konnte nun die erste Entstehung einer Bergung des Honigs und einer Streckung der Rüssel bedingen? Eine Streckung des Rüssels konnte blumenbesuchenden Insekten keinen Vortheil gewähren, so lange es nur offenen Honig abzulecken gab; wohl aber war eine Deckung des Honigs gegen Regen und eine reichlichere Honigabsonderung den Insektenblumen von Nutzen, auch ehe sich die blumenbesuchenden Insekten in langrüssligere und kurzrüssligere gesondert hatten. Die Ausbildung eines Safthalters und einer Saftdecke hat also ohne Zweifel früher ihren Anfang genommen, als die Rüsselverlängerung blumenbesuchender Insekten. Erst nachdem bei gewissen Blumen Safthalter, Saftdecke und reichlichere Honigabsonderung sich ausgeprägt hatte, war die Möglichkeit gegeben, dass der Kampf um das Dasein langrüssligeren

Abänderungen an Blummahrung gewöhnter Insekten den Sieg über kurzrüssligere verschaffte. Diese Wirkung der natürlichen Auslese musste bei jeder Insektenabtheilung, falls überhaupt geeignete Abänderungen sich darboten, um so sicherer erfolgen, je abhängiger dieselbe in Folge der angenommenen Ernährungsweise von der Blummahrung war. So erklärt sich in einfachster Weise einerseits die Bergung des Honigs in den Grund der Blüthe unter eine Decke von Haaren oder anderen vorragenden Theilen, andererseits die Anpassung der Rüssel auf Blummahrung sich beschränkender Insekten an die Gewinnung geborgenen Honigs.

Um die Wirkung der blossen Bergung des Honigs in Blüten mit offenen Staubgefässen klar zu überblicken, habe ich die Besucher umfassender Gruppen von Blumen mit völlig offenem, mit etwas tiefer liegendem, aber noch unmittelbar sichtbarem, endlich mit völlig gedecktem Honig in eine tabellarische Uebersicht geordnet, deren summarisches Ergebniss ich hier mittheile:

a) Auf den 25 im III. Abschnitte näher besprochenen Umbelliferenarten (Nr. 29—53), deren Blüten völlig offen liegenden Honig in flacher, adhärender Schicht enthalten, beobachtete ich 757 verschiedenartige Insektenbesuche, auf einer Art also durchschnittlich etwa 30.

b) Auf 38 Blumenarten, deren Honig ebenfalls unmittelbar sichtbar ist, aber im Grunde einer mehr oder weniger tiefen, regelmässigen Blume sitzt und sich in etwas reichlicherer Menge ansammelt (Cruciferen Nr. 80—85, 85^b, 86—93; Polygonum Nr. 128 bis 133; Alsineen Nr. 135—142; Rosifloren Nr. 157—160, 163, 175, 180) beobachtete ich 582 verschiedenartige Insektenbesuche, auf einer Art also durchschnittlich 15—16.

c) Auf 27 Blumenarten, deren Honig nicht unmittelbar sichtbar, aber doch den kurzrüssligsten Insekten zugänglich ist (Geraniaceen Nr. 113—120; Malva Nr. 124—127; Epilobium Nr. 153; Campanula Nr. 319—324; Jasione Nr. 325; Ranunculus Nr. 62—65^b) beobachtete ich 384 verschiedenartige Insektenbesuche, auf einer Art also durchschnittlich 13—14.

Wenn man diese verschiedenartigen Besuche nach den Insektenabtheilungen, denen die Besucher angehören, und innerhalb derselben nach den verschiedenen Rüssellängen ordnet, so kommen auf jede der drei Blumenklassen von je 1000 Besuchen folgende Zahlen auf die einzelnen Insektengruppen:

- 1) *Orthoptera*, *Neuroptera* und *Hemiptera*: a) 12, b) 3, c) 3.
- 2) *Coleoptera*: a) 84, b) 168, c) 76.
- 3) *Langrüsslige Diptera*: a) 84, b) 167, c) 78 und zwar *Bombylius*, *Empis* und *Copniden* a) 15, b) 40, c) 26; *Eristalis*, *Helophilus* und *Volucella* a) 69, b) 105, c) 36; *Rhingia*, die langrüssligste und einsichtigste der Syrphiden a) 0, b) 22, c) 16.
- 4) *Kurzrüsslige Diptera*: a) 289, b) 250, c) 180.
- 5) *Apidae*: a) 127, b) 292, c) 524 und zwar *Prosopis* a) 25, b) 44, c) 42; *Sphecodes*, *Andrena* und *Halictus* a) 86, b) 175, c) 250; sonstige mittelrüsslige Bienen a) 15, b) 70, c) 180; *Bombus* und *Anthophora* a) 1, b) 33, c) 52.
- 6) *Sonstige Hymenoptera*: a) 332, b) 69, c) 91.
- 7) *Lepidoptera*: a) 8, b) 41, c) 44.
- 8) *Thrips*: a) 0, b) 10, c) 5.

Mit wie viel Zufälligkeiten die Besucherlisten, aus welchen dieses Ergebniss abgeleitet ist, auch behaftet sein mögen, und wie wenig Gewicht daher auf die einzelnen Zahlen auch zu legen sein mag, so ergibt sich doch in unzweideutiger Weise, dass mit der Bergung des Honigs die Zahl der kurzrüssligen Insekten erheblich abnimmt, während dagegen die der langrüssligere sich bedeutend steigert und dass namentlich die Bienen zum Uebergewichte gelangen über Käfer, Wespen und kurzrüsslige Fliegen.

Diejenigen Blumen, welche ihren Honig im Grunde von Röhren bergen, bieten in Bezug auf Röhrenlänge alle Abstufungen, bei den einheimischen Arten von kaum 1 bis zu 30 mm, dar. Bei den kurzröhrigsten, z. B. *Veronica*-arten, wirkt die innen mit einem Haarkranz versehene Röhre ganz ebenso wie die Saftdecke der Malven und Geranien, so dass sie einer besonderen Betrachtung nicht bedürfen. Die Steigerung der Röhrenlänge aber erklärt sich allgemein aus dem Vortheile, den es für

eine Pflanze haben muss, wenn ihre Blüten von einer bestimmten Gruppe auf Blumennahrung sich beschränkender Insekten mit besonderer Vorliebe besucht werden, ein Vortheil, der um so grösser sein muss, je nahrungsbedürftiger und je emsiger in ihren Blumenbesuchen die betreffende Insektengruppe ist. Dieser Vortheil wird um so sicherer erreicht, je ausschliesslicher der bestimmten Insektengruppe der Honig allein zugänglich ist, in Bezug auf langrüsselige Insekten also durch Verlängerung der honigführenden Blumenröhre. Ebenso erklärt sich die Steigerung der Rüssellängen aus dem Vortheile, den es für eine auf Blumennahrung beschränkte Insektenart haben muss, wenn ihr der der Mehrzahl der übrigen Insekten unzugängliche Honig gewisser honigreicher Blumen zugänglich ist.

Stände die Steigerung der Rüssellänge in gleichem Verhältnisse mit der Nahrungsbedürftigkeit und Emsigkeit des Blütenbesuches der Insekten, also auch mit ihrer Wirksamkeit für die Befruchtung der Blumen, so würden die aus diesen sich gegenseitig bedingenden Vortheilen sich ergebenden Anpassungen ziemlich einfach und leicht zu übersehen sein. Das ist aber keineswegs der Fall. Die nahrungsbedürftigsten und emsigsten, daher für die Befruchtung wirksamsten Blumenbesucher sind unstreitig die Bienen, da sie nicht nur sich selbst, sondern auch ihre Brut ausschliesslich mit Blumennahrung beköstigen; aber der Umstand, dass sie ihre Mundtheile auch zur Herstellung der Brutzellen gebrauchen müssen, hat der Anpassung derselben an die Gewinnung tiefer liegenden Honigs gewisse Schranken gesetzt, welche für die Schmetterlinge, da sie im fertigen Zustande ausschliesslich der Liebe und dem Honiggenusse leben, nicht existiren. Obgleich es daher den Bienen gelungen ist, die in weit geringerem Grade von der Blumennahrung abhängigen Dipteren an Rüssellänge weit zu überholen (unsere langrüsseligsten Dipteren, *Bombylus* und *Rhingia*, haben 10—12 mm, unsere langrüsseligsten Bienen, *Anthophora pilipes* und *Bombus hortorum*, über 20 mm Rüssellänge), so sind sie doch von den Schmetterlingen weit überholt worden (*Sphinx ligustri* hat 37—42, *Convolvuli* 65 bis 80 mm Rüssellänge, die beide freilich nur in Gegenden, wo Blumen mit eben so langen Röhren wachsen, erlangt haben können).

Obgleich daher, der überwiegenden Blüthenthätigkeit der Bienen entsprechend, die meisten Röhrenblumen ihre honigführenden Röhren so weit verlängert haben, dass durch den Ausschluss aller kurzrüsseligeren Insekten vom Honiggenusse ein weiterer oder engerer Kreis ausgeprägter Bienen um so erfolgreicher von denselben angezogen wird, und obgleich sich viele von diesen Blumen überdiess durch Grösse und Form des Blütheneinganges und der Anflugflächen unverkennbar speciell der Befruchtung durch Bienen angepasst haben, so behalten doch die langen und dünnen Rüssel der Schmetterlinge in allen diesen Blumen zum Honige freien Zutritt, oft als untergeordnete Befruchter nützlich für die Pflanze, oft auch derselben völlig nutzlos.

Unsere meisten Blumen mit in Röhren geborgenem Honige haben zugleich mehr oder weniger geborgenen Blütenstaub oder differiren, wenn derselbe offen liegt, ausser der Röhrenlänge in anderen wichtigen Verhältnissen und sind daher nicht geeignet, die Wirkung tieferer Bergung des Honigs für sich deutlich erkennen zu lassen. Umfassende Gruppen zu diesem Zwecke sehr geeigneter Beispiele bieten jedoch die Compositen dar. Wenn man von einigen abweichenden Formen absieht, so liegt im Allgemeinen der Honig am wenigsten tief bei den Senecioniden, tiefer bei den Cichoriaceen, am tiefsten bei den Cynareen. Ich habe auch von diesen, nemlich a) von 10 Senecioniden (Nr. 344, 346, 350—352, 354, 357, 358, 360, 365 — mit 335, durchschnittlich also 33,5, verschiedenartigen Besuchen; b) von 15 Cichoriaceen (Nr. 370—376, 378—385 — mit 356, durchschnittlich also 23—24, verschiedenartigen Besuchen); c) von 10 Cynareen (Nr. 327—332, 335, 337—339 — mit 189, durchschnittlich also 18—19, verschiedenartigen Besuchen) eine tabellarische Uebersicht der nach Insektenabtheilungen und innerhalb derselben nach Rüssellängen gruppirten

Besucher angefertigt, nach welcher auf jede der drei Compositenabtheilungen von je 1000 Blütenbesuchen folgende Zahlen auf die einzelnen Insektengruppen kommen:

- 1) Langrüssligste Bienen, *Bombus* und *Anthophora* a) 15, b) 48, c) 211.
- 2) Bauchsammler (langrüsslig) a) 27, b) 48, c) 131.
- 3) Sonstige lang- und mittelrüsslige Bienen a) 42, b) 126, c) 85.
- 4) *Sphecodes*, *Andrena*, *Halictus* (mittelrüsslig) a) 167, b) 399, c) 196.
- 5) *Prosopis* und *Colletes* (kurzrüsslig) a) 30, b) 8, c) 5.
- 6) Sonstige Hymenopteren (meist sehr kurzrüsslig) a) 137, b) 17, c) 35.
- 7) Langrüsslige, nur saugende Dipteren (*Bombylius*, *Empis*, *Conopiden*) a) 42, b) 42, c) 35.
- 8) Langrüssligste Syrphide (*Rhingia*) a) 3, b) 3, c) 10.
- 9) Weniger langrüsslige Syrphiden (*Eristalis*, *Helophilus*, *Volucella*) a) 92, b) 84, c) 55.
- 10) Kurzrüsslige Dipteren a) 242, b) 121, c) 10.
- 11) *Lepidoptera* a) 80, b) 67, c) 171.
- 12) *Coleoptera* a) 116, b) 34, c) 45.
- 13) *Hemiptera* und *Panorpa* a) 9, b) 3, c) 10.

Dieser Ueberblick zeigt deutlich, wie mit der tieferen Bergung des Honigs bei den Compositen der Besuch der ausgeprägteren Bienen sich steigert, während der der Fliegen, trotz der offenen Lage des Blütenstaubes, abnimmt. Er zeigt diess allerdings nur in Bezug auf die Mannichfaltigkeit der Arten, aber wenn es möglich wäre, die Häufigkeit der Besuche der einzelnen Arten durch Zahlen auszudrücken, so würde die Steigerung des Bienenbesuchs in noch weit stärkerem Verhältnisse hervortreten, wie ich nach vielfachen Beobachtungen auf das bestimmteste versichern zu können glaube.

Von diesen ersten Stufen der Röhrenverlängerung und der Steigerung des Bienenbesuchs durch Ausschliessung kurzrüssliger Insekten vom Honiggenusse führen nun die mannichfachsten Abstufungen zu immer längeren Blumenröhren und damit zur Beschränkung auf einen immer engeren Kreis immer langrüssligerer Bienen, die dann immer ausschliesslicher die Honigausbeute für sich allein davon tragen*) und daher zu um so emsigeren Besuche veranlasst werden und um so speciellere Anpassung der Blumenform ermöglichen; am Ende dieser Reihe stehen Blumenformen von 16—20 mm Röhrenlänge, deren Honig nur noch den langrüssligsten unserer Bienen (einigen *Bombus*- und *Anthophora*-arten) zugänglich ist. (*Aquilegia*, *Delphinium*, *Pedicularis*, *Lamium maculatum* etc.)

Diese Stufenfolge röhriger Blumenformen nach der Beschränkung des Bienenbesuchs auf einen immer engeren Kreis immer langrüssligerer Arten geordnet hier zusammen zu stellen, hindern mich Schwierigkeiten, welche sich nur durch weit eingehendere und umfassendere Beobachtungen überwinden lassen. Die Röhrenlänge der Blumen allein ist nemlich für die zur Erlangung des Honigs erforderliche Rüssellänge nicht maassgebend, da oft die Erweiterung des Blütheneinganges dem Besucher auch den Kopf und selbst den vorderen Theil des Leibes mehr oder weniger tief einzuführen gestattet, und da ferner der den Grund der Röhre füllende Honig oft bis zu beträchtlicher Höhe in derselben sich ansammelt. Ich verweise daher auf die specielle Erörterung der Blütheneinrichtungen der *Sileneen*, *Boragineen*, *Scrophulariaceen*, *Ericaceen* u. s. w.

Obleich, der überwiegenden Blüthenthätigkeit der Bienen entsprechend, in den bei weitem meisten Fällen die Verlängerung der Röhren durch den Vortheil gesteigerten Bienenbesuchs bedingt gewesen ist, so ist diess doch keineswegs allgemein der Fall. Die Blumenglöckchen von *Scrophularia* und *Symphoricarpus* entsprechen in ihrer Weite gerade den Köpfen der *Vespa*-arten, die, durch die ungewöhnlich reiche Honigabsonderung angelockt, in überwiegender Menge diese Blumen besuchen und dadurch den Zutritt anderer Insekten, denen der Honig natürlich ebenfalls zugänglich ist, erheblich beschränken.

*) Abgesehen natürlich von dem Honigraube durch Einbruch, den besonders *Bombus terrestris* häufig verübt.

Andere Blumen haben den Honig im Grunde so langer und enger Röhren geborgen, dass er nur den langen, dünnen Rüsseln der Schmetterlinge zugänglich ist; doch konnte, bei der geringen Nahrungsbedürftigkeit und Emsigkeit der Schmetterlinge, eine derartige Beschränkung nur einer verhältnissmässig geringen Zahl von Blumenarten von Vortheil sein. Von einheimischen Blumen zählen dahin: a) Tagblumen: *Anacamptis pyramidalis*, *Dianthusarten*, *Lychnis Githago*. b) Nachtblumen: *Gymnadenia conopsea*, *Platantheraarten*, *Saponaria off.*, *Lychnis vespertina*, *Lonicera Caprifolium* und *Periclymenum*. Die genannten Tagblumen schliessen durch Engigkeit, die genannten Nachtblumen zugleich durch Länge der honigführenden Röhren die Bienen, und noch mehr natürlich alle übrigen Insekten, vom Genusse des Honigs aus.

Ebenso wie in den meisten Röhrenblumen die gesteigerte Verlängerung der Röhren, wirkt in manchen Blumen ein Verschluss des Zuganges zum Honige, der wohl von den Bienen, nicht aber von den Fliegen geöffnet werden kann, ausschliessend auf den Besuch der letzteren, steigend auf den Besuch der ersteren. Es genügt, in dieser Beziehung an den geschlossenen Blütheneingang von *Antirrhinum* und *Linaria*, an den Verschluss des Honigzuganges bei *Borago*, *Symphytum*, *Salvia*, an den zugleich als Saftdecke dienenden Blüthenverschluss von *Anchusa*, an das feste Zusammenschliessen der Blumenblätter bei *Lathyrus pratensis*, *Vicia sepium*, *Pisum sativum* und einigen anderen Papilionaceen zu erinnern. Auch zwischen derartigen Verschlüssen dringen in vielen Fällen die dünnen Rüssel der Schmetterlinge unbehindert hindurch.

Wirkung der Bergung des Blütenstaubes.

Offen liegender Blütenstaub ist dem Verderben durch Regen, dem Verzehrtwerden durch Fliegen und Käfer, dem Weggeschlepptwerden durch Pollen sammelnde Bienen am meisten ausgesetzt; die erste dieser 3 Möglichkeiten ist für die Pflanze unbedingt ein Nachtheil, die zweite kann ihr nur dann nachtheilig werden, wenn der Blütenstaub von Fliegen und Käfern verzehrt wird, ohne in hinreichender Menge auch auf Narben verschleppt zu werden, viel leichter dagegen vortheilhaft, indem letzteres geschieht, die dritte führt bei eintretendem Besuche Pollen sammelnder Bienen fast stets zur Befruchtung und ist daher für die Pflanze nur vortheilhaft. Wie die Bergung des Honigs, so muss daher auch die Bergung der Staubgefässe zuerst durch den Vortheil, welchen der Schutz derselben gegen Regen der Pflanze gewährt, bedingt gewesen sein. Da dieser Vortheil mit dem Nachtheile, dass geborgener Blütenstaub nicht so leicht von jedem beliebigen Besucher berührt und auf Narben verschleppt werden kann, untrennbar verknüpft ist, so hat sich Bergung der Staubgefässe keineswegs in grosser Allgemeinheit ausgebildet; selbst von denjenigen Blumen, welche ihren Honig durch immer tiefere Bergung auf einen immer engeren Kreis langrüsslicher Insekten beschränkt haben, bieten viele ihren Blütenstaub, dann aber auch ebenso ihre Narbe der freien Berührung beliebiger Besucher, die dann in untergeordneter Weise als Befruchter wirken, dar, (vgl. Compositen, Sileneen, *Aesculus*, *Echium*, *Oenothera*, *Lonicera etc.*), und alle Blumen mit geborgenen Staubgefässen haben den Vortheil, denselben gegen Regen geschützt zu behalten, nur erlangen können, indem der Nachtheil weniger allgemein möglicher Pollenübertragung durch besondere Anpassung an um so sicherere Uebertragung durch bestimmte, vorzugsweise angelockte Insekten aufgewogen oder selbst in entschiedenen Vortheil umgewandelt wurde. Daher bieten uns die Blüthen mit gebor-

genem Blütenstaube die engsten Anpassungen der Blumenformen an die bestimmten Formen und Dimensionen eines mehr oder weniger engen Kreises bestimmter Besucher dar (vgl. Orchideen, Iris, Papilionaceen, einige Boragineen, Labiaten, Scrophulariaceen, Apocyneen, Ericaceen u. a.), Anpassungen, welche ausnahmslos bewirken, dass der Blütenstaub einen bestimmten Körpertheil dieser bestimmten Besucher behaftet und von demselben auf die Narben anderer, seltner auch derselben Blüten übertragen wird. Diese Anpassungen nützen also in erster Linie durch Sicherung der Fremdbestäubung bei eintretendem Besuche bestimmter Insekten und gehören daher in die folgende Klasse von Blumeneigenthümlichkeiten; je vollkommener aber derartige Blumen der Fremdbestäubung durch bestimmte Insektenformen angepasst sind, um so mehr sinkt die Wahrscheinlichkeit, dass beliebige andere Besucher ebenfalls fremdbestäubend wirken, um so mehr wird der Zutritt beliebiger anderer Besucher zum Pollen nutzlos für die Pflanze oder durch Vertilgung des Pollens direct schädlich, in zweiter Linie nützt daher die Bergung des Pollens auch durch Beschränkung des Insektenbesuchs, und diese Wirkung ist hier zu betrachten.

Bergung des Pollens in einen Kegel zusammengeneigter Antheren (*Viola*, *Borago*, *Symphytum*) verhindert das Verzehrtwerden desselben durch Käfer und Fliegen und erschwert auch den Bienen sein Einsammeln, während honigsuchende Bienen nur zum Honige gelangen können, indem sie den Kegel öffnen und sich mit Pollen behafteten. —

Bergung der Staubgefäße in offenen Röhren (*Myosotis*, *Vinca*, *Syringa* u. a.) hindert ebenfalls Käfer am Verzehren, Bienen am Einsammeln desselben, gestattet jedoch, wenn die Röhre weit genug ist (*Syringa*), dem entwickelteren Rüssel gewisser Syrphiden, in die Röhre eindringend den Pollen zu verzehren, während engere Röhren (*Myosotis*, *Vinca*) auch alle Dipteren am Pollenfressen verhindern und überhaupt den Besuchern nur Ausbeutung des Honigs gestatten; durch das Schliessen der die Staubgefäße enthaltenden Röhren (*Anchusa*, *Linaria*, *Antirrhinum*) werden alle Insekten ausser Bienen, Schmetterlingen und winzigen Eindringlingen nicht nur vom Genuße des Honigs, sondern auch des Blütenstaubes ausgeschlossen. — Auch in herabhängenden, nicht zu weiten Glöckchen eingeschlossene Staubgefäße (*Asparagus*, *Convallaria*, *Erica*, *Vaccinium*) sind der Ausbeutung ihres Pollens durch Fliegen (*Asparagus*, *Convallaria*) oder überhaupt (*Erica*, *Vaccinium*) entzogen; diese Glöckchen werden daher überwiegend oder ausschliesslich von Honig suchenden Insekten besucht. — Die Bergung der Staubgefäße unter einem gewölbten Regendache (*Iris*, die meisten Labiaten) hindert zwar nicht, beschränkt aber in hohem Grade die Ausbeutung des Pollens durch die Besucher; Käfer finden denselben gar nicht, von Dipteren verstehen nur einige einsichtigere, besonders *Rhingia*, den so geborgenen Pollen zu gewinnen, von Bienen zahlreichere. — Der vollständigste Abschluss des Pollens ist in denjenigen Blumen erreicht, in welchen die Staubgefäße von Blumenblättern völlig umschlossen liegen (*Fumariaceen*, *Papilionaceen*, *Rhinanthus*, *Melampyrum*, *Pedicularis*, *Salvia*) oder in welchen die Pollenkörner, zu zusammenhängenden Massen vereint, rings umschlossen in Taschen versteckt sind (*Asclepiadeen*, *Orchideen*). Bei diesen Pflanzen treffen wir, der verschwundenen Möglichkeit gelegentlicher Pollenübertragung durch beliebige Besucher entsprechend, die vollkommenste Anpassung an sichere Anheftung des Pollens an die vorzugsweise angelockten Insekten und an sichere Uebertragung durch dieselben auf Narben anderer Blüten, indem bei den ersteren die Honig oder Pollen suchenden Bienen durch den Blütenmechanismus genöthigt sind, durch die Gewinnung der Blüten-

ausbeute selbst Antheren oder Blütenstaub aus der Umschliessung hervor zu drängen und sich mit Pollen zu behaften, der dann in weiter besuchten Blüthen auf die Narben abgesetzt wird, während bei den letzteren ebenso unvermeidlich die besuchenden Insekten die Pollinien sich anklebmen oder ankitten, aus ihren Taschen ziehen und auf Narben übertragen.

Der Blütenmechanismus ist bei diesen Pflanzen so präcis und sicher wirkend, dass er bei manchen derselben selbst bei Beschränkung der dargebotenen Blumen-nahrung auf blossen Blütenstaub (*Genista*, *Sarothamnus* etc.) oder auf Blütenstaub und zu erbohrenden Saft (*Cytisus*) oder lediglich auf zu erbohrenden Saft (*Orchis*) genügt, die Fremdbestäubung der Pflanze zu sichern.

Durch die bisher betrachteten Beschränkungen des allgemeinen Insektenzutrittes wird nur zwei Abtheilungen blumenbesuchender Insekten die ausschliessliche oder fast ausschliessliche Ausbeute der Genussmittel gewisser Blumen zu Theil, nemlich 1) in höchst zahlreichen Fällen den Bienen, die aber den Honig in der Regel mit Schmetterlingen theilen müssen, 2) in verhältnissmässig wenigen Fällen den Schmetterlingen, die aber dann, wenn der Blütenstaub offen liegt, den Fliegen das Verzehren, den Bienen das Sammeln desselben und die Rolle untergeordneter Befruchter überlassen müssen. Mit viel strengerer Ausschliesslichkeit werden gewissen winzigen, einen geschützten Schlupfwinkel suchenden Dipteren die Genussmittel derjenigen Blumen zu Theil, welche sich aufs engste dieser besonderen Neigung dieser kleinen Gäste angepasst haben und von denselben den Vortheil der Fremdbestäubung empfangen (*Aristolochia Clematidis*, *Arum maculatum*); denn den meisten anderen Insekten ist schon durch die Enge der Eingänge der Zutritt in den Schlupfwinkel verwehrt.

γ. Beschränkung des allgemeinen Insektenzutritts durch Blüthezeit und Standort.

Selbstverständlich kann jede Blumenart nur von denjenigen Insekten besucht und befruchtet werden, welche gerade zur Blüthezeit und an den Standorten der Pflanze auf Blummahrung ausgehen; der Kreis der Besucher einer Pflanze ist also durch die Jahreszeit und Tageszeit ihres Blühens, durch ihre geographische Verbreitung und die besondere Natur ihrer Standorte bedingt. Umgekehrt lässt sich mit DELPINO (*Alc. appunti*) annehmen, dass die geographische Verbreitung vieler Blumen da ihre Grenze findet, wo ein Mangel zu ihrer Befruchtung geeigneter Insekten eintritt. Die speciellen Beispiele aber, welche DELPINO dafür anführt, gründen sich zum Theil auf noch unzureichende Beobachtungen.* Auch um den Kreis der Besucher einzelner Blumenarten in allen Einzelheiten als durch Blüthezeit, Standort, Concurrenz anderer Blumen und beschränkende Eigenthümlichkeiten der Blumen selbst bedingt nachzuweisen, sind die bis jetzt vorliegenden Beobachtungen noch bei weitem nicht ausreichend.

Dass Blumen, welche nur des Nachts geöffnet sind, durch ihre Blüthezeit allein den Besuch aller nur bei Tag fliegenden Insekten ausschliessen, ist selbstverständlich,

* So soll die geographische Verbreitung der Rosen durch das Vorkommen der *Cetonien* und *Glaphyriden* bedingt sein (pag. 18), *Epilobium* und *Myosotis* ausschliesslich durch Bienen befruchtet werden (pag. 19), was durch meine Besucherlisten widerlegt wird.

aber die einheimische Blumenwelt bietet kaum deutliche Beispiele dafür dar. Von den weiter oben angeführten, der Befruchtung durch Schwärmer und Nachtfalter angepassten Blumen öffnet sich *Lychnis vespertina* des Abends, ohne jedoch deshalb bei Tage unzugänglich zu sein; auch die übrigen schliessen nur durch ihre langen, engen Röhren die Taginsekten vom Honiggenusse aus und locken durch helle Farbe und Abends am stärksten entwickelten Duft Schwärmer und Nachtfalter besonders wirksam an.

2. Eigenthümlichkeiten der Blumen, welche Befruchtung bewirken.

a. Passende Beschaffenheit des Blüthenstaubs und der Narbe.

Alle bisher besprochenen Eigenthümlichkeiten der Blumen können den Pflanzen nur von Vortheil sein, insofern sie mittelbar dazu beitragen, dass die besuchenden Insekten Blüthenstaub auf die Narben anderer Blüthen übertragen. Diese Wirkung wird aber erst dadurch möglich, dass sowohl der Blüthenstaub die geeignete Beschaffenheit besitzt, um den Besuchern sich anzuheften, als auch die Narbe die geeignete Beschaffenheit, um den angehefteten Blüthenstaub den Besuchern wieder zu entreissen; sie wird begünstigt durch eine derartige Anordnung der Geschlechtstheile oder Reihenfolge ihrer Entwicklung, welche sicheres Uebertragen des Pollens auf Narben anderer Blüthen herbeiführt; sie wird endlich in hohem Grade gesteigert dadurch, dass viele dichogamische Blüthen mit frei hervorragenden Geschlechtstheilen sich der Art vereinigen, dass ein einziger Besucher massenhafte Fremdbestäubung bewirken muss.

Während bei den Windblüthen der Pollen, der gleichmässigen Wirkung seines Uebertragers entsprechend, sehr übereinstimmend aus losen, glatten, leicht verstreubaren Körnern besteht, bietet derselbe bei den Insektenblüthen eine grosse Mannichfaltigkeit des Anheften an die Besucher ermöglichender Eigenthümlichkeiten dar; in allen Fällen aber steht die Beschaffenheit der Narbe in engster Beziehung zu der Beschaffenheit des Blüthenstaubs und ist durch Klebrigkeit oder vorspringende Papillen zum Festhalten desselben geeignet. — Bei den Pflanzen mit Bestreuungsrichtung (mehrere Scrophulariaceen, Ericaceen u. a.) finden sich die losen, glatten Pollenkörner der Windblüthen, aber eingeschlossen in Behältern, aus denen sie erst durch den Stoss eines Besuchers befreit und, oft durch besondere Haare in ihrer Fallrichtung gesichert, auf die Oberseite desselben gestreut werden. Bei *Syringa* und *Symphoricarpos* wird der Rüssel oder Kopf des Besuchers erst durch Benetzen mit Honig, bei *Vinca* und *Polygala* durch einen von der Narbe, bei *Bryonia*, *Marrubium*, *Sideritis* u. a. durch einen von kugligen Zellen der Antheren gelieferten Klebstoff zum Anheften des Pollens befähigt; bei weitem in den meisten Fällen, namentlich bei den allgemein zugänglichen Blüthen, ist der Pollen an sich so klebrig oder stachlig rauh, dass er mit Leichtigkeit an der meist behaarten Oberfläche der Besucher haften bleibt; bei *Cypripedium* bildet er eine steife, schmierige Masse, die sich dem unter ihr hindurch zwängenden Insekten anklebt und von demselben an der rauhen Narbenfläche der nächstfolgenden Blüthe abgestrichen wird; bei *Orchis* ist er zu Klümpchen verwachsen, die mit elastischen Fäden zu einem Staubkölbchen vereinigt sind, und das ganze Staubkölbchen kittet sich mittelst besonderen Klebstoffs dem Besucher an, die Narbe ist klebrig genug, um die sie berührenden Klümpchen so fest zu halten, dass beim Zurückziehen des Besuchers die elastischen Fäden der-

selben zerreißen; bei *Asclepias* sind alle Pollenkörner derselben Antherenhälfte zu einer einzigen Platte verwachsen, die mittelst des Klemmkörpers einer Kralle des Besuchers angeheftet, in einem engen Spalte der Narbenkammer gefangen und im Ganzen abgerissen wird.

Nicht nur die Massenbeschaffenheit des Pollens und die Oberfläche der Narbe, welche denselben fest halten muss, bedingen sich gegenseitig, auch die Grösse der Pollenkörner und die Länge der Griffel, welche von den aus ihnen sich entwickelnden Pollenschläuchen durchlaufen werden müssen, stehen in engster Wechselbeziehung zu einander, wie sich aus der verschiedenen Grösse der in verschiedner Höhe entwickelten Pollenkörner dimorpher und trimorpher Pflanzen ergibt (vgl. *Lythrum*).

b. Eigenthümlichkeiten der Blumen, welche Fremdbestäubung bei eintretendem, Sichselbstbestäubung bei ausbleibendem Insektenbesuche bewirken.

Wenn der die Anpassungen der Blüthen an den Insektenbesuch bedingende Vortheil in der durch die besuchenden Insekten bewirkten Fremdbestäubung besteht, so müssen Blumeneigenthümlichkeiten, welche bei eintretendem Insektenbesuche Fremdbestäubung unausbleiblich, Selbstbestäubung unmöglich machen, von ganz besonderem Vortheile für die Pflanzen sein, aber nur unter der Bedingung, dass Insektenbesuch wirklich reichlich genug stattfindet, um Fremdbestäubung zu sichern. Wird diese Bedingung nicht regelmässig erfüllt, so ist es offenbar weit vortheilhafter für die Pflanzen, in jedem Falle durch Sichselbstbestäubung sich fortpflanzen zu können und bei eintretendem Insektenbesuche nur die Möglichkeit der Fremdbestäubung offen zu behalten, als bei eintretendem Insektenbesuche unausbleiblich Fremdbestäubung zu erleiden und bei ausbleibendem Insektenbesuche ganz unbefruchtet zu bleiben. Dieser unbestreitbare ursächliche Zusammenhang zwischen thatsächlich stattfindendem Insektenbesuche und Sicherung der Fremd- oder Sichselbstbestäubung erklärt in einfachster Weise den aus der Beobachtung der Blumeneinrichtungen und ihrer Insektenbesuche sich ergebenden, bereits weiter oben ausgesprochenen Erfahrungssatz: »Wenn nächst verwandte und in ihrer Einrichtung übrigens übereinstimmende Blumenformen in der Reichlichkeit des Insektenbesuchs (die, wie wir sahen, durch verschiedengradige Entwicklung der Augenfälligkeit, des Duftes, der dargebotnen Genussmittel oder der Bergung derselben bedingt sein kann) und zugleich in der Sicherung der Fremdbestäubung bei eintretendem, der Sichselbstbestäubung bei ausbleibendem Insektenbesuche differiren, so hat unter übrigens gleichen Umständen ohne Ausnahme diejenige Blumenform die am meisten gesicherte Fremdbestäubung, welcher der reichlichste Insektenbesuch zu Theil wird, diejenige die gesichertste Sichselbstbestäubung, welche am spärlichsten von Insekten besucht wird.*) Nur im engsten Zusammenhange mit dem thatsächlich stattfindenden Insektenbesuche lassen sich daher der Vortheil der Fremdbestäubung und der Sichselbstbestäubung richtig beurtheilen, und nur die völlige Vernachlässigung dieses Zusammenhanges macht es erklärlich, dass HILDEBRAND und AXELL in ihrer Werth-

*) Vgl. *Rhinanthus*, *Lysimachia*, *Euphrasia* off., *Rosa*, *Rubus*, *Epilobium*, *Geranium*, *Malva*, *Polygonum*, *Stellaria*, *Cerastium*, *Veronica*, *Hieracium*, *Senecio* u. a.

schätzung der beiden Bestäubungsarten zu gerade entgegengesetzten Ergebnissen gelangt sind, indem HILDEBRAND in seiner »Geschlechtervertheilung« die Blüthen-einrichtungen nach abnehmendem Grade der Verhinderung der Selbstbestäubung ordnet und diejenigen als die vollkommensten zu betrachten scheint, bei denen Selbstbestäubung am wenigsten möglich ist, während dagegen AXELL nachzuweisen sucht, dass die Blütheneinrichtungen der Phanerogamen in einer und derselben Entwicklungsreihe fortgeschritten seien, als deren letzte vollkommenste Glieder er die sich regelmässig selbstbestäubenden Pflanzen betrachtet.*) Beide Ansichten sind nur theilweise richtig; die Wahrheit liegt in der Mitte. Durch den schon in der Einleitung dieses Buches durch allgemeine und im III. Abschnitte durch zahlreiche specielle Thatsachen begründeten Satz, dass Fremdbestäubung einer Pflanze nützlicher ist als Selbstbestäubung, Fortpflanzung durch Sichselbstbestäubung aber immer noch unendlich vortheilhafter als gänzliches Ausbleiben der Befruchtung und der Fortpflanzung, wird HILDEBRAND's Grundgedanke eines Gesetzes der vermiedenen Selbstbestäubung wesentlich modificirt; auch was H. von der Verhinderung der Selbstbestäubung durch Dichogamie sagt, ist nur in beschränktem Maasse richtig. Dass aber auch AXELL's Ansicht von einer einzigen Vervollkommnungsrichtung der Phanerogamenblüthen keineswegs haltbar ist, stellt sich mit vollster Sicherheit heraus, sobald man die Sicherung der Fremd- und der Sichselbstbestäubung in den Phanerogamenblüthen im Zusammenhange mit der Sicherung des Insektenbesuches überblickt.

Die ältesten Phanerogamenblüthen, welche sich der Uebertragung ihres Blüthenstaubes durch Insekten anpassen, besaßen ohne Zweifel diejenigen Eigenthümlichkeiten, durch welche Insekten vorzugsweise zu häufigen Blüthenbesuchen veranlasst werden, nemlich Augenfälligkeit, Duft, Honigabsonderung, noch in so wenig ausgebildetem Zustande, dass ihnen Insektenbesuch in der Regel nicht in einem die Fremdbestäubung sichernden Grade zu Theil wurde; unter diesen Umständen musste es vortheilhaft für sie sein, beide Geschlechter in derselben Blüthe zu vereinen und dadurch die Möglichkeit der Sichselbstbestäubung zu gewinnen. Damit stimmt die Thatsache überein, dass, während die Gymnospermen diklinische Windblüthen besitzen, bei der grossen Mehrzahl der insektenblüthigen höheren Phanerogamen beiderlei Geschlechter in derselben Blüthe vereint sind.**)

Sobald aber bei irgend welchen insektenblüthig gewordenen Pflanzen durch Steigerung der Augenfälligkeit oder des Geruchs oder der dargebotenen Genussmittel die

*) Vgl. die geschichtliche Einleitung, Seite 18 u. 19.

**) Mein Bruder FRITZ MÜLLER ist der Ansicht, dass nicht nur bei den Pflanzen, sondern ebenso auch bei den Thieren Getrenntgeschlechtigkeit das Ursprüngliche war und begründet diese Ansicht in einem Briefe an mich mit folgenden Worten: »Für die Pflanzen scheint mir namentlich der (schon von DELPINO hervorgehobene) Umstand von Bedeutung, dass die getrenntgeschlechtigen Gymnospermen nicht nur die untersten, sondern auch die ältesten aller Phanerogamen sind. Für die Thierwelt wird die entgegengesetzte Ansicht gewöhnlich durch die im Allgemeinen richtige Behauptung gestützt, dass Hermaphroditismus sich gerade bei den niederen Formen der verschiedenen Kreise findet. Man führt die Synapten unter den Echinodermen, die Rankenfüsser unter den Crustaceen, die Protula Dysderi unter den Anneliden an. Ist aber HÄCKEL's Ansicht über den Ursprung der Echinodermen richtig, und sie hat jedenfalls viel für sich, so stehen gerade die Synapten der Urform am fernsten. Bei ihnen mag die Lebensweise unter der Erde zum Hermaphroditismus geführt haben, wie das Festsitzen bei den Rankenfüssern und Protula. Bei den Borstenwürmern sind die Geschlechtstheile der eingeschlechtigen Arten von äusserster Einfachheit, die der hermaphroditischen Regenwürmer höchst complicirt, was jedenfalls nicht die letztere Bildung als die ursprüngliche kennzeichnet. Bei den Rankenfüssern dürften die von DARWIN entdeckten sonderbaren »complemental males« als letzter Rest der früheren Getrenntgeschlechtigkeit anzusehen sein.«

Häufigkeit des Insektenbesuchs sich in dem Grade gesteigert hatte, dass Fremdbestäubung regelmässig stattfand und die Möglichkeit der Sichselbstbestäubung völlig nutzlos wurde, konnte letztere, wie jede nutzlos gewordene Eigenthümlichkeit, wie ja selbst die Wirksamkeit der Fremdbestäubung bei andauernd nur auf ungeschlechtlichem Wege vermehrten Pflanzen, auch wieder verloren gehen und ist in zahlreichen Fällen thatsächlich wieder verloren gegangen, und zwar bei verschiedenen Pflanzen in ganz verschiedener Weise, je nach den Abänderungen, welche sich darboten und je nach den bestimmten Anpassungen an Insektenbesuch, welche bereits erlangt waren, bald durch zeitliches, bald durch räumliches Auseinanderrücken der Geschlechter derselben Blüthe, bisweilen auch durch Zurückkehren zum Diklinismus. (*Asparagus* off., *Ribes alpinum*, *Rhus Cotinus*, *Lychnis vespertina* u. a. bieten unzweideutige Beispiele zum Diklinismus zurückgekehrter oder zurückkehrender zwittrblüthiger Pflanzen dar.

Bei unzureichendem Insektenbesuche war es also eine Vervollkommnung insektenblüthiger Pflanzen, von Diklinismus zum Monoklinismus überzugehen, bei durch reichlichen Insektenbesuch gesicherter Fremdbestäubung war die entgegengesetzte Umwandlung eine Vervollkommnung.*)

Ebenso ist es mit allen anderen Blumeneigenthümlichkeiten, welche Fremdbestäubung oder Sichselbstbestäubung sichern. So findet sich die Dichogamie bei ganzen Gattungen und Familien in solcher Allgemeinheit ausgeprägt, dass kaum zu zweifeln ist, dass sie schon von den gemeinsamen Stammeltern dieser Gattungen oder Familien als vortheilhafte Eigenthümlichkeit erworben wurde; aber die unscheinbarsten, den spärlichsten Insektenbesuch an sich ziehenden Arten dieser Gattungen und Familien sind zu regelmässiger Sichselbstbestäubung zurückgekehrt und haben sich vervollkommnet, indem sie diese entgegengesetzte Richtung der Umbildung eingeschlagen haben (vgl. *Senecio vulgaris*, *Malva rotundifolia*, die kleineren *Geranium*-arten, *Stellaria media* u. a.). Bei *Rhinanthus crista galli* ist Fremdbestäubung bei ausreichendem Insektenbesuche durch räumliches Auseinanderrücken der Geschlechter gesichert, der Griffel hat sich so gestreckt, dass die Narbe von den besuchenden Insekten berührt werden muss, aber die weniger augenfällige Abart krümmt die Griffelspitze so weit zurück, dass unausbleiblich Sichselbstbestäubung erfolgt. Es würde nutzlose Wiederholung sein, wollten wir alle im dritten Abschnitte eingehender erörterten Fälle nochmals aufzählen, in denen die den spärlichsten Insektenbesuch erfahrenden Varietäten, Arten oder Gattungen sich regelmässig selbst bestäuben, während ihre reichlicher besuchten nächsten Verwandten bei völliger Sicherung der Fremdbestäubung die Möglichkeit der Sichselbstbestäubung eingebüsst haben.

Wenn man überhaupt von verschiedengradiger Vollkommenheit von Blüthen-einrichtungen sprechen will, so kann man meines Erachtens nur diejenigen Blüthen-einrichtungen besonders vollkommen nennen, welche ihren Dienst für das Leben der Pflanze besonders vollkommen leisten, d. h., welche unter den gegebenen Lebensbedingungen thatsächlich die Fortpflanzung der Art auf geschlechtlichem Wege in besonders hohem Grade sichern. Dann muss man aber zugestehen, dass weder die Sicherung der Fremdbestäubung bei eintretendem Insektenbesuche noch die Unaus-

*) DARWIN'S und HILDEBRAND'S Ansicht, dass aus der Zwitterblüthigkeit Getrennblüthigkeit hervorgegangen sei, ist also für gewisse Fälle eben so richtig, als die entgegengesetzte Ansicht AXELL'S für andere Fälle. Durch Berücksichtigung des thatsächlich stattfindenden Insektenbesuchs wird für beide entgegengesetzten Ansichten erst das Verständniss des ursächlichen Zusammenhanges gewonnen; die beiden Gegensätze verschwinden in einer höheren Einheit.

bleiblichkeit der Sichselbstbestäubung für sich allein als Maassstab zur Beurtheilung der Vollkommenheit einer Blütheneinrichtung dienen kann; denn sowohl unter den sich regelmässig selbst bestäubenden als unter den die Möglichkeit der Sichselbstbestäubung gänzlich entbehrenden Pflanzen finden wir zahlreiche Arten, die durch ihre grosse Häufigkeit den Beweis der Vollkommenheit ihrer Blütheneinrichtung liefern (auf der einen Seite z. B. *Senecio vulgaris*, *Veronica hederaefolia*, *Stellaria media*, *Lamium purpureum*, auf der anderen *Pedicularis silvatica*, *Malva silvestris*, *Echium* u. a.). Es soll hiermit keineswegs behauptet werden, dass alle Blütheneinrichtungen in ihrer Art gleich vollkommen seien, es ist vielmehr bei verschiedenen Blumen auf bestimmte Unvollkommenheiten ausdrücklich hingewiesen worden (vgl. *Posoqueria fragrans*, *Faramea*, *Malva silvestris*, *Euphrasia Odontites*, *Geum rivale* u. a.); es fehlt auch nicht an Arten, welche, nachdem sie die Möglichkeit der Sichselbstbestäubung eingebüsst haben, von erfolgreicheren Concurrenten so überholt worden sind, dass ihnen nur spärlicher Insektenbesuch zu Theil wird (z. B. *Ophrys muscifera*); es soll hiermit nur festgestellt werden, dass die von AXELL behauptete einheitliche Vervollkommnungsrichtung in der Natur nicht existirt.

Gegen diese Widerlegung liesse sich einwenden, dass AXELL von einem ganz anderen Begriffe der Vollkommenheit ausgeht, in dem er in jeder Ersparniss an Raum, Zeit und Material eine Vervollkommnung erblickt, und dass ihm unter dieser Voraussetzung die Rückkehr monoklinischer Blüthen zum Diklinismus, der Uebergang homogamischer Blüthen zur Dichogamie u. s. w. als Rückschritt erscheinen muss, wenn auch diese Umwandlungen für die geschlechtliche Fortpflanzung der betreffenden Pflanzen von entscheidendem Vortheile sind. Mit diesem Einwurfe würde aber nur der Vorwurf der Unnatürlichkeit auf den von AXELL zu Grunde gelegten Begriff der Vollkommenheit selbst zurückfallen.

Aber selbst abgesehen von irgend welcher Definition der Vollkommenheit einer Blütheneinrichtung, läuft nichts der Natur mehr zuwider, als die Behauptung einer einfachen Entwicklungsreihe oder auch nur einer einheitlichen Vervollkommnungsrichtung der Blumeneinrichtungen.

Wie in Bezug auf Augenfälligkeit, Geruch, Entwicklung und Bergung der Genussmittel, so lässt sich auch in Bezug auf die von AXELL allein berücksichtigte Begünstigung oder Sicherung der Fremdbestäubung bei eintretendem, der Sichselbstbestäubung bei ausbleibendem Insektenbesuche die grösste Mannichfaltigkeit verschiedener Entwicklungsrichtungen erkennen. Bei Blumen mit reichlichem Insektenbesuche ist bald durch Zurückkehren zum Diklinismus, bald durch zeitliches, bald durch räumliches Auseinanderrücken der Geschlechter derselben Blüthe, bald endlich durch einen besonderen, die Anheftung des Blütenstaubes an die Besucher und von diesen an die Narbe bewirkenden Mechanismus Fremdbestäubung unausbleiblich geworden. Das zeitliche Auseinanderrücken der Geschlechter besteht, trotz AXELL'S Widerspruch, bei den Insektenblüthen ebensowohl in manchen Fällen in einem Vorseilen des weiblichen Geschlechts (*Aristolochia*, *Evonymus*, viele Rosifloren u. a.), als in anderen in einem Vorseilen des männlichen. Die räumliche Auseinanderrückung beider Geschlechter hat sich bald in den Blüthen aller Stöcke auf eine und dieselbe Art, bald in den Blüthen verschiedener Stöcke in verschiedener, aber durch die besuchenden Insekten in engster Wechselwirkung stehender Weise entwickelt; im ersteren Falle genügt sie für sich allein zur Sicherung der Fremdbestäubung, wenn sie entweder bewirkt, dass dieselbe Körperstelle eines Besuchers in jeder Blüthe zuerst die Narbe, dann die Staubgefässe berühren muss (*Anthericum*, *Convallaria majalis*, *Lonicera Caprifolium*, *Periclymenum*, viele Labiaten etc.), oder dass

in jeder Blüthe eine beliebige Stelle des Rüssels, Kopfes oder Leibes der Besucher die Narbe, die entgegengesetzte die Staubgefäße berührt (*Myosotis*, *Omphalodes*, *Ribes nigrum*, *Berberis*, *Cruciferen* u. a.); in letzterem Falle (bei der Ausprägung von dimorphen [*Primula*, *Hottonia*, *Pulmonaria*, *Polygonum fagopyrum*] und trimorphen Blüthen [*Lythrum*]) ist Fremdbestäubung dadurch unausbleiblich geworden, dass die Besucher in jeder Blüthe zwar Narbe und Staubgefäße gleichzeitig, aber mit denjenigen Körperstellen die Narbe berühren, mit welchen sie in früher besuchten Blüthen Staubgefäße berührt haben. Die erstaunlichste Mannichfaltigkeit bieten die Blütenmechanismen dar, welche ein sicheres Anheften des Blütenstaubes an bestimmte Stellen der Besucher und von diesen an die Narben bewirken, Eigenthümlichkeiten, die sich natürlich um so leichter ausprägen konnten, je mehr die Bergung der Blüthennahrung nur einem engen Kreise bestimmter Insektenformen den Zutritt zu derselben gestattete, die sich daher vorzugsweise bei mit Röhren, Spornen oder einem Honig- oder Pollenverschluss versehenen Arten finden. Um etwas näher auf ihre Mannichfaltigkeit hinzuweisen, erinnern wir nur an die zahlreichen, verschiedenen Bestreuungsrichtungen der *Ericaceen*, *Scrophulariaceen*, *Boragineen*, des *Galanthus* etc., an die fast unerschöpflich mannichfaltigen Ankitungsvorrichtungen der Orchideen, an die Anklemmungsvorrichtungen der *Asclepiadeen*, an die verschiedenartigen Hebelwerke der *Papilionaceen*, *Fumariaceen*, der *Lopezia* u. a., welche das besuchende Insekt nöthigen, durch die Ausbeutung der Blüthennahrung selbst den Pollenverschluss zu öffnen und seine Unterseite mit Pollen zu behaften, an das entgegengesetzt wirkende Hebelwerk der *Salvien*, an die einfache Wirkung der drehbaren Staubgefäße bei *Veronica Chamaedrys* und *Circaea*.

Die hier angedeuteten Blütheneigenthümlichkeiten, welche von der thatsächlich stattfindenden Mannichfaltigkeit der bei eintretendem Insektenbesuche Fremdbestäubung sichernden Einrichtungen nur einen verschwindenden Bruchtheil bilden, sind, wie ein Blick auf ihre Vertheilung über die Zweige des Phanerogamenstammbaumes ausser Zweifel setzt, in den verschiedensten älteren und jüngeren Zweigen*) der insektenblüthig und monoklinisch gewordenen Phanerogamen völlig unabhängig von einander entstanden; sie haben sich überall nur da ausgeprägt, wo gesteigerte Bemerkbarmachung und gesteigerte Darbietung von Genussmitteln die Häufigkeit des Insektenbesuchs bis zu einem die Möglichkeit der Sichselbstbestäubung nutzlos machenden Grade gesteigert hatte; wo dagegen der Insektenbesuch bei weniger wirksamer Anlockung spärlicher blieb, hat sich die mit der Zwitterblüthigkeit erlangte Möglichkeit der Sichselbstbestäubung erhalten; wo bereits gesicherte Fremdbestäubung durch wirksamere Anlockung concurrirender Blumen (vgl. *Malva rotundifolia*, *Geraniumarten*) oder durch Ungunst des Standorts (vgl. *Lysimachia vulgaris*, *Euphrasia Odontites*) oder der Witterung (vgl. *Veronica Beccabunga*) wieder unsicher geworden ist, haben sich die Fremdbestäubung sichernden Eigenthümlichkeiten vielfach wieder in der Weise umgebildet, dass Sichselbstbestäubung von Neuem zur Wirksamkeit gelangen kann; in einzelnen Fällen ist selbst Rückkehr zur Windblüthigkeit erfolgt (*Artemisiaceen*; *Thalictrum*).

*) Die Fremdbestäubung sichernden Eigenthümlichkeiten der Umbelliferen und Compositen sind offenbar schon von den Stammeltern dieser Familien, die der *Delphinium*, *Aquilegia*, *Linaria*, *Pedicularisarten* erst von den Stammeltern dieser Gattungen, die von *Polygonum fagopyrum*, *bistorta*, *Lonicera Caprifolium* erst von den Stammeltern dieser Arten erlangt worden, während uns die verschiedenen Blumenformen von *Rhinanthus crista galli*, *Veronica spicata*, *Euphrasia odontites* und *officinalis*, *Lysimachia vulgaris* Beispiele der Ausprägung verschiedener Blütheneigenthümlichkeiten innerhalb der Grenzen einer und derselben Art liefern.

Von den zahllosen Eigenthümlichkeiten, durch welche Pflanzen mit gesicherter Fremdbestäubung bei unzureichendem Insektenbesuche zur Sichselbstbestäubung zurückkehren, seien hier nur folgende kurz angedeutet: Dichogamen krümmen ihre Narben bis zu den noch mit Pollen behafteten Staubgefässen oder Fegehaaren zurück (*Stellaria graminea*, *Malva rotundifolia*, *Geraniumarten*, *Compositen*); Narben, welche, indem sie am meisten hervorragen, von den Besuchern zuerst berührt werden, krümmen sich bis in die Falllinie des Blütenstaubes (*Melampyrum pratense*) oder bis zwischen die Antheren selbst (*Rhinanthus minor*); Staubgefässe, welche die Narbe im Kreise umstehen und bei stattfindendem Insektenbesuche immer von der entgegengesetzten Seite des Besuchers berührt werden als die Narbe, biegen sich bei unzureichendem Insektenbesuche über der Narbe zusammen, so dass dieselbe mit Pollen derselben Blüthe bedeckt wird (*Myosotis*, *Lithospermum*, *Cruciferen*); selbst Mechanismen, welche bei eintretendem Insektenbesuche mit staunenswerther Präcision Fremdbestäubung bewirken, bilden sich bei unzureichendem Insektenbesuche nicht selten so um, dass Sichselbstbestäubung unausbleiblich ist (*Orchideen*, *Fumariaceen*, *Salvia*) oder finden in dem Auftreten kleistogamischer, sichselbstbefruchtender Blüten einen Ersatz für die in den gewöhnlichen Blüten verloren gegangene Möglichkeit der Sichselbstbestäubung (*Viola*).

Im Gegensatz zu AXELL, dessen ganzes Werk sich in der Behauptung zuspitzt: »Wir sehen also, dass die Entwicklung der Bestäubungsvorrichtungen bei den Phanerogamen in derselben Richtung fortgeschritten ist und noch fortschreitet«*), beschliessen wir daher unseren allgemeinen Rückblick mit dem Satze: Die Abhängigkeit der Insektenblüthen von so mannichfaltigen, in verschiedener Art sich bewegenden, in ihren Häufigkeitsverhältnissen schwankenden, in ihrer Auswahl der aufzusuchenden Blumen von wechselnden, äusseren Bedingungen abhängigen Gästen, die in ihrer Nahrungsbedürftigkeit und ihrer Anpassung an die Gewinnung der Blummahrung so mannichfache Abstufungen darbieten, musste der Wirkung der natürlichen Auslese nicht eine, sondern zahllose, verschiedene, oft auch rückläufige Richtungen der Vervollkommnung eröffnen und konnte nur so zur Ausbildung so wunderbar mannichfaltiger Blumenformen führen, wie sie uns thatsächlich vorliegen.

*) »Vi ansa således, att utvecklingen i anordningarna för könens förening hos de fanerogama växterna fortgått och fortgår i nämnda riktning«. S. 95.