

Universitäts- und Landesbibliothek Tirol

Die Befruchtung der Blumen durch Insekten und die gegenseitigen Anpassungen beider

Müller, Hermann

Leipzig, 1873

Erster Abschnitt: Einleitung

Erster Abschnitt: Einleitung.

A. Geschichtliche Einleitung.

Es liegt in der Natur des menschlichen Geistes begründet, dass er sich nur allmählich und in stufenweiser Entwicklung von subjectiver zu objectiver Naturanschauung erheben kann. Wie jeder Einzelne als Kind die Gegenstände seiner Umgebung als Wesen seines Gleichen betrachtet, so hat auch die gesammte Menschheit in der Kindheitsperiode ihrer Geistesentwicklung in allen Naturerscheinungen zunächst nur die Aeusserungen vieler oder eines einzigen menschlich denkenden und handelnden Wesens erblickt. In dem Grade jedoch, als wachsende Erfahrung und geschärfte Auffassung stetige Verknüpfungen zwischen bestimmten Voraussetzungen und bestimmten Folgen erkennen liess, trat die Vorstellung mit Nothwendigkeit waltender Naturgesetze an die Stelle des in den Erscheinungen erblickten menschlichen Spiegelbildes, in jedem einzelnen Zweige der menschlichen Erkenntniss natürlich um so später, je verwickelter und mannichfaltiger seine Erscheinungen sind. Astronomie und Physik hatten daher längst ihren Weltenraddreher und ihren Blitzschleuderer als entbehrliche Hülfsfiguren bei Seite gelegt, als in der Betrachtung der organischen Natur die Vorstellung eines menschlichen Urhebers noch in ungeschmälerter Geltung blieb; doch musste diese Vorstellung auch in diesem Gebiete naturnothwendig mit zunehmender Erkenntniss sich stufenweise umgestalten und ihrem endlichen Ueberflüssigwerden und Verschwinden entgegenreifen. Wenn es anfangs möglich war, den menschenähnlichen Urheber der organischen Erscheinungen sich als mit unbedingter Freiheit des Willens schaltend vorzustellen oder in Selbstvergötterung das Vorhandensein der Thiere und Pflanzen auf den Menschen als Endzweck zu beziehen, so drängte die zunehmende Erkenntniss constanter Verknüpfungen von Function und Gestalt die Möglichkeit der Willkür in immer engere Grenzen zurück, machte eine auf den Menschen als Endzweck bezogene Zweckmässigkeitstheorie unmöglich, liess dagegen die im Zusammenhange mit ihren Lebensbedingungen untersuchten Organismen als für ihre eigene Erhaltung zweckmässig eingerichtet erscheinen. Diese Erkenntnissstufe wurde in Bezug auf die Thiere weit früher erreicht, als in Bezug auf die Pflanzen, lediglich weil die Lebensbedingungen, mit welchen Bau und Function der Organe in Einklange stehen, bei den Thieren zum grossen Theile weit unmittelbarer der Beobachtung zugänglich sind als bei den Pflanzen, keineswegs aber, weil die Untersuchung der letzteren vernachlässigt worden wäre.

Die Blumen *) namentlich, mit ihrem Reichthum an lebhaften Farben, welche sich sämmtlich vom Grün der Blätter auffallend abheben, mit ihrer Mannichfaltigkeit an strahligen und symmetrischen Formen, mit ihren die Luft durchwürzenden Gerüchen, konnten nie verfehlen, die besondere Aufmerksamkeit des Menschen auf sich zu ziehen und ihn zu näherer Betrachtung zu veranlassen; aber Jahrtausende hindurch standen sie ihm als unlösbare Räthsel gegenüber; selbst als die Zergliederung der Thiere bereits längst zu der zuletzt erwähnten Zweckmässigkeitstheorie geführt hatte, blieb es bei der Betrachtung der Blumen noch ein tiefes Geheimniss, inwiefern die bunten Farben, die Wohlgerüche, die eigenthümlichen Gestaltungen und Zusammenstellungen der Blüthentheile den Pflanzen selbst von Nutzen sein könnten. Erst gegen Ende des vorigen Jahrhunderts gelang es einem denkenden Beobachter, CHRISTIAN CONRAD SPRENGEL, zum ersten Male diesen Schleier etwas zu lüften **), und der Titel seines bahnbrechenden Werkes »Das entdeckte Geheimniss der Natur im Baue und der Befruchtung der Blumen« (Berlin 1793) liefert den Beweis, dass er sich der Tragweite seiner Entdeckungen in vollem Masse bewusst war. Es ist zu anziehend und lehrreich zu sehen, wie SPRENGEL, ausgehend von der Vorstellung eines »weisen Urhebers der Natur, der auch nicht ein einziges Härchen ohne eine gewisse Absicht hervorgebracht hat«, durch Nachdenken über die scheinbar unbedeutendsten Thatsachen dazu gelangte, über die umfassendsten Gruppen von Erscheinungen der Blumenwelt Licht zu verbreiten, als dass wir die Entwicklungsgeschichte seines Werkes, über die er selbst in der Einleitung zu demselben ausführlich berichtet, hier ganz mit Stillschweigen übergehen dürften.

Die unscheinbaren Härchen, mit welchen der unterste Theil der Blumenblätter des Waldstorchschnabels (*Geranium silvaticum*) besetzt ist und unter welchen Honigtröpfchen versteckt liegen, führten SPRENGEL im Jahre 1787 zu der Entdeckung, dass die meisten Blumen, welche Saft enthalten, so eingerichtet sind, dass zwar Insekten sehr leicht zu demselben gelangen können, der Regen aber ihn nicht verderben kann und damit zu dem Schlusse, »dass der Saft dieser Blumen zunächst um der Insekten willen abgesondert werde und, damit sie denselben rein und unverdorben geniessen können, gegen den Regen gesichert sei«. Als er von dieser Vorstellung ausgehend im nächsten Sommer bei der Untersuchung des Vergissmeinnichts (*Myosotis palustris*) über die Bedeutung des gelben Ringes nachdachte, welcher die Oeffnung der Kronenröhre umgibt und gegen die himmelblaue Farbe des Kronensaumes so schön absticht, kam ihm die Vermuthung, dass derselbe wohl dazu dienen könne, den Insekten den Weg zum Saffhalter zu zeigen. Die Betrachtung anderer Blumen ergab in der That, dass besonders gefärbte Flecken, Linien und Figuren der Blumenkrone immer am Eingange zum Saffhalter sich befinden oder nach demselben hin zusammenlaufen und somit der vermutheten Erklärung sehr wohl entsprechen. Die Bestätigung dieser Erklärung durch die Beobachtung konnte aber für SPRENGEL kaum einen Zweifel übrig lassen, dass, wie die besondere Farbe eines Theils der Krone dazu diene, dem bereits auf der Blume befindlichen Insekt den Weg zum Saft zu zeigen, so die bunte Farbe der ganzen Blume dazu diene, dieselbe den ihrer

*) Ich gebrauche das Wort Blumen im Titel dieses Werks und im ganzen Verlaufe desselben in dem Sinne von Blüthen, welche durch bunte Farbe, Wohlgeruch oder beides uns und ihren Besuchern unmittelbar in die Sinne fallen. Die Blüthen der Cryptogamen, Binsen, Gräser etc. sind also keine Blumen. Morphologisch ist dieser Begriff unhaltbar, biologisch dagegen wohl begründet.

**) Ueber die geschichtliche Entwicklung der Erkenntniss der Geschlechtlichkeit der Pflanzen bis zu SPRENGEL siehe Anmerkung I. am Schlusse der Einleitung.

Nahrung wegen in der Luft umherschwärmenden Insekten als ein Saftbehältniss schon von weitem bemerkbar zu machen.

Wenn bis dahin SPRENGEL die Blumen nur als zum Nutzen der Insekten eingerichtet betrachtet hatte, so führte ihn im Sommer 1789 die Betrachtung einiger Schwertlilienarten (Iris) zu der weiteren Entdeckung, dass viele Blumen schlechterdings nicht anders befruchtet werden können als durch Insekten und damit zu dem Schlusse, dass die Absonderung von Honig in den Blumen und die Verwahrung desselben gegen Regen, welche die Ernährung der Insekten mit Blumenhonig ermöglichen, dass ebenso auch die Farben der ganzen Blumenkronen und besonderer Theile derselben, welche die Blumen den Insekten von weitem bemerkbar machen und ihnen, wenn sie auf dieselben geflogen sind, den Weg zum Safthalter zeigen, zugleich den Blumen selbst nützliche Einrichtungen sind, indem sie die Befruchtung der Blumen durch die besuchenden Insekten veranlassen. Hiermit waren die Grundsätze einer Theorie der honigführenden Blumen gewonnen, die SPRENGEL selbst in folgenden Worten ausspricht: 1) diese Blumen sollen durch diese oder jene Art von Insekten oder durch mehrere Arten derselben befruchtet werden; 2) dieses soll also geschehen, dass die Insekten, indem sie dem Saft der Blumen nachgehen, mit ihrem mehrentheils haarichten Körper den Staub der Antheren abstreifen und denselben auf das Stigma bringen.

Die Anwendung dieser Theorie auf die einzelnen der Beobachtung SPRENGEL's sich darbietenden Blumen führte zur Entstehung seines obengenannten, durch eine Fülle sorgfältiger Beobachtungen und scharfsinniger Deutungen ausgezeichneten Werkes, in welchem an mehreren hundert theils einheimischen theils in den Gärten gezogenen Blumenarten, als Beweis der Richtigkeit jener Theorie, folgende fünf Stücke nachgewiesen sind:

- 1) eine Saftdrüse d. h. ein Theil, welcher Saft bereitet und absondert;
- 2) ein Safthalter d. h. ein Theil, welcher den von der Saftdrüse abgesonderten Saft empfängt und enthält;
- 3) eine Saftdecke d. h. eine Vorrichtung, welche den Saft vor Regen schützt;
- 4) Veranstaltungen, welche bewirken, dass die Insekten den Saft der Blume leicht finden können: bunte Farbe und Ausdehnung der Blumenkrone, Geruch, besonders gefärbte Flecken am Eingange in den Safthalter (Saftmal);
- 5) die Unmöglichkeit einer mechanischen Befruchtungsart, d. h. einer Sichelbestäubung*) oder einer Bestäubung durch den Wind und in vielen Fällen die wirklich stattfindende Befruchtung durch Insekten nach directer Beobachtung in freier Natur. Indem SPRENGEL diese fünf Stücke bei zahlreichen Honig absondernden Blumen nachwies, gelang es ihm, die meisten Eigenthümlichkeiten derselben als durch den Zweck der Befruchtung durch Insekten bestimmt zu erklären; seine Theorie würde daher, obgleich sie der erste Erklärungsversuch in diesem weiten Gebiete war, sogleich den zur Lösung der zunächst sich aufdrängenden Räthsel der Blumenwelt ausreichenden Schlüssel dargeboten haben, wenn sie nicht mit einem sehr wesentlichen Mangel behaftet gewesen wäre, dessen SPRENGEL selbst sich nicht bewusst wurde und den er daher ausser Stande war zu beseitigen. Folgerichtig hätte man sich nemlich, da das Uebertragen von Blüthenstaub auf die Narben den Insekten selbst offenbar nutzlos ist, schon von SPRENGEL's teleologischem Standpunkte aus dieselbe Frage vorlegen müssen, die sich uns heute, wenn wir vom Standpunkte der Selectionstheorie aus die SPRENGEL'sche Hypothese betrachten, zunächst aufdrängt: »Welchen Vorthail kann es für die Pflanzen haben, dass ihr Blüthenstaub durch Insekten auf ihre Narben übergeführt wird?« Denn ebenso wie nach unserer heu-

*) Siehe S. 12. Anm.

tigen Auffassung nur dem Besitzer vortheilhafte Abänderungen durch natürliche Auslese erhalten und ausgeprägt worden sein können, ebenso können vom teleologischen Standpunkte aus nur nützliche Einrichtungen dem allweisen Schöpfer zugeschrieben werden. Wenn daher die Uebertragung des Blütenstaubes auf die Narben durch Insekten nichts Anderes bewirkt, als die Vereinigung beider Geschlechter derselben Blüthe durch unmittelbare Berührung bewirken würde, so erscheint die dem Blumenschöpfer untergelegte Absicht, diese einfachste und sicherste Art der Vereinigung zu verhindern und statt dessen jenen oft nicht zum Ziel führenden Umweg einzuschlagen, völlig unmotivirt und launenhaft und die ganze auf die Annahme dieser Absicht gegründete Erklärung unhaltbar.

Es ist merkwürdig, in wie zahlreichen Fällen SPRENGEL richtig erkannte, dass durch die besuchenden Insekten der Blütenstaub mit Nothwendigkeit auf die Narben anderer Blüten derselben Art übertragen wird, ohne auf die Vermuthung zu kommen, dass in dieser Wirkung der Nutzen des Insektenbesuches für die Pflanzen selbst gesucht werden müsse. Bei sehr vielen Pflanzen hatte SPRENGEL die ungleichzeitige Entwicklung der beiden Geschlechter derselben Blüthe (von ihm Dichogamie genannt) beobachtet und S. 43 seiner Einleitung sagt er ausdrücklich: »Da sehr viele Blumen getrennten Geschlechts und wahrscheinlich ebenso viele Zwitterblumen Dichogamisten sind, so scheint die Natur es nicht haben zu wollen, dass irgend eine Blume durch ihren eignen Staub befruchtet werden solle« und führt als Beleg dieser Ansicht einen von ihm angestellten Befruchtungsversuch mit *Hemerocallis fulva* an, welcher ihn diese Pflanze als mit eigenem Blütenstaub unfruchtbar erkennen liess! So nahe war SPRENGEL der bestimmten Erkenntniss, dass Selbstbestäubung weit schlechtere Resultate der Befruchtung liefert als Fremdbestäubung und dass alle den Insektenbesuch begünstigenden Blütheneinrichtungen eben dadurch der Pflanze selbst vortheilhaft sind, dass die besuchenden Insekten Fremdbestäubung bewirken! Nur seine Befangenheit in der Vorstellung eines menschlich denkenden und mit menschlichen Schwächen behafteten Blumenschöpfers, die sich an vielen Stellen seines Werks unzweideutig ausspricht*), liess ihn bei einer dem Blumenschöpfer untergelegten launenhaften Absicht sich beruhigen und die richtige Spur, auf welche ihn seine aus dieser Annahme selbst hervorgehenden Untersuchungen führten, nicht weiter verfolgen.

Diese Unterlassung wurde aber für die ganze Wirkung des SPRENGEL'schen Werkes, welches sonst wohl geeignet gewesen wäre, zur weiteren Erforschung der Blumenwelt sofort einen mächtigen Anstoss zu geben, auf mehrere Menschenalter hinaus verhängnissvoll. Denn gleichzeitige und spätere Botaniker fühlten vor Allem die Schwäche seiner Blumentheorie heraus und legten, mehr oder weniger sich bewusst, dass sie in ihrem letzten Grunde doch unhaltbar sei, mit dem mangelhaften Grundgedanken SPRENGEL's auch den reichen Schatz seiner sorgfältigen und scharfsinnigen Beobachtungen und seine weitgreifenden richtigen Deutungen unbeachtet bei Seite.**)

Statt der Wechselbeziehungen der lebenden Organismen, die SPRENGEL mit so glücklichem Erfolge zum Gegenstande seiner Beobachtungen und seines Nachdenkens gemacht hatte, nahmen daher erst eine trockne Systematik, dann Anatomie und Entwicklungsgeschichte die Thätigkeit der Forscher so ausschliesslich in Anspruch, dass Niemand daran dachte, die schönen Beobachtungen SPRENGEL's weiter fortzusetzen oder auch nur auf ihre Richtigkeit zu prüfen. Sein Werk blieb in Vergessenheit versunken, bis die gesammte Anschauung der organischen Natur im weiteren

*) Vgl. Anm. 2.

**) Vgl. Anm. 3.

Fortschritte des Erkennens sich von Grund aus umgestaltet hatte und bis der von SPRENGEL nur dunkel geahnte Vortheil der Fremdbestäubung durch unabhängig von den seinen gemachte Erfahrungen von neuem und klarer erkannt worden war.

Die Umgestaltung der zu SPRENGEL's Zeit herrschenden und in dem SPRENGEL'schen Werke mit vollster Ueberzeugung ausgesprochenen Vorstellung eines menschlichen Urhebers der organischen Natur nahm unvermerkt in drei verschiedenen Zweigen der Forschung, in der Systematik, der Entwicklungsgeschichte und der Versteinerungskunde ihren Ursprung und führte in allen dreien übereinstimmend immer zwingender zu der Vorstellung, dass die heutigen Thier- und Pflanzenarten sich aus einfacheren Organismen entwickelt haben müssen. Mit dem von DARWIN in seiner »Entstehung der Arten« gelieferten klaren und umfassenden Nachweise, dass in der That die Wirkung noch unter unseren Augen thätiger Kräfte zur Erklärung der Entstehung der Thiere und Pflanzen aus einfachsten Organismen ausreicht, war der Vorstellung eines menschlichen Urhebers auch für die Betrachtung der Erscheinungen der organischen Natur die letzte Stütze entzogen; das ausschliessliche Walten von den Stoffen untrennbarer Kräfte musste nun als die alleinige Ursache aller Erscheinungen anerkannt werden, wenn auch die thatsächliche Erkenntniss des ursächlichen Zusammenhanges in Bezug auf die meisten Erscheinungen der organischen Natur, namentlich auch in Beziehung auf die Entstehung der einfachsten Uroorganismen, noch die gewaltigsten Lücken liess. Die gesammte Naturauffassung war damit eine einheitliche, von menschlichen Spiegelbildern befreite, eine objective geworden.

Noch früher als diese Umwandlung der gesammten Naturanschauung hatte sich die andere oben bezeichnete Vorbedingung der Wirkungsfähigkeit der SPRENGEL'schen Blumentheorie, die erweiterte und klarere Erkenntniss des Vortheils der Fremdbestäubung, erfüllt; für sich allein aber war sie wirkungslos geblieben. Schon wenige Jahre nach dem Erscheinen des SPRENGEL'schen Werkes hatte ANDREW KNIGHT, auf vergleichende Selbstbestäubungs- und Kreuzungsversuche an *Pisum* gestützt, den Satz aufgestellt, dass keine Pflanze eine unbegrenzte Zahl von Generationen hindurch sich selbst befruchte*), aber seine Lehre hatte keine weitere Beachtung gefunden; Niemand war es eingefallen, durch Benutzung derselben die SPRENGEL'sche Blumentheorie in sich haltbar zu machen. Ebenso war es HERBERT**) ergangen, welcher das Endergebniss seiner zahlreichen Befruchtungsversuche in dem Satze zusammenfasste: »Ich bin geneigt zu glauben, dass ich ein besseres Resultat erlangte, wenn ich die Blüthe, von der ich Samen zu erlangen wünschte, mit Pollen von einem anderen Individuum derselben Varietät oder wenigstens von einer anderen Blüthe, als wenn ich sie mit ihrem eigenen Pollen befruchtete«, ebenso C. F. GAERTNER***), der bei seinen Befruchtungsversuchen mit *Passiflora*, *Lobelia* und *Fuchsia*arten noch entschiedener zu demselben Ergebniss gelangt war. Selbst als DARWIN in den Jahren 1857 und 58 neue an Papilionaceen gemachte Beobachtungen mitgetheilt hatte, aus welchen hervorging, dass Mitwirkung von Insekten oder künstliche Nachahmung ihrer Thätigkeit zur vollen Fruchtbarkeit derselben unerlässlich sei, und dass Kreuzung getrennter Stücke durch die Insekten thatsächlich in grosser Ausdehnung bewirkt werde†), war

*) Siehe Anmerkung 4.

**) HERBERT, *Amarylhidaceae*, London 1837. p. 371: »I am inclined to think that I have derived advantage from impregnating the flower from which I wished to obtain seed with pollen from another individual of the same variety, or at least from another flower rather than with its own.«

*** C. F. GÄRTNER, *Beiträge zur Kenntniss der Befruchtung*. Stuttgart 1844. S. 366.

†) Ch. DARWIN »On the agency of bees in the fertilisation of Papilionaceous flowers« *Ann. and Mag. of Nat. Hist.* 3 Series. Vol. 2 (1858) p. 461. Vgl. im dritten Abschnitte dieses Buches *Phaseolus vulg.*, *Trifolium repens*, *Medicago lupulina*.

seine Erinnerung an die von KNIGHT aufgestellte Lehre wirkungslos geblieben. Erst als ein Jahr später DARWIN sein eine neue Epoche der Erforschung der organischen Welt eröffnendes Werk »Ueber die Entstehung der Arten durch natürliche Auslese«*) veröffentlichte und in demselben die KNIGHT'sche Lehre, erweitert, tiefer begründet und aufs engste mit seiner Selectionstheorie verknüpft, als ein vermuthlich allgemeines Naturgesetz von neuem hervorhob**), war der Bann, welcher das SPRENGEL'sche Werk so lange wirkungslos gehalten hatte, gebrochen; dieselbe Selectionstheorie, welche der den SPRENGEL'schen Entdeckungen zu Grunde liegenden Vorstellung eines menschenähnlichen Blumenschöpfers den letzten Halt nahm, brachte diese Entdeckungen selbst zum ersten Male zur vollen Geltung und bewirkte, dass das SPRENGEL'sche Werk, nach 70jähriger Verkantheit und Vergessenheit, endlich mächtig fördernd und anregend in die Erforschung der ursächlichen Bedingtheit der Blumenformen eingriff.

Zur Begründung des als vermuthlich allgemeines Naturgesetz hingestellten Satzes, »dass kein organisches Wesen sich eine unbegrenzte Zahl von Generationen hindurch durch Selbstbefruchtung zu erhalten vermag, sondern dass gelegentliche wenn auch oft erst nach sehr langen Zeiträumen erfolgende Kreuzung mit getrennten Individuen unerlässliche Bedingung für dauernde Forterhaltung ist«***), wies DARWIN zunächst nur darauf hin, dass alle höheren und die grosse Mehrzahl der niederen Thiere getrennten Geschlechtes sind und die meisten Zwitterthiere sich regelmässig paaren, dass nach der Erfahrung der Thier- und Pflanzenzüchter, die durch eine grosse Zahl von ihm selbst gesammelter, aber zunächst noch nicht veröffentlichter Thatsachen bestätigt werde, enge Inzucht Kräftigkeit und Fruchtbarkeit der Nachkommenschaft vermindert, Kreuzung mit einer anderen Rasse oder einem anderen Stamm derselben Rasse beides erhöht, dass nach dem oben angegebenen Ergebnisse der künstlichen Befruchtungsversuche mehrerer Botaniker der Blütenstaub derselben Blüthe eine schwächer befruchtende Wirkung auf das Pistill ausübt, als der Blütenstaub getrennter Individuen, dass die der Witterung und damit häufig dem Verderben ausgesetzte Lage der Geschlechtstheile sehr zahlreicher Pflanzen sich in einfachster Weise durch die Annahme der Nothwendigkeit gelegentlicher Kreuzung erklären lässt, dass, nach den von ihm selbst an Schmetterlingsblumen angestellten Versuchen, bei vielen Blüten Abschluss des Insektenbesuches die Fruchtbarkeit erheblich vermindert oder ganz aufhebt, dass, wie SPRENGEL in zahlreichen Fällen nachgewiesen und DARWIN bestätigt gefunden, in vielen Blüten Selbstbestäubung durch die gegenseitige Stellung oder durch die ungleichzeitige Entwicklung der beiderlei Geschlechtstheile verhindert, Fremdbestäubung durch Insekten oder Wind dagegen allein möglich ist, dass endlich bei keinem einzigen organischen Wesen durch den Bau und die Lage der Geschlechtstheile eine gelegentliche Kreuzung mit anderen Individuen derselben Art unmöglich gemacht ist.

Da alle diese Gründe, einzeln genommen, weder einwurfsfrei noch entscheidend waren, aber doch in ihrer Gesamtheit dem von DARWIN vermutheten allgemeinen Naturgesetze einen hohen Grad von Wahrscheinlichkeit verliehen, so konnte es, bei dem engen Zusammenhange desselben mit der Frage der Entstehung

*) On the Origin of species by means of natural selection. London 1859. Uebers. von BRONN. 4. Aufl. Uebers. v. CARUS. (1870).

**) Vgl. Chap. IV: »On the intercrossing of Individuals«.

***) that no organic being fertilizes itself for an eternity of generations, but that a cross with another individual is occasionally — perhaps at very long intervals — indispensable. Origin of species Chap. IV. »On the intercrossing of Individuals«.

der Arten und bei der fundamentalen Wichtigkeit, welche es hierdurch für die gesammte botanische Forschung erlangte, nicht fehlen, dass alsbald von verschiedenen Botanikern für oder gegen dasselbe Partei genommen wurde, je nachdem der Einzelne sich mehr durch das Gesamtgewicht aller Gründe oder durch die noch unvollständige Durchführung der einzelnen bestimmen liess. Mit Recht machten die Gegner geltend, dass, wenn man auch für das Thierreich die Möglichkeit gelegentlicher Paarung der verhältnissmässig wenig zahlreichen sich gewöhnlich selbstbefruchtenden Zwitter zugeben wolle, doch für die Mehrzahl der Pflanzen die herrschende Vorstellung, dass ihre Blüthen von selbst oder durch Insekten oder Wind mit eigenem Blüthenstaube befruchtet würden, noch unwiderlegt sei*); mit Recht erklärten sie die für den Nachtheil enger Inzucht oder der Befruchtung mit eigenem Pollen sprechenden Erfahrungen als für die Begründung eines allgemeinen Naturgesetzes noch viel zu spärlich und forderten ausgedehntere experimentelle Beweise**); mit Recht endlich wiesen sie auf das nicht seltene Vorkommen sich unvermeidlich selbstbestäubender und sogar beständig geschlossen bleibender und doch volle Fruchtbarkeit zeigender Blüthen als auf noch nicht beseitigte Einwürfe gegen das von DARWIN vermuthete Naturgesetz hin.***)

Ein strenger Beweis dieses Gesetzes erscheint der Natur der Sache nach von vorn herein eben so unmöglich, als eine strenge Widerlegung desselben, da weder, falls es richtig ist, der Nachweis der Nothwendigkeit gelegentlicher Kreuzung jemals in Bezug auf alle zweigeschlechtigen Thier- und Pflanzenarten durchgeführt, noch, falls es unrichtig ist, irgend ein sich regelmässig selbst befruchtender Zwitter eine unbegrenzte Zahl von Generationen hindurch der Beobachtung unterzogen werden kann. Da aber das Gebiet von Thatsachen, welche unter dieses Gesetz fallen und an welchen sich die Stichhaltigkeit desselben im Einzelnen auf d'e Probe stellen lässt, unerschöpflich reich ist, so muss sich durch andauernd fortgesetzte, massenhafte Einzeluntersuchungen, falls es richtig ist, seine Wahrscheinlichkeit endlich bis zu einem an Gewissheit grenzenden Grade steigern, oder aber, falls es unrichtig ist, seine Unwahrscheinlichkeit immer auffallender hervortreten. Gerade hierdurch ist das KNIGHT-DARWIN'sche Gesetz geeignet, nach verschiedenen Richtungen hin andauernd zur Anstellung zahlreicher Untersuchungen bis dahin unbeachtet gelassener Erscheinungen anzuregen und so, selbst wenn dieselben schliesslich zu keiner ausnahmslosen Bestätigung führen sollten, in hohem Grade befruchtend und die Erkenntniss fördernd zu wirken.

DARWIN selbst ging auch in der Eröffnung dieser neuen Untersuchungsrichtungen mit unübertroffenen Arbeiten bahnbrechend voran. Schon wenige Jahre nach dem Erscheinen seiner »Entstehung der Arten« lieferte er durch ein bewundernswerthes Werk über die der Befruchtung der Insekten angepassten Blütheneinrichtungen der Orchideen†) den Beweis, dass er den KNIGHT'schen Satz keineswegs, ohne selbst in umfassende Einzeluntersuchungen eingegangen zu sein, als vermuthlich allgemeines Naturgesetz hingestellt habe. Denn er zeigte in diesem Werke, dass bei fast allen britischen und seiner Untersuchung zugänglich gewesenen ausländischen Orchideen die Blütheneinrichtungen mit erstaunlicher Vollkommenheit und bis in die

*) So TREVIRANUS Bot. Z. 1863. S. 2—6.

**) So CASPARY (Schriften der physik. ökon. Gesellschaft in Königsbg. 1865 S. 18 ff.).

***) So H. v. MOHL Bot. Z. 1863. Nr. 42. 43.

†) On the various contrivances by which british and foreign Orchids are fertilized by Insects. London 1862. DARWIN, Ueber die Einrichtungen zur Befruchtung britischer und ausländischer Orchideen durch Insekten, übersetzt von H. G. BRONN. Stuttgart 1862. (Schweizerbart.)

grössten Einzelheiten des Baues der Thätigkeit besuchender Insekten in der Weise angepasst seien, dass durch dieselben unfehlbar der Blütenstaub auf die Narben anderer Blüten übertragen werden müsse. Nur einige sich regelmässig selbstbefruchtende Arten machten von diesem allgemeinen Verhalten vorläufig unerklärte Ausnahmen; da aber auch bei diesen die Möglichkeit gelegentlicher Fremdbestäubung durch Insekten nicht ausgeschlossen war, so begründeten auch sie gegen den KNIGHT-DARWIN'schen Satz keinen Einwurf.

Indem nun dieses Werk, von dem Grundfehler der SPRENGEL'schen Blumen-theorie befreit und mit der ganzen Beobachtungs- und Gedankenschärfe eines DARWIN durchgeführt, ein Muster gründlicher Erklärung von Blütheneinrichtungen hinstellte, gab es zu einer auf SPRENGEL's Entdeckung basirenden weiteren Erforschung der Blütheneinrichtungen den mächtigsten Anstoss. Selbst TREVIRANUS' wohlbegründete Einwendung, dass bei den meisten Orchideen, auch bei einheimischen, die Wirkung besuchender Insekten nur indirect aus dem Baue der Blüten erschlossen, nicht direct beobachtet sei*), konnte diese Wirkung des DARWIN'schen Orchideenwerkes nicht beeinträchtigen; im Gegentheile musste sie die allgemeine Aufmerksamkeit nur noch mehr auf die thatsächlich die Orchideen befruchtenden Insekten lenken. In welchem Grade diese Aufmerksamkeit in der That den Orchideen zu Theil geworden ist, ergibt sich aus einem 7 Jahre später von DARWIN zu seinem Orchideenwerke gelieferten Nachtrage**), der für die meisten einheimischen Orchideen die inzwischen direct beobachteten Insektenbesuche nachweist.

Eine zweite Untersuchungsrichtung, welche von DARWIN in gleich meisterhafter Weise neu eröffnet wurde, ist die directe Ermittlung der verschiedenen Wirkung eigenen und fremden Pollens durch den Versuch. Wie oben erwähnt, hatte schon SPRENGEL an *Hemerocallis fulva* einen Selbstbestäubungsversuch angestellt und die Blüten dieser Pflanze als mit eigenem Pollen unfruchtbar (selbst-impotent) erkannt; andere Beispiele selbst-impotenter oder mit eigenem Pollen wenigstens in geringerem Grade als mit fremdem fruchtbarer Pflanzen hatten sich in den darauf folgenden Decennien bei künstlichen Befruchtungsversuchen verschiedener Botaniker, wie ebenfalls oben erwähnt, gelegentlich herausgestellt. DARWIN sammelte nicht nur diese zerstreut liegenden Thatsachen unter den Gesichtspunkt des von KNIGHT aufgestellten Satzes, der ihnen erst eine tiefere Bedeutung verlieh und vermehrte ihre Zahl durch eigene Beobachtungen, sondern ersann zugleich eine neue Untersuchungsmethode, welche die aus Selbstbefruchtung erhaltenen Nachkommen mit eigenem Pollen fruchtbarer Pflanzen in einen Kampf um das Dasein mit aus Fremdbestäubung hervorgegangenen Nachkommen derselben versetzte und so das Endergebniss stetiger Selbstbefruchtung unter den in der Natur stattfindenden Bedingungen zu ermitteln gestattete. Er befruchtete nemlich an zahlreichen mit eigenem Pollen fruchtbaren Pflanzen, von denen Insektenzutritt sorgfältig abgeschlossen war, einige Blüten mit eigenem Pollen, andere Blüten desselben Stocks mit Pollen einer benachbarten, unter denselben Lebensbedingungen aufgewachsenen Pflanze derselben Art, brachte die durch Selbstbestäubung und die durch Kreuzung erhaltenen Samen in demselben Gefässe auf feuchtem Sande zum Keimen, verpflanzte sie darauf paarweise auf entgegengesetzte Seiten desselben Topfes und beobachtete sodann, während alle erdenkbaren Vorsichtsmassregeln beobachtet wurden, um beide Parteien gleichmässig günstigen Bedingungen ausgesetzt zu halten, sorgfältig das Wachsthum der aus

*) TREVIRANUS, Bot. Z. 1863. S. 15.

**) Notes on the fertilization of Orchids by CH. DARWIN (Annals and Magazine of Natural History for Sept. 1869).

Kreuzung und der aus Selbstbefruchtung hervorgegangenen Pflanzen, die beim Heranwachsen um Bodennahrung und Licht mit einander zu kämpfen hatten, von der Keimung bis zur Reife. Derselbe Versuch wurde mit den von beiden Parteien erhaltenen Samen wiederum angestellt und von Generation zu Generation wiederholt. *)

In mehreren Fällen (*Ipomea purpurea*, *Mimulus luteus*) zeigten schon in der ersten Generation die aus Kreuzung erhaltenen Pflanzen eine entschiedene Ueberlegenheit über die aus Selbstbefruchtung hervorgegangenen, indem sie weit grösser wurden (im Verhältniss von 4:3 oder selbst 3:2), früher blühten und zahlreichere Samenkapseln trugen; in anderen Fällen trat ein solches Uebergewicht weniger deutlich oder gar nicht hervor; ein entgegengesetztes Verhalten aber, ein Uebergewicht aus Selbstbefruchtung hervorgegangener Nachkommen über durch Kreuzung erzielte, wurde in keinem einzigen Falle beobachtet.

Auch diese Untersuchungen DARWIN's ergaben also dem KNIGHT'schen Satze im Ganzen günstige Resultate; aber eine an Gewissheit grenzende Wahrscheinlichkeit lässt sich auch von dieser Seite her erst erreichen, wenn Untersuchungen dieser Art in ausgedehntestem Masse in Angriff genommen und viele Generationen hindurch andauernd fortgesetzt werden.

Eine dritte von DARWIN mit nicht minderem Geschick und Erfolg neu angebaute Untersuchungsrichtung, welche mit der eben besprochenen theilweise zusammenfällt, zugleich aber durch ihre Resultate der früher üblichen Vorstellung, dass Arten von Varietäten durchgreifend verschieden seien, den letzten Schein von Begründung entzieht und zugleich über die dunkle Frage der Bastardbildung einiges Licht verbreitet, ist die experimentelle Untersuchung der dimorphen und trimorphen Pflanzen.

Schon SPRENGEL (S. 103) hatte bei *Hottonia palustris* bemerkt: »Einige Pflanzen haben lauter solche Blumen, deren Staubgefässe innerhalb der Kronenröhre befindlich sind, deren Griffel aber aus derselben hervorragt, und andere lauter solche Blumen, deren Griffel kürzer ist, deren Staubgefässe aber länger sind, als die Kronenröhre. Ich glaube nicht, dass dieses etwas Zufälliges, sondern eine Einrichtung der Natur ist, obgleich ich nicht im Stande bin, die Absicht derselben anzuzeigen.« Später hatte man dieselbe Eigenthümlichkeit langgrifflicher und kurzgrifflicher Stöcke auch bei einzelnen anderen Pflanzenarten bemerkt und bei *Lythrum Salicaria* sogar dreierlei Stöcke, langgriffliche, mittelgriffliche und kurzgriffliche, vorgefunden, ohne jedoch etwas weiteres mit diesen Thatsachen anfangen zu können. DARWIN unterwarf nun die eigenthümlichen geschlechtlichen Verhältnisse dieser Pflanzen, die er dimorph und trimorph nannte, einer genaueren Betrachtung und zugleich ausgedehnten Kreuzungsversuchen, sowie Züchtungsversuchen der aus den verschiedenen Kreuzungen erhaltenen Nachkommen. Das Endresultat dieser seiner mit vollendeter Umsicht und Geduld durchgeführten Untersuchungen **) lässt sich in folgenden Sätzen zusammenfassen:

*) The variation of animals and plants under domestication 1868. Vol. II. Chap. 17. — Das Variiren der Thiere und Pflanzen im Zustande der Domestication. Aus dem Englischen übersetzt von J. VICTOR CARUS 2ter Band S. 170 u. ff.

**) »On the two forms or dimorphic condition in the species of *Primula*«. Journal of Proceed. of the Linnean Soc. Bot. vol. VI (1862) p. 77. »On *Linum*« ibid. vol. VII (1864) p. 69. »On *Lythrum Salicaria*« ibid. vol. VIII (1864) p. 169. »On the character and hybrid-like nature of the offspring from the illegitimate unions of dimorphic and trimorphic plants«. Ibid. vol. X. (1868) p. 393—437. Eine übersichtliche Zusammenstellung der Resultate dieser Arbeiten gibt DARWIN in der vierten Auflage des »Origin of species« p. 320—326 unter dem Titel »Reciprocal Dimorphism and Trimorphism« (in der dritten

Bei den dimorphen Pflanzen (*Primula*, *Pulmonaria*, *Linumarten* etc.) gibt es zweierlei ziemlich gleich häufige und meist nahe bei einander wachsende Pflanzenstöcke, die, bei übrigens völliger oder fast völliger Gleichheit, in der Ausbildung der beiderlei Geschlechtstheile in der Weise einander entgegengesetzt sind und in Wechselbeziehung zu einander stehen, dass in den Blüten der einen die Staubgefässe von den Griffeln, in denen der andern die Griffel von den Staubgefässen erheblich an Länge übertroffen werden, dass ferner bei jeder der beiden Formen die Staubgefässe in derselben Höhe stehen wie bei der anderen die Narben, die Narben in derselben Höhe, wie bei der anderen die Staubgefässe, dass endlich bei der langgriffligen Form die Narben von langen Papillen rauh, die Pollenkörner kleiner, bei der kurzgriffligen Form dagegen die Narben bei kurzen dichtstehenden Narbenpapillen glatt, die Pollenkörner grösser sind. Bei den trimorphen Pflanzen (*Lythrum Salicaria*) gibt es dreierlei Pflanzenstöcke, die einen mit langgriffligen, die andern mit mittelgriffligen, die dritten mit kurzgriffligen Blüten, jede Blütenform mit 2 Kreisen von Staubgefässen, die mit den Griffeln der beiden anderen Blütenformen in gleichen Höhen stehen, die im höchsten Kreise stehenden Staubgefässe mit den grössten, die im mittleren stehenden mit mittleren, die im tiefsten stehenden mit den kleinsten Pollenkörnern. *)

Insekten, welche Blüten verschiedener Stöcke abwechselnd in gleicher Weise besuchen, müssen daher, indem sie in allen mit gleichen Körperteilen gleich hochstehende Geschlechtstheile berühren, sowohl bei dimorphen als bei trimorphen Pflanzen Stöcke verschiedener Blütenformen in der Regel in der Weise mit einander kreuzen, dass sie auf die Narben jeder Blütenform Pollen von gleich hochstehenden Staubgefässen einer anderen Blütenform bringen. Diese in der Natur in der Regel stattfindenden Kreuzungen, bei denen zugleich die Grösse der Pollenkörner der Länge des von ihren Schläuchen zu durchlaufenden Weges entspricht, werden von DARWIN legitime, alle anderen illegitime genannt. Bei dimorphen Pflanzen sind also zwei Arten legitimer Kreuzung möglich und finden regelmässig in der Natur statt, die Befruchtung langgriffliger Blüten mit dem Pollen kurzgriffliger und die Befruchtung kurzgriffliger mit dem Pollen langgriffliger; ebenso sind bei ihnen zwei Arten illegitimer Kreuzung möglich, nemlich lang- mit lang- und kurz- mit kurzgrifflig. Bei trimorphen Pflanzen dagegen sind sechs Arten legitimer Kreuzungen möglich und finden regelmässig in der Natur statt, indem die Narben der langgriffligen Form mit Pollen aus dem höchsten Staubgefässkreis sowohl der mittel- als der kurzgriffligen und ebenso die Narben der mittel- und kurzgriffligen Form mit Pollen gleich hoher Staubgefässe jeder der beiden anderen Formen legitim befruchtet werden können; illegitimer Kreuzungen aber sind bei ihnen 12 verschiedene Arten möglich, indem jede der 3 Narbenarten sowohl mit beiden Arten von Pollen derselben Blütenform als mit je einer Art von Pollen jeder der beiden andern Blütenformen, also im Ganzen mit viererlei Pollen illegitim befruchtet werden kann. ($3 \cdot 4 = 12$). DARWIN fand nun, indem er bei dimorphen Pflanzen alle 4, bei trimorphen alle 18 möglichen Kreuzungsarten ausführte und die aus den erhaltenen Samenkörnern aufgehenden Pflänzchen grosszog und von neuem in verschiedener Weise kreuzte, dass nur die legitimen Kreuzungen, also die Vereinigungen von Geschlechtstheilen gleicher Höhe, volle Fruchtbarkeit und normale, völlig fruchtbare Nachkommen liefern, dass dagegen illegitime Kreuzungen alle Abstufungen vermindelter Fruchtbarkeit bis zu völliger Unfruchtbarkeit darbieten

Auflage von J. VICTOR CARUS S. 325—331): ebenso in „The variation of animals and plants under domestication“, chap. XIX.

*) Genauerer hierüber siehe bei *Lythrum Salicaria*.

und Nachkommen liefern, welche sich in jeder Hinsicht wie Bastarde verschiedener Arten verhalten.

Das Ergebniss dieser DARWIN'schen Untersuchungen war also dem KNIGHT'schen Satze ganz besonders günstig, indem es bewies, dass bei dimorphen und trimorphen Pflanzen nicht nur gelegentliche Kreuzung getrennter Blüthen, sondern sogar regelmässige Kreuzung getrennter Stöcke zur Erhaltung der Art durchaus erforderlich sei; gleichzeitig hob es die scharfe Grenzlinie zwischen Art und Varietät, welche man bis dahin in der mehr oder weniger ausgeprägten Unfruchtbarkeit der Bastarde bei Kreuzung von Arten zu besitzen geglaubt hatte, vollständig auf und zeigte überdiess durch die völlige Uebereinstimmung der aus illegitimen Kreuzungen dimorpher und trimorpher Arten hervorgegangenen Nachkommen mit Bastarden verschiedener Arten, dass auch die Unfruchtbarkeit der letzteren bei ihrer ersten geschlechtlichen Vereinigung und die Unfruchtbarkeit ihrer Bastarde nicht in einer Verschiedenheit ihres gesammten Baues, sondern ausschliesslich in einer Verschiedenheit der Wirkung ihrer geschlechtlichen Elemente zu suchen sei.

Die vollständigste Zusammenstellung aller bekannt gewordenen Thatsachen, welche für die Richtigkeit des KNIGHT'schen Satzes sprechen, hat DARWIN in seinem umfassenden Werke über das Variiren der Thiere und Pflanzen im Zustande der Domestication *) gegeben und dadurch noch nach mehreren anderen Richtungen hin zur Anstellung von Versuchen und zu aufmerksamer Beobachtung früher unbeachtet gelassener Erscheinungen angeregt; für die Erforschung der ursächlichen Bedingtheit der Blütenformen sind jedoch vor Allem die drei soeben bezeichneten, von DARWIN neu angebahnten Untersuchungsrichtungen wichtig geworden. Zahlreiche Forscher, unter welchen besonders FR. HILDEBRAND, FEDERICO DELPINO, mein Bruder FRITZ MÜLLER und SEVERIN AXELL hervorgehoben zu werden verdienen, sind auf diesen von DARWIN eröffneten Bahnen erfolgreich weiter vorgedrungen und haben nicht nur eine Masse neuer Thatsachen zu Tage gefördert, welche unter Voraussetzung der Richtigkeit des KNIGHT-DARWIN'schen Gesetzes eine Erklärung der Blütheneinrichtungen ermöglichen und daher zugleich selbst als Belege dieses Gesetzes dienen können**), sondern auch verschiedene neue allgemeine Gesichtspunkte eröffnet, welche wir zur Gewinnung eines Ueberblickes über den gegenwärtigen Stand der Fragen hier noch ins Auge zu fassen haben.

F. HILDEBRAND hat in zahlreichen fleissigen Arbeiten***) manche von SPRENGEL bereits eingehend untersuchte aber auf Selbstbestäubung gedeutete Blütheneinrichtung (*Aristolochia Clematidis*, *Tilia* etc.) als regelmässiger Fremdbestäubung unterliegend nachgewiesen, von zahlreichen von SPRENGEL noch nicht untersuchten Blütenformen gezeigt, dass bei ihnen bei eintretendem Insektenbesuche ebenfalls Fremdbestäubung erfolgen müsse und die von ihm erörterten Blütheneinrichtungen in der Regel durch Abbildungen erläutert; er hat den Dimorphismus und Trimorphismus bei zahlreichen weiteren Pflanzen nachgewiesen, die von DARWIN an dimorphen und trimorphen Pflanzen angestellten Kreuzungsversuche an *Primula Sinensis*, *Pulmonaria officinalis* und verschiedenen *Oxalis*arten fortgesetzt und ihnen Selbstbestäubungsversuche hinzugefügt, welche im Ganzen noch grössere Unfruchtbarkeit als die illegitimen Kreuzungen ergaben, er hat durch seine Befruchtungsver-

*) Variation of animals and plants under domestication 1868. Chap. 15, 16 und besonders 17.

**) Auf diese Thatsachen soll im Verlaufe dieses Buches bei den einzelnen Pflanzengattungen hingewiesen werden.

***) Siehe Anm. 5.

suche an *Corydalis cava* nachgewiesen, dass bei dieser sich unausbleiblich regelmässig selbstbestäubenden Art die Sichselbstbestäubung*) völlig wirkungslos bleibt, selbst Kreuzung verschiedener Blüten desselben Stockes nur sehr geringe Fruchtbarkeit ergibt, nur Kreuzung getrennter Stöcke von vollkommener Fruchtbarkeit begleitet ist und dadurch einen gewichtigen Einwand gegen das KNIGHT-DARWIN'sche Gesetz entkräftet; er hat endlich in seiner »Geschlechtervertheilung bei den Pflanzen« (1867) allgemein in Bezug auf die Abtheilung der Phanerogamen nachzuweisen versucht, dass durch den Bau der Blüten ausnahmslos Kreuzung getrennter Individuen unausbleiblich, überwiegend wahrscheinlich oder wenigstens möglich gemacht sei und sämtliche Blütheneinrichtungen der Phanerogamen nach dem Grade der Verhinderung der Selbstbestäubung in folgender Weise übersichtlich geordnet:

A. Männliche und weibliche Organe getrennt, in verschiedenen Blüten (Diklinie).

Fremdbestäubung nothwendig, durch Insekten und Wind bewerkstelligt. *Cannabis*.

B. Männliche und weibliche Organe zusammen in einer und derselben Blüthe (Monoklinie).

1. Beide Geschlechter nach einander entwickelt (Dichogamie).

a) Die männlichen vor den weiblichen**) *Geranium pratense*.

b) Die weiblichen vor den männlichen***) *Luzula pilosa*.

Selbstbestäubung in der Natur verhindert, Fremdbestäubung durch Insekten bewerkstelligt.

2. Beide Geschlechter zugleich entwickelt (Homogamie).

a) Blüten sich öffnend (flores chasmogami Axell).

I. Antheren von der Narbe entfernt.

α. Griffellänge an den verschiedenen Stöcken derselben Art verschieden (Heterostylie Hild., Dimorphismus und Trimorphismus DARWIN).

Selbstbestäubung zwar nicht verhindert, aber entweder von gar keinem (*Pulmonaria* off.) oder nur geringem Erfolge (*Primula sinensis*).

β. Griffellänge in allen Blüten gleich (Homostylie).

⁰) Geschlechtsorgane während der Blüthezeit in ihrer gegenseitigen Lage sich ändernd.

Selbstbestäubung vermieden, Fremdbestäubung durch Insekten begünstigt. *Anoda hastata*.

⁰⁰) Geschlechtsorgane während der Blüthezeit in unveränderter Lage.

†) Insektenhülle zur Bestäubung nöthig.

Zum Theil Selbstbestäubung unmöglich, Fremdbestäubung nöthig: Orchideen.

Zum Theil Selbstbestäubung möglich, aber nicht nothwendig; Fremdbestäubung wahrscheinlicher: *Asclepiadeen*.

††) Insektenhülle zur Bestäubung nicht nöthig.

Selbstbestäubung möglich, aber auch Fremdbestäubung durch Insekten vollzogen.

*) Ich gebrauche, HILDEBRAND folgend, in allen Fällen, in denen ohne äussere Vermittlung Blütenstaub auf die Narbe derselben Blüthe gelangt, den Ausdruck »Sichselbstbestäubung«, in denjenigen Fällen dagegen, in welchen durch besuchende Insekten oder andere Vermittler (z. B. durch Menschenhand) Blütenstaub auf die Narbe derselben Blüthe gebracht wird, den Ausdruck »Selbstbestäubung«. Wenn der auf die Narbe gebrachte Blütenstaub zur Fruchtbildung führt, so wird die Sichselbstbestäubung zur Sichselbstbefruchtung und die Selbstbestäubung zur Selbstbefruchtung.

**) SPRENGEL nennt diese Art der Dichogamie männlich weibliche (dichogamia androgyna), HILDEBRAND protandrische, DELPINO proterandrische.

***) SPRENGEL nennt diese Art der Dichogamie weiblich männliche (D. gynandra), HILDEBRAND protogynische, DELPINO proterogynische. Letzterer unterscheidet zwei Arten derselben, nemlich proterogynia brachybiostigmatica, Proterogynie mit kurzlebigen Narben, wenn die Narben verblühen, ehe die Staubgefässe reifen, und pr. macrobiostigmatica, Pr. mit langlebigen Narben, wenn die Narben bis zur Reife der Staubgefässe empfängnissfähig bleiben, in welchem Falle natürlich Selbstbestäubung möglich ist.

II. Antheren der Narbe anliegend, Selbstbestäubung unvermeidlich,

* es erfolgt keine Fruchtbildung ohne Fremdbestäubung, durch Insekten vollzogen: *Corydalis cava*;

** es erfolgt Fruchtbildung, aber Fremdbestäubung durch Insekten nicht ausgeschlossen.

b) Blüthen sich nie öffnend (flores cleistogami KUHN).

Es erfolgt nur Selbstbefruchtung, jede Fremdbestäubung ausgeschlossen; aber diese Pflanzen haben alle noch andere sich öffnende, der Fremdbestäubung ausgesetzte Blüthen: *Oxalis acetosella*.

Obgleich sich die in Bezug auf Möglichkeit von Selbst- und Fremdbestäubung hier gemachten Bemerkungen später als keineswegs durchaus zutreffend herausgestellt haben, und obgleich die hier in Gegensatz zu einander gestellten Abtheilungen, wie HILDEBRAND selbst gebührend hervorhebt, in der Natur durch mannichfache Zwischenstufen in einander übergehen, so bleibt doch die HILDEBRAND'sche Eintheilung, indem sie, in sich unantastbar, mit ihrer logischen Gliederung in Satz und Gegensatz das Gebiet der Möglichkeit umfasst, als künstliches Fachwerk zur Uebersicht der einzelnen Fälle sehr wohl brauchbar.

DELPINO*) hat den Bestäubungsmechanismus sehr zahlreicher, den verschiedensten Pflanzenfamilien angehöriger Blüthenformen als ausschliesslich der Fremdbestäubung dienend dargestellt und durch bewundernswerthe Anschaulichkeit der Beschreibungen meistens sogar Abbildungen entbehrlieh zu machen gewusst; er hat in vielen Fällen Befruchter direct beobachtet, ihre Familien- oder Gattungs-, in vereinzelter Fällen auch ihre Artnamen mitgetheilt; er hat gezeigt, dass ausser dem Winde auch das Wasser, ausser den Insekten auch Schnecken und honigsaugende Vögel als Uebertrager des Blütenstaubes eine Rolle spielen; er hat die mannichfachen Blüthenformen als durch die besondere Art der Uebertrager bedingt treffend charakterisirt; er hat bei verschiedenen Pflanzenfamilien (Marsgraviaceen, Marantaceen, Artemisiaceen) die allmählichen Abstufungen der Anpassung an bestimmte Vermittler der Fremdbestäubung zur Ermittlung des verwandtschaftlichen Zusammenhanges der Familienglieder mit Geschick zu benutzen versucht; er hat den für die Pflanzengeographie äusserst wichtigen Nachweis zu liefern versucht, dass für zahlreiche Pflanzenarten der Verbreitungsbezirk in erster Linie durch das Vorkommen derjenigen Thierformen bedingt sei, denen sich die Blüthen als Vermittlern ihrer Fremdbestäubung angepasst haben; er ist endlich, indem er die Verschiedenheit der Transportmittel des Blütenstaubes als obersten Eintheilungsgrund wählt und die in Bezug auf Cryptogamen noch fast gänzlich fehlende directe Beobachtung der Fremdbestäubung in genialer Weise mit vorläufiger Vermuthung vorausgreift, zu folgender das ganze Pflanzenreich umfassenden Eintheilung der Blütheneinrichtungen**) gelangt, die auch nach seiner Ansicht ausnahmslos Kreuzung getrennter Individuen unausbleiblich, überwiegend wahrscheinlich oder wenigstens möglich machen.

I. Pflanzen mit selbstbeweglichen Befruchtungskörpern (Zoogamiae).

Fucaceen, Characeen, Protonemeen (Laub- und Lebermoose) und Proembryonaten (Farne, Schachtelhalme, Wurzelfrüchtler und Bärlappe), deren Antherozoiden sich, den Spermatozoiden der Thiere entsprechend, aus eigener Kraft bewegen. Ihnen schliessen sich die Diatomeen und Conjugaten an, bei denen die ganzen sich paarenden Individuen selbstbeweglich sind.

*) Siehe Anm. 6.

**) Siehe Ult. oss. Parte II. fascic. I. Milano 1870.

II. Pflanzen mit der Uebertragung durch eine äussere Vermittlung bedürftigen Befruchtungskörpern (Diamesogamae).

- A. Durch Vermittlung des Wassers befruchtete Pflanzen. (Wasserblüthige, Hydrophilae.)
- B. Durch Vermittlung des Windes befruchtete. (Windblüthige, Anemophilae.)
- C. Durch Vermittlung kleiner Thiere befruchtete. (Thierblüthige, Zoidiophilae.)

A. Die Abtheilung der Wasserblüthigen (Hydrophilae)

theilt DELPINO in:

1. Der Befruchtung unter Wasser angepasste. Diesen ist dünne Fadenform der Narben oder des Pollens oder beider und überschwengliche Pollenmenge vom spez. Gewichte des Wassers eigenthümlich und zum Zustandekommen der Kreuzung getrennter Stöcke unentbehrlich (Posidonia, Cymodocea, Zostera, Ceratophyllum — Florideen).

2. Der Befruchtung an der Oberfläche des Wassers angepasste; ihr Pollen ist spez. leichter als Wasser oder sitzt auf einem schwimmenden Träger; die Stiele der weiblichen Blüthen verlängern sich, bisweilen durch schraubenförmige Windung begünstigt, bis zur Oberfläche des Wassers (Ruppia, Vallisneria).

B. Die Abtheilung der Windblüthigen (Anemophilae),

welche als gemeinsame positive Eigenthümlichkeit nur die glatte, leicht ausstreubare Beschaffenheit des Pollens, als gemeinsame negative die Abwesenheit buntgefärbter Blüthenhüllen, des Wohlgeruchs und des Honigs darbieten, zerfällt nach den Blüthen-einrichtungen in die beiden Hauptzweige des Phanerogamenstammes, Gymnospermen und Angiospermen.

1. Die ausnahmslos windblüthigen Gymnospermen sind durch den Mangel einer Narbe ausgezeichnet.

2. Die Windblüthigen unter den Angiospermen haben dagegen meist enorm entwickelte Narben, die als lange Schwänze, Pinsel, Blätter oder Scheiben frei hervorragen; ihre männlichen Blüthen sind in den wenigsten Fällen unbeweglich; meist können sie vom Winde geschüttelt werden, indem entweder die Achsen der männlichen Blüthenstände oder die Stiele der männlichen Blüthen oder die Staubfäden selbst lang und schlaff frei herabhängen; in einigen Fällen schleudern die beim Aufblühen elastisch losschnellenden Staubgefässe ihren ganzen Blüthenstaub in die Luft. Danach lassen sich in den Blütheneinrichtungen der windblüthigen Angiospermen folgende fünf Grundformen unterscheiden:

a) Kätzchenform (typus amentiflorus) mit beweglichen Achsen der männlichen Blüthenstände. Corylus, Betula etc.

b) Form mit hangenden Blüthen (t. penduliflorus). Negundo fraxinifolium, Rumex.

c) Form mit langen Staubfäden (t. longistamineus). Dahin die zahlreichsten Windblüthen, z. B. fast alle Gramineen, Cyperaceen, Juncaceen, Cannabis, Humulus, Empetrum, Mercurialis, Ricinus, Plantago, Littorella, Callitriche, Myriophyllum, Hippuris, die windblüthigen Thalictrumarten u. a.

d) Losschnellende Form (t. explodens) Urtica, Parietaria, Morus.

e) Form mit unbeweglichen Blüthen (t. immotiflorus). Dahin viele

* Palmen, Potamogeton, Triglochin, Sparganium, Typha.

Bis hierher hat DELPINO seine das ganze Pflanzenreich umfassende, auf die Verschiedenheit der Transportmittel des männlichen Befruchtungsstoffes gegründete Eintheilung der Blütheneinrichtungen im ersten Hefte des zweiten Theils seiner *Ulteriori osservazioni* mitgetheilt und diejenigen Umstände, welche in den einzelnen Abtheilungen seiner Eintheilung Selbstbestäubung verhindern (Getrenntheit der Geschlechter und Dichogamie), jedesmal ausdrücklich hervorgehoben; die Durchführung dieser Eintheilung auf die *Zoidiophilae* wird im zweiten Hefte folgen. Inzwischen hat mir DELPINO die von ihm unterschiedenen Abtheilungen der durch kleine Thiere befruchteten Pflanzen zur Benutzung für das vorliegende Werk brieflich mitgetheilt, so dass ich in den Stand gesetzt bin, unter gleichzeitiger Benutzung in seinen Schriften zerstreuter Bemerkungen die DELPINO'sche Eintheilung der Blütheneinrichtungen vorläufig in folgender Weise zu Ende zu führen.

Die *Plantae zoidiophilae*, welche sich allgemein durch Farbe oder Geruch und durch ihren Befruchtern dargebotene Nahrung auszeichnen, zerfallen nach DELPINO in.

I. *Ornithophilae*, Vogelblüthige d. h. Pflanzen, deren Blüthen der Befruchtung durch Honig saugende und kleine Insekten fangende Vögel (*Trochilus*, *Nectarinia* u. a.) angepasst sind. Diese bieten mehrere Grundformen dar, sind jedoch begreiflicher Weise noch am wenigsten genau in Bezug auf Anpassungen an ihre Besucher untersucht. Was über sie bekannt ist, gründet sich grossentheils auf Berichte von Reisenden, welchen der leitende Gesichtspunkt der vorliegenden Untersuchungen fremd war. Viele sind durch grosse Blüthen mit brennenden, besonders häufig scharlachrothen Farben, sackartige Gestalt, wagerechte Stellung und massenhafte Honigabsonderung ausgezeichnet.

II. *Entomophilae*, Insektenblüthige d. h. Pflanzen, deren Blüthen der Befruchtung durch Insekten angepasst sind. Hierhin gehören sämtliche in Deutschland einheimische Pflanzen, deren Blüthen bunte Blätter oder Geruch oder beides besitzen, also sämtliche einheimische »Blumen«.

III. *Malacophilae*, Schneckenblüthige d. h. Pflanzen, welche der Befruchtung durch Schnecken angepasst sind. (Diese wurden bis jetzt nur von DELPINO beobachtet!) Die Blüthen sind so dicht zusammengedrängt, dass darüber hingleitende Schnecken Blüthenstaub und Narbe berühren müssen. Gegen die verheerenden Wirkungen dieser gefrässigen Gäste sollen sie entweder durch Absonderung einer ätzenden Flüssigkeit, welche die Schnecken tödtet (*Alocasia odora*) oder durch Umwandlung des Perigons in dickfleischiges essbares Gewebe, mit dessen Verzehrerung sich dann die Schnecken begnügen (*Rhodea japonica*), geschützt sein.

In seiner weiteren Eintheilung der Insektenblüthigen lässt DELPINO alle diejenigen Pflanzen unberücksichtigt, welche von Insekten verschiedener Ordnungen zugleich befruchtet werden, und beschränkt sich auf die allgemeine Charakteristik derjenigen Blumenformen, welche nach seiner Ansicht ganz bestimmten Insektenformen angepasst sind. Als solche unterscheidet er:

1) *Melittophilae*, der Befruchtung durch (grössere) Bienen angepasste Pflanzen, Tageblumen mit auch dem Menschen angenehmen Farben und Gerüchen, theils mit versteckt liegendem Honig (*Salvia pratensis*), theils honiglos und dann mit eingeschlossenem, nur bei bestimmter Behandlung zum Vorschein kommendem Blüthenstaub (*Genista tinctoria*).*)

*) Die mit * bezeichneten Beispiele auf dieser und folgender Seite habe ich nach eigener Auswahl den DELPINO'schen Abtheilungen hinzugefügt.

2) *Micromelittophilae*, der Befruchtung durch kleine Bienen (und die mannichfachsten anderen kleinen Insekten) angepasste Pflanzen, deren Blüthen auf ihre Besucher einen unbegreiflichen Reiz ausüben, in weit höherem Grade als bei irgend welcher anderen Pflanze (*Herminium Monorchis*?) *)

3) *Myiophilae*, der Befruchtung durch die mannichfachsten Dipteren angepasste Pflanzen. Ihre Blüthen haben meist trübe (gelbliche, weinrothe, gesprenkelte) Farben, meist einen den Menschen ebensowohl als den Bienen widrigen Geruch, ganz flach liegenden Honig oder nur Blüthenstaub als Lockspeise (*Evonymus*).

4) *Micromyiophilae*, der Befruchtung durch winzige Dipteren angepasste Pflanzen. Die Blüthe oder der Blüthenstand bildet eine geschlossene Kammer mit engem Eingang, oft ein vorübergehendes Gefängniss der Befruchter, mit nur äusserst flach adhärirender Honigschicht, oder auch ohne Honig, dann aber mit reichlichem Blüthenstaube (*Aristolochia Clematidis*, *Arum*).

5) *Sapromyiophilae*, der Befruchtung durch Aas- und Kothfliegen angepasste Pflanzen; Blüthen durch Aasgeruch ausgezeichnet, übrigens die Eigenthümlichkeiten der *Myiophilae* darbietend (*Stapelia*, *Rafflesia*).

6) *Cantharophilae*, der Befruchtung durch Käfer angepasste Pflanzen, mit grossen, ein bequemes Obdach darbietenden Tagblumen von auffallenden Farben, welche eine überschwengliche Menge von Blüthenstaub, daneben oft ziemlich offen liegenden Honig darbieten (*Magnolia*).

7) *Psychophilae*, der Befruchtung durch Tagfalter angepasste Pflanzen, mit Tagblumen von lebhaften Farben, welche den Honig im Grunde einer sehr engen Röhre bergen (*Dianthus* *).

8) *Sphingophilae*, der Befruchtung durch Schwärmer (*Sphinxes*) und Eulen angepasste Pflanzen, mit Nachtblumen von hellen Farben, kräftigem Wohlgeruch, welche den Honig im Grunde sehr langer Blumenröhren oder Sporne bergen (*Lonicera Caprifolium* *, *Platanthera* *).

Mein Bruder FRITZ MÜLLER hat in allen drei von DARWIN angebahnten Richtungen an südbrasilianischen Pflanzen zahlreiche interessante Beobachtungen gemacht, welche theils in der Jena'schen Zeitschrift und in der bot. Zeitung, theils in DARWIN'S »Variation of animals etc.« mitgetheilt sind, theils in vorliegendem Buche zum ersten Male veröffentlicht werden **); er hat bei verschiedenen Orchideen gefunden, dass sie nicht nur mit eigenem Pollen unfruchtbar sind, sondern dass sogar Blüthenstaub und Narbe derselben Blüthe wie tödtliches Gift aufeinander wirken; er hat bei verschiedenen Blüthen (*Chamissoa*, *Epidendrum*) die noch im Werden begriffene Ausprägung gewisser Einrichtungen aufgefunden und insbesondere bei *Faramea* und *Posoqueria* den bestimmten Nachweis geliefert, dass gewisse den Pflanzen unter den gegebenen Lebensbedingungen vortheilhafte Eigenthümlichkeiten noch keineswegs zu vollkommener Ausprägung gelangt sind, ein Nachweis, der als schlagende Widerlegung teleologischer Auffassung besondere Beachtung verdient; seine umfassenden Beobachtungen an brasilianischen Orchideen wird er hoffentlich recht bald in einem besonderen Werke zur allgemeinen Kenntniss bringen.

SEVERIN AXELL hat im Jahre 1869 ein Buch über die Blütheneinrichtungen der Phanerogamen ***), herausgegeben, welches ausser einer einfachen und klaren geschichtlichen Uebersicht über die Entwicklung der Kenntniss von der Geschlechtlichkeit der Pflanzen †) und ausser einigen neuen Untersuchungen von Blütheneinrich-

*) Siehe S. 15 Anm.

**) Siehe Anm. 7.

***) Siehe Anm. 8.

†) Siehe Anm. 1.

tungen und Versuchen über Fruchtbarkeit von Pflanzen durch Sichselbstbestäubung namentlich dadurch bemerkenswerth ist, dass es die hie und da herrschend gewordene Gesamtauffassung der Bedeutung der Fremdbestäubung einer gewissen Einseitigkeit entkleidet hat, ausserdem durch den Versuch, die gesammten Blütheneinrichtungen der Phanerogamen nach der Stufenfolge ihrer natürlichen Entwicklung vom Unvollkommenen zum Vollkommenen in eine Reihe zu ordnen.

Da der erste Anstoss zu den neueren Blütenuntersuchungen durch die von DARWIN ausgesprochene Vermuthung eines allgemeinen Naturgesetzes gegeben wurde, nach welchem kein organisches Wesen eine unbegrenzte Zahl von Generationen hindurch sich selbst befruchtet, oder nach welchem, wie DARWIN sich bildlich ausdrückt, die Natur beständige Selbstbefruchtung verabscheut, so war es natürlich, dass von denjenigen Forschern, welche auf den von DARWIN gebahnten Wegen weiter fortschritten, der Fremdbestäubung günstige und Selbstbestäubung verhindernde Blütheneinrichtungen, als Bestätigungen des vermutheten Gesetzes, zunächst hauptsächlich ins Auge gefasst wurden; darüber wurde aber die Betrachtung der sich häufig oder regelmässig selbstbefruchtenden Blüten vernachlässigt, oder wenn solche sich ungesucht der Beobachtung aufdrängten, so wurden sie als vereinzelte Ausnahmen und Selbstbefruchtung trotzdem als allgemein den Pflanzen direct nachtheilig betrachtet. So sagt HILDEBRAND 1867 (Geschl. S. 5.): »Bei den meisten Pflanzen ist Selbstbefruchtung durch besondere Einrichtungen vermieden, sogar unmöglich oder doch unvortheilhaft« und sucht noch 1869 »das Gesetz der vermiedenen Selbstbefruchtung« zu beweisen und *Calceolaria pinnata* und *Morina elegans*, bei denen er regelmässige Selbstbestäubung bei ausbleibendem Insektenbesuche unausbleiblich fand, als vereinzelte Ausnahmen hinzustellen. Ebenso spricht sich in DELPINO's Schriften bis 1869 an vielen Stellen ganz unzweideutig die Vorstellung aus, dass die Natur Selbstbestäubung überhaupt verabscheue*), während DARWIN nur von einem Abscheu der Natur vor stetiger Selbstbefruchtung gesprochen hatte. Diese von HILDEBRAND und DELPINO vertretene Vorstellung nun weist AXELL mit Recht als unbegründet zurück, indem er ihr die Thatfachen gegenüberstellt, dass bei vielen Blüten bei ausbleibendem Insektenbesuche Sichselbstbestäubung unausbleiblich erfolgt und, wie für manche Fälle, namentlich von AXELL selbst, durch Versuche festgestellt ist, auch zur Bildung guter Samenkörner führt, dass ferner viele Wasserpflanzen, die sich bei normalem Wasserstande an der Oberfläche des Wassers der Fremdbestäubung durch Wind oder Insekten öffnen, bei abnorm hohem Wasserstande unter Wasser geschlossen bleibend sich selbst befruchten und die Erhaltung der Art sichernde Samen erzeugen, dass endlich auch viele Landpflanzen mit unregelmässigen, die Selbstbestäubung unmöglich machenden Blüten statt dieser oder neben diesen gelegentlich geschlossen bleibende Blüten von vereinfachtem Baue (flores cleistogami KUHN) hervorbringen, die dann regelmässig durch Sichselbstbestäubung fruchtbar sind. Das Vorkommen kleistogamischer Blüten sei theils nachweislich (z. B. bei *Lamium amplexicaule*) durch zu niedere Temperatur bedingt, welche das mit Wärmeverlust verbundene und daher erhöhte Temperatur erfordernde offene Blüten verhindere, theils vermuthlich durch das Fehlen der unter normalen Verhältnissen die Fremdbestäubung vermittelnden Insekten.

Durch diese Erörterung hat AXELL nicht nur die in HILDEBRAND's und DELPINO's früheren Schriften sich unzweideutig aussprechende Vorstellung, dass Fremd-

*) So z. B. Altri app. p. 55. »L'antipatia che ha la natura per le nozze consanguinee« 1869.

bestäubung für die Pflanzen ein Vortheil, Selbstbestäubung ein Nachtheil sei, dahin berichtet, dass Fremdbestäubung besser ist als Selbstbestäubung, Fortpflanzung durch Selbstbestäubung aber immer noch unendlich besser als gar keine Bestäubung und völlige Unfruchtbarkeit, sondern zugleich durch Erklärung der kleistogamischen Blüten einen, namentlich von H. v. MOHL *) betonten gewichtigen Einwand gegen die Richtigkeit des KNIGHT-DARWIN'schen Gesetzes entkräftet.

Seinen Versuch, die gesammten Blütheneinrichtungen der Phanerogamen nach der Stufenfolge ihrer natürlichen Entwicklung vom Unvollkommenen zum Vollkommenen in eine Reihe zu ordnen, gründet AXELL auf die beiden von ihm als Axiome hingestellten Sätze: 1) Die Natur strebt die Individuenzahl jeder Art so sehr als möglich zu vermehren und 2) sie sucht möglichst grosse Resultate mit möglichst einfachen Mitteln zu erreichen. Hätte AXELL, anstatt auf dem die Natur personificirenden teleologischen Standpunkte zu verharren, sich zu der von DARWIN begründeten objectiven Naturanschauung erhoben, so hätte er diese beiden Sätze etwa so fassen können: 1) Jede Thier- und Pflanzenart hat, unter übrigens gleichen Umständen, um so mehr Aussicht, im Kampfe um das Dasein erhalten zu bleiben, je zahlreichere Nachkommen sie hinterlässt; 2) jedes Individuum vermag sich, unter übrigens gleichen Umständen, im Kampfe um das Dasein um so leichter zu erhalten, je einfacher seine Bedürfnisse sind; er hätte dann nicht nöthig gehabt, diese Sätze als Axiome hinstellen, da sie sich als unmittelbare Consequenzen der Selectionstheorie ergeben. Von diesen beiden Sätzen ausgehend erblickt nun AXELL eine Vervollkommnung der Blütheneinrichtung in jeder Ersparung von Material, Raum und Zeit und betrachtet demgemäss als die ursprünglichste und unvollkommenste Form phanerogamischer Blütheneinrichtung die der Windblüthen, da dieselbe eine kolossale Verschwendung von Blütenstaub erheischt, welche bei Anpassung an Befruchtung durch Insekten entbehrlich wird. Sowohl innerhalb der Abtheilung der Windblüthen als der Insektenblüthen erblickt dann AXELL einen weiteren Fortschritt in dem Uebergang von diöcischer zu monöcischer und monoklinischer Blütheneinrichtung, da in dieser Richtung sowohl eine stufenweise Ersparung von Material (Blüthenhülle, Pollen) als eine stufenweise Sicherung der geschlechtlichen Fortpflanzung sich erkennen lässt. Innerhalb der monoklinischen Insektenblüthen erkennt AXELL einen stufenweisen Fortschritt von den Dichogamen zu den Herkogamen (Blüthen, bei denen Selbstbefruchtung durch die gegenseitige Lage der Blüthenheile verhindert ist), von diesen zu den Heterostylen (dimorphen und trimorphen), endlich zu den Homostylen mit unregelmässiger und zu denen mit regelmässiger Blütenform.

Den diklinischen Insektenblüthen sollen nemlich, nach AXELL, die dichogamischen **) insofern am nächsten stehen, als bei diesen wie bei jenen zwei Insektenbesuche zu jeder Befruchtung nothwendig seien und viele Insektenbesuche, welche nacheinander in Blüten desselben Entwicklungszustandes ausgeführt werden, für die Pflanze nutzlos bleiben können. Unter den homogamen Insektenblüthen theilen mit den Dichogamen nach AXELL's Ansicht die Herkogamen den Nachtheil, sich nicht im Nothfalle selbst befruchten zu können; sie stehen aber insofern eine Stufe höher, als

*) Bot. Z. 1863. Nr. 42. 43.

**) AXELL lässt sich von der ganz unbegründeten Voraussetzung, dass allgemein die Blkr. verwelke und die Honigabsonderung aufhöre, sobald Pollen auf die Narbe gelangt sei, zu der ebenso unrichtigen Schlussfolgerung verleiten, dass bei Insektenblüthen nur proterandrische Dichogamie möglich sei; diese Schlussfolgerung veranlasst ihn dann weiter, die Richtigkeit der zahlreichen, seiner Ansicht entgegenstehenden Beobachtungen in Zweifel zu ziehen.

jede Befruchtung nur einen einzigen Insektenbesuch erfordert. Das letztere ist auch bei den Heterostylen der Fall, die nach AXELL insofern wieder eine Stufe höher stehen, als bei ihnen Sichselbstbefruchtung zwar erschwert, doch nicht unmöglich gemacht ist. Unter den Homostylen endlich, bei denen die Möglichkeit der Selbstbestäubung unbehindert ist, stehen diejenigen mit regelmässigen Blumen, indem sie mannichfacheren Insektenbesuch gestatten, nach AXELL eine Stufe höher als diejenigen mit unregelmässigen Blumen. AXELL gelangt hiernach zu folgender Entwicklungsreihe:

- A. Blüten, welche durch Vermittlung eines äusseren Uebertragers befruchtet werden (Flores chasmogami).
 - I. Windblüthen: a) diöcische, b) monöcische, c) dichogamische (proterogyne), d) homogamische.
 - II. Insektenblüthen
 - a. Selbstbestäubung verhindert
 - 1. durch Diklinie
 - 2. durch Dichogamie
 - 3. durch Herkogamie
 - b. Selbstbestäubung nicht verhindert
 - 1. Heterostylie
 - 2. Homostylie
- } 2 Insektenbesuche zu jeder Befruchtung nöthig;
 } Nur 1 Insektenbesuch zu jeder Befruchtung nöthig.

- B. Blüten, die sich ohne Vermittlung eines äusseren Uebertragers befruchten (Flores cleistogami).

»Wir sehen also,« so schliesst AXELL sein Werk, »dass die Entwicklung der Einrichtungen für die Vereinigung der Geschlechter bei den phanerogamischen Pflanzen in derselben Richtung fortgeschritten ist.«

B. Bezeichnung der vorliegenden Aufgabe.

Ueberblicken wir die im Vorhergehenden bezeichneten Untersuchungsrichtungen, um uns darüber klar zu werden, welcher Weg zur Erforschung der ursächlichen Bedingtheit der Blumenformen am zweckmässigsten einzuschlagen ist, so ergibt sich, dass theils nacheinander, theils nebeneinander zwei verschiedene Ziele verfolgt worden sind, die zwar im engsten Zusammenhange miteinander stehen und innerhalb gewisser Grenzen sich gegenseitig bedingen, die aber doch nicht ohne Nachtheil für das Endergebniss der Untersuchung als identisch zusammengefasst werden können, nemlich 1) die Erklärung der Blütheneinrichtungen, 2) der Beweis des KNIGHT-DARWIN'schen Gesetzes.

SPRENGEL fasste ausschliesslich die Erklärung der Blütheneigenthümlichkeiten auf gewissen Voraussetzungen, die eben durch die ausnahmslose Möglichkeit solcher Erklärung ihre Begründung finden sollten, als Ziel seiner Blumenuntersuchungen ins Auge, und zwar, soweit es bei seiner teleologischen Anschauungsweise und ohne Kenntniss oder vorläufige Annahme des Vortheils der Fremdbestäubung möglich war, mit glücklichstem Erfolg. DARWIN beseitigte beide Mängel der SPRENGEL'schen Blumentheorie, indem er nicht nur der inzwischen allmählich gänzlich umgestalteten Anschauungsweise durch seine Selectionstheorie einen endgültigen Ausdruck gab, sondern auch die bestimmte Annahme einer vortheilhaften Wirkung der Fremdbestäubung machte und zu begründen begann. Aber er begnügte sich nicht mit der Annahme, welche zur Erklärung der Blütheneinrichtungen vorläufig vollständig aus-

gereicht hätte, dass nemlich Fremdbestäubung eine kräftigere Nachkommenschaft ergebe als Selbstbestäubung, sondern stellte den viel umfassenderen, ganz allgemeinen Satz auf: »Kein organisches Wesen befruchtet sich eine unbegrenzte Zahl von Generationen hindurch selbst, sondern für jedes ist gelegentliche Kreuzung mit anderen Individuen unerlässliche Bedingung dauernder Erhaltung«, und hatte bei seinen umfassenden und eingehenden Untersuchungen der Blütheneinrichtungen der Orchideen die Begründung dieses Satzes als hauptsächlichstes Ziel im Auge. *)

Dasselbe Ziel verfolgten ebenso bestimmt mit ihren zahlreichen Blütenuntersuchungen HILDEBRAND und DELPINO, wenn sie es auch mit anderen Worten bezeichnen. **) Alle drei suchten dann wieder unter der Voraussetzung der Richtigkeit jenes allgemeinen Satzes die Blütheneinrichtungen zu erklären. Hätten sich alle Blütheneinrichtungen ohne Ausnahme als nothwendig gelegentlicher Fremdbestäubung unterliegend erweisen lassen, so würde damit allerdings die Begründung jenes Satzes und damit in gleichem Schritte die Grundlage der ganzen Blütenerklärung im höchsten Grade an Sicherheit zugenommen haben; thatsächlich stellten sich aber, während einerseits immer zahlreichere Blüten nachgewiesen wurden, bei welchen Fremdbestäubung unter natürlichen Verhältnissen unausbleiblich ist, dagegen auch andererseits in mindestens gleichem Verhältnisse immer zahlreichere Pflanzen heraus, welche sich regelmässig selbst bestäuben und dabei völlig fruchtbar sind. Sofern man daher nicht die blosse Möglichkeit gelegentlicher Kreuzung als hinreichenden Beweis der Nothwendigkeit derselben gelten lassen will, muss man zugestehen, dass die Begründung des KNIGHT-DARWIN'schen Gesetzes durch alle Blumenuntersuchungen zusammengenommen um keinen Schritt gefördert worden ist; die gesammte Erklärung der Blütheneinrichtungen aber hat, solange sie sich ganz und gar auf diesen Satz stützt, natürlich dieselbe Unsicherheit der Begründung.

Um aus dieser Unsicherheit herauszukommen und für den Nachweis der ursächlichen Bedingtheit der Blütenformen eine sichere oder wenigstens eine der Erprobung durch den Versuch zugängliche Basis zu gewinnen, ist es daher vor Allem nöthig, den KNIGHT-DARWIN'schen Satz, der weder durch Untersuchung von Blütheneinrichtungen bewiesen werden kann, noch zur Erklärung derselben nothwendig ist, vorerst auf sich beruhen zu lassen und sich auf diejenige Voraussetzung zu beschränken, welche zur Erklärung der Blütheneinrichtungen ausreicht und durch den Versuch entschieden werden kann, auf die Voraussetzung, dass Fremdbestäubung Nachkommen liefert, welche die aus Selbstbestäubung hervorgegangenen im Kampfe um das Dasein besiegen.

Dass diese Voraussetzung viel enger ist, als das KNIGHT-DARWIN'sche Gesetz, lässt sich nicht bestreiten. Denn es ist sehr wohl denkbar und mit allen bis jetzt bekannt gewordenen Thatsachen verträglich, dass bei allen Pflanzen ohne Ausnahme aus Selbstbestäubung hervorgegangene Nachkommen, so oft sie mit aus Fremdbestäubung hervorgegangenen derselben Art um die Daseinsbedingungen kämpfen müssen, schliesslich unterliegen, dass also die zur Erklärung der Blütheneinrichtungen

*) ... »In my volume «On the Origin of Species» I have given only general reasons for my belief that it is apparently a universal law of nature that organic beings require an occasional cross with another individual; or, which is almost the same thing, that no hermaphrodite fertilises itself for a perpetuity of generations. Having been blamed for propounding this doctrine without giving ample facts, for which I had not, in that work, sufficient space, I wish to show that I have not spoken without having gone into details.«
(On the various contrivances etc. p. 1.)

**) HILDEBRAND nennt es »das Gesetz der vermiedenen und unvortheilhaften stetigen Selbstbefruchtung«, DELPINO »la gran legge della dicogamia o delle nozze incrociate«.

hinreichende Voraussetzung durchaus richtig ist, dass aber trotzdem manche Arten, welche sich regelmässig selbst befruchten, und bei denen daher jener Kampf um das Dasein zwischen kräftigeren und weniger kräftigen Nachkommen nicht vorkommt, eine unbegrenzte Zahl von Generationen hindurch sich durch Selbstbestäubung fortpflanzen, so dass gleichzeitig das KNIGHT-DARWIN'sche Gesetz unrichtig ist.

Ob aus Selbstbestäubung hervorgegangene Nachkommen aus Fremdbestäubung hervorgegangenen derselben Art im Kampfe um die Daseinsbedingungen schliesslich stets erliegen, lässt sich durch die oben angegebenen, von DARWIN ausgesonnenen Versuche für beliebige Arten wahrscheinlich in wenigen Generationen entscheiden. Ob dagegen Pflanzen, denen bei stetiger und ausschliesslicher Selbstbefruchtung jener Wettkampf erspart bleibt, schliesslich wegen mangelnder Kreuzung ebenfalls erlöschen, lässt sich wahrscheinlich in vielen Fällen gar nicht entscheiden. Wenigstens hebt DARWIN bei seinen Versuchen (*Variation of animals etc.* chap. 17.) ausdrücklich hervor, dass es, um eine Verschiedenheit des Wachstums zwischen aus Selbstbestäubung und aus Kreuzung hervorgegangenen Pflanzen erkennen zu können, oft durchaus nöthig sei, beide in Wettkampf miteinander zu versetzen. Ausserdem stehen dem KNIGHT-DARWIN'schen Satze noch immer gewichtige Thatsachen entgegen, die meist von DARWIN selbst in seinem »*Variation of animals and plants*« mit gewissenhafter Sorgfalt zusammengestellt sind. Ich erinnere nur an die im 18. Capitel verzeichneten Beispiele von Pflanzen, welche sich unbegrenzte Zeiträume hindurch auf ungeschlechtliche Weise fortpflanzen, an die im 3. Abschnitte des vorliegenden Buches angeführten, von meinem Bruder FRITZ MÜLLER angegebenen brasilianischen Culturpflanzen, welche, nachdem sie viele Generationen hindurch immer auf ungeschlechtlichem Wege vermehrt worden sind, auch die Möglichkeit geschlechtlicher Fortpflanzung eingebüsst haben, an die allen Bryologen bekannte Thatsache, dass zahlreiche Moose in dem bei weitem grössten Theile ihres Verbreitungsbezirkes sich ausschliesslich ungeschlechtlich fortpflanzen, manche überhaupt nur steril bekannt sind, lauter Thatsachen, die sich mit der Voraussetzung der Nothwendigkeit gelegentlicher Kreuzung zu dauernder Erhaltung schwer vereinigen lassen.

Die Forderung, die Erklärung der Blütheneinrichtungen lediglich auf die für sie ausreichende und beweisbare Voraussetzung zu stützen, dass Fremdbestäubung kräftigere Nachkommen liefert als Selbstbestäubung, ist also sicher wohl begründet.

Während wir aber einerseits auf möglichste Beschränkung der Voraussetzungen dringen müssen, um für unsere Schlüsse in Bezug auf die ursächliche Bedingtheit der Blütenformen eine durch den Versuch mit voller Sicherheit feststellbare Grundlage zu erhalten, müssen wir dagegen auf der anderen Seite, um diesen Schlüssen volle Beweiskraft zu sichern, eine möglichst vollständige Feststellung aller der Beobachtung zugänglichen Thatsachen, welche auf das Wechselverhältniss zwischen den Blüten und den Vermittlern ihrer Befruchtung von Einfluss sein können, durchaus verlangen.

Von den verschiedenen Vermittlern der Befruchtung sind Wind und Wasser so einfach und gleichmässig wirkend, dass es leicht ist, die in Betracht kommenden Thatsachen zu überblicken und die wenig mannichfaltigen Blütheneinrichtungen der Wind- und Wasserblüthigen als durch die Natur ihrer Uebertrager bedingt zu erkennen. Die Insekten aber, welche als Uebertrager des Blütenstaubes auftreten*), sind in Bezug auf Grösse, Körperform, Rüssellänge, Nahrungsbedürftigkeit, Be-

*) Schnecken und Vögel lassen wir, da sie bei keiner einzigen einheimischen Pflanze als Befruchter eine wesentliche Rolle spielen, füglich unberücksichtigt.

wegungsweise, Farbensinn u. s. w. so mannichfaltig, in ihrer Häufigkeit von so verschiedenen Bedingungen abhängig, in ihren Besuchen bestimmter Blüthen so von Witterungsverhältnissen, von der Concurrenz anderer Insekten, von der Auswahl der nebeneinander blühenden Blumen u. s. w. beeinflusst, dass die blosse Untersuchung der Blütheneinrichtungen und die blosse allgemeine Feststellung, dass gewisse Blüthen thatsächlich von Insekten besucht und befruchtet werden, niemals zur Erkenntniss der ursächlichen Bedingtheit irgend einer Blütheneigenthümlichkeit führen kann. Nur wenn für zahlreiche und mannichfaltige Blumen derselben Gegend genau ermittelt wird, von welchen Insektenarten und in welcher Häufigkeit von den einzelnen jede der Blumenarten thatsächlich besucht wird, was die einzelnen Besucher in jeder suchen, wie sie bei ihren Blüthenbesuchen sich bewegen und benehmen, wie ihre Körperdimensionen den Dimensionen der Blüthen, ihre Rüssellängen z. B. den Röhren- und Spornlängen entsprechen, mit welchen Körpertheilen sie Blüthenstaub und Narbe berühren u. s. w., wenn ferner für jede dieser Blumen nicht bloss Form, Zusammenstellung und Entwicklungsreihenfolge der einzelnen Blüthentheile, sondern auch die Grösse der augenfälligen Flächen, die Weite des Blütheneinganges, die Tiefe der Honig bergenden Röhre, kurz jede Thatsache, welche auf die besuchenden Insekten einen Einfluss üben kann, genau festgestellt wird: nur dann darf man hoffen, durch Vergleich der Eigenthümlichkeiten der Blumen und ihres Insektenbesuchs statt blosser Vermuthungen eine bestimmte Erkenntniss der ursächlichen Bedingtheit der Blütheneigenthümlichkeiten zu erlangen.

Es bedarf keines ausführlichen Nachweises, dass in Bezug auf die Feststellung der soeben bezeichneten Thatsachen alle bisherigen Untersuchungen eine sehr wesentliche Lücke gelassen haben. Selbst DELPINO, welcher von allen bisherigen Forschern den Insektenbesuch noch am eingehendsten berücksichtigt hat, gründet seine allgemeinen Urtheile über Insektenblüthen auf viel zu spärliche Beobachtungen des Insektenbesuchs; sowohl seine oben mitgetheilten Unterabtheilungen der insektenblüthigen Pflanzen, als seine allgemeinen Urtheile über die Befruchter ganzer Familien (Compositen, Boragineen etc.) bedürfen daher wesentlicher Berichtigungen. In keinem einzigen Falle genügen überhaupt die bis jetzt bekannt gemachten Beobachtungen blumenbesuchender Insekten — weder zur Erklärung des Unterschiedes nächstverwandter Blumenarten, noch zum Nachweis der ursächlichen Bedingtheit irgendwelcher Blütheneigenthümlichkeit.

Um zu einer sichern Erkenntniss der ursächlichen Bedingtheit der Blütheneigenthümlichkeiten zu gelangen, müssen wir daher in zweierlei Hinsicht wesentlich von der bisher üblichen, auf Stützung des KNIGHT-DARWIN'schen Satzes gerichteten Untersuchungsmethode abweichen:

1) Anstatt vorwiegend solche Blumen ins Auge zu fassen, bei welchen in auffallender Weise Fremdbestäubung bei eintretendem Insektenbesuche gesichert oder Selbstbestäubung verhindert ist, müssen wir alle Insektenblüthen ohne Ausnahme als in gleichem Grade der Erklärung bedürftig ansehen und bei jeder Art mit gleicher Sorgfalt die Möglichkeit oder Unausbleiblichkeit der Sichselbstbestäubung bei ausbleibendem, wie die Sicherung oder Ermöglichung der Fremdbestäubung bei eintretendem Insektenbesuche berücksichtigen.

2) Anstatt uns auf die Untersuchung der Blütheneinrichtungen zu beschränken oder höchstens im Allgemeinen festzustellen, von welchen Insektenabtheilungen eine bestimmte Blumenart besucht und fremdbestäubt wird, müssen wir die besuchenden Insekten mit gleicher Sorgfalt ins Auge fassen wie die von ihnen besuchten Blüthen. Wir müssen für jede Blumenart eine möglichst vollständige Liste ihrer Besucher

anlegen, um durch umfassende Vergleiche ein sicheres Urtheil darüber zu gewinnen, welche Wirkung Eigenthümlichkeiten der Farbe, des Geruchs, der Absonderung und Bergung des Honigs u. s. w. auf den Insektenbesuch und damit auf die Befruchtung der Pflanze ausüben. Wir müssen auch die Anpassungen der Insekten an die Gewinnung der Blummahrung ins Auge fassen und die allmähliche Entwicklung dieser Anpassungen durch alle Abstufungen zu verfolgen suchen, da manche Eigenthümlichkeiten der Blumen und der sie besuchenden Insekten (z. B. Röhrenlänge und Rüssellänge) nur in gegenseitiger Anpassung sich entwickelt haben können und daher auch nur bei gleichzeitiger Betrachtung dem Verständnisse zugänglich sind.

Diess ist die Aufgabe, deren Lösung ich in dem vorliegenden Buche anzubahnen versucht habe. Ob und wie weit mein Versuch gelungen ist, bleibt der Beurtheilung berufener Forscher anheimgestellt. Um jedoch eine gerechte Beurtheilung zu ermöglichen, glaube ich mich über gewisse Lücken der vorliegenden Arbeit selbst erklären zu müssen.

Es war mir unmöglich, alle Abtheilungen der blumenbesuchenden Insekten gleichmässig zu berücksichtigen; namentlich konnte ich winzige Fliegen und Mücken, Schlupfwespen und ihre Verwandten, Wanzen, Meligethes und Thripsarten weder selbst bestimmen noch zuverlässig bestimmt erhalten; diese sind daher, ebenso wie die meisten Ameisen und einige Blattwespen, nur mit allgemeinen Benennungen erwähnt worden. Die Nachtfalter und Kleinschmetterlinge sind aus einem anderen Grunde, nemlich wegen der Schwierigkeit, sie im Halbdunkel an Blüthen zu beobachten, fast unberücksichtigt geblieben. Dagegen habe ich Käfer, grössere Fliegen, Bienen, Wespen und Schmetterlinge mit gleicher Sorgfalt ins Auge gefasst und mit Unterstützung der in der Vorrede genannten namhaften Entomologen auch der Art nach bestimmt. Aber gerade wegen dieser gleichzeitigen Berücksichtigung so verschiedener Insektenabtheilungen sind mir an reichbesuchten Blumen vermuthlich in der Regel nur die gemeinsten Arten in die Hände gefallen, so dass es jedem speciellen Fliegen-, Käfer-, Bienen-, Wespen- oder Schmetterlingssammler ein Leichtes sein wird, gerade meine reichsten Besucherlisten als höchst dürftig und lückenhaft nachzuweisen. Es ist dringend wünschenswerth, dass diess bald in der umfassendsten Weise geschehe!

Es war mir ferner unmöglich, in der Frist, die ich mir zum vorläufigen Abschlusse meiner Untersuchungen gesetzt hatte, die Anpassungen aller Abtheilungen blumenbesuchender Insekten an die Gewinnung der Blummahrung durch ihre Abstufungen hindurch zu verfolgen und dadurch als allmählich entstandene nachzuweisen. *) Desshalb habe ich mich für das vorliegende Buch darauf beschränken müssen, die Anpassungen der Insekten an die von ihnen besuchten Blumen überhaupt nur in allgemeiner Weise in Betracht zu ziehen, soweit es zum Verständnisse der Thätigkeit der Insekten auf den Blumen unerlässlich schien.

*) Für die wichtigste Abtheilung der Blumenbesucher, die Bienen, habe ich diesen Nachweis in einer besonderen Arbeit zu liefern versucht. Siehe Verhdl. d. naturhistor. Vereins für preuss. Rheinld. u. Westf. Jahrg. 1872. S. 1—96. »Anwendung der DARWINschen Lehre auf Bienen«.

C. Anmerkungen zur geschichtlichen Einleitung.

1) SEVERIN AXELL gibt in seiner 1869 erschienenen Schrift »Om Anordningarna för fanerogama växternas befruktning« einen kurzen geschichtlichen Ueberblick über die Entwicklung der Kenntniss von der Geschlechtlichkeit der Pflanzen, dessen Anfang bis auf SPRENGEL in deutscher Uebersetzung hier wiederzugeben ich mich um so mehr veranlasst fühle, als AXELL's vortreffliche Arbeit bisher weder eine deutsche Uebersetzung noch eine Besprechung in deutschen botanischen Zeitschriften gefunden hat. SEVERIN AXELL sagt:

»Obgleich uns schon bei den alten Griechen und Römern dunkle Vorstellungen von der Geschlechtlichkeit einiger diklinischen Pflanzen begegnen, so finden wir doch erst gegen Ende des 17. Jahrhunderts das Vorkommen zweier Geschlechter bei den höheren Pflanzen bestimmter und allgemeiner ausgesprochen. Im Jahre 1682 veröffentlichte NEHEMIAS GREW seine Arbeit »The anatomy of plants«, in welcher er die Nothwendigkeit der Einwirkung des Pollens auf das Pistill zur Fruchtbildung behauptet. RUD. JAC. CAMERARIUS (Epistola de sexu plantarum. Tübingen 1694) und SEBASTIAN VAILLANT (Discours sur la structure des fleurs etc. Paris 1717) unterstützten die neuen Ansichten kräftig, theils durch Versuche, theils dadurch, dass sie bei zahlreichen Blumenformen die Organe angaben, welche als Geschlechter fungiren, wogegen TOURNEFORT (Institutiones rei herbariae. Paris 1700) und PONTEDERA (Anthologia seu de floribus natura. Patav. 1720) die Unhaltbarkeit derselben, meist freilich aus philosophischem Gesichtspunkte, zu beweisen suchten. Der Streit kann als der Hauptsache nach entschieden angesehen werden durch die meisterhafte Zusammenstellung von Beweisen für die Geschlechtlichkeit der Pflanzen, welche LINNÉ in den »Fundamenta botanica« (Amsterdam 1735) lieferte.

Nachdem man dargelegt hatte, dass Bestäubung eine wesentliche Bedingung für die Fortpflanzung der Pflanzen durch Früchte ist, blieb zu beweisen übrig, wie die Pollenkörner auf die Narbe übergeführt werden können; auch diess wurde zu erklären versucht, jedoch mit weniger glücklichem Erfolg. Man sah natürlich ein, dass bei den getrenntgeschlechtigen Pflanzen ein äusseres Agens die Pollenkörner von den männlichen auf die weiblichen Blüthen überführen muss, wobei man alles vom Winde hoffte; bei den zwittrblüthigen dagegen glaubte man, dass die Narbe ohne Mitwirkung irgend eines Agens mit dem eigenen Pollen der Blüthe bestreut würde. Diess sollte nun entweder durch Berührung der Staubbeutel und der Narbe oder durch Herabfallen von Blüthenstaub bewirkt werden; das erstere sollte entweder schon beim Oeffnen der Blüthen stattfinden oder durch Bewegung der Geschlechtsorgane*) zu Stande kommen; zur Erklärung des letzteren stellte man als allgemeine Regel auf, dass diejenigen Blumen, deren Staubgefässe den Griffel überragten, eine aufrechte Stellung hätten, dass dagegen diejenigen, deren Griffel die Staubgefässe überragten, herabhingen.**). Da man indessen beobachtete, dass manche Blumen Honig haben und von Insekten besucht werden, so kam man auf den Gedanken, dass diese von einem gewissen Nutzen für die Befruchtung sein könnten. Man nahm jedoch an, dass sie nur dadurch mitwirkten, dass sie bei ihren Besuchen in Blüthen Pollen von den Staubgefässen herabschütteln (»Spons. plantar.«; »De nectariis florum« [Amoen. Acad. IV]), nicht durch Ueberführung des Blüthenstaubes von einer Blüthe zur andern. Die Wichtigkeit und in manchen Fällen die Nothwendigkeit der Thätigkeit der Insekten auf den Blumen wurde daher keineswegs eingesehen***), weder in ihrer Allgemeingültigkeit noch in irgend einem besonderen Falle, wenn wir die Beobachtung der Befruchtung von *Ficus carica* durch *Chalcis Psenes* ausnehmen (*Ficus* in Amoen. Acad. I.).

Letztgenannte Beobachtung stand längere Zeit isolirt da, bis JOSEPH GOTTLIEB KOELREUTER im Jahre 1761 die Nothwendigkeit der Insektenbeihülfe bei mehreren anderen Pflanzen, wie Cucurbitaceen, Irideen, *Sambucus* und *Viscum*, nachwies.†) Dieser ausgezeichnete

*) VAILLANT war es, der diese Erscheinung zuerst beobachtete; über die Bedeutung, welche man derselben beilegte, siehe LINNÉ »De nuptiis et sexu plantarum« 1729, zuerst gedruckt 1828; »Sponsalia plantarum« p. 46 in Amoen. Acad. I.

**) LINNÉ loco citato und »De oeconomia naturae« in Amoen. Acad. I.

***). Siehe z. B. die Erklärung der Befruchtung bei *Viola tricolor* in »Sponsalia plantarum« p. 37.

†) Vorläufige Nachricht von einigen das Geschlecht der Pflanzen betreffenden Versuchen und Beobachtungen. Leipzig 1761. und »Fortsetzung der vorläufigen Nachricht«. Leipzig 1763.

nete Forscher bemerkte ausserdem, dass bei Malvaceen, *Epilobium* und *Polemonium* (Vorl. Nachr. S. 34) Selbstbestäubung durch Ungleichzeitigkeit der Geschlechter verhindert ist, und dass bei diesen Pflanzen durch Mitwirkung von Insekten das Pistill einer älteren mit Pollen einer jüngeren Blume befruchtet wird.*) Für die meisten Pflanzen hielt er jedoch die alte Erklärung der Bestäubung fest, welche, wie unrichtig sie auch war, nicht eher als durch CHRISTIAN CONRAD SPRENGEL's Arbeit »Das entdeckte Geheimniss der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen« (Berlin 1793) und womöglich noch vollständiger und glänzender durch F. J. SCHELVER (Kritik der Lehre von den Geschlechtern der Pflanzen. Heidelberg 1812) und AUGUST HENSCHEL (Von der Sexualität. Breslau 1820) widerlegt wurde.

Die Untersuchungen dieser Botaniker zeigten deutlich, dass die Bestäubung des Pistills ohne Mitwirkung eines äusseren Agens bei den meisten Pflanzen unmöglich oder wenigstens unwahrscheinlich ist. Hierdurch liessen die beiden letzteren, da sie Insektenbesuchen nicht die Wichtigkeit beimessen, die sie wirklich haben, sich verleiten, die Geschlechtlichkeit der Pflanzen zu leugnen. Dagegen hat SPRENGEL nicht nur das negative Verdienst, ebenso wie die ersteren gezeigt zu haben, wie die herrschende Vorstellungsart von der Bestäubung in directem Widerspruch mit wirklichen Verhältnissen stand, sondern auch das positive, durch seine Theorie von der Einrichtung der Blumen für Befruchtung durch Insekten**) den letzten Einwurf gegen die Geschlechtslehre beseitigt zu haben.

2) Der von SPRENGEL angenommene Blumenschöpfer freut sich über einen glücklichen Einfall (Seite 95: »Hat die Natur [an anderen Stellen von SPR. Blumenschöpfer genannt] bei Entwerfung des Ideals irgend einer Blume einen glücklichen Einfall gehabt, so findet sie an demselben ein zu grosses Wohlgefallen, als dass sie denselben nicht auch bei anderen Blumen wieder anbringen sollte.«); er muss es geschehen lassen, dass seine Geschöpfe gegen seine Absicht auf eigene Hand ihr Wesen treiben. (Seite 259: »Obgleich die Blumen [*Lychnis dioica*] als Nachtblumen für Hummeln nicht bestimmt sind, so machen sich dieselben dennoch ihren Saft zu Nutze.«) Aehnlichen menschlichen Schwächen des von SPRENGEL als Erklärungsgrund angenommenen Blumenschöpfers wird der aufmerksame Leser des »Entdeckten Geheimnisses« an zahlreichen Stellen begegnen.

3) SEVERIN AXELL führt in seinem oben erwähnten Werke folgende die Missachtung der SPRENGEL'schen Entdeckungen bekundenden Urtheile späterer Botaniker an: »TREVIRANUS leugnet in seiner Vertheidigung der Geschlechtlichkeit gegen HENSCHEL (die Lehre vom Geschlechte der Pflanzen in Bezug auf die neuesten Angriffe) völlig die Ungleichzeitigkeit der beiden Geschlechter und behauptet, dass die Reife des Pollens stets gleichzeitig mit der der Narbe eintritt; SCHULTZ-SCHULTZENSTEIN (die Fortpflanzung und Ernährung der Pflanzen. 1828) greift SPRENGEL mit scharfen Worten an, indem er ihm falsche Angaben vorwirft; De Candolle (*Organographie végétale*. Paris 1827. I. p. 538) äussert: »Mr. CONRAD SPRENGEL a cherché à développer ses idées, plus fondées je le crains sur des théories métaphysiques que sur la simple observation des faits;« MIKAN (Eine von Dr. GUSSONE auf europäischem Boden entdeckte *Stapelia*. 1834 — nach DELPINO) richtet sich gegen ihn auf Anlass seiner Beschreibung des Befruchtungsapparates bei den Veilchen; selbst ROBERT CASPARY behauptet weniger wohlbedacht: »quod censeo, non injuste dici potest, inter omnes illas SPRENGELII observationes, quas certissimas profert, quo modo insecta flores fecundent, ne unam quidem esse, ex qua certe concludi possit, nullo alio modo flores fecundari quam auxiliis insectorum.«

»Nur ROB. BROWN bestätigte in seinem bekannten Aufsätze über die Befruchtung bei *Asclepiadeen* und *Orchideen* (*Linnaean Transactions*. 1833. vol. XVI. p. 704) die Richtigkeit der SPRENGEL'schen Angabe, dass Insektenbesuch zur Bestäubung dieser Pflanzen nothwendig ist, obgleich es ihm ebensowohl wie SPRENGEL entging, dass hier Kreuzung, nicht Befruchtung mit eigenem Pollen stattfindet.«

Ebenso einseitig wie nach diesen Angaben die meisten Botaniker die Schwäche der SPRENGEL'schen Theorie berücksichtigt und mit dem Mangelhaften auch das Gute über Bord geworfen haben, ebenso einseitig haben neuerdings DELPINO und SEVERIN AXELL

*) Nachdem er gezeigt hat, wie gut die Organisation dieser Pflanzen für Kreuzung eingerichtet ist, äussert KOELREUTER: »An id aliquid in recessu habeat, quod hujuscemodi flores numquam proprio suo pulvere, sed semper eo aliarum suae speciei impregnentur, merito quaeritur. Certe natura nil facit frustra.«

**) Siehe hierüber SEVERIN AXELL »Om det färgade hyllets betydelse för växten«. Bot. Notiser. Tredje häftet. 1868.

das grosse Verdienst des SPRENGEL'schen Werkes hervorgehoben und die im Grundgedanken liegende Schwäche desselben, welche allein erklärt, wie es mehrere Menschenalter hindurch wirkungslos bleiben konnte, mit Stillschweigen übergangen. DELPINO (Sull' opera La distribuzione dei sessi etc. del prof. F. HILDEBRAND p. 10) sagt in Bezug auf die Zurücksetzung SPRENGEL's und SEVERIN AXELL stimmt in seine Worte ein: »Es ist fürwahr ein trauriges Schauspiel, diesem Kampfe des Irrthums gegen die Wahrheit zuzusehen, besonders wenn der Kampf von einem später Lebenden begonnen wird, der anstatt die von dem Vorfahren entdeckten Wahrheiten zu benutzen, sich in närrischer Weise darauf verlegt, sie zu leugnen. Es ist diess eine bittere Lection für die übermüthige menschliche Vernunft.« Mit voller Anerkennung der Richtigkeit dieses Urtheils glaube ich, um beiden Seiten gerecht zu werden, hinzufügen zu müssen: SPRENGEL's entdecktes Geheimniss ist ein lehrreiches Beispiel, wie auch ein an scharfsinnigen Beobachtungen und glücklichen Deutungen überaus reiches Werk wirkungslos bleiben kann, wenn sein Grundgedanke verfehlt ist.

4) Ich entnehme diess DARWIN's Aufsätze »On the agency of bees in the fertilization of Papilionaceous Flowers« (Ann. and Mag. of Nat. Hist. 3. Ser. Vol. 2. p. 461), in welchem er sagt: »ANDREW KNIGHT many years ago propounded the doctrine that no plant self-fertilizes itself for a perpetuity of generations. After pretty close investigation of the subject I am strongly inclined to believe that this is a law of nature throughout the vegetable and animal kingdom.« Wie ebenfalls DARWIN mittheilt, hatte ANDREW KNIGHT (Philosoph. Transact. 1799. p. 200) namentlich in Bezug auf Pisum die Erfahrung gemacht, dass man durch Anwendung fremden Pollens zahlreichere Samenkörner und kräftigere Nachkommen erhält, als durch Selbstbefruchtung.

5) F. Hildebrand*), Ueber die Befruchtung von Salviaarten mit Hülfe von Insekten. PRINGSHEIM's Jhrb. f. wissensch. Bot. Bd. IV. 1865.

— Ueber die Befruchtung von Aristolochia Clematidis etc. Daselbst V. 1866.

— Ueber die Nothwendigkeit der Insektenhülfe bei der Befruchtung von Corydalis cava. Daselbst V. 1866.

— Ueber die Vorrichtungen an einigen Blüthen zur Befruchtung durch Insektenhülfe. Bot. Z. 1866. Nr. 10.

— Ueber die Befruchtung von Asclepias Cornuti. Bot. Z. 1866. Nr. 48.

— Die Geschlechtervertheilung*) bei den Pflanzen. Leipzig, W. Engelmann, 1867.

— DELPINO's Beobachtungen mit Zusätzen und Illustrationen. Bot. Z. 1867. Nr. 34—36.

— Ueber die Geschlechtsverhältnisse bei den Compositen.*) Vhdl. der Leop. Carol. Ac. Dresden 1869.

— Weitere Beobachtungen über die Bestäubungsverhältnisse an Blüthen. Bot. Z. 1869 Nr. 29—31.

— Ueber die Bestäubungsvorrichtungen bei den Fumariaceen. Jhrb. f. wissensch. Bot. VII. 1869.

— DELPINO's weitere Beobachtungen. Mit Zusätzen und Illustrationen. Bot. Z. 1870. Nr. 37—42.

Ferner über dimorphe und trimorphe Pflanzen:

— Experimente zum Dimorphismus von Linum perenne und Primula sinensis. Bot. Z. 1864.

— Experimente zur Dichogamie und zum Dimorphismus. Bot. Z. 1865.

— Ueber den Trimorphismus in der Gattung Oxalis. Monatsberichte der Ac. der Wissensch. zu Berlin. 1866.

— Experimente und Beobachtungen an trimorphen Oxalisarten. Bot. Z. 1871.

6) Federico Delpino*) relazione sull' apparecchio della fecondazione nelle Asclepiadee etc. Torino 1865.

— sugli apparecchi* della fecondazione nelle piante antocarpee. Firenze 1867.

— sull' opera la distribuzione dei sessi nelle piante del prof. F. HILDEBRAND. Note critiche.*) Milano 1867.

— Sulla Darwiniana teoria della pangenesi. Torino 1869.

— Ulteriori osservazioni*) sulla dicogamia nel regno vegetale. Milano 1868. 1869.

*) Die durch fetten Druck hervorgehobenen Silben bezeichnen die Abkürzungen, mit denen die Schriften im dritten Abschnitte citirt sind.

Federico **Delpino***) **Ulteriori osservazioni sulla dicogamia nel regno vegetale**
Milano 1868. 1869.

— — Parte II, fascic. I. 1870.

— — Pensieri sulla biologia vegetale. Pisa 1867.

— — Breve cenno sulle relazioni biologiche e genealogiche delle Marantacee (Nuovo Giorn. Bot. Ital. Vol. I. Nr. 4. Ott. 1869. Firenze).

— — **Altri Apparecchi***) dicogamici recentemente osservati. Ibidem.

— — Alcuni appunti di geografia botanica a proposito delle tabelle fitogeografiche del Prof. **HOFFMANN**. Bolletino della Società geographica Ital. fasc. 3^o 1869.

— — **Applicazione***) della teoria Darwiniana ai fiori ed agli insetti visitatori dei fiori. Discorso pronunciato dal Dr. **ERM. MÜLLER** di Lippstadt. Versione dal tedesco e annotazioni. Bolletino della Società entomolog. Ital. Vol. II. fasc. 3. 1870.

— — Sulle piante a bicchieri Nuovo Giorn. Bot. Ital. Vol. III. 1871.

— — Sulla dicogamia vegetale e specialmente su quella dei Cereali Bolletini del Comizio agrario parmense. Marzo e Aprile 1871.

— — Studi sopra un lignaggio anemofilo delle Composte ossia sopra il gruppo delle Artemisiacee. Firenze 1871.

7) Fritz **Müller**, Bot. Z. 1866. S. 129. Ueber die Befruchtung der Martha (Posoqueria) fragrans.

— — Bot. Z. 1868. S. 113. Notizen über die Geschlechtsverhältnisse brasilianischer Pflanzen.

— — S. 625. Befruchtungsversuche an Cipó alho (Bignonia).

— — S. 629. Ueber Befruchtungserscheinungen bei Orchideen.

— — 1869. S. 224. Ueber einige Befruchtungserscheinungen.

— — 1870. S. 149. Umwandlung von Staubgefässen in Stempel bei Begonia. Uebergang von Zwitterblüthigkeit in Getrenntblüthigkeit bei Chamissoa. Triandrische Varietät eines monandrischen Epidendrum.

— — Jenaische Zeitschrift. Bd. VI Hft. 1. Ueber den Trimorphismus der Pontederien.

— — Vgl. **CH. DARWIN**, variation of animals and plants under domestication. Cap. XVII und XXVII.

Siehe ausserdem im 3. Abschnitte des vorliegenden Buches: Epidendrum, Polystachya, Abutilon, Asclepias curassavica, Franciscea.

8) **Severin Axell**, Om anordningarna för fanerogama växternas befruktning. Stockholm. Iwar Haegstroems boktryckeri 1869.