Blütenbiologische Untersuchungen.

Von

Dr. Carl Detto.

I.

Über die Bedeutung der Insektenähnlichkeit der Ophrysblüte

nebst Bemerkungen über die Mohrenblüte bei Daucus carota.

Hierzu 5 Abbildungen im Text.

Linné faſste die ihm bekannten Formen der Orchideengattung Ophrys unter dem Namen Ophrys insectifera zusammen und deutete damit eine Ähnlichkeit der Blüten dieser Pflanzen, die heute auf zahlreiche Arten verteilt sind, an, welche, wenigstens bei unseren einheimischen Formen, jedem in höchstem Maſse auffällt.

Die Frage nach einer ökologischen Bedeutung der „Insekten" so sehr ähnlichen Blüten oder besser Labellen, da nur dieser Teil die Tierähnlichkeit zum Ausdrucke bringt, lag nahe und war berechtigt, nachdem solche Fragestellungen durch Darwin einen bestimmten, wissenschaftlichen Sinn bekommen hatten. Aber schon Robert Brown warf in einer seiner morphologischen Abhandlungen im Jahre 1833 diese Frage auf und kam auf den Gedanken, ob nicht bei Ophrys statt einer Anlockung der Insekten vielmehr eine Abschreckung derselben von Nutzen und durch die Form und Farbe der Blüten bewirkt sei. Darwin selbst wies diese Vermutung ab, und seitdem scheint sie kein Interesse mehr gefunden zu haben.

In den Sommersemestern 1903 und 1904 habe ich mich auf Veranlassung von Herrn Professor Stahl um eine experimentelle Behandlung dieser Frage bemüht. Ich ging dabei von der Voraussetzung aus, daſs man in erster Linie die Gewohnheiten der in Betracht kommenden Insekten zum Maſsstabe der Möglichkeit einer Mimicry machen müsse, und daſs unser eigenes Auge gewissermaſsen nur der Fragesteller ist, der mit Vorurteilen an die Natur dieser Dinge herantritt. Es nehmen deshalb die Untersuchungen über das Verhalten der Bienen und Hummeln beim Blütenbesuche den breitesten Raum ein.

Der letzte Abschnitt bringt einige Bemerkungen über die Bedeutung der sog. Mohrenblüten bei Daucus.

Die im Vordergrunde stehende Absicht bei den Beobachtungen über Ophrys war es, zu zeigen, dafs nicht in Ähnlichkeiten allein, sondern nur in der Natur der Tiere der Beweis für das Vorhandensein einer Mimicry gefunden werden kann. Nur eine mit nachweisbarem Nutzen verbundene, also selektiv entstandene Ähnlichkeit verdient den Namen einer Mimicry. Entsprechend dieser Voraussetzung habe ich nicht das Vorhandensein von Mimicry bei den Ophrysblüten zu beweisen, sondern nur die Möglichkeit derselben zu beurteilen versucht.

Von grofsem Werte war mir bei meinen Beobachtungen die Belehrung über die Lebensweise und Gewohnheiten der Hymenopteren, welche mir Herr Entomologe H. Friese in Jena jederzeit mit gröfster Liebenswürdigkeit erteilte, der mir auch die Kenntnis der wichtigsten Arten vermittelte. Nicht minder verdanke ich den Abhandlungen des Herrn Dr. v. Buttel-Reepen, welche für die Blütenbiologie von grundlegender Bedeutung sind, wichtige Aufklärungen, ferner Herrn Privatgelehrten Johannsen in Jena die freundliche Erlaubnis, seine Bienenstöcke zu Versuchen benutzen zu dürfen. Mein Freund Dr. med. W. v. Göfsnitz hatte die Güte, viele mühsame Zählungen über den Fruchtansatz der Orchideen und die Häufigkeit der mohrenblütigen Daucusdolden auszuführen. Die Figuren 1 und 2 sind nach Photographien, die ich E. Roehler, Assistenten am zoologischen Institut in Jena, verdanke, angefertigt.

1. Über Fruchtansatz und Insektenbesuch bei Ophrys muscifera und aranifera.

Den auffallend geringen Fruchtansatz bei Ophrys muscifera Huds. und aranifera Huds. hat bereits Darwin (1877, pag. 43) ausdrücklich hervorgehoben und einige Zahlen dafür gegeben. Bei Muscifera brachten 49 Blüten (an 11 Pflanzen desselben Standortes) 7 Kapseln hervor. Nach Delpino soll, wie Darwin (pag. 44) angibt, Aranifera in Ligurien auf 3000 Blüten kaum eine, bei Florenz etwas mehr Kapseln bilden.

Ich füge noch einige auf genauen Zählungen beruhende Angaben über Fruchtansatz und Pollinienentleerung bei Ophrys und einigen anderen Orchideen aus der Umgebung von Jena hinzu, die ich v. Göfsnitz verdanke.[1])

Von drei verschiedenen Standorten ergaben sich für Muscifera folgende Zahlen:

1) Bei sämtlichen in diesem Abschnitte angegebenen Zählungen wurden nur geöffnete Blüten berücksichtigt.

1. 13. 6. 03. Von 869 Blüten (an 131 Pflanzen) sind 12 merkbar angeschwollen (1,4 %).
2. 17. 6. 03. Von 466 Blüten (an 113 Pflanzen) sind 7 merkbar angeschwollen (1,5 %).
3. 26. 6. 03. Von 53 Blüten (an 5 Pflanzen) sind 10 merkbar angeschwollen (1,9 %).

Die Beobachtungen fallen sämtlich in das letzte Drittel der Blütezeit (Mai und Juni) dieser Art[1]; es erwiesen sich also in dieser Zeit von 1388 Blüten erst 29 als befruchtet (2,1 %). Das Stadium der Schwellung war bei den untersuchten Blüten natürlich verschieden, doch wurden völlig reife Kapseln nicht gefunden, sondern nur grüne. Da die Zeit von der Bestäubung bis zur deutlich erkennbaren Schwellung des Fruchtknotens (bei in Wasser kultivierten abgeschnittenen Stengeln und allogamer Bestäubung) etwa 14 Tage beträgt, so kann ein grofser Teil der Bestäubungen an den gezählten Blüten erst in der zweiten Hälfte der Blütezeit stattgefunden haben, was auf die Seltenheit der Insektenbesuche noch deutlicher hinweist. Dieser Umstand wird noch auffälliger, wenn man bedenkt, dafs eine unbestäubte Blüte sich wenigstens 14 Tage lang frisch erhält.

Die diesjährigen Zählungen, an fünf Standorten vorgenommen, ergaben für Muscifera folgendes:

1. 12. 7. 04. Von 38 Blüten (an 8 Pflanzen) haben 2 angesetzt (5,3 %).
2. 13. 7. 04. Von 81 Blüten (an 17 Pflanzen) haben 2 angesetzt (2,4 %).
3. 15. 7. 04. Von 193 Blüten (an 30 Pflanzen) haben 19 angesetzt (9,8 %).
4. 17. 7. 04. Von 214 Blüten (an 28 Pflanzen) haben 6 angesetzt (2,8 %).
5. 20. 7. 04. Von 512 Blüten (an 66 Pflanzen) haben 50 angesetzt (9,8 %).

Das ergibt für die 1048 Blüten (149 Pflanzen) im Jahre 1904 7,5 % Fruchtansatz.

Die Angaben für Aranifera, welche sich bei Jena nur an einem Standorte in gröfserer Anzahl findet, umfassen ein geringeres Beobachtungsmaterial.[2]) Am 30. 5. 03, also gegen Ende der Blütezeit, die vom Mai bis Anfang Juni währt, zeigten von 127 Blüten (an 32 Pflanzen) 10 eine Schwellung des Fruchtknotens (8 %). Am 22. Mai dieses Jahres waren unter 153 Blüten (an 51 Pflanzen) 9 Fruchtansätze zu finden, also 6 %.

Diese Zahlen geben wenigstens eine ungefähre Vorstellung von der Gröfse des Fruchtansatzes bei Muscifera und Aranifera.

---

1) Die Blütezeiten sind stets nach M. Schulze (l c.) angegeben.

2) Eine gröfsere Anzahl von Pflanzen verdanke ich Herrn cand. rer. nat. Stier.

Von einer anderen Seite her erhält man ein genaueres Bild für die Tätigkeit der Insekten, wenn man, wie es schon Darwin getan hat (l. c. pag. 42), die Zahl der entleerten Pollinien feststellt. Fehler sind nur insofern möglich, als gelegentlich durch das Anstreifen nebenstehender Pflanzen oder vorübergehender Menschen oder Tiere vielleicht eine Auslösung stattfinden kann. Sehr häufig bemerkt man eine solche Entleerung nach dem Einsammeln und Transport der Pflanzen; es wurde deshalb die Untersuchung der Pollinien an Ort und Stelle sogleich nach dem Abschneiden oder an der wachsenden Pflanze ausgeführt. Es ergab sich dabei folgendes:

Muscifera von drei Standorten:

1. 4. 6. 03. Von 68 Fächern (34 Blüten, 7 Pflanzen) sind 2 entleert (2 Blüten zur Hälfte), also 2,9 %.
2. 13. 6. 03. Von 1738 Fächern (869 Blüten, 131 Pflanzen) sind 102 entleert (60 Blüten zur Hälfte, 21 ganz), also 5,9 %.
3. 17. 6. 03. Von 932 Fächern (466 Blüten, 113 Pflanzen) sind 80 entleert (40 Blüten zur Hälfte, 20 ganz), also 8,6 %.

Darwin untersuchte 207 Blüten von 63 Pflanzen aus vier verschiedenen Standorten und fand, dafs 88 Blüten entweder beider oder eines Polliniums beraubt waren. Da von diesen 88 Blüten mit zusammen 176 Pollinien 31 nur je ein Pollinium verloren hatten, so waren aus den sämtlichen 207 Blüten von 414 Pollinien 145 durch Insekten entfernt worden, also 35 %. Diese Zahl ist beträchtlich höher als bei unseren Zählungen.

Da in der Mehrzahl der Fälle nur ein Pollinium aus jeder Blüte entfernt war, und auf Grund des Baues der Blüte, kann man annehmen, dafs in der Regel bei jedem Insektenbesuche nur ein Pollinium entführt wird. Es könnten demnach bei den von uns untersuchten Pflanzen in dem einen Falle 2, im anderen 102 und im letzten 80 Besuche stattgefunden haben; danach käme auf je 7—8 Blüten ein erfolgreicher Besuch.[1]) Wenn man bedenkt, dafs diese Pflanzen sehr lange blühen und dafs diese Zählungen aus der zweiten Hälfte der Blütezeit stammen, so gewinnt man eine Vorstellung von der aufserordentlichen Seltenheit des Insektenbesuches bei Muscifera.

Da die Kapsel- und Pollinienzählungen vom 13. und 17. Juni 1903 an demselben Materiale vorgenommen wurden[2]), so kann man aus

1) Insgesamt nämlich 1369 Blüten und 184 Besuche. — „Erfolgreich“ nur in bezug auf die Entleerung.

2) Sämtliche gezählte Blüten wurden auf Schwellung und Entleerung hin untersucht.

ihnen gleichzeitig einen Schlufs ziehen, auf den Erfolg der Entleerungen, von denen dabei anzunehmen ist, dafs sie sämtlich durch Insekten bewerkstelligt wurden.

Von den 1335 an den genannten Tagen durchmusterten Blüten zeigten 19 angeschwollene Fruchtknoten, waren also höchst wahrscheinlich allogam befruchtet worden.[1]) Zu diesem Erfolge waren höchstens 19 Pollinien nötig, da mit einem derselben infolge der grofsen Elastizität der die Massulae zusammenhaltenden Fäden und der starken Klebrigkeit der Narbenfläche gewifs mehrere Blüten auch von Insekten belegt werden könnten. Nehmen wir aber trotzdem an, dafs 19 Pollinien verbraucht worden wären, so sind, weil am 13. Juni 102 und am 17. Juni 80 Pollinien entfernt waren, im Maximum 163 verloren gegangen, d. h. 89 %. Obwohl diese Rechnung nicht absolut richtig sein kann, weil trotz genauestem Absuchen nicht alle Exemplare eines Standortes gefunden werden können und weil man nicht weifs, wie weit die betreffenden Insekten mit den Pollinien von einem Standort zum anderen fliegen, so ergibt sich doch immerhin auch hieraus der äufserst schwache Besuch der Muscifera von seiten der bestäubenden Insekten.

Es dürfte von Interesse sein, mit diesen Ergebnissen die v. Göfsnitz'schen Beobachtungen an einigen anderen Orchideen der hiesigen Flora zu vergleichen.

A. Fruchtansatz (1903):

Cypripedium calceolus L., 26. 6. 03 (Blütezeit Mai und Juni): unter 57 Blüten (50 Pflanzen) 37 mit Fruchtansatz (65 %).

Orchis fusca Jaqu., 26. 6. 03 (Blütezeit Mai und Juni): unter 132 Blüten (5 Pflanzen) 22 Fruchtansätze (16,6 %).

Orchis militaris (Rivini), 26. 6. 03 (Blütezeit Mai bis Mitte Juni): von 118 Blüten (10 Pflanzen) 2 Fruchtansätze (1,7 %).

Platanthera bifolia Rchb., 26. 6. 03 (Blütezeit Ende Mai bis Anfang Juli): unter 617 Blüten (34 Pflanzen) 55 Fruchtansätze (9 %).

Platanthera chlorantha Custer, 26. 6. 03 (Blütezeit Mai bis Anfang Juli): unter 29 Blüten (1 Pflanze) 21 Fruchtansätze (72 %).

Gymnadenia albida Rich., 28. 6. 03 (Mai bis Juli): von 200 Blüten (20 Pflanzen) 185 Fruchtansätze (92,5 %).

---

1) Man darf annehmen, dafs in der Natur Schwellung durch Bastardierung höchst selten vorkommt. Selbstbefruchtung wurde nie beobachtet, vgl. Darwin (l. c pag. 41 u. 46); ich selbst habe zahlreiche Blüten geprüft und nie etwas bemerkt, was darauf hätte hindeuten können, auch nicht bei Aranifera.

B. Pollinienentleerung (1903):

Platanthera bifolia Rchb., 4.6.03: von 82 Blüten (14 Pflanzen) 2 Fächer leer (1,2 % der Fächer); am 13. 6. 03: von 207 Blüten (15 Pflanzen) 42 Fächer leer (10 % der Fächer); am 28. 6. 03: von 1630 Blüten (140 Pflanzen) 717 Fächer leer (22 %).

Platanthera chlorantha Custer, 30. 5. 03: von 207 Blüten (21 Pflanzen) 72 Fächer leer (17,4 %); am 4. 6. 03: von 357 Blüten (34 Pflanzen) 147 Fächer leer (20,6 %).

C. Fruchtansatz im Juli 1904:

Orchis militaris, am 20. 7. 04: unter 1188 Blüten (84 Pflanzen) 247 mit Fruchtansatz (21 %).

Orchis maculata, am 24. 7. 04: unter 615 Blüten (27 Pflanzen) 384 mit Fruchtansatz (62,4 %).

Platanthera bifolia Rchb., am 13. 7. 04: unter 109 Blüten (5 Pflanzen) 96 mit Fruchtansatz (88 %); am 15. 7. 04: unter 84 Blüten (5 Pflanzen) 74 mit Fruchtansatz (88 %); am 24. 7. 04: unter 187 Blüten (15 Pflanzen) 115 mit Fruchtansatz (61,5 %).

Platanthera chlorantha Custer, am 13. 7. 04: unter 64 Blüten (4 Pflanzen) 57 mit Fruchtansatz (80 %).

Gymnadenia conopea R. Br. (Blütezeit Ende Mai bis Anfang August), am 13. 7. 04: unter 659 Blüten (24 Pflanzen) 359 mit Fruchtansatz (54,5 %); am 15. 7. 04: unter 654 Blüten (22 Pflanzen) 480 mit Fruchtansatz (73,4 %); am 17. 7. 04: unter 1753 Blüten (46 Pflanzen) 1366 mit Fruchtansatz (80 %); am 20. 7. 04: unter 2160 Blüten (60 Pflanzen) 1692 mit Fruchtansatz (78,4 %).

Listera ovata R. Br. (Blütezeit Mai bis Anfang Juli), am 13. 7. 04: unter 280 Blüten (9 Pflanzen) 139 mit Fruchtansatz (49,6 %); am 20. 7. 04: unter 390 Blüten (12 Pflanzen) 258 mit Fruchtansatz (66 %).

Epipactis rubiginosa Gaud. (Blütezeit Ende Mai bis Anfang Juli), am 12. 7. 04: unter 1022 Blüten (62 Pflanzen) 959 mit Fruchtansatz (98,8 %); am 13. 7. 04: unter 1604 Blüten (100 Pflanzen) 1542 mit Fruchtansatz (95,4 %); am 17. 7. 04: unter 1425 Blüten (67 Pflanzen) 1399 mit Fruchtansatz (98,2 %).

Epipactis alba Crantz z. T. (Cephalanthera grandiflora) (Blütezeit Ende Mai und Juni), am 13. 7. 04: unter 22 Blüten (2 Pflanzen) 21 mit Fruchtansatz (95,4 %); am 20. 7. 04: unter 23 Blüten (3 Pflanzen) 20 mit Fruchtansatz (87 %).

Eine andere Reihe von Zählungen erhielt ich ebenfalls durch Göfsnitz aus montanem Gebiete (Weid bei St. Gallen in der Schweiz), welche in der Zeit vom 17.—20. August 1904 ausgeführt wurden und folgende, mit den vorigen im Ganzen übereinstimmende Resultate hatten.

Orchideen von St. Gallen, August 1904:

Orchis maculata L.: unter 8285 Blüten (227 Pflanzen) 5601 mit Fruchtansatz (67,6 %).

Orchis latifolia L.: unter 1445 Blüten (58 Pflanzen) 1025 mit Fruchtansatz (80 %).

Gymnadenia conopea R. Br.: unter 4385 Blüten (80 Pflanzen) 3705 mit Fruchtansatz (84,5 %).

Platanthera chlorantha Custer: unter 265 Blüten (an 12 Pflanzen) 237 mit Fruchtansatz (89,4 %).

Platanthera bifolia Rchb.: unter 306 Blüten (an 16 Pflanzen) 267 mit Fruchtansatz (87,2 %).

Epipactis alba Crantz z. T.: unter 586 Blüten (an 126 Pflanzen) 453 mit Fruchtansatz (77,3 %).

Epipactis viridiflora Hoffm.: unter 356 Blüten (an 17 Pflanzen) 269 mit Fruchtansatz (75,6 %).

Neottia nidus avis Rich.: unter 582 Blüten (an 20 Pflanzen) 420 mit Fruchtansatz (72,2 %).

Man ersieht aus dieser Zusammenstellung, dafs die Falterblumen Platanthera bifolia und chlorantha, Gymnadenia albida und conopea, einen sehr starken Fruchtansatz erzielen können, wenn auch gelegentlich, wahrscheinlich infolge ungünstiger Standortsverhältnisse, der Besuch gering ist (9 % Ansatz bei P. bifolia). Bei den Angaben für Gymnadenia conopea ist zu berücksichtigen, dafs die Beobachtungen aus dem Anfange der zweiten Hälfte der Blütezeit stammen.

Bei Orchis latifolia und maculata entspricht der Ansatz der Tätigkeit der Besucher, der Bienen und Hummeln.

Die Bestäuber der O. fusca und militaris scheinen noch unbekannt zu sein. Bei diesen Arten wäre ein höherer Fruchtansatz zu erwarten gewesen, doch sind die Zählungen für eine endgültige Beurteilung nicht umfassend genug. Der Ansatz bei Cypripedium kann wohl mit Bezug auf die Bestäuber und die Blüteneinrichtung als verhältnismäfsig stark bezeichnet werden. Dagegen ist der Ansatz bei Listera ziemlich schwach zu nennen, weil diese Pflanze auch zur Selbstbestäubung befähigt ist und weil die anderen Selbstbestäuber, Epipactis alba und rubiginosa, sehr hohe Zahlen erreichen.

Es sind also hiernach die Falterblumen und die autogamen Arten, welche den besten Erfolg haben.

Den vorher mitgeteilten Tatsachen entspricht es, dafs mit Bestimmtheit eine Insektenart, welche die Bestäubung bei Muscifera oder Aranifera ausführte, bisher nicht beobachtet wurde. Genauere Angaben macht nur H. Müller, der einmal eine Grabwespe (Gorytes mystaceus L.) (1873, pag. 81) und einmal eine Asfliege (Sarcophaga) (1878, pag. 336) auf der Blüte sah, jedoch ohne eine Auslösung von Pollinien zu bemerken. In den Alpen konnte er an einem reichen Standorte Ende Juni kein besuchendes Insekt auffinden (1881, pag. 73). Auch Knuth (l. c. Bd. II, 2, pag. 442) gibt an, dafs er auf Capri zahlreiche Ophrys-Arten überwacht habe ohne jemals ein Insekt zu entdecken, und dafs Appel bezüglich O. Bertolonii und arachnites bei Riva und am Gardasee zu dem gleichen Ergebnisse gekommen sei.

Herr Max Schulze in Jena teilte mir mit, dafs er Aranifera sechs Stunden lang vergeblich beobachtet habe. Ich selbst habe Ende Mai 1903 diese Pflanze von 2 bis 4 Uhr nachmittags an ihrem natürlichen Standorte und bei hellem Sonnenschein und gutem Insektenfluge beobachtet ohne den Bestäuber zu sehen[1]). Es kam aber eine Apide etwa in der Gröfse und der Farbe der Honigbiene, liefs sich in schnellem, geradem Fluge auf dem Labellum nieder und fuhr mit den Mundwerkzeugen schnell zur Narbenhöhle hin. Darauf bog es sich sofort zurück, wobei es einen Schleimfaden aus der Narbe mit herauszog, hielt sich mit den hinteren Füfsen am Labellum und suchte sich mit den vorderen zu reinigen. Dann flog es, ehe ich es fangen konnte, sehr schnell wieder davon; die Pollinien blieben unberührt. Dafs dieser Besucher der legitime Bestäuber nicht gewesen sein kann, darf man ohne weiteres annehmen.

Es flogen an diesem Hange aufserdem zahllose mittelgrofse und kleinere Fliegen herum, aber nur eine setzte sich während der zwei Stunden auf eines der Labellen, kam jedoch gar nicht in die unmittelbare Nähe des Gynostemiums. Auch in diesem Jahre (Pfingsten 1904) kontrollierte ich den Standort der Aranifera ohne Erfolg; ich stellte auch wieder einige Pflanzen zusammen an einer günstigen, von zahlreichen Fliegen umflogenen Stelle; aber obwohl mindestens jeder Quadratfufs des weiten, sonnenbeschienenen Hanges von mehreren dieser Insekten belebt war, ging kein einziges an die Blüten.

---

1) Es standen dort zwei eingewurzelte Pflanzen und es wurden zehn weitere dazu gestellt.

Am 13. Juni 1903 habe ich anderthalb Stunden lang zehn nahe beieinander gewachsene Exemplare von Muscifera bewacht. Es umschwärmten während dieser Zeit (5—6^{30} nachmittags) zahlreiche mittelgrofse Fliegen die Stengel. Aber erst während der letzten halben Stunde setzten sich nacheinander zwölf Tiere auf ihnen nieder und betupften mit ihren Rüsseln eingehend die Inflorescenzsachsen, krochen auch auf die Blüten, oft über die Seitenpetalen, und betupften die Blüten selbst ganz nahe an der Narbe, von oben und unten kommend, langsam und ruhig. Es fand aber keine Pollinienanheftung statt. Im Mai dieses Jahres habe ich die Beobachtung an denselben Exemplaren und einigen hinzugesteckten wiederholt; diesmal ging keine der zahlreich vorhandenen Fliegen auf die Stengel oder Blüten.

Ausgenommen den oben erwähnten Fall scheint noch niemals beobachtet worden zu sein, dafs Apiden die Blüten von Aranifera und Muscifera aufsuchen, und es ist so gut wie ausgeschlossen, dafs die Honigbiene und die Hummeln als Bestäuber in Betracht kommen, obwohl sie an den Standorten dieser Pflanzen häufig zu beobachten sind, da verschiedene andere von ihnen gut beflogene Arten dort zum Teil in gröfseren Massen gleichzeitig blühen. Dahin gehören z. B. die von Hummeln aufgesuchten Polygonatum multiflorum, Orchis tridentata, fusca, militaris[1]), Trifolium-Arten, Aquilegia vulgaris, Primula officinalis, Rosa-Arten, ferner Thymus serpyllum, Lotus corniculatus, Polygala vulgaris von Hummeln und Honigbienen besucht, Ajuga genevensis von Hummeln und anderen Apiden, Fragaria vesca von Honigbienen und niederen Bienenarten, Euphorbia cyparissias von niederen Bienen und Blattwespen beflogen.

Es ist also gewifs ein reiches Insektenmaterial an den Standorten der genannten Pflanzen vorhanden; es scheinen aber selbst die niederen Apiden und andere Hymenopteren die Blüten so gut wie ganz zu meiden. Denn dafs die betreffenden Tiere nur zufällig den Beobachtern entgangen seien, läfst sich an der Hand der oben gegebenen Statistik des Fruchtansatzes und der Pollinienentleerung nicht annehmen. Man kann vielmehr der ganzen Sachlage nach wohl mit Recht den Schlufs ziehen, dafs höhere Apiden, vor allem Hummeln und Honigbienen, die Blüten überhaupt nicht bestäuben, weil sonst

---

1) Für Orchis fusca (purpurea) und militaris geben Müller und Knuth keine Besucher an; es dürften aber doch nach Analogie zunächst die Hummeln in Betracht kommen.

ein bei weitem besseres Resultat zu erwarten wäre, wie der Vergleich mit dem Fruchtansatze bei Orchis maculata und latifolia zeigt.

Die Frage, warum Hummeln und Honigbienen die Blüten der Ophrys aranifera und muscifera nicht befliegen, soll im folgenden eingehender untersucht werden.

2. Über die Ursachen des Ausbleibens der Bienen bei Ophrys.

Dafs eine streng symmetrische Labellum-Blüte von höheren Bienen vermieden wird, ist eine gewifs auffällige Erscheinung. Die Frage nach den Bedingungen derselben liefse sich von vornherein beantworten, und ich will solche Deutungsmöglichkeiten zunächst anführen, zugleich mit Hinweisen auf ihren Erklärungswert.

1. Dafs die in Betracht kommenden Insekten in genügender Anzahl an den Standorten der Ophrys-Arten vorkommen, habe ich bereits hervorgehoben. Dieser Umstand kommt also nicht in Frage.

2. Man könnte an die Unscheinbarkeit der Blüten oder der Inflorescenz denken, aber es gibt viel unscheinbarere und verstecktere Blüten, welche reichlich von den in Rede stehenden Insekten besucht werden: Rhamnus frangula, Ampelopsis hederacea, Bryonia dioeca und viele andere.[1]) Von niedrig wachsenden Kräutern wird z. B. Viola tricolor v. arvensis von Bienen und Hummeln beflogen.

3. Auch die Farbe der Blüte kann für sich allein nicht verantwortlich gemacht werden (Muscifera dunkelpurpurn bis schwarzrot, Aranifera braun bis grau- oder olivenbraun), weil viele ähnlich gefärbte Blumen keineswegs vermieden werden. So wird Nonnea pulla von Eucera-Arten, Bartsia alpina von Hummeln, Geranium phaeum, Scrophularia nodosa, Lonicera alpigena von Honigbienen und Hummeln besucht.[2])

Auch die Anordnung der Blüte an der Achse und ihr Bau kann keinen Grund abgeben. Zwar sind die verwandten Formen, welche von höheren Bienenarten besucht werden (Orchis), mehr oder weniger trichterförmig oder labiatenartig gestaltet, wer aber das Treiben der Bienen und Hummeln auf den Blüten genauer beobachtet hat, weifs, dafs sie selbst durch die schwierigsten Strukturverhältnisse nicht ab-

---

1) Z. B. Sicyos angulata, Trianosperma, Vitis vinifera, Reseda-Arten, Vaccinium myrtillus, Acer-Arten, Rhamnus cathartica, Rhus cotinus, Gleditschia triacantha, Ptelea trifoliata, Tilia (vgl. Knuth l. c.).

2) Lonicera alpigena sehr stark von Honigbiene und verschiedenen Hummelarten im hiesigen botanischen Garten.

gehalten werden, nach Beute zu suchen und auch unter ganz ungewöhnlichen Bedingungen die Untersuchung von Blüten vornehmen. Wenn sie z. B. die von Bombus terrestris gebissenen Löcher an Symphytum oder Vicia sepium benützen, so ist das gewifs keine normale, von vornherein durch einen nichtvariablen Instinkt diktierte Reaktion, und wenn sie sich an den kleinen Blüten der Rhamnus frangula und der Viola tricolor v. arvensis festzuhalten wissen, so kann die Form des Ophrys-Labellum nicht als ungünstig für das Anfliegen und Festhalten an der Blüte bezeichnet werden. Müller sah in den Alpen einen Bombus terrestris ♀ sich vergeblich bemühen, den Rüssel in die Blüten der Erica carnea zu bringen, und einen B. hortorum ♀, welcher nur solche Blütenbüschel dieser Pflanze aufsuchte, die er, rückwärts auf dem Boden liegend, mit dem Rüssel erreichen konnte (1881, pag. 385).

4. Ophrys aranifera scheint völlig geruchlos zu sein, O. muscifera läfst in gröfseren Mengen einen sehr schwachen, angenehm aromatischen Geruch erkennen. Dafs für den Menschen geruchlose Blüten reichlich besucht werden, ist bekannt; es ist aber kaum nötig, deshalb, wie es Kerner (l. c.) für Ampelopsis tut, anzunehmen, dafs ein nur den Insekten bemerkbarer Geruch entwickelt wird, und für die Bienen dürfte nach den Untersuchungen von Andreae (l. c.) diese Hypothese sogar falsch sein. Nicht riechend sind auch Bryonia dioica, Vaccinium myrtillus und Trianosperma (vgl. Knuth l. c. Bd. I pag. 106 und Kerner l. c. Bd. II pag. 201).

Einen abstofsenden, nur den Bienen und Hummeln bemerkbaren Geruch besitzen die Blüten nicht, da diese Tiere unter bestimmten Versuchsbedingungen sich ganz in der Nähe der Blüten aufhalten resp. über sie hinwegkriechen, ohne Notiz von ihnen zu nehmen (vgl. weiter unten).

5. Der Pollen der Ophrydinen scheint von Bienen ganz allgemein nicht gesammelt zu werden, was aus der Organisation der Pollinien und den Gewohnheiten dieser Insekten leicht verständlich ist. Da aber Orchis und andere sehr wohl von Bienen besucht werden, so kann darin kein Grund gesehen werden, der das Ausbleiben derselben erklären könnte.

6. Dagegen ist ein sehr wichtiger Umstand der Mangel an Nektar. H. Müller (1878, pag. 336) gibt zwar an, dafs „unter günstigen Bedingungen“ an Muscifera-Labellen eine mediane Reihe von Nektartröpfchen abgeschieden werde, diese Sekretion mufs aber sehr selten sein, da ich sie mit Gewifsheit an keiner Blüte feststellen konnte,

weder im Freien, noch an Blüten, die sich im Laboratorium geöffnet hatten, auch nicht morgens oder abends.

So könnte also der Mangel an verwertbaren Produkten, besonders des Nektars, die Bienen abhalten, die Ophrys-Blüten zu besuchen.

Aber auch diese Erklärung würde nicht ausreichen, um die ganz auffallende Vernachlässigung dieser Pflanzen von seiten jener beweglichen und stets suchenden Insekten verständlich zu machen.

Da diese Tiere nicht „wissen" können, ob sie auf einer Blüte etwas „Brauchbares" finden werden oder nicht und da sie (weder Honigbiene noch Hummeln) überhaupt spezifische Lieferanten unter den Pflanzen ihres Gebietes nicht haben,[1]) wovon man sich am leichtesten und besten in den botanischen Gärten überzeugen kann, so bleibt es unter allen Umständen eine auffallende Tatsache, dafs man niemals Bienen oder Hummeln gesehen hat, die versucht hätten, auf den Ophrysblüten etwas zu erbeuten.

Dafs die Honigbiene und gewisse kurzrüfslige Hummeln (Bombus terrestris und mastrucatus) häufig Blüten aufsuchen, deren Nektar sie nicht ohne weiteres erreichen können, ist bekannt; sie helfen sich dann durch Aufbeifsen der Kronröhre, und Müller beschreibt sehr anschaulich, wie eine Hummel erst nach längerem vergeblichen Bemühen sich auf unrechtmäfsige Weise des Nektars zu bemächtigen wufste. Er schildert diesen Vorgang folgendermafsen: „Bombus terrestris L. ♀ (mit nur 7—9 mm langem Rüssel) sah ich auf die Oberseite einer Aquilegiablüte fliegen, mit der Zungenspitze an der Basis der Kelchblätter herumlecken, als sie hier nichts fand an die Unterseite der Blüte kriechen, den Kopf in einen Sporn stecken; da sie hier wieder nichts fand, nochmals auf die Oberseite kriechen, nochmals vergeblich mit der Zungenspitze an der Basis der Kelchblätter herumlecken, endlich aber den Sporn an der Umbiegungsstelle anbeifsen, die Rüsselspitze in das gebissene Loch stecken und auf diesem Wege den Honig stehlen. An den übrigen Sporen derselben Blüte und an jeder folgenden Blüte wiederholte sie nun ohne weiteres Besinnen die Honiggewinnung durch Einbruch. Wahrscheinlich hatten die zahlreichen Exemplare von B. terrestris L. ♀, welche ich vor- und nachher mit dem Anbeifsen der Sporne beschäftigt sah, auch erst durch Probieren gelernt, wie sie den Honig erlangen konnten" (1873, pag. 119). Die Bienen beifsen gleichfalls Löcher in diese

---

1) Vgl. auch H. Müller, 1873, pag. 427.

Blüte oder benutzen wie in vielen anderen Fällen die von den Hummeln verursachten.

Eine ähnliche Beobachtung, ebenfalls B. terrestris betreffend, machte Müller an Primula elatior und fügt hinzu: „Diese Tatsache ist bemerkenswert, da sie nebst vielen ähnlichen von mir berichteten beweist, dafs die Insekten nicht durch Instinkt zu bestimmten ihnen angepafsten Pflanzen geleitet werden, sondern dafs sie probieren, wo sie ankommen können[1]) und den Honig nehmen, wo und wie sie ihn erlangen können“ (1873, pag. 347). Die Honigbiene und Osmia rufa sah Müller (l. c.) den Rüssel mehrmals in verschiedene Blüten der Primel stecken, dann aber diese Pflanzen überhaupt verlassen. Auch auf Iris pseudacorus suchen Honigbienen bekanntlich umsonst den Nektar zu erlangen. Müller (1873, pag. 70) sah eine sich mehrfach vergeblich bemühen und dann auf Ranunculus acer übergehen, wo sie längere Zeit sog. Im hiesigen botanischen Garten sah ich eine ganze Anzahl von Honigbienen an der genannten Pflanze ihre erfolglosen Bemühungen ausführen; sie flogen von Blüte zu Blüte und quälten sich sekundenlang etwas zu erreichen. Vielleicht gelingt es ihnen aber ab und zu ein wenig Nektar zu erlangen (vgl. Knuth l. c. Bd. II, 2, pag. 466), und das mag sie veranlassen, längere Zeit auf den Pflanzen zu verweilen, entgegen der Beobachtung Müllers an Primula.

Müller hat mehrfach beschrieben, wie Bienen und Hummeln verschiedene Blüten erfolglos besuchen, so Bombus terrestris, lapponicus und pratorum (sämtlich ♀) Crocus vernus, eine Falterblume (1881, pag. 59). Mit Gewalt zwängten sich Hummeln in die Falterblume Rhinanthus alpinus, ohne etwas zu erreichen und drei Königinnen des B. mastrucatus versuchten vergeblich die Kronröhre der Pedicularis verticillata mit den Kiefern von aufsen her zu erbrechen; ebenso B. terrestris (l. c. pag. 287 und 297). Die Honigbiene sah Müller vergeblich an der grofsblütigen Form Calamintha alpina saugen (l. c. pag. 321), Bombus mendax an Gentiana nivalis (l. c. pag. 343). Nach einigen vergeblichen Anstrengungen gingen die Tiere zu anderen Blüten über.

Man mufs sich fragen, warum nicht auch Ophrys in dieser eingehenden Weise von Hummeln und Bienen untersucht wird.

Alle soeben besprochenen Blüten (Aquilegia usw.) enthalten freilich Nektar, und es könnte auf diesen Umstand zurückgeführt werden, dafs die Tiere diese Pflanzen überhaupt aufsuchen.

---

1) Von mir gesperrt. Dieselbe Ansicht bei Darwin (1877, pag. 399).

Aber zwingend ist diese Erklärung ebenfalls nicht, da die Nektarwitterung dieser Insekten sich nur auf sehr kurze Entfernungen erstreckt, wie aus verschiedenen Versuchen hervorgeht. „An einem schönen Tage," schreibt Darwin (1877, pag. 403), „als Bienen unablässig die kleinen blauen Blüten der Lobelia erinus besuchten, schnitt ich von einigen sämtliche Kronenblätter ab, von anderen nur die unteren gestreiften Kronenblätter, und diese Blüten wurden nun nicht einmal wieder von den Bienen ausgesogen, obgleich einige faktisch über sie wegkrochen. Die Entfernung der zwei kleineren oberen Kronenblätter allein macht in ihren Besuchen keinen Unterschied." Entsprechende Versuche machten Lubbock (l. c. pag. 236) und Andreae (l. c. pag. 19 u. pag. 29 f.) bezüglich der Honigwitterung der Biene. Ich selbst stellte zwischen Bienenstöcken ein Papier und vor ihnen Muscifera-Blüten mit ganz reinem, von diesen Völkern stammendem einjährigen Honig auf, ohne ein einziges der zahlreich umherschwebenden Tiere darangehen zu sehen; es geschah auch am nächsten Tage nicht und auch nicht bei zufällig aus einem Stocke ausfliefsendem frischen Honig.[1])

Wie wenig weit die Geruchswahrnehmung bei der Honigbiene reicht, heben auch Forel (l. c. pag. 27 f.) und v. Buttel-Reepen hervor; letzterer zeigte, dafs selbst der Weiselgeruch im Freien von nahe vorüberfliegenden Individuen nicht wahrgenommen wird (l. c. pag. 24); Andreae experimentierte mit gut besuchten Reseda-Pflanzen und konstatierte, dafs die Honigbienen, nachdem die Mehrzahl der Pflanzen abgepflückt und in ein dunkelbraunes Gazenetz gesteckt war, nur die stehengebliebenen Pflanzenstöcke weiter beachteten, während niedere Arten (Prosopis und Andrena) an das Netz flogen (l. c. pag. 31). Sehr interessant ist das Verhalten der Biene in der Buchweizentracht, das v. Buttel-Reepen (l. c. pag. 49 f.) mit folgenden Worten schildert: „Stehen die Völker im Buchweizen, so ist der Flug nur in den frühen Morgenstunden bis gegen 10 Uhr lebhaft, dann läfst er nach und ruht den übrigen Teil des Tages fast ganz, um am andern Morgen wieder stark zu beginnen. Der Buchweizen honigt nämlich nur früh morgens; sowie die Nektarquellen versiegen, fliegen die Bienen noch ein paar Mal hinaus und stellen dann den vergeblichen Flug ein. Trotz des schimmernden Blütenmeeres, trotz des starken Duftes findet man tags-

---

1) Bei der Honigbiene spielt freilich die „Trachtstimmung", wenn man so sagen darf, eine grofse Rolle und ihr Verhalten zum Honig kann sehr verschieden sein. Vgl. z. B. Giltay, l. c. pag. 373 u. 374.

über von ungefähr 10 Uhr an gewöhnlich nur sehr wenige Bienen in den Buchweizenfeldern." Es geht aus dieser Beobachtung hervor, dafs die Bienen nur deshalb nicht weiter sammeln, weil sie nichts mehr finden und nicht deshalb, weil ihnen irgendwie bekannt ist, dafs von 10 Uhr ab nichts mehr vorhanden sei, was sie gebrauchen könnten. Wichtig ist eben für uns, dafs sie überhaupt suchen.

Wie in letzter Zeit Forel (l. c.) und besonders Andreae[1]) (l. c.) wiederum nachgewiesen haben, ist es in allererster Linie die Farbe, welche die höheren Bienen anlockt, und besonders das Experiment Darwins an Lobelia erinus[2]) ist geeignet, die Tatsache hervorzuheben, dafs selbst in grofser Nähe nicht das Vorhandensein von Nektar, sondern das einer bunten Blüte für den Besuch und die Ausnützung dieser Nektarquelle mafsgeblich ist[3]) (vgl. auch Giltay l. c.).

Im übrigen mufs daran erinnert werden, dafs das Verhalten der Bienen gegenüber ihrem Honig nicht übertragen werden darf auf ihre Beziehungen zum Blütennektar. Der Honig ist ein durch die Tätigkeit der Tiere veränderter Nektar und besteht in der Regel nicht, und vielleicht überhaupt niemals völlig, aus dem Nektar einer einzigen Pflanzenart. Man wird diese Tatsache beachten müssen bei experimentellen Untersuchungen, wo häufig Nektar und Honig als gleichwertig behandelt werden. Für den vorliegenden Fall war es jedoch nur von Bedeutung zu wissen, dafs Stoffe, welche von den Bienen sehr gern genossen werden, oft selbst aus geringer Entfernung nicht gewittert werden. Wir dürfen mit Rücksicht darauf sagen, dafs der Nektarmangel bei Ophrys das völlige Ausbleiben der höheren Bienen nicht erklärt; man müfste immerhin Tiere finden, welche wenigstens den Versuch machen, auf diesen Blüten etwas zu entdecken.

Man mufs aufserdem hinzufügen, dafs die Tiere, auch wenn der Nektarduft wichtig für die Anlockung wäre, doch nicht „wissen" könnten, ob nicht vielleicht Pollen zu erbeuten ist. Da aber diese Tiere überhaupt nichts wissen und keine Betrachtungen über Eventualitäten anstellen, so mufs irgend etwas vorhanden sein, was sie herbeizieht, und das ist, wie genugsam feststeht, der optische Reiz der Farben. Dafs in der Farbe unserer Ophrys-Arten keine Ursache für

---

1) Vgl. auch Giltay l. c.

2) Darwin erwähnt an derselben Stelle, dafs nach Anderson Bienen eine Calceolaria nach Entfernung der Kronblätter nicht wieder besuchten.

3) Wenigstens unter gewissen die Einstellung der Tiere betreffenden Voraussetzungen; vgl. den später folgenden Aufsatz.

die Insekten liegen kann, diese Blüten nicht aufzusuchen, haben wir oben gesehen.[1])

Es gibt aber auch einige Blumen, welche Nektar in genügender Menge sezernieren und dennoch nicht von Bienen und Hummeln aufgesucht werden; bekannte Beispiele sind Veratrum album und Epipactis latifolia. Müller hat Veratrum album in den Alpen beobachtet und zahlreiche Insekten, besonders Dipteren, den Nektar saugen sehen, doch nie eine Bienenart auf dieser Pflanze angetroffen[2]). Von Epipactis latifolia gibt Darwin (1877, pag. 407) an, dafs sie von Bienen und Hummeln niemals berührt werde, obgleich sie dicht an den Pflanzen vorüberfliegen und der Nektar für den Menschen einen angenehmen Geschmack hat und auch bekanntlich von der Wespe aufgesucht wird. Da man auch von einem abstofsenden Grunde bei diesen Pflanzen nichts bemerkt und die trübschmutzig gelbe Blüte des Veratrum kaum die Ursache des Ausbleibens sein kann, so würden vergleichende Experimente an diesen Blüten vielleicht Gelegenheit bieten, interessante Einblicke in den komplizierten Reaktionsmechanismus der höheren Apiden zu gewinnen.

7. Ein ganz anderer Gesichtspunkt, das Ausbleiben der Honigbienen und Hummeln auf den Ophrys-Blüten zu erklären, böte sich, wenn man ausginge von einer Idee, welche Robert Brown bereits im Jahre 1833 (l. c.) aussprach. Er äufsert sich in der zitierten Abhandlung folgendermafsen: „Es mag bemerkt werden, dafs die Befruchtung in der Gattung Ophrys häufig ohne die Hilfe von Insekten erreicht und im allgemeinen die ganze Pollenmasse der befruchteten Narbe anhaftend gefunden wird. Darnach könnte man vermuten, dafs die merkwürdigen Blütenformen bei dieser Gattung zur Abschreckung bestimmt sind, nicht zur Anlockung der Insekten, deren Hilfe unnötig zu sein scheint und deren Tätigkeit wegen der verminderten Klebrigkeit des Retinaculum schädlich sein könnte. Dazu will ich auch noch die Bemerkung wagen, dafs die Insektenformen der Orchideenblüten den Insektenarten ähneln, welche in dem Vaterlande der betreffenden Pflanzen vorkommen“ (l. c. pag. 740—741). Dieser zunächst etwas abenteuerlich klingende Gedanke Browns wird wohl hauptsächlich deshalb bei den zu Deutungen vielfach sehr geneigten Blütenbiologen keine Beachtung gefunden haben, weil er von Darwin in seinem

---

1) Ophrys apifera ist sogar eine sehr farbige Blume und wird ebensowenig von höheren Bienen besucht wie die anderen.

2) Nach Knuth (l. c. II, 2 pag. 516) haben Schletterer und v. Dalla Torre in Tirol die Gartenhummel als Besucher gesehen.

grundlegenden Orchideenwerke zurückgewiesen wurde. Darwin erhebt folgenden Einwand: „Robert Brown hatte die Idee, dafs die Blüten (von Apifera) den Bienen glichen, um deren Besuche abzuweisen; dies scheint mir jedoch äufserst unwahrscheinlich zu sein. Die Blüten mit ihren rosa Kelchblättern gleichen keiner britischen Bienenart und wahrscheinlich ist es, wie ich gehört habe, richtig, dafs die Pflanze ihren Namen nur darum erhielt, weil das haarige Labellum dem Unterleib der Hummel etwas ähnlich ist. Wir sehen, wie phantastisch viele der Namen sind — eine Art wird die Eidechsen-, eine andere die Frosch-Orchis genannt. Bei Ophrys muscifera ist die Ähnlichkeit mit einer Fliege viel gröfser als die von O. apifera mit einer Biene, und doch hängt die Befruchtung der ersteren absolut nur von der Hülfe der Insekten ab und wird auch nur durch dieselben bewerkstelligt“ (1877 b, pag. 48).

Brown hatte offenbar die Meinung, dafs die Insekten überhaupt von den Ophrys-Blüten abgewiesen werden sollten. Er war nach Darwin (1877 b, pag. 46) der Erste, der die Selbstbestäubungseinrichtung bei Apifera erkannte, da er aber dieses Faktum auch auf die übrigen Arten übertrug, so hat Darwin entschieden Recht, wenn er darauf aufmerksam macht, dafs bei der Fliegen-Ophrys, welche auf Insekten angewiesen ist, die Brown'sche Ansicht nicht zutreffen könne. Sobald man sich aber die Frage stellt, warum ganz bestimmte Insekten unter den Besuchern fehlen, so kann auf Grund der Gewohnheiten der ausgeschlossenen Tiere die Idee Browns unter Umständen ganz wohl ihre Bedeutung haben, wenigstens ist sie beachtenswert.

Natürlich wäre es unrichtig, die ganze Ophrys-Blüte einem Insekte zu vergleichen; es kann sich nur um das Labellum handeln. Eine Insektenähnlichkeit der Labellen von Apifera, Muscifera und Aranifera ist aber für das menschliche Auge unzweifelhaft vorhanden, und Linné fafste infolgedessen sämtliche Arten mit dem Namen Ophrys insectifera zusammen (vgl. Schulze l. c. Nr. 26). Die Ähnlichkeiten aber im einzelnen zu bestimmen, dürfte aussichtslos sein. Man könnte von der Apifera-Blüte sagen,[1]) dafs sie den Anschein erwecke, als ob in einer hellrosafarbenen Blüte eine gröfsere Arbeiterin der Garten- oder Erdhummel säfse und Nektar söge. Das Labellum von Muscifera dagegen gleicht wohl kaum einer einheimischen Fliege,

---

1) Gut kolorierte Abbildungen findet man in dem zitierten Orchideenwerke von M. Schulze.

sondern eher gewissen Schmetterlingsarten (Zygaena und Verwandte). Was Aranifera betrifft, so habe ich an einer dem Standorte dieser Art (mäfsig bewachsene Kalkgeröllhänge) ensprechenden Örtlichkeit eine Spinne gefunden, die zwar ein wenig kleiner war als die Labellen durchschnittlich sind, in der Farbe (grau mit hellerer Zeichnung) aber und in der Form (jederseits ein Höcker) des Hinterleibes dem Labellum einigermafsen ähnlich. Die letztgenannten beiden Blüten machen also etwa den Eindruck, als ob in einer grünen Blüte in dem einen Falle eine Spinne, in dem anderen ein kleiner dunkler Schmetterling mit horizontal eingeschlagenen Flügeln säfse.[1])

Ich habe keine Mühe darauf verwandt, Insekten ausfindig zu machen, mit denen die Labellen in Form und Farbe genauer zu identifizieren wären. Wenn der Gedanke Browns überhaupt einen Wert hat, so kann er nicht in dem Nachweise einer speziellen Ähnlichkeit liegen; denn es müfste in einem solchen Falle auf den Blüten Insekten geben, welche ganz spezifische und verbreitete Feinde der Honigbiene oder der Hummeln wären und welche von diesen Tieren gemieden und geflohen würden. Daran ist aber, so viel ich weifs, gar nicht zu denken.[2]) Und wenn eine Biene oder Hummel von einer Blüte zurückschreckt, welche bereits von einem anderen Insekte besetzt ist, so tut sie das unter allen Umständen, mag sich nun eine Hummel, ein Schmetterling, eine Fliege oder Spinne in der Blüte befinden. Es mag ja öfters geschehen, dafs eine Biene oder Hummel sich in dem Netze einer gröfseren Spinne fängt und überwältigt wird, dafs aber auf diesem Wege ein besonderer Instinkt, Spinnen zu vermeiden, entstehen könne, dürfte doch sehr unwahrscheinlich sein. Völlig unstatthaft aber wäre es, auf eine so vage Vermutung einen Fall von Pflanzenmimicry zu gründen.

Diese Überlegungen machten es nötig, die Frage in anderer Weise zu formulieren. Man mufste ausgehen von dem Verhalten der in Rede stehenden Insekten beim Blütenbesuche, um zunächst überhaupt die Möglichkeit einer abschreckenden Wirkung der Labellen und die Bedingungen einer solchen Wirkung zu untersuchen.

Diese Vorfrage soll kurz im vierten Abschnitte erörtert werden; zunächst seien einige Gesichtspunkte hervorgehoben, welche es als

---

1) Die Zygaenen sind übrigens durch einen unangenehmen Geruch ausgezeichnet.

2) Herr Friese teilte mir mit, dafs es unter den Spinnen eine Art gibt, welche Bienen und Hummeln auf den Blüten überfällt; sie ist aber mimetisch geschützt (braun oder grün), wird von den Insekten nicht erkannt und ähnelt nicht der Aranifera.

möglich erscheinen lassen, dafs mit dem Fernhalten der Honigbienen und Hummeln von den Blüten der Ophrys-Arten ein Nutzen für diese Pflanzen verbunden ist.

3. Vermutlicher Nutzen einer Abschreckung der Bienen von den Ophrys-Blüten.

Da die Honigbienen und Hummeln solche Pflanzen, auf denen sie nichts finden, in der Regel nach dem Besuche einer oder weniger Blüten verlassen, um sie nicht wieder aufzusuchen, so könnte es für Ophrys, deren Blüten sehr bald der Pollinien beraubt sein würden, nicht ganz bedeutungslos sein, wenn solche Insekten fern blieben, die eine erfolgreiche Pollinienübertragung gar nicht bewirken könnten. Bei Orchis-Arten, welche von Bienen und Hummeln besucht werden, weist das Vorhandensein eines Spornes darauf hin, dafs der Kopf der Tiere bei jedem Besuche eine derartige Stellung zu Rostellum und Narbe einnimmt, dafs die Anheftung der Pollinien und ihre Einführung in die Narbenhöhle einer zweiten Blüte nach Niederlegung der Caudiculae in erfolgreicher Weise erfolgen kann. Bei der spornlosen Ophrys würde der Erfolg ein ganz anderer sein. Die schnell arbeitenden Tiere würden sich bemühen mit dem Rüssel in die Narbenhöhle einzudringen, da eine andere Höhlung, in der sie Nektar suchen könnten, fehlt; infolgedessen würden sie, wenn sie ruhig tasteten, die Klebdrüsen mit dem Kopfe überhaupt nicht berühren oder bei ungestümerem Vorgehen sich die Pollinien so unregelmäfsig ankitten, dafs gar keine Garantie dafür bestünde, dafs sie auf einer anderen Blüte in erfolgreicher Weise der Narbe genähert würden, da eben das die Bewegungen in übereinstimmender Weise Regelnde, die Führung des Rüssels durch den Sporn, hier fortfällt.

Es kommt hinzu, dafs die Pollinien von Ophrys muscifera nach Darwin (1877 b, pag. 40) sechs Minuten brauchen, um die notwendige Überbiegung nach vorn (um 90°) auszuführen, eine Bewegung, die auch bei Aranifera langsam, bei Orchis mascula aber z. B. in einer halben Minute erfolgt (Darwin l. c. pag. 11). Dieser Umstand würde zur Folge haben, dafs die Ophrys-Pollinien in die erforderliche Stellung erst gekommen sein würden, wenn das Insekt bereits mehrere Blüten untersucht und, da es nichts fände, die Pflanze bereits verlassen hätte, denn in sechs Minuten kann eine Biene oder Hummel eine grofse Anzahl von Blüten regelrecht ausbeuten. Die schon so erhebliche Pollinienverschleppung würde auf diese Weise durch die

äufserst sammeleifrigen Bienen und Hummeln noch beträchtlich vermehrt werden.[1])

Die verhältnismäfsige Enge der Narbenhöhle bringt einen weiteren Nachteil mit sich. Geht eines der in Betracht kommenden Insekten vom Pollen- zum Nektarsammeln über und gerät dabei an Ophrys, so wird es leicht, wenn es etwa von der oft benachbarten Rosa kommt, fremden Blütenstaub mit seinen Kopfhaaren auf die Narbenfläche übertragen und dadurch die Möglichkeit der sicheren Anheftung eigenen Pollens beträchtlich vermindern, indem die Gröfse der klebenden Fläche, von der die Bestäubungsmöglichkeit in hohem Mafse abhängt (weil die Insekten nicht mit der Absicht kommen, die Narbe zu bestäuben) verringert wird. Man kann sich davon leicht durch einen Versuch überzeugen, und wenn man z. B. etwas Pollenstaub von Pinus in die Narben schüttet und die Blüte dann kräftig abstäubt, wird man sehen, dafs trotzdem so viel davon haften bleibt, dafs ein Pollinium nicht mehr festklebt, weil die ganze Klebefläche verunreinigt worden ist. Jedenfalls aber würde die Anzahl der eindringenden Pollenschläuche vermindert werden, wie Strasburger (l. c. pag. 59) bei Orchis Morio nach Bestäubung mit Scilla hispanica bemerkte. Ferner wäre von Nachteil für die Ophrys-Blüte, dafs selbst heterogener Pollen in den Griffelkanal und das Ovarium einzudringen vermag und so die Chancen des eigenen Pollens mindestens einschränkt. Strasburger (l. c. pag. 81) hat bei Orchis und anderen Orchideen eine Beeinträchtigung durch keimenden fremden Pollen allerdings nicht bemerken können, doch hat dieser Forscher mit Ophrys-Arten nicht experimentiert. Auch Hildebrand (1865) hat solche Versuche nicht angestellt.

Ich habe deshalb einige solche Bastardkreuzungen mit Ophrys muscifera und arenaria vorgenommen, indem ich nach dem Vorgange von Hildebrand (1863) und Strasburger die Orchideen einfach in Leitungswasser aufstellte, wobei sie sich, wenn man das Wasser und die Schnittflächen öfter erneuert, bis zur völligen Reifung der Samen halten.

Kreuzungsversuche mit Ophrys.

Aranifera gekreuzt mit anderen Arten (Mai 1903):

1. Ar. (5)[2]) × Orchis tridentata (25. 5.): am 16. 6. sind 2 Fruchtknoten angeschwollen; 16. 7. keine Embryonen.

1) Knuth (l. c. Bd. I pag. 197) sah eine Honigbiene auf Trifolium repens 30—40 Besuche in einer Minute machen.

2) Die Ziffer in Klammern bedeutet die Anzahl der gekreuzten Blüten.

Trid. (9) × Ar. (25. 5.): am 16. 6. sind sämtliche Fruchtknoten angeschwollen; 16. 7. keine Embryonen.

2. Ar. (6) × O. fusca (25. 5.): am 16. 6. sind 3 Fruchtknoten angeschwollen; 16. 7. keine Embryonen.
   Fusca (13) × Ar. (25. 5.): am 16. 6. kein Fruchtknoten angeschwollen; 16. 7. keine Embryonen.
3. Ar. (3) × Polygonatum multiflorum (25. 5.): am 16. 6. kein Fruchtknoten angeschwollen; Pflanze sehr bald vertrocknet.[1])
4. Ar. (4) mit dem eigenen Pollen (autogam): am 16. 6. sind 3 Fruchtknoten geschwollen; 16. 7. viele Embryonen.

Muscifera gekreuzt mit anderen Arten (Mai 1903).

1. Musc. (5) × Orchis tridentata (25. 5.): am 16. 6. sind 4 Fruchtknoten angeschwollen; 16. 7. sehr vereinzelte Embryonen.
   Tridentata (5) × Musc. (25. 5.): am 16. 6. sämtliche Fruchtknoten angeschwollen; 16. 7. keine Embryonen.
2. Musc. (5) × O. Rivini (25. 5.): am 16. 6. ein Fruchtknoten angeschwollen; 16. 7. keine Embryonen.
   Rivini (8) × Musc. (25. 5.): am 16. 6. kein Fruchtknoten angeschwollen; 16. 7. keine Embryonen.
3. Musc. (4) × Himantoglossum (27. 5.): am 16. 6. an einem Fruchtknoten zweifelhafte Schwellung; 16. 7. keine Embryonen.
   Him. (5) × Musc. (27. 5.): am 16. 6. sind sämtliche Fruchtknoten angeschwollen; 16. 7. vereinzelte schlechte Embryonen, 27. 7. ebenso.
4. Musc. (3) mit dem eigenen Pollen (autogam) (26. 5.): am 16. 6. zwei Fruchtknoten angeschwollen; 16. 7. zahlreiche Embryonen.

Muscifera gekreuzt mit anderen Arten (Juni 1904).

I. Muscifera × Orchis Rivini.

A. Eine Muscifera mit 5 Blüten:

Blüte 1[2]):	am 4. 6.	× Musc.,	22. 6.	starke Schwellung.[3])
„ 2:	„ 6. 6.	× Rivini,	22. 6.	geringe „
„ 3:	„ 6. 6.	× Rivini,	22. 6.	„ „
			26. 7.	keine Embryonen.

1) Wegen des schnellen Absterbens der Pflanze glaubte ich, es könnte sich um eine Art von Giftwirkung handeln. Bei der Wiederholung (1904) blieb die Pflanze mit den Fruchtknoten frisch, entwickelte aber keine Embryonen.

2) Die erste ist jedesmal die unterste der zum Versuche verwendeten Blüten einer Ähre. In diesen und den späteren Fällen stets Xenogamie.

3) Wo die Angaben über die Embryonen fehlen, waren die Fruchtknoten nicht zur Reife gekommen, resp. vertrocknet.

Blüte 4: am 6. 6. × Rivini, 22. 6. keine Schwellung
„ 5: „ 6. 6. × Rivini, 22. 6. „ „

B. Eine Muscifera mit 5 Blüten:

Blüte 1: am 4. 6. × Musc., 22. 6. starke Schwellung,
26. 7. zahlreiche gute Embryonen.
„ 2: „ 6. 6. × Rivini, 22. 6. geringe Schwellung,
26. 7. keine Embryonen.
„ 3: „ 6. 6. × Rivini, 22. 6. geringe Schwellung,
26. 7. keine Embryonen.
„ 4: „ 6. 6. × Rivini, 22. 6. geringe Schwellung,
26. 7. keine Embryonen.
„ 5: „ 6. 6. × Rivini, 22. 6. geringe Schwellung,
26. 7. keine Embryonen.

II. Muscifera gleichzeitig mit O. Rivini und Muscifera belegt.

A. Eine Muscifera mit 3 Blüten:

Blüte 1: am 6. 6. × Musc., 22. 6. starke Schwellung,
26. 7. zahlr. grofse Embryonen.
„ 2: „ 6. 6. × Musc. + Riv., 22. 6. starke Schwellung,
26. 7. zahlr. grofse Embryonen.
„ 3: „ 6. 6. × Musc. + Riv., 22. 6. geringe Schwellung.

B. Eine Muscifera mit 4 Blüten:

Blüte 1: am 6. 6. × Musc., 22. 6. mäfsige Schwellung,
26. 7. zahlr. grofse Embryonen.
„ 2: „ 6. 6. × Musc. + Riv., 22. 6. mäfsige Schwellung,
26. 7. viele Embryonen, vielfach sehr klein.
„ 3: „ 6. 6. × Musc. + Riv., 22. 6. mäfsige Schwellung,
26. 7. viele Embryonen, vielfach sehr klein.
„ 4: „ 6. 6. × Musc. + Riv., 22. 6. mäfsige Schwellung,
26. 7. viele Embryonen, vielfach sehr klein.

C. Eine Muscifera mit 4 Blüten:

Blüte 1: am 6. 6. × Musc., 22. 6. kräftige Schwellung,
26. 7. zahlr. grofse Embryonen.
„ 2: „ 6. 6. × Musc. + Riv., 22. 6. kräftige Schwellung,
26. 7. zahlr. grofse Embryonen.
„ 3: „ 6. 6. × Musc. + Riv., 22. 6. kräftige Schwellung,
26. 7. zahlr. grofse Embryonen.
„ 4: „ 6. 6. × Musc. + Riv., 22. 6. kräftige Schwellung,
26. 7. zahlr. grofse Embryonen.

D. Eine Muscifera mit 4 Blüten:

Blüte 1: am 6. 6. × Musc., 22. 6. starke Schwellung, 26. 7. zahlr. grofse Embryonen.

„ 2: „ 6. 6. × Musc. + Riv., 22. 6. starke Schwellung, 26. 7. zahlr. grofse Embryonen.

„ 3: „ 6. 6. × Musc. + Riv., 22. 6. starke Schwellung, 26. 7. zahlr. grofse Embryonen.

„ 4: „ 6. 6. × Musc. + Riv., 22. 6. keine Schwellung.

III. Muscifera zuerst mit O. Rivini, später mit Muscifera belegt.

A. Eine Muscifera mit 4 Blüten (2 Tage später mit Musc.):

Blüte 1: am 6. 6. × Riv., 22. 6. geringe Schwellung.

„ 2: „ 6. 6. × Riv., 22. 6. mäfsige Schwellung, 26. 7. keine Embryonen.

„ 3: „ 6. 6. × Riv. + Musc. (8. 6.), 22. 6. mäfs. Schw., 26. 7. wenige grofse Embryonen.

„ 4: „ 6. 6. × Riv. + Musc. (8. 6.), 22. 6. mäfs. Schw., 26. 7. wenige grofse Embryonen.

B. Eine Muscifera mit 4 Blüten (9 Tage später mit Musc.):

Blüte 1: am 6. 6. × Riv., 22. 6. starke Schwellung, 26. 7. keine Embryonen.

„ 2: „ 6. 6. × Riv., 22. 6. mäfsige Schwellung.

„ 3: „ 6. 6. × Riv. + Musc. (15. 6.), 22. 6. starke Schw., 26. 7. keine Embryonen.

„ 4: „ 6. 6. × Riv. + Musc. (15. 6), 22. 6. sehr geringe Schwellung.

IV. Muscifera gleichzeitig mit Salvia pratensis und Muscifera belegt.

Eine Muscifera mit 5 Blüten:

Blüte 1—5: am 10. 6. × Salv. + Musc., 22. 6. kräftige Schwellung, 26. 7. sämtliche Kapseln mit zahlr. grofsen Embryonen.

V. Muscifera gleichzeitig mit Lotus corniculatus und Muscifera belegt.

Eine Muscifera mit 2 Blüten:

Blüte 1—2: am 10. 6. × Lot. + Musc., 22. 6. mäfsige Schwellung, 26. 7. zwei Kapseln mit zahlr. grofsen Embryonen.

VI. Muscifera nur mit Lotus corniculatus belegt.

1 Blüte: am 11. 6. bestäubt, 22. 6. Labellum noch frisch, 26.7. völlig vertrocknet.

VII. Muscifera gleichzeitig mit Anthyllis vulneraria und Muscifera belegt.

Eine Muscifera mit 3 Blüten (und 2 unreifen „Kapseln“):

Blüte 1: am 10. 6. × Anth. + Musc., 22. 6. geringe Schwellung, 26. 7. zahlreiche grofse Embryonen.

„ 2: „ 10. 6. × Anth. + Musc., 22. 6. geringe Schwellung.

„ 3: „ 10. 6. × Anth. + Musc., 22. 6. mäfsige Schwellung. („Kapseln“: am 26. 7. zahlreiche grofse Embryonen.)

VIII. Muscifera nur mit Anthyllis vulneraria belegt.

Eine Muscifera mit 3 Blüten:

Blüte 1—3: am 11. 6. bestäubt, 22. 6. Blüte 1 und 3 noch nicht, bei 2 das Labellum vertrocknet, keine Schwellung, 26. 7. sämtlich vertrocknet, Fruchtknoten desgl.

IX. Muscifera gleichzeitig mit Onobrychis sativa und Muscifera belegt.

Eine Muscifera mit 5 Blüten (Bestäubung am 10. 6.):

Blüte 1: nur diese am 22. 6. angeschwollen, am 10. 8. mit reifer Kapsel und zahlreichen grofsen Embryonen.

Die Versuche ergeben[1]), dafs bei Muscifera wie bei Aranifera durch den Pollen anderer (an ihren Standorten vorkommender) Orchideennarten zwar Schwellung der Fruchtknoten, aber keine Embryobildung (wenigstens keine normale) erzeugt wird, während phanerogame Arten desselben Standortes (Lotus, Anthyllis) keine Schwellung, aber auch keine bemerkbare Schädigung veranlassen, da die Blüten noch lange Zeit frisch bleiben. (Versuch VI u. VIII, 1904.)

Wurde Muscifera (II A—D) gleichzeitig mit Muscifera und Orchis Rivini belegt, so bildeten von 11 Blüten 6 zahlreiche gut entwickelte Embryonen, 2 Blüten gar keine und 3 Blüten zum grofsen Teile schlechte Embryonen.

Wurde Muscifera (III A) zuerst mit O. Rivini und zwei Tage danach mit Muscifera belegt, so wurden wenige grofse Embryonen erzielt; geschah die Nachbestäubung mit Muscifera 9 Tage später, (III B), so trat gar keine Embryonenbildung mehr ein.

Bei gleichzeitiger Befruchtung von Muscifera mit Salvia und Muscifera (IV) erzeugten sämtliche Blüten Kapseln mit zahlreichen wohlentwickelten Embryonen; bei gleichzeitiger Belegung mit Mus-

---

1) Natürliche Bastardbildung zwischen Ophrys und anderen Orchideengattungen scheint nicht vorzukommen, wenigstens fand ich bei Focke (l. c.) und Schulze (l. c.) nichts darüber.

cifera und Anthyllis (VII) erzeugte von 3 Blüten nur eine zahlreiche gute Embryonen, die anderen gingen zugrunde; bei gleichzeitiger Belegung mit Muscifera und Onobrychis (IX) brachte von 5 Blüten nur eine zahlreiche, gut ausgebildete Embryonen hervor.

Strasburger kam auf Grund zahlreicher Versuche zu dem Schlusse, dafs Schutzeinrichtungen der Blüten gegen fremden Pollen überflüssig seien; „selbst da, wo der fremde Pollen seine Schläuche in den Griffel und Fruchtknoten der fremden Pflanze treiben kann[1]), wachsen die eigenen Pollenschläuche unbehindert zwischen den fremden abwärts und gelangen zu normaler Funktion“ (l. c. pag. 81).

Die geringe Anzahl meiner Versuche erlaubt zwar keine gültigen Schlüsse, aber vielleicht die Annahme, dafs eine ungünstige Beeinflussung der eigenen Pollenmassen nach vorheriger Belegung der Narbe mit fremdem Pollen nicht ausgeschlossen ist. Bei der grofsen Pollinienverschleuderung, welche Ophrys (vermutlich gerade durch den adäquaten Bestäuber) zu erleiden hat und dem äufserst geringen Fruchtansatz dieser Pflanzen, der wahrscheinlich nur durch die hohe Zahl der Samen in einer Kapsel und die Fähigkeit zu vegetativer Erhaltung einigermafsen ausgeglichen wird, blieb es dennoch von Interesse, die Wirkung der Blütenform auf die Bienen experimentell zu prüfen. Bei einer bestimmt abschreckenden Wirkung auf diese Tiere würde es nicht bedeutungslos und wohl auch nicht erfolglos sein, nach dem Nutzen der Erscheinung zu suchen.

4. Das Verhalten der Honigbienen und Hummeln beim Blütenbesuche.

Es wird jedem, der einmal seine Aufmerksamkeit dem Leben und Treiben der Bienen oder Hummeln an den Blüten geschenkt hat, bekannt sein, dafs die Tiere beim Anfluge auf eine Blüte stets abschwenken, wenn die Blüte bereits von irgend einem anderen Insekt oder einem Vertreter derselben Art besetzt ist. Seltener habe ich beobachtet, dafs eine Biene die andere verjagt, wenn die eine bereits festen Fufs gefafst hatte; häufig fliegen dann beide ab.

Dieses Abschwenken findet nicht nur statt, wenn es sich um Blüten handelt wie die von Symphytum oder um andere Röhren- oder um Labiaten-Blüten, die eben nur von einem Tiere zu einer Zeit besucht werden können. Ganz dieselbe Beobachtung kann man viel-

1) Ich sah die Pollen von O. Rivini auf den Narben der Muscifera (mediane Längsschnitte) 24 Stunden nach der Bestäubung teilweise in der Keimung begriffen, nach 48 Stunden wenige Schläuche im „Griffelkanal“ und 5 Tage nach der Bestäubung noch nicht im Fruchtknoten.

mehr auch machen, wenn eine Honigbiene oder eine Hummel gerade auf eine schon besetzte Stelle einer grofsen Pollenblume, z. B. Paeonia, oder eines gröfseren Distelkopfes zufliegt, sie vermeidet dann häufig den ganzen Blütenstand. Und selbst bei Symphytum habe ich gesehen, dafs Hummelarbeiterinnen, wenn sie beim Anfluge auf eines der hängenden Blütenbüschel gerade auf eine besetzte Blüte trafen, das ganze Büschel unter scharfem Abschwenken vermieden und ein anderes beflogen.

Ganz anders dagegen verhalten sich die Tiere, wenn sie nicht anfliegen, sondern kriechend an eine solche Blütengesellschaft herankommen. In diesem Falle stören sie einander fast nur bei allzu harter Berührung.

Auf Paeonia, wo Bienen und Hummeln zahlreich Pollen sammelten, habe ich diese Insekten selbst vor bei weitem kleineren Halictus-Arten zurückschrecken sehen, trotz der grofsen gelben Scheibe, welche die reifen Staubbeutel zusammen darstellen. Ich füge aber hinzu, dafs es ab und zu auch vorkommt, dafs eine schnell anfliegende Biene auf eine andere auf der Blüte saugende und pollensammelnde aufstürzt; dann fliegen beide meistens davon.

Um das soeben geschilderte Verhalten der Insekten noch etwas genauer kennen zu lernen, wurden einige einfache Versuche mit toten Bienen und Hummeln und mit anderen Gegenständen in folgender Weise angestellt. Mit Äther getötete Bienen und Hummelarbeiterinnen wurden auf schwarze, dünne stählerne Insektennadeln so aufgesteckt, dafs der Messingknopf derselben zwischen den Haaren der Körper verdeckt war, und nach völliger Verdampfung des Äthers auf gut besuchten Blüten befestigt. Anfang Mai wurde eine schön blühende Pulmonaria von Osmia rufa und einer Anthophora und aufserdem von der hummelähnlichen und auch nach Apiden-Art, aber fliegend saugenden Fliege Bombylius häufig besucht. Auf die Blütenstände dieser Pflanze wurden die erwähnten toten Tiere gesteckt und es zeigte sich nun, dafs die sammelnden Insekten, wenn sie beim Anfluge sich in der Richtung auf jene befanden, nahe vor ihnen abschwenkten und sich anderen Blüten der Pflanze zuwandten.

Auf einem von Honigbienen reichlich besuchten Exemplar von Paeonia officinalis (dunkelrot) wurde der Versuch mit gleichem Erfolge wiederholt. Aber nur wenn die aufgesteckten [1]) Insekten in der Anflugslinie standen, wurden die Blüten vermieden, d. h. wenn die Tiere

1) Die Nadeln wurden nur so tief eingesteckt, dafs die Insekten 2—3 cm über den Staubbeuteln schwebten.

direkt in die Blüte hineinflogen. Kamen sie von den Blütenblättern herabgekrochen oder -geflogen oder kamen sie im Fluge so heran, dafs ihnen der fremden Gegenstand leicht entgehen konnte, so liefsen sie sich ruhig auf der Blüten nieder.

Auf einer weifsrosa blühenden Paeonia arborea wurden in derselben Weise, wie vorher die Insekten, die dunkelfarbenen Blüten von Cynoglossum officinale befestigt. Die Wirkung war dieselbe. Den gleichen Erfolg hatten auch in derselben Art angebrachte Fragmente aus den Blättern der Paeonia, deren Substanz an sich die Bienen nicht abschreckt, und die so an der Nadel befestigt waren, dafs die Köpfe derselben unsichtbar blieben. Waren die verwendeten Cynoglossum-Blüten mit einem Tropfen Honig versehen, so änderte sich die Wirkung nicht.

Ich ziehe aus diesen Beobachtungen den Schlufs dafs alle heterogenen und auffälligen, nicht zur Blüte gehörigen Gegensände als Fremdkörper auf das Auge[1]) der anfliegenden Bienen und Hummeln wirken und deshalb das Abschwenken veranlassen. Diese Beobachtungen beziehen sich auf die Honigbiene und die im hiesigen Garten häufigen Hummelarten (B. terrester, hortorum, lapidarius, agrorum, hypnorum, meist die sog. Arbeiter).

5. Die Wirkung der Aranifera- und Muscifera-Blüten auf Bienen und Hummeln.

Bei den jetzt zu schildernden Versuchen wurde in derselben Weise mit aufgesteckten Ophrysblüten verfahren wie vorher mit anderen Blüten und mit Insekten.

Ein wichtiges Ergebnis schicke ich voraus, dafs es sich nämlich nicht um Geruchsqualitäten der Ophrysblüten handelt. Wenn Aranifera- oder Muscifera-Blüten auf anderen Blumen oder Inflorescenzen, die von Bienen besucht wurden, steckten, so bewegten sich häufig die ankriechenden Tiere in unmittelbarster Nähe derselben oder auch über sie hinweg, ohne im geringsten Notiz von ihnen zu nehmen. Es geht daraus hervor, dafs ein übrigens auch für die menschliche Nase nicht oder nur bei gröfseren Massen (von Muscifera) eben bemerkbarer, in diesem Falle schwach aromatischer Geruch für das sogleich zu beschreibende Benehmen der Insekten bedeutungslos ist.

Aranifera und Muscifera auf Paeonia. Die Blüten der Ophrysarten wurden so auf Nadeln gesteckt, dafs der Kopf der letzteren im Gewebe des Gynostemium verschwand. Auf den Blumen

1) Über optische Orientierung der Bienen vgl. H. v. Buttel-Reepen, 1900.

der erwähnten weifsen Paeonie in der vorher für Cynoglossumblüten angegebenen Weise befestigt, wirkten sie auf die eifrig Pollen sammelnden Honigbienen ebenso wie die oben besprochenen Präparate, d. h. eine einzige Blüte war imstande, die grofse Paeoniablume von allen den Bienen frei zu halten, die in der Richtung auf erstere angeflogen kamen. Dabei war es gleichgültig, ob nur das Labellum oder die ganze Blüte aufgesteckt wurde. Auch eine der grofsen „Königinnen" von Bombus lapidarius verhielt sich wie die Honigbiene.[1])

Dieser Versuch auf der roten Paeonie ausgeführt, verlief in derselben Weise. Die Wirkung der zwischen die Staubbeutel gesteckten Blüten ist für anfliegende Tiere nicht anders. Mehrmals wurde beobachtet, dafs die in der Nähe der letzteren sitzenden Bienen aufflogen, wenn sie beim Umherlaufan zwischen den Staubgefäfsen direkt von vorn auf das Labellum sich zubewegten. Waren sie seitlich daneben beschäftigt, so safsen sie oft mit den Füfsen der einen Seite auf dem Labellum, ohne sich erschreckt zu zeigen. Auch im ersteren Falle setzten sie sich meist gleich wieder an einer anderen Stelle in der Paeoniablüte nieder.

Aranifera und Muscifera auf Symphytum oder Cynoglossum. Symphytum officinale (fl. albo) wurde in der zweiten Hälfte Mai eifrig von Bienen und kleinen Hummelweibchen (Arbeitern) besucht. Es wurden nun bei dieser Pflanze drei Araniferalabellen auf je einem der Blütenbüschel so befestigt, dafs das Labellum die äufserste Kronenröhre (d. h. die der Anflugs- resp. Beobachtungsseite zugewandte) so bedeckte, dafs es mit seinem unteren Rande bis zum Kronsaume der Symphytumblüte reichte, den Eingang derselben aber frei liefs.

Innerhalb einer halben Stunde wurden etwa 10 Besucher (Biene und Hummeln verschiedener Art) gezählt, die auf diese Blütenbüschel anflogen, um in einer Entfernung von einigen Zentimetern sofort abzuschwenken. Als besonders scheu erwiesen sich die Hummeln.

Von der unbesteckten Seite kommend liefsen sich die Tiere ruhig nieder, flogen aber manchmal auf, wenn sie beim Weiterkriechen über die Kronenöffnungen von unten an das Labellum gelangten, also an seinen Vordersaum stiefsen.

Blüten oder Labellen beider Ophrysarten auf die Inflorescenzen von Cynoglossum officinale gesteckt, ergaben dasselbe.

Muscifera auf Rhaponticum pulchrum. Es ist bekannt, dafs die Bienen an traubigen oder ährenförmigen Blütenständen von

1) Die Beobachtungszeit betrug je nach Gunst der Verhältnisse 30—60 Minuten.

unten anfliegen und dann Blüte um Blüte aussaugend an der Inflorescenz emporsteigen. An den grofsen, rosa- und hellkarminfarbenen Köpfen des Rhaponticum pulchrum verhielten sie sich ähnlich, indem sie sich zunächst an den Randblüten niederliefsen und von dort ihre Tätigkeit begannen.

Wurde dieser Anflugsrand im halben Umkreise mit Musciferalabellen oder ganzen Blüten in Zwischenräumen von 1—2 cm besteckt, so wurden die Köpfe von dieser Seite her nicht mehr beflogen, da die anfliegenden Insekten (Honigbiene, Osmia sp. und verschiedene Hummelarbeiter) dicht vor den fremden Blüten schwebend wieder abschwenkten, trotz der verhältnismäfsig breiten Passagen zwischen diesen.

Bei anderen Köpfen derselben Pflanze wurde der Anflugsrand ebenso mit Musciferablüten besteckt, aus denen aber alle dunkelgefärbten Teile, also Labellum, innere fadenförmige Perigonblätter und auch Gynostemium, vollkommen entfernt und die so angeordnet waren, dafs sie sich gegenseitig berührten. Diese Köpfe wirkten in keiner bemerkbaren Weise auf die Insekten, da sie sich fast stets ohne Zögern auf oder neben den grünen Rudimenten niedersetzten.

Dem Schauspiel der Vermeidung der mit Labellen besäumten Rhaponticumköpfe und der Ignorierung der grünen Blütenteile der Ophrysblüte habe ich anderhalb Stunden zugesehen ohne eine prinzipielle Abweichung zu bemerken. Der Versuch wurde am 20. Juni bei heller Sonne und gutem Fluge ausgeführt. Als am folgenden Tage die Labellen eingetrocknet und geschrumpft waren, übten sie keine deutliche Wirkung mehr aus.

Diesen und den folgenden Versuch konnte ich mit Aranifera nicht wiederholen, da genügendes, frisches Material um diese Zeit nicht mehr vorhanden war.

Muscifera auf Bryonia. Nachdem sich die abstofsende Wirkung der dunklen Teile der Ophrysblüten ergeben hatte, habe ich jene Arten dieser Gattung, bei denen die Farbengegensätze in noch höherem Mafse bestehen als in den grün und braunen resp. schwarzroten Aranifera- und Musciferablüten, nämlich die aus Hell- bis Weifsrot und Braun oder Schwarzrot zusammengesetzten Blüten von Apifera, Fuciflora oder Bertolonii nachzuahmen gesucht, indem ich die der grünen Aufsenblätter beraubten Musciferablüten auf die weifsen männlichen Blüten der Bryonia dioeca setzte. Die Muscifera wurde derart befestigt, dafs das Labellum eines der fünf Bryoniablütenblätter völlig deckte und das Gynostemium gerade die Staubgefäfse berührte. Der

Zugang zum Nektar blieb so von vier Seiten her frei, und das Ganze machte etwa den Eindruck einer Apiferablüte. Jeder Uneingeweihte hätte aufserdem auch bei geringer Entfernung angenommen, dafs grofse dunkele Insekten auf den Blüten säfsen.

Die einen nach Südost gerichteten Schattenzaun bekleidende Pflanze stand in reicher Blüte und wurde von Honigbienen und etwa vier verschiedenen Hummeln (Arbeiter) in grofser Zahl besucht.

Sämtliche anfliegende Tiere schwenkten vor den in der angegebenen Weise besteckten Blüten zurück. Die Beobachtungszeit betrug im ganzen anderthalb Stunden, die Zahl der beobachteten Fälle 17 (8 Bienen, 9 Hummeln), eine widersprechende Beobachtung wurde nicht gemacht. Die ankriechenden Insekten verhielten sich wie in den früheren Versuchen.

Eine Gegenprobe wurde wie bei Rhaponticum mit den grünen Teilen der Blüte gemacht. Dieser Blütenteil, die drei äufseren Perigonblätter enthaltend, wurde mit verdeckter Nadel so auf den Bryoniablüten angebracht, dafs die Vereinigungsstelle der Sepala die Staubfäden berührte, während diese selbst zwei Blütenblätter der Bryonia teilweise bedeckten. An dem einen Versuchstage setzten sich im Laufe einer Stunde 6 Hummeln und 3 Bienen normal auf diese Blüten nieder, ohne den sich schwach abhebenden Fremdkörper zu beachten. Mehrere andere Honigbienen vermieden jedoch die Blüten. Am folgenden Tage jedoch, bei besonders gutem Fluge wurden innerhalb einer halben Stunde andere, neu hergerichtete Blüten 16 Mal von anfliegenden Bienen anstandslos und normal besucht.

Einige dieser Versuche wurden in diesem Sommer (Juni 1904) mit Muscifera wiederholt und auch mit Aranifera ausgeführt und ergaben dieselben Resultate.

Von besonderer Bedeutung für die vorliegende Frage sind die Beobachtungen an Bryonia, weil aus ihnen hervorgeht, dafs eine einzelne, reichlich mit leicht zugänglichem Nektar versehene, sonst sehr stark besuchte Blüte völlig vermieden wird, wenn man ein Ophrys-Labellum auf ihr befestigt, ohne den Zugang zum Nektar und das von den Antheren gebildete gelbgrüne Centrum der Blüte zu verdecken. Es folgt daraus, wie auch aus den im vorigen Abschnitte mitgeteilten Beobachtungen, dafs es bestimmbare Bedingungen gibt, unter denen Blüten, selbst wenn sie Nektar führen, nicht besucht werden, und diese lassen sich so formulieren: dafs anfliegende Honigbienen und Hummeln alle solche Blüten vermeiden, welche von anderen Insekten (derselben oder

einer anderen Art) bereits besetzt sind oder besetzt erscheinen.

Nur mit Hilfe dieses ganz allgemeinen, aus der Reaktionsart der Tiere gewonnenen Satzes, nicht aber durch die Annahme einer spezifischen Mimicry liefse sich gemäfs der Brown'schen Idee das Ausbleiben jener Insekten auf den Ophrysblüten erklären. Wir würden damit zu folgender Deutung gelangen:

Die Blüten der Ophrys apifera werden von Honigbienen und Hummeln deshalb nicht beflogen, weil sie „den Anschein erwecken", als ob hellrosafarbene Blüten von einem (hummelartigen) Insekte bereits besetzt seien.[1])

Die Blüten von O. aranifera und muscifera wirken auf jene Insekten wie kleine grüne Blüten, in denen sich ein gröfseres, spinnen- resp. schmetterlingsartiges Tier befindet, oder sie wirken wie von irgendwelchen Tieren besetzte, mit grünen Blättern versehene Stengel, also überhaupt nicht als „Blüten".

Es läge also bei Ophrys eine Art Schutzmimicry der Blüten vor, welche zur Folge hätte, dafs „unberufene" Besucher, d. h. solche, welche den Blüten nicht nützen, sondern nur schaden könnten, fern gehalten würden. Wir müfsten annehmen, dafs Honigbienen oder Hummeln, wenn sie beim Suchen nach Nektar oder Pollen auf diese Pflanzen treffen, sich nicht auf die Blüten niederlassen, weil sie sie bereits besetzt „glauben" oder weil sie überhaupt nichts Blütenartiges an diesen Pflanzen sehen. Es würde daraus auch vielleicht eine Beobachtung verständlich, die Darwin anführt und von der er sagt, dafs er nicht erraten könne, was sie bedeute. Er zitiert einen Satz von Smith: „Mr. Price hat häufig Angriffe auf die Bienen-Orchis von einer Biene beobachtet, ähnlich denen der bärtigen Apis muscorum" (1877 b., pag. 48). Da es bei Bienen gelegentlich vorkommt, dafs sie sich gegenseitig von den Blüten verjagen, so wäre es ja nicht völlig unmöglich, dafs jene Tiere das Labellum der Apifera für Artgenossen ansahen, welche ihnen den Zugang zu den Blüten versperrten, oder es handelte sich um männliche Tiere, welche nach den Weibchen fahndeten und die Labellen für Weibchen „hielten"; wenigstens gibt es verschiedene Apidenmännchen, die in dieser agressiven Weise sich der Weibchen zu bemächtigen suchen.

1) Ähnlich würde sich O. Bertolonii mit seinen hellkarminfarbenen Sepala und muscifera-artigem Labellum verhalten.

Anders möchte ich den im ersten Abschnitte erwähnten Apiden-, besuch auf einer Apiferablüte erklären. Es scheint mir in diesem Falle nach der Art des Anfluges und des Benehmens wahrscheinlicher, dafs die Glanzflecke des Labellums, die bei heller Besonnung weit sichtbar sind und auf der photographischen Platte bei ganz geringer Abbildungsgröfse der Blüte (ca. 1 mm) sehr scharf zur Abhebung gelangen, das Insekt angelockt haben. Vielleicht ist auch die unter Umständen stark reflektierende Narbe die Veranlassung gewesen.

6. Die Blütenstetigkeit der Apiden als Einwand gegen die „Schutzmimicry" der Ophrysblüte.

Mehr als die theoretische Möglichkeit einer Schutzmimicry der Ophrysblüte gegen unberufene Gäste kann man aus den mitgeteilten Beobachtungen und Versuchen nicht entnehmen, und völlig fern liegt es mir einen Züchtungsprozefs zu postulieren, wo es sich ebensogut nur um einen accidentellen Erfolg morphologischer Besonderheiten handeln könnte. Was ich zu zeigen vermochte war nur, dafs der Brown'sche Gedanke, entsprechend formuliert, einer genaueren experimentellen Prüfung wert ist, und vielleicht ist es gelungen der Fragestellung eine brauchbare Form zu geben, eine Form, in der sie in allgemeinerem Sinne verwendbar wird, für andere Fälle einen Dienst leisten kann.

In diesem Abschnitte nun möchte ich mich noch mit einem Einwande gegen die Möglichkeit einer Blütenschutzmimicry beschäftigen, der auf Grund einer bestimmten Eigenart der in Betracht kommenden Insekten erhoben werden könnte.

Es gibt bekanntlich einige Bienenarten, die völlig oder fast vollkommen blütenstet sind, d. h. überhaupt nur eine oder wenigstens nur sehr wenige Pflanzenarten besuchen. Zu diesen gehört z. B. Andrena florea, welche nach Müller (1873, pag. 427) ausschliefslich auf Bryonia dioeca sammeln soll. Zwar nicht diese absolute, aber eine temporäre Blütenstetigkeit kommt nach den Angaben verschiedener Untersucher auch der Honigbiene und den Hummeln (Bombus) zu. Was darunter zu verstehen sei, will ich durch die Worte Darwins deutlich machen, welcher sagt: „Alle Arten von Bienen und gewisse andere Insekten besuchen gewöhnlich die Blüten einer und derselben Spezies so lange sie können, ehe sie zu einer anderen Spezies fliegen" (1877 a, pag. 400).[1]) Darwin gibt selbst

1) Wie Darwin angibt, war diese Erscheinung bezüglich der Honigbiene bereits dem Aristoteles bekannt.

verschiedene interessante Belege dafür. So beobachtete Bennet während mehrerer Stunden, dafs Honigbienen viele Pflanzen von Lamium album, purpureum und Nepeta glechoma besuchten und dafs jedes Exemplar nur auf einer dieser Arten sammelte; er vermochte diese Individuen auch an dem verschiedenfarbenen Pollen zu unterscheiden, der an ihrem Körper anhaftete (l. c. pag. 400). Ich beobachtete öfter ein Beet, auf dem Reseda odorata und Lobelia erinus nebeneinander und gemischt wuchsen, Stengel an Stengel und Blüte an Blüte; ich sah aber niemals eine Reseda-Biene auf Lobelia, niemals eine Lobelia-Biene auf Reseda gehen. Darwin selbst beobachtete Hummeln, die ausschliefslich Spiranthes autumnalis beflogen und zwischen diesen wachsende andere weifsblühende Pflanzen vermieden, ferner Honigbienen, die auf Calluna vulgaris sammelten und Erica tetralix zwar anflogen, aber dann sofort zu Calluna weitergingen, ferner solche, die Oenothera besuchten, ohne Eschscholtzia zu berücksichtigen.[1]) Über diesen Gegenstand sagt v. Buttel-Reepen, „dafs die einzelne Biene auf ihren Ausflügen fast niemals zweierlei Arten von Blumen besucht, sondern sich stets an eine Art hält, also doch wohl die Farbe genau beobachtet. Man kann sich hiervon leicht überzeugen, wenn man die Höschen der mit Pollen zurückkehrenden untersucht. Es wird sich dann stets einfarbiger Blütenstaub finden. Gemischtfarbigen fand ich erst einmal“ (1900, pag. 50; vgl. auch Knuth l. c. Bd. I pag. 174 Anm. und pag. 197).

Um diese eigenartige Gewohnheit der Tiere genauer kennen zu lernen, machte ich einige einfache Versuche. Einige Meter von einem Beete der Gypsophila paniculata entfernt standen einige Exemplare der Asclepias syriaca. Beide Pflanzen blühten reichlich und waren von Honigbienen gut besucht, besonders die letztere. Ein Blütenstand der Gypsophila wurde so vor einige der am besten besuchten Dolden der Asclepias gesteckt, dafs die Tiere von der Anflugseite her nicht zu den Dolden gelangen konnten, ohne von den fremden (weifsen) Blüten aufgehalten zu werden: keine Biene machte den Versuch an Gypsophila zu saugen; sie krochen hindurch, direkt auf die (schmutzigrosafarbenen) Blüten der Asclepias zu. Ich nahm jetzt eine Dolde der letztgenannten und hielt sie nacheinander einer Anzahl von Tieren vor, die auf Gypsophila (zusammen mit Prosopis) sogen: mit Ausnahme einer einzigen, welche einen Augenblick auf der Dolde verweilte, aber, so viel ich sah, nicht sog, ging keine an die

1) Diese und andere Beispiele 1877 a, Kap. 11: Gewohnheiten der Insekten in bezug auf Kreuzbefruchtung.

Asclepiasblüten; sobald sie mit dem Kopfe nahe daran kamen, flogen sie auf.

Paeonia arborea (weifsrosa) und Barbaraea vulgaris (gelb) waren beide, erstere als Pollen-, die andere als Nektarblüte, von Bienen gut besucht: nur ein ermattetes, lange in einer Paeoniablüte sitzendes Exemplar der Honigbiene ging wiederholt auf ein in die erstere gestecktes Blütenbüschel der Barbaraea. Von vier auf Paeonia sammelnden Bienen wurde je ein Höschen mikroskopisch untersucht; so weit es erkennbar war, führten sie nur oder wenigstens ganz vorwiegend Paeoniapollen.

Auf den sehr reich von Honigbienen besuchten Doldenrispen der Crataegus macracantha (Nektarpflanze) wurden Blütenstände von Polygonum bistorta (rosa), Berberis vulgaris (gelb) und Deutzia Lemoini (weifs und den Crataegusblüten ziemlich ähnlich) befestigt, welche am Versuchstage ebenfalls von Bienen gut besucht waren: keine Biene sog an den fremden Blüten; beim direkten Anfluge auf sie schwenkten sie in der Regel ab, beim Ankriechen an dieselben flogen sie meist nicht auf, sogen aber niemals an ihnen, unterschieden selbst aufs genaueste die Crataegus- und Deutziablüten, wenn sie sich zwischen beiden befanden. Einige Bienen flogen jedoch direkt auf die Deutzien, sogen aber nicht, sondern erhoben sich wieder und gingen auf die Unterlage (Crataegus).[1])

Doldenrispen von Crataegus macracantha an der Basis der Ähren des Polygonum bistorta befestigt, wurden von Honigbienen ignoriert resp. vermieden.

Ein grofser Strauch von Cotoneaster acutifolia mit kleinen grünlichen, sehr nektarreichen Blüten wurde äufserst stark von Honigbienen und kleinen Arbeitern von Bombus hypnorum besucht. Das rosablütige Symphytum asperrimum, eine gelblichweifse Spezies dieser Gattung und Crataegus macracantha wurden gleichzeitig gut besucht, die beiden ersten auch von Hummelarten; auf die Zweige des Cotoneaster gelegt, wurde keine von diesen Blüten beachtet, beim Anfluge vermieden. Cotoneasterblüten wurden ebenso wenig beachtet resp. vermieden, wenn sie auf Symphytum befestigt wurden; desgleichen Polygonum bistorta auf Symphytum (Apis und Bombusarbeiter).

In diesem Zusammenhange kann auch erwähnt werden, dafs ich einige Honigbienen die jungen Fruchtkelche des Lamium galeobdolon, auf deren Grund noch gewöhnlich ein Rest von Nektar vor-

1) Eine gröfsere Andrena-Art ging von Crataegus auf Deutzia über und umgekehrt (Mai 1904).

handen ist, ausbeuten sah. Sie flogen von Kelch zu Kelch, von Pflanze zu Pflanze, gingen aber niemals an die Blüten, vermieden sie sogar, obwohl ihnen der Nektar derselben zugänglich ist und sie und einige Hummeln zu den normalen Besuchern der Blüten gehören.

Wäre die Blütenstetigkeit der Honigbiene (und der Hummeln) derartig streng, wie es nach den mitgeteilten Beobachtungen der Fall zu sein scheint, so wäre die Aussicht, dafs diese Insekten auch auf Ophrys übergingen, sehr gering, da ihnen fast stets zahlreiche leicht zugängliche andere Blüten mit Nektar oder verwertbaren Pollen zur Verfügung stehen. Man könnte so das Ausbleiben dieser Tiere auf Ophrys aus der Blütenstetigkeit erklären.

Aber die Blütenstetigkeit ist nicht so ausgeprägt, dafs man diesen Einwand als zwingend gelten lassen müfste.

Schon Darwin gibt an, dafs Hummeln von der roten zu der weifsen Form des Dictamnus fraxinella übergehen; dasselbe sah er bei verschiedenfarbigen Varietäten von Delphinium consolida, Primula veris, Viola tricolor, Papaver; Bienen gingen auch auf verschiedene Spezies der letztgenannten Gattung. H. Müller sah, nach Darwin, Bienen von Ranunculus bulbosus auf arvensis (beide gelb), von Trifolium fragiferum (fleischrot) auf T. repens (weifslich), von blauen Hyazinthen auf blaue Veilchen gehen (Darwin 1877a, pag. 400). Herr Entomologe H. Friese teilte mir mit, dafs er Hummeln beobachtet habe, welche auf einer Wiese von Orchis auf Geum rivale überflogen, auf dem sie saugende, regelrechte Bestäuber sind.

Im hiesigen botanischen Garten sah ich Honigbienen und Hummeln (B. terrestris ♂ und hypnorum ♀ und ☿) häufig zwischen den nahe bei einander stehenden rot- und schwarzblühenden Stöcken der Althaea rosea übergehen, Hummeln auch von den letzteren zu Althaea officinalis und Anoda triloba und umgekehrt. Wurde eine rote Blüte zwischen die schwarzen (und umgekehrt) gesteckt, so machten die Tiere keinen Unterschied und sammelten auch auf der fremden Blüte wie auf den anderen. Ein Arbeiter von B. lapidarius ging von Anoda auf Leontodon autumnale, Honigbienen wechselten zwischen Rudbeckia laciniata und Actinomeris tetraptera DC., erstere mit mehr als doppelt so grofsen Blüten als die letztere, dunkel zitronengelben Strahlen und hohem grünem Scheibenkegel, die andere mit hell mattgelben Strahlen und ebenso gefärbter flacher Scheibe. Bombus hypnorum ♀ sah ich auf Echinacea angustifolia mit rosafarbenem Strahl und braunroter Scheibe saugen und

dann auf die daneben stehende Rudbeckia laciniata fliegen und hier ebenfalls saugen.

Da man häufig Honigbienen und Hummeln stark mit Pollen beladen findet („Höschen") auf Blüten, auf denen sie nur Nektar sammeln[1]), so geht schon daraus hervor, dafs sie sich nicht scheuen, von einer Pflanzenart auf die andere zu gehen, mag dieser Wechsel in der Regel auch nur dann stattfinden, wenn sie vom Pollen- zum Nektarsammeln übergehen und umgekehrt. Darnach wäre es sehr gut denkbar, dafs eine Hummel von einer Rosenart, deren Blüten sie sehr gern des Pollens wegen besuchen, auf Ophrys überflöge, um dort Nektar zu suchen. Ferner ist es wohl selbstverständlich, dafs diese Insekten, wenn sie in dem von ihnen beflogenen Bezirke auf einer Pflanzenart keinen Nektar mehr finden, eine andere aufsuchen, um ihn zu sammeln, um so eher, als die Hummelköniginnen mindestens einige Monate, die Honigbienen wohl vier bis fünf Wochen[2]) lang zum Sammeln ausfliegen.

Es machen sich aber auch sonst Abweichungen von der Regel der Blütenstetigkeit bemerkbar.

An einem sonnigen Nachmittage (24. Mai 1904) wurde ein üppig blühender Strauch der Deutzia Lemoini von zahlreichen, nektarsammelnden Honigbienen besucht. Auf diesem Strauche wurden drei Doldenrispen der schon erwähnten Crataegusart in gröfseren Abständen befestigt. Die Blüten beider Pflanzen sind in der Farbe völlig, in der Gröfse und Form einigermafsen übereinstimmend, im Geruche dagegen sehr verschieden; Deutzia ist schwach wohlriechend, Crataegus macracantha hat wie C. oxyacantha einen sehr unangenehmen Geruch (nach „Heringslake [Trimethylamin]", Knuth, l. c. pag. 386).

Zunächst sah ich ein ermattetes Exemplar von Apis von Deutzia auf Crataegus hinüberkriechen und hier saugen; dann sog es wieder auf der ersteren. Ein frisches, normal bewegliches Exemplar kam von Deutzia und sog auch aus zwei Crataegusblüten. Jetzt kam ein

---

1) Fünf Bienen von Crataegus macracantha, von denen je ein Höschen mikroskopisch untersucht wurde, hatten (so weit es sich entscheiden liefs) nur eine Sorte Pollen und zwar alle dieselbe, doch nicht von Crataegus. Zwei Arbeiter von Bombus hypnorum, auf Cotoneaster acutifolia saugend, hatten ebenfalls beide dieselbe und zwar eine Sorte von Pollen in den Höschen, doch keinen von Cotoneaster.

2) Die Honigbiene lebt im Sommer nach v. Buttel-Reepen (1900, pag. 60) 6—7 Wochen; davon bringt sie aber als „Brutamme" 14 Tage im Stocke zu (l. c. pag. 43 f.).

grofses Weibchen von Bombus terrestris, sog zuerst auf Deutzia, dann auf Crataegus, dann wieder auf der ersteren. — Zwei weitere auf die Crataegusdolden auffliegende Bienen sogen auf diesen in mehreren Blüten; die eine flog dann davon, die andere ging auf Deutzia über. — Ein anderes Exemplar kam von einer Deutziarispe, ging auf Crataegus und sog aus zahlreichen Blüten, indem sie die angrenzenden Deutziablüten vermied. Darauf flog sie suchend umher und ging an die zweite Crataegusdolde, hier wieder aus vielen Blüten saugend, darauf an eine Deutziarispe, flüchtig an zwei Blüten saugend. Nun flog sie wiederum suchend durch den Strauch, sämtliche Deutziarispen vermeidend, und fand die dritte Crataegusdolde, auf der sie wiederum einige Zeit verweilte, um aus mehreren Blüten zu saugen. Und hier flog sie dann endgültig fort. — Ein weiteres Exemplar der Honigbiene kam von Deutzia und flog auf Crataegus; nachdem es an einigen Blüten gesogen hatte, kroch es auf Deutzia zurück. — Ein anderes Exemplar kroch von Deutzia aus zögernd über Crataegus und ohne zu saugen wieder zu einer Deutziarispe hinüber. — Von der Mehrzahl der Bienen wurden die fremden Blüten jedoch wie in den früher mitgeteilten Versuchen deutlich vermieden.

In den Alpen beobachtete Müller mehrfach Hummeln, welche von einer Blüte zu der einer anderen Pflanze überflogen, um dort zu saugen. Bombus terrestris ♀ versuchte vergeblich Pedicularis verticillata anzubohren; nachdem sie einige Blüten versucht hatte, ging sie auf Trifolium nivale oder Lotus (1881, pag. 298). Mehrere Männchen von B. pratorum sogen abwechselnd auf Calamintha alpina und Thymus serpyllum (l. c. pag. 321); B. mastrucatus ♀ ging von Gentiana verna, die sie angebohrt hatte, zu Anthyllis (l. c. pag. 341).

Die Blütenstetigkeit der Honigbiene, weniger der Hummeln, ist zwar — günstige Verhältnisse im Stocke und in der Vegetation vorausgesetzt — verhältnismäfsig scharf ausgeprägt, aber nur eine temporäre, der Nektarproduktion (resp. Pollenproduktion) entsprechende. Es bleibt deshalb unerklärt, warum niemals Honigbienen und Hummeln Nahrung suchend an Ophrysblüten bemerkt worden sind, obwohl sie zahllose andere Blüten und Knospen daraufhin untersuchen.[1])

---

1) Die Findigkeit der Honigbiene ist aufserordentlich; ich sah sie in diesem Jahre (1904) zu Hunderten tagelang die zahllos am Boden und im Grase, selbst die auf der Strafse liegenden Blüten der Sophora japonica ausbeuten. Auch sonst nehmen sie oft abgefallene Blüten an.

7. Die Scheinnektarien bei Ophrys.

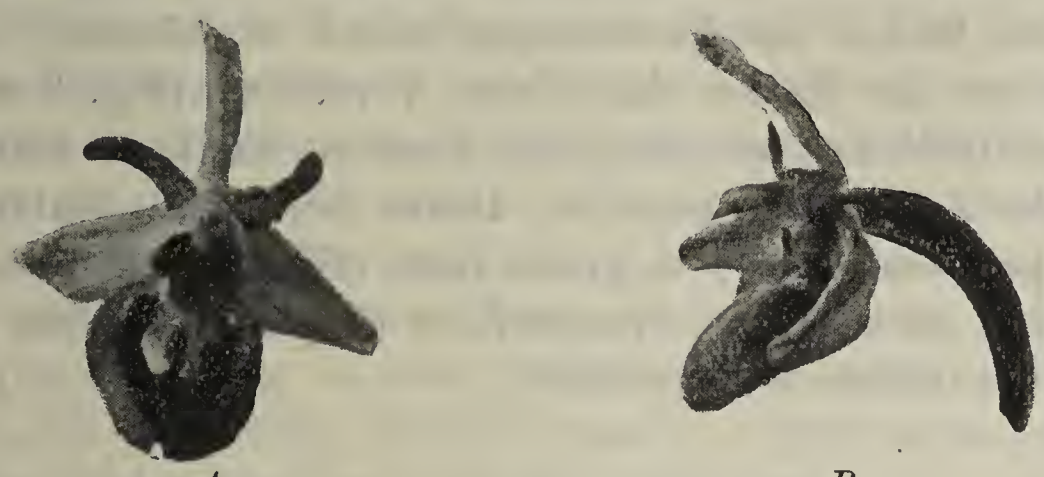
Betrachtet man eine Musciferablüte von vorn, so bemerkt man an der Basis des Labellums jederseits an der Stelle, wo der Rand der Narbenhöhle aufsteigt, einen etwa stecknadelkopfgrofsen, glänzend schwarzen Höcker. Hermann Müller (1878, pag. 335) hat diese beiden Gebilde als „Scheinnektarien“ bezeichnet und nimmt an, dafs sie die vermutlichen Bestäuber der Blüte (Fliegen) anlocken, welche, durch den Glanz getäuscht, nach Nektar suchen und dabei an die Rostellen stofsend, die Übertragung der Pollinien vermitteln. Müller gibt auch an, dafs das Labellum der Muscifera in einer Mittellinie Nektartröpfchen absondere, und sah eine Fliege (Sarcophaga) auf dem Labellum. Ich habe ebenfalls Fliegenarten auf den Labellen und Stengeln der Pflanze herumkriechen sehen, habe jedoch eine Absonderung von Nektartropfen nie mit Sicherheit bemerkt.

Müllers Annahme, dafs die genannten Glanzhöckerchen Scheinnektarien seien, bestimmt Fliegen anzulocken, ist zwar hypothetisch, aber jedenfalls gründet sie sich auf eine bekannte Eigenschaft vieler Fliegenarten, feuchte Pünktchen und glänzende Stellen aufzusuchen und mit ihrem Rüssel eingehend zu betupfen. Ich sah z. B. während einer Exkursion am Rande eines Kiefernwaldes bei heifsem Wetter, dafs die glänzenden Quadrate eines mit Zeug übersponnenen Knopfes am Anzuge eines Herrn von kleinen Fliegen fortwährend belagert wurden. Dafs viele Fliegenarten die Schweifströpfchen der menschlichen Haut aufsaugen, ist eine sehr bekannte Erscheinung.

Man wird also jedenfalls sagen dürfen, dafs glänzende Stellen an einer Blüte Aussicht haben, von Fliegen besucht zu werden. Es kommt hinzu, dafs die Ophrysarten zum Teil Blütenfarben haben, welche den Farben der Fäulnisstoffe nachahmenden Stinkpflanzen sehr ähnlich sehen, und es ist eine naheliegende Annahme, dafs die Fäulnisgerüche, welche bei Ophrys fehlen, ersetzt werden durch die Scheinnektarien. Aufserdem finden sich bei einigen Arten, z. B. O. muscifera und Bertolonii ein bläulichweifser Fleck auf dem Labellum, der dazu beitragen soll, die Ähnlichkeit mit faulenden Stoffen zu erhöhen.

Da ich eigene Beobachtungen über die Bestäuber der Ophrysarten nicht hinzufügen kann, will ich diese Frage nicht weiter verfolgen, möchte aber unter der Voraussetzung, dafs Fliegen die Bestäuber sind und durch glänzende Flächen angelockt werden, noch einige Bemerkungen über die Scheinnektarien bei Aranifera, Muscifera und Bertolonii hinzufügen.

Das braune, graubraune oder olivenbraune zottige Labellum der Aranifera trägt an der Basis ein ähnlich gefärbtes, glattes und stark metallisch glänzendes Feld, das beiderseits der Mediane in zwei lange Zipfel ausläuft; in der Fig. 1 *A* erscheint es als eine U-förmige Figur. Der Glanz dieser Fläche ist weithin bemerkbar und auf Photographien zeigen Blüten in einer Bildgröfse von etwa 1 mm noch



A *B*

Fig. 1. Blüte der Ophrys aranifera, etwas vergröfsert. *A* von vorn und oben, *B* Seitenansicht.

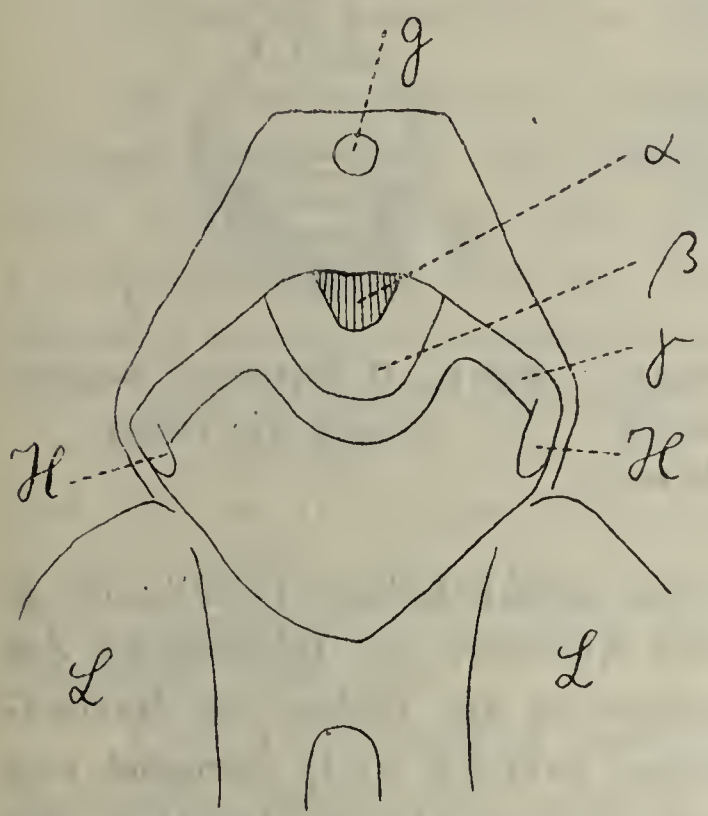


Fig. 2. Aranifera. Das Gynostemium in der Höhe der Labellumfläche horizontal weggeschnitten. *g* Gefäfsbündel, *α*—*γ* Glanzflächen, *H* Glanzhöcker, *L* Labellum.

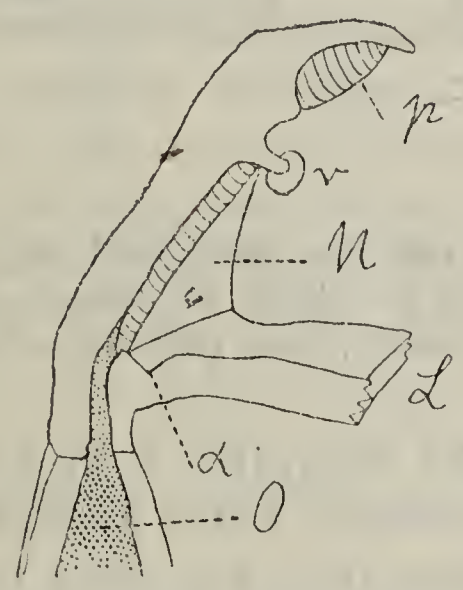
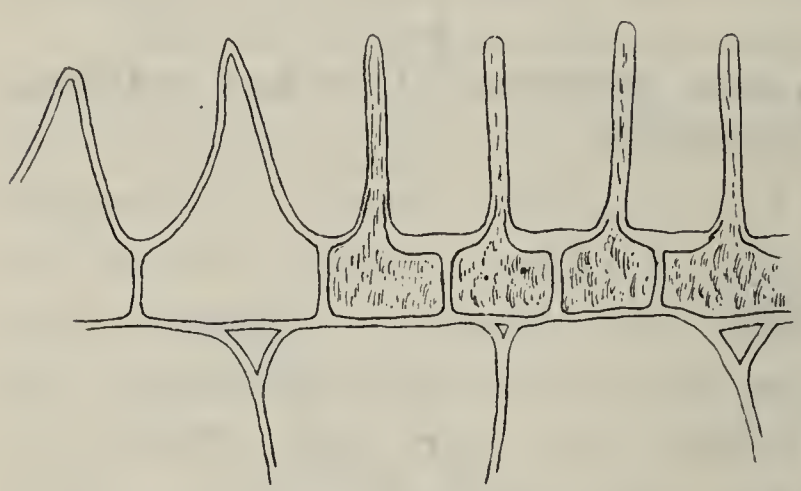


Fig. 3. Aranifera. Gynostemium, Labellumbasis und oberer Teil des Fruchtknotens im medianen Längsschnitt. *p* Pollinium, *r* Rostellum, *N* Narbe, *L* Labellum, *α* = Fig. 2 *α*, *O* Ovarium.

sehr scharf und deutlich diese Zeichnung. Die Figur 4 gibt einen Querschnitt durch diese Glanzfläche senkrecht zur Längsachse des Labellums; links stöfst die zöttig-papillöse Fläche an. Man erkennt auf solchen Schnitten, dafs der Glanz durch eine stark entwickelte Cuticula erzeugt wird. Die Zellen sind mit Farbstoff erfüllt und

setzen sich in ein dünnwandiges gerades Haar fort. Die gelbliche Cuticula umfafst etwa ein Drittel der Aufsenmembran. Aufser den soeben beschriebenen Glanzflächen finden sich noch andere vor der Narbe. Zwei kleine, nicht sehr auffallende Glanzhöckerchen stehen wie bei Muscifera rechts und links am Narbeneingange (Fig. 2 *H*). Schneidet man das Gynostemium in der Höhe der Labellumoberseite fort, um den Boden der Narbenkappe sehen zu können, so zeigt sich mitten vor der Narbe eine kleine Vertiefung (Fig. 2 und 3 α). Dieses flache Grübchen ist grün, mit braunen Punkten besetzt und glänzend, die Zellen sind papillös. Davor liegt eine ebenfalls glänzende und papillöse, aber rein grüne Zone (Fig. 2 β), und vor dieser wiederum eine solche, aber braune Zone (Fig. 2 γ), welche seitlich bis zu den Glanzhöckern herumläuft.



Fi. 4. Aranifera. Querschnitt durch die Glanzfläche des Labellums, mit dünnen, zartwandigen Haaren besetzt. Links stöfst die zottige Fläche an.

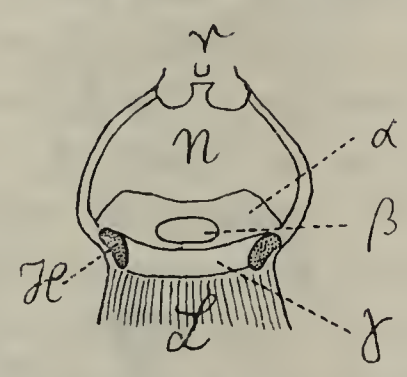


Fig. 5. O. Bertolonii. Bezeichnungen wie vorher.

Bei Muscifera wird der grofse weifslichblaue Labellumfleck von denselben Zellen gebildet wie bei Aranifera die Glanzfläche des Labellums (Fig. 4). Auch bei Muscifera ist der Boden der Narbenhöhle, der von der Basis des Labellums gebildet wird, glänzend und schwach papillös. Die Müller'schen Scheinnektarien bestehen aus sehr schwach papillösen Zellen, deren Glanz durch eine glatte Cuticularschicht hervorgerufen wird.

Das Labellum der O. Bertolonii hat eine ähnliche Färbung wie das von Muscifera und ebenfalls zwei dunkle Augenflecke (Fig. 5). Beide sind verbunden durch einen glänzenden Streifen (γ). Die Fläche zwischen dem Rande der dunklen Labellumfärbung und der Narbe (α) ist ebenfalls glänzend und von dunkelroten und weifslichen Papillen besetzt. Inmitten dieser Zone liegt ein querovaler Fleck (β) von weifsgrüner Farbe, gleichfalls glänzend und papillös.

Wenn es sich bei den beschriebenen Glanzflächen in der Tat um Scheinnektarien handeln sollte, so würde das Vorhandensein derselben am Boden der Narbenhöhle die Fliegen veranlassen, ihren Kopf dem Rostellum sehr zu nähern und die Möglichkeit einer Ankittung von Pollinien erleichtern.

Ob die für die Gattung Ophrys charakteristische Trennung der Pollinienfüfse und die Ausbildung eines „doppelten Rostellums“ in Zusammenhang steht mit der seitlichen Lage der Scheinnektarien beiderseits am Eingange in die Narbenhöhlung, läfst sich ohne die Kenntnis der Bestäuber und ihres Benehmens auf der Blüte nicht feststellen. Da aber für den Fall, dafs Fliegen die Bestäuber sind, bei der Auslösung und dem Transporte der Pollinien dem Zufall viel Raum gegeben wäre, so wäre es nicht ohne Nutzen, dafs die Pollinien einzeln angekittet werden können. Dafür wäre die seitliche Lage der Scheinnektarien nicht bedeutungslos.

8. Über die Bedeutung der „Mohrenblüten“ bei Daucus carota.

An den weifslichen Dolden der gewöhnlichen wilden Möhre (Daucus carota) findet man häufig die Centralblüte des Mitteldöldchens oder mehrere, seltener alle Blüten derselben dunkelpurpurn bis schwarzrot gefärbt. Man hat diese durch ihre dunkele Färbung auffallenden Blüten „Mohrenblüten“ genannt. Sie unterscheiden sich jedoch nicht allein in dieser Eigenschaft von den übrigen Blüten der Dolde, sondern aufserdem dadurch, dafs ihre Blütenblätter etwas dicker sind und dafs sie viel länger frisch bleiben als die übrigen Blüten, ja oft noch vorhanden sind, wenn die Dolde bereits Früchte gebildet hat.[1]) Nach Kronfeld (l. c.) sind die Mohrenblüten fruchtbar und wahrscheinlich kleistogam.

Über die Bedeutung dieser Gebilde sind zwei ganz abweichende Ansichten ausgesprochen worden; Kronfeld (l. c.) nimmt z. B. an, dafs die Mohrenblüten „vererbte Gallenbildungen“ seien, andere halten sie für eine Anpassung. In diesem letzteren Sinne äufsert sich Hansgirg (1893 pag. 262 f. und 1903 pag. 274 f.), welcher meint, dafs die dunkle Farbe Aasfliegen herbeilocke, welche zu ihrer Bestäubung Veranlassung gäben. Hansgirg spricht auch von einem „widerlichen“ Geruche der Mohrenblüten, wovon aber in unseren Gegenden nichts zu bemerken ist. Er gibt ferner an, „dafs in Böhmen

1) Im Gefäfsbündelverlauf und im Gehalte an Zucker (Stärke fehlt) unterscheiden sich die weifsen und roten Blütenblätter nicht.

die blutroten Blüten von Daucus carota meist von Aasfliegen und anderen Dipteren, dann von Ameisen und anderen Hymenopteren und von verschiedenen, Fäulnisstoffe (faulendes Fleisch) liebenden Insekten besucht werden, welche die Befruchtung dieser Blüten vermitteln" (1903, pag. 275).

In der Schweiz hat Herr Professor Stahl vor einigen Jahren die Beobachtung gemacht, dafs Alpenziegen, denen abwechselnd rein weifse Dolden, aus denen die Mohrenblüte entfernt worden war, und mit Mohrenblüte versehene Möhrendolden vorgehalten worden, die ersteren aus der Hand frafsen, die anderen aber häufig verschmähten. Die Versuche wurden hier in Jena mit Stallziegen, einem gefangen gehaltenen Hirsch und Rehbocke wiederholt, aber ohne Erfolg; die Pflanzen wurden ohne weiteres gefressen.

Die lange, oft bis zur Fruchtbildung anhaltende Frische der Mohrenblüten und ihre die Fläche der etwas konkaven Dolde häufig ein wenig überragende Stellung liefs die Vermutung aufkommen, dafs die Mohrenblüten die gern gefressene Pflanze „durch Nachahmung eines stechenden Insektes" vor den Angriffen der gröfseren Pflanzenfresser (Weidetiere) schützten. Leider fand sich kein geeignetes Tiermaterial, um diese Frage weiter zu verfolgen. Vielleicht aber bietet sich einem Leser die Gelegenheit, mit den an das Freileben gewöhnten und auf ihre gesunden Sinne angewiesenen Rindern und Ziegen der Alpen die Versuche zu wiederholen. Es sei daran erinnert, dafs eine Antilope aus Celebes, die im zoologischen Garten zu Batavia gehalten wurde, sich zum Angriffe wandte, wenn man ihr die schlangenartig gezeichneten Blattstiele des Amorphophallus variabilis vorhielt (Stahl, l. c. pag. 145 f.).

Über die Häufigkeit der Mohrenblüten tragenden Dolden sei nach den Gröfsnitz'schen Zählungen das Folgende angegeben.

Juli 1903:						
1. Unter	568	Dolden	299	mit	Mohrenblüte,	53 %
2. „	1432	„	495	„	„	34 %
Juli 1904:						
1. Unter	171	Dolden	56	mit	Mohrenblüte,	33 %
2. „	1028	„	240	„	„	23 %
3. „	452	„	207	„	„	46 %
4. „	1045	„	288	„	„	27 %

Jena, Botanisches Institut, Nov. 1904.

Literatur.

Andreae, E., Inwiefern werden Insekten durch Farbe und Duft der Blumen angezogen? Inaug.-Diss. Jena 1903.

Brown, R., On the organs and mode of fecundation in Orchideae and Asclepiadeae. Trans. of the Linn. Soc. of London Vol. XVI. 1833.

Buttel-Reepen, H. v. (1900), Sind die Bienen Reflexmaschinen? Experimentelle Beiträge zur Biologie der Honigbiene. Leipzig 1900 (Biolog. Centralbl. 20, 1900).

— (1903): Die stammesgeschichtliche Entstehung des Bienenstaates sowie Beiträge zur Lebensweise der solitären und sozialen Bienen. Leipzig.

Darwin (1877a), Die Wirkungen der Kreuz- und Selbstbefruchtung im Pflanzenreich. Übersetzt von Carus, Stuttgart.

— (1877b), Die verschiedenen Einrichtungen, durch welche Orchideen von Insekten befruchtet werden. Übersetzt von Carus, Stuttgart.

Focke, W. O., Die Pflanzenmischlinge. Berlin 1881.

Forel, A., Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen und einiger anderer Insekten. München 1901.

Giltay, E., Über die Bedeutung der Krone bei den Blüten und über das Farbenunterscheidungsvermögen der Insekten. I. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. 40. 1904.

Hildebrand, F. (1863), Die Fruchtbildung der Orchideen, ein Beweis für die doppelte Wirkung des Pollen. Bot. Ztg. 21.

— (1865), Bastardierungsversuche an Orchideen. Bot. Ztg. 23.

— (1902), Über Ähnlichkeiten im Pflanzenreich. Eine morphologisch-biologische Betrachtung. Leipzig.

Knuth, P., Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig 1898.

Kronfeld, Über Anthokyanblüten von Daucus carota. Bot. Centralbl. 49, 1892. (Dasselbe Bot. Jahresber. 1892, I.)

Lubbock, J., Ameisen, Bienen und Wespen. Beobachtungen über die Lebensweise der geselligen Hymenopteren. Leipzig 1883 (Intern. wiss. Bibl.).

Müller, H. (1873), Die Befruchtung der Blumen durch Insekten und die gegenseitigen Anpassungen beider. Leipzig.

— (1878), Die Insekten als unbewufste Blumenzüchter. Kosmos II Bd. 3.

— (1881), Alpenblumen, ihre Befruchtung durch Insekten und ihre Anpassung an dieselben. Leipzig.

Schulze, Max, Die Orchideen Deutschlands, Deutsch-Österreichs und der Schweiz. Gera-Untermhaus 1894.

Stahl, E., Über bunte Laubblätter. Annales du Jardin botanique de Buitenzorg Vol. XIII, 2. Leiden 1896.

Strasburger, E., Über fremdartige Bestäubung. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. 17, 1886.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1905

Band/Volume: 94

Autor(en)/Author(s): Detto Carl

Artikel/Article: Blütenbiologische Untersuchungen. Über die Bedeutung der Insektenähnlichkeit der Ophrysblüte 287-329