

Zum Problem der Täuschblumen

Příspevek k problému šálivých květů

Erich Daumann

Botanisches Institut der Karls-Universität, Benátská 2, Praha 2

Eingegangen am 9. Dezember 1970

Abstrakt — DAUMANN E. (1971): Zum Problem der Täuschblumen. — *Preslia, Praha*, 43 : 304 — 317. — Es wird eine neue, breitgefaste Definition der Täuschblumen vorgeschlagen, wobei völlige Täuschblumen (mit 5 Typen) und teilweise Täuschblumen (mit 1 Typ) unterschieden werden. Gut bekannte Fälle erläutern als Beispiele die einzelnen Typen. Auch werden Pflanzen angeführt, deren Täuschblummennatur noch zweifelhaft erscheint, ferner solche, die zu den Täuschblumen besser nicht gerechnet werden sollten. Die Analyse verschiedener Blumensysteme zeigt, dass die Täuschblumen in der hier vorgeschlagenen Begriffsumgrenzung als einheitliche Gruppe nur in ein ökologisches System eingegliedert werden können. Reduktions- und Spezialisationsvorgänge in der Blütenregion waren wahrscheinlich wichtige Mechanismen, die zur phylogenetischen Entstehung der Täuschblumen geführt haben. An 2 Beispielen wird gezeigt, dass manche „normale“, chasmogame Blüten während ihrer Anthese eine Zeit lang völlige Täuschblumen sind; für diese, wahrscheinlich nicht seltene Erscheinung wird die Bezeichnung „Täuschblumenstadium“ vorgeschlagen.

Einleitung und Zielsetzung

Schon SPRENGEL (1793) bezeichnete die Blüten von *Orchis*-Arten¹⁾, in denen er vergeblich nach Nektar suchte, als „Scheinsaftblumen“, da sie den Anschein erwecken, „Saft“ (im Sinne von Nektar) zu enthalten, und so blumenbesuchende Insekten täuschen, wobei die Interpretation dieser Erscheinung bei dem genannten Autor begrifflicherweise anthropomorph ausklang. In der Folgezeit finden wir, wenn auch in unterschiedlicher Kombination, die Bezeichnungen „Scheinsaftblume“ und „Täuschblume“ in den verschiedenen Blumensystemen immer wieder. Ich bin überzeugt, dass der Begriff „Täuschblume“ („deceitful blossom“) auch in der modernen Blütenökologie seine Berechtigung besitzt, und daher soll im Folgenden versucht werden, auf Grund genau bekannter Fälle eine möglichst breit gefasste Definition dieses Begriffes zu geben. Ferner will ich die Eingliederung dieser Blumenkategorie in verschiedene Blumensysteme einer Kritik unterziehen und Erwägungen über den phylogenetischen Werdegang der Täuschblumen anstellen. Im Zusammenhang mit dem hier behandelten Problem erscheint es schliesslich angezeigt, auch darauf hinzuweisen, dass im Blühverlauf „normaler“ Blumen ein Täuschblumenstadium auftreten kann.

Definition mit Beispielen

Bei MÜLLER (1881), KNUTH (1898) und KIRCHNER (1911) erscheinen die Täuschblumen auf den Bereich der Fliegenblumen (Dipterenblumen) beschränkt, wobei als Kardinalbeispiel immer

¹⁾ Nach der taxonomischen Fassung von ROTHMALER (1963) handelt es sich um Arten aus den Gattungen *Orchis* L. und *Dactylorchis* VERM.

wieder *Parnassia palustris* L. angeführt wird, die in ihren Blüten z. B. nach MÜLLER „ . . . den dummen Fliegen etwa ein halbes Hundert weithin sichtbare Honigtröpfchen vorschwindelt und sie dadurch mächtig anlockt. . . “. KIRCHNER definiert die Täuschblumen folgendermassen: „Darunter versteht man solche, die nach ihrem Aussehen auf das Vorhandensein reichlicher Insektennahrung, besonders von Nektar, schliessen lassen und dadurch gewisse Insekten zum Besuch verlocken, aber wenig oder gar nichts von den erwarteten Genüssen darbieten.“ Vorsichtiger ist die Fassung von KNOLL (1931), der ebenfalls lediglich Fliegen-Täuschblumen berücksichtigt; er schreibt: „So nannte man solche Einzelblüten, welche den besuchenden Fliegen angeblich das Vorhandensein grösserer Nektarmengen mit Hilfe von ‚Scheinnektarien‘ vortäuschen.“ Eine breitere, nicht nur auf Dipterenblumen beschränkte Umgrenzung des Begriffes Täuschblume finden wir bei FAEGRI et van der PIJL (1966) und KUGLER (1970). Die beiden erstgenannten Autoren sprechen von Täuscheinrichtungen in Blumen (deceptive devices) und führen an: „ . . . but instincts may also deceive the pollinator, as in the cases of pseudocopulation, pseudonectaries, or carrion blossoms. Such blossoms start instinctive reaction chains for the positive conclusion of which there is no possibility. . . . Thus, many flowers are actually ‘cheating’ in their production and display of attractants.“ Unter Bezugnahme auf Glanzkörper („Scheinnektarien“), Aasblumen und gamokinetische Täuschblumen (im Sinne von VOGEL 1963), also mit einem ähnlichen Begriffsinhalt wie bei FAEGRI et van der PIJL, versteht KUGLER (1970) unter Täuschblumen „Blüten, die den Besuchern etwas vortäuschen, was diese zum Besuch verlockt, in Wirklichkeit aber gar nicht vorhanden ist.“ Bei dieser Definition möchte ich zwei Einwände geltend machen. Wenn wir z. B. *Arum* L. als aasblumig und seinen Blütenstand als Täuschblume auffassen, kommen wir mit der Bezeichnung „Blüten“ nicht mehr aus und es wäre daher besser, hier von „Blumen“ (im wissenschaftlichen Sinn) zu sprechen, und zwar nicht nur unter Berücksichtigung des optischen Kriteriums einer Einzelblüte oder eines dichten Blütenstandes, wie dies KNOLL (1956) tut, sondern auch in bezug auf den chemischen Anlockungswert derartiger Gebilde. Mein zweiter Einwand bei der angeführten Definition der Täuschblumen von KUGLER soll wiederum an Hand eines konkreten Beispiels erläutert werden. Die Anlockung der Blumenbesucher zu den *Orchis*-Blüten, die zumindestens bei zahlreichen Arten Täuschblumen sind, erfolgt vorwiegend optisch durch das Perigon bzw. andere Blütenteile (die Nahanlockung sicherlich z. T. auch chemisch). Das, was in Wirklichkeit gar nicht vorhanden ist, nämlich in unserem Falle Ausbeutestoffe (Nektar, Pollen in zugänglicher Form), verlockt jedoch keineswegs direkt die Tiere zum Besuch. Die Definition der Täuschblumen von KUGLER ist demnach nur im übertragenen Sinne zu verstehen, was einigermassen gefährlich erscheint und besser vermieden werden sollte.

Im folgenden will ich versuchen, auf Grund genau bekannter Fälle eine zwar möglichst breite, jedoch besonders gegen die Fallenblumen hin abgrenzende Definition der Täuschblumen zu geben. Diese bezieht sich nur auf Insektenblumen, da Täuschblumen bisher nur bei ihnen bekannt sind, was nicht ausschliesst, dass auch bei Vogel- und Säugetierblumen solche vorkommen. Die breite Fassung der Definition bedingt dabei eine verhältnismässig grosse Mannigfaltigkeit, die durch die folgenden sechs Täuschblumentypen charakterisiert werden soll:

1. Blumen ohne Nektar, Pollen durch Konfiguration und Lagerung als einziger potentieller Ausbeutestoff für die Bestäuber ungeeignet (Typ a);
2. Blumen ohne Nektar, Pollen und andere potentielle Ausbeutestoffe durch Konfiguration, Zusammensetzung oder Lagerung für die Bestäuber ungeeignet (Typ b);
3. Blumen ohne Nektar, Pollen durch Konfiguration und Lagerung als einziger potentieller Ausbeutestoff für die Bestäuber ungeeignet, die Blumen täuschen koprophilen Bestäubern einen geeigneten Eiablage- und Brutplatz vor (Typ c);
4. Blumen ohne Nektar, Pollen durch Konfiguration und Lagerung als einziger potentieller Ausbeutestoff für die Bestäuber ungeeignet, die Blumen täuschen den Bestäubern Sexualpartner vor (Weibchenattrappen) (Typ d);
5. Blumen mit und ohne Nektar, Pollen durch Konfiguration und Lagerung, Nektar, falls vorhanden, auf Grund der Besuchsweise als potentielle

- Ausbeutestoffe für die Bestäuber ungeeignet, die Blumen täuschen den Bestäubern Reviereindringlinge vor (Typ e);
6. Blumen mit fakultativen Ausbeutestoffen (Nektar, zuckerhaltiges Narbenexkret, Futtergewebe, Pollen²⁾), die Blumen täuschen koprophilen Bestäubern einen geeigneten Eiablage- und Brutplatz vor (Typ f).

Im folgenden sollen die Typen a—e als völlige Täuschblumen, der Typ f als teilweise Täuschblumen bezeichnet werden. Die völligen Täuschblumen sind praktisch ohne Ausbeutestoffe, während den Bestäubern der teilweisen Täuschblumen fakultative Ausbeutestoffe geboten werden, deren Beschaffenheit mit der Anlockung jedoch nicht in Einklang steht.

Das in die Definition der teilweisen Täuschblumen eingebaute Kriterium über das Vorhandensein fakultativer Ausbeutestoffe bleibt vorderhand in nicht wenigen Fällen insofern problematisch, als besonders bei Kesselfallen, soweit sie auch teilweise Täuschblumen sind, von dem Vorhandensein der Ausbeutestoffe an für die Besucher zugänglichen Stellen indirekt und meist stillschweigend auf die tatsächliche und mehr oder minder regelmässige Aufnahme dieser Stoffe seitens der Bestäuber geschlossen wird, was zumindestens Ungewissheit, wenn nicht Fehlerquellen, in sich birgt. Daher erscheint es wünschenswert, nach Möglichkeit einwandfrei nachzuweisen, ob in solchen Blumen vorhandene Ausbeutestoffe von ihren Bestäubern aufgenommen werden oder nicht. Da dieser Nachweis heute vielfach noch aussteht, wurde er als Postulat in die Definition der teilweisen Täuschblumen mit Absicht nicht aufgenommen. Ansätze derartiger Prüfungen sind bereits vorhanden. So untersuchte z. B. van der Pijl (1937) das Verhalten einer im Blumenkessel von *Aristolochia ringens* VAHL gefangenen und von dort in eine Glasröhre übertragenen Diptere in bezug auf ein aus der Blüte dieser Pflanze herausgeschnittenes Nektarium, das sich ebenfalls in der Glasröhre befand. Jedesmal, wenn die Fliege die Nektariumoberfläche mit den Beinen berührte, erfolgte bei ihr die Rüsselreaktion.

Die hier vorgeschlagene Definition völliger Täuschblumen bietet auch den Vorteil, dass sie jederzeit erweitert werden kann, falls andersartige, in der Definition bisher nicht vorgesehene Fälle von Täuschung blumenbesuchender und bestäubender Tiere (es müssen nicht nur Insekten sein!) durch Blumen, die ihren Bestäubern überhaupt keinen Gegendienst leisten, bekannt werden sollten. Die Definition teilweiser Täuschblumen ist enger gefasst als die völliger Täuschblumen, sie bezieht sich auf Grund unserer Erfahrungen zunächst nur auf mehr oder minder ausgeprägte Aasblumen; auch hier ist eine Erweiterung auf andere Blumenkategorien möglich.

Der Begriff „Täuschblume“ ist kein absoluter, d. h. er ist keineswegs unveränderlich an eine Pflanzenart gebunden, sondern gilt nur zeitlich und örtlich begrenzt, also lediglich in einem bestimmten Biotop. So ist es denkbar, dass z. B. bei *Pinguicula* der Pollen oder bei *Cypripedium* das fette Öl unter gewissen Bedingungen von Bestäubern ausgebeutet werden könnte (siehe im weiteren!), wodurch diese Pflanzen ihre Täuschblumennatur verlieren würden. Ausserdem ist der Begriff „Täuschblume“ oft nur an eine bestimmte Bestäubergruppe gebunden. Als Beispiel führe ich *Helianthemum*-Arten an, deren Blüten für die meisten Insektengruppen ertragreiche Pollenblumen, für Falter

²⁾ VOGEL (1961) wirft die Frage auf, wieso überhaupt zuckerhaltige Ausbeutestoffe von Insekten aufgenommen werden, die Saprophagen, Blutsauger usw. sind. Von ektoparasitischen Dipteren ist bekannt, dass sie nebenbei auch Pflanzensäfte saugen. ΣΕΓΟΥ (zit. bei VOGEL 1961) führt zahlreiche blutsaugende Dipteren an, die gelegentlich auf Blüten nektartrinkend gefunden wurden. Auch ist bekannt, dass typische Aasfliegen auf *Stapelia*-Blüten, soweit die betreffende Art ein Blütennektarium besitzt, Nektar aufnehmen. VOGEL vermutet, dass blosses Wasserbedürfnis der Tiere das Hauptmotiv der Aufnahme derartiger fakultativer Ausbeutestoffe ist, wofür auch die Angabe von KNOLL (1926) spricht.

hingegen, die beim Blumenbesuch erfolglos nach Nektar „suchen“, völlige Täuschblumen darstellen.

Es ist zu bemerken, dass eine gewisse Täuschung blumenbesuchender und bestäubender Insekten durch Blumen auch bei allen Fallenblumen vorliegt, weshalb verständlich ist, dass manche Autoren (z. B. van der PIJL 1960, FAEGRI et van der PIJL l. c.) von diesem Gesichtspunkt aus Täusch- und Fallenblumen gemeinsam analysieren. Dennoch erschien es mir aus theoretischen Gründen wünschenswert, die Definition von Täuschblumen unter Ausschluss der Fallenblumen als solcher, d. h. unter begrifflichem Auseinanderhalten beider Blumenkategorien, zu formulieren, wie dies z. B. ebenfalls KUGLER (1970) tut, auch wenn bekanntlich nicht wenige Fallenblumen zugleich Täuschblumen und Täuschblumen zugleich Fallenblumen sind.

Beispiele völliger Täuschblumen

Hierher sind wohl die meisten Arten der Gattungen *Orchis* L. und *Dactylorchis* VERM. zu rechnen. Ich konnte 13 Arten der beiden genannten Gattungen untersuchen und feststellen, dass alle nektarlose Blüten besitzen; dies gilt auch für *O. coriophora* L., über welche Art Angaben vorliegen, dass im Blütenstern eine Nektarabsonderung erfolgt, was sich nicht bestätigen liess (DAUMANN 1970a). Da bei diesen Arten Pollen oder andere Blütenteile als Ausbeutestoffe nicht in Betracht kommen und auch das langezeit vermutete „anbehrbare Gewebe“ im Blütenstern fehlt (DAUMANN 1941), handelt es sich bei ihnen um völlige Täuschblumen (Typ a). Für *Dactylorchis latifolia* (L.) ROTHM. geben das Fehlen von Nektar im Blütenstern auch van der PIJL et DODSON (1966) an: „... the spur is in fact empty and the visits accordingly scarce — limited to new-comers in the first days of blooming.“ Die Vermutung der beiden genannten Autoren, dass der Blütenstern von *Dactylorchis maculata* (L.) VERM. Nektarspuren enthält („This form of the orchid has a shorter spur as usual and apparently has some nectar in it“), konnte ich nicht bestätigen. Dabei beziehen sie sich auf eine Angabe von HAGERUP (1951), der die Bestäubung einer Form von „*Orchis maculata* L.“ mit besonders kurzem Blütenstern auf den Färöer-Inseln vor allem durch die Schwebfliege *Eristalis intricarius* L. studierte, der jedoch nichts darüber aussagt, ob im Blütenstern Nektar vorhanden ist oder nicht. Aus diesem Grunde ist die zitierte Vermutung über das Vorhandensein von Nektarspuren im Blütenstern der genannten Art den beiden angeführten Autoren zuzuschreiben, wobei die nähere Begründung dieser Vermutung leider fehlt. Meinen Erfahrungen nach schliesst die von HAGERUP beschriebene Besuchsweise der genannten Syrphiden-Art an den Blüten von *Dactylorchis maculata* auf den Färöer-Inseln keineswegs die Täuschung der besuchenden Tiere durch nektarlose Blüten aus. Für *Orchis spectabilis* L., deren Blüten mir im frischen Zustand nicht zur Verfügung standen, gibt ROBERTSON (1893) in Illinois freien Nektar im Blütenstern an, was wohl einer neuerlichen Prüfung bedarf. Ich kann FAEGRI et van der PIJL (l. c.) nicht zustimmen, wenn sie behaupten, dass das Lockmittel („attractant“, hier im übertragenen Sinne und daher besser als Ausbeutestoff zu bezeichnen) der *Orchis*-Blüte rätselhaft bleibe. Die *Orchis*-Blüte täuscht ihre, aus der Ferne durch das Perigon optisch angelockten Besucher dadurch, dass sie ihnen überhaupt nichts bietet, was eben im Wesen einer Täuschblume liegt.

Cypripedium calceolus L. besitzt bekanntlich eine Labellum-Kesselfalle. Die hauptsächlichsten Blumenbesucher und auch Bestäuber dieser Art, verschiedene *Andrena*-Arten (Erdbeienen), nehmen beim Blumenbesuch, insbesondere während der meist kurzandauernden Gefangenschaft im Labellum, keinerlei Futter- noch sonstige Stoffe (potentielle Ausbeutestoffe: fettes Öl, Pollenbrei) auf. In diesem Sinne kann die genannte Art als „völlige Täuschblume (Typ b) angesehen werden (DAUMANN 1969a), was anscheinend auch für andere Arten dieser Gattung und verwandter Gattungen (*Selenipedium* REICHB. f., *Phragmipedium* ROLFE, *Paphiopedilum* PRITZ.) gilt (van der PIJL et DODSON l. c., STOUTAMIRE 1967).

Völlige Täuschblumen (Typ b) stellen ferner die nektarlosen Blüten von *Pinguicula vulgaris* L. und *P. alpina* L. dar. Die im Blütenstern vorhandenen Köpfchenhaare sind keine „Futterhaare“, sie exzernieren, allerdings erst einige Zeit nach Anthebebeginn und am stärksten gegen Ende des Blühens, zuckerfreie Schleime (DAUMANN 1941). Auf Grund eingehender Beobachtungen des Blumenbesuches an *P. vulgaris* im Freiland (vorherrschend durch kleine Vertreter aus der Gruppe der *Apidae*, weniger schon durch Dipteren) und auf Grund experimenteller Untersuchungen liess sich zeigen (noch unveröffentlicht), dass die Schleime im Blütenstern keine Ausbeutestoffe darstellen; der Blumenbesuch ist sehr gering und die besuchenden Insekten verweilen an den Blüten verhältnismässig sehr kurze Zeit (ähnliche Verhältnisse wie bei *Orchis* und *Dactylorchis*). Die dor-

sale Lage des Andrözeums in der Blüte schaltet den Pollen als Ausbeutestoff aus, da, wie die Beobachtungen ergaben, die Rüsselreaktionen der Blumenbesucher stets in den Blütensporn gerichtet sind.

Die Aasblumen solcher *Stapelia*-Arten, denen ein Blütennektarium fehlt, sind ebenfalls völlige Täuschblumen (Typ c) (man vgl. diesbezüglich auch die Angaben auf S. 309).

Zu den völligen Täuschblumen können auch die gamokinetischen Täuschblumen (im Sinne von VOGEL 1963) gestellt werden (Typ d). Es sind dies durchwegs hochspezialisierte Vertreter von Orchidaceen (Arten der Gattungen *Ophrys* L., *Cryptostylis* R. BR., *Trichoceros* H., B. et K., *Telipogon* H., B. et K. und *Stellilabium* SCHLECHTER), deren nektarlose Blüten Hymenopteren- bzw. Dipterenmännchen dadurch anlocken, dass sie auf verschiedene Weise die betreffenden Insektenweibchen vortäuschen. Bei den Kopulationsbewegungen erfolgt die Bestäubung (KUGLER 1970).

Zu den Vertretern mit völligen Täuschblumen (Typ e) möchte ich auch eigenartige, von DODSON et FRYMIRE (1961) beobachtete, hochspezialisierte Arten der Orchidaceen-Gattung *Oncidium* SWARTZ rechnen, deren Blüten insektenähnlich sind und sich an langen Stielen befinden, so dass sie bereits bei schwachen Luftströmungen in Bewegung geraten. Im Biotop dieser Orchideen leben auch verschiedene Euglossinen (Hymenopteren), deren Männchen ein bestimmtes Revier in Besitz nehmen und verteidigen; sie stürzen sich auf jeden Eindringling und vertreiben ihn. Dabei werden sie von bewegten *Oncidium*-Blüten getäuscht, auf die sie sich wie auf Insekten-eindringlinge stürzen. Bei der Berührung der Blüte durch das Insekt erfolgt die Bestäubung.

Beispiele teilweiser Täuschblumen

Aus der Gattung *Veratrum* L. sind bisher zwei Arten bestäubungsökologisch genauer bekannt geworden, und zwar *V. nigrum* L. und *V. album* subsp. *lobelianum* (BERNH.) REHB. (DAUMANN 1963, 1967). Beide genannte Arten besitzen teilweise Täuschblumen (Typ f), da ihre Blüten einen bis zu einem gewissen Grade an Fäulnis erinnernden Duft³⁾ aussenden und so Aasinsekten anlocken, die auf den Blüten zwar keine Faulstoffe als Nahrung und vor allem als geeigneten Eiablage- und Brutplatz, jedoch immerhin Aasbeutestoffe (Nektar, Pollen) vorfinden und aufnehmen. Die Täuschblummennatur der *Veratrum*-Blüte kommt auch dadurch zum Ausdruck, dass gelegentlich Eier oder junge und noch lebende Larven von Aasfliegen auf der adaxialen Seite der Perigonblätter gefunden werden, eine Erscheinung, die z. B. auch in den Blüten von *Aristolochia*- und *Stapelia*-Arten sowie auf Araceen-Blütenständen längst bekannt ist (der Blumenduft löst in all diesen Fällen bei Weibchen den Legereflex aus, wobei die Larven auf dem ungeeigneten Substrat dem Untergang geweiht sind).

Teilweise Täuschblumen (Typ f) finden sich auch innerhalb einer weiteren Liliaceen-Gattung, und zwar bei *Eucomis* L'HER., deren zumindestens manche Arten ähnliche Blütenverhältnisse wie bei *Veratrum* aufweisen († PASCHER 1959, DAUMANN 1970a).

Stratiotes aloides L. besitzt eine aasartige Komponente im Blumenduft, Nektar bzw. Pollen als potentielle Ausbeutestoffe und weist einen Blumenbesuch vorwiegend durch saprophage Insekten auf, weshalb auch diese Art, wenn auch weniger ausgeprägt, als teilweise Täuschblume (Typ f) bezeichnet werden kann (DAUMANN 1931).

Auch die oft sehr grossen Blüten vieler tropischer *Aristolochia*-Arten sind hierher zu rechnen (Typ f); sie senden Aasduft aus und besitzen Nektarien (DAUMANN 1959b). Oft stellen sie auch hochkomplizierte Blumenfallen dar.

Die nektarhaltigen Kesselfallenblüten zumindestens mancher der etwa 150 *Ceropegia*-Arten sind ebenfalls teilweise Täuschblumen (Typ f). So charakterisiert z. B. VOGEL (1961) den Blumenduft von *C. barklyi* HOOK. f. als „zuerst etwas stechend nach Urin . . .“. Seine ökologische Fassung der *Ceropegia*-Blüte als Täuschblume entspricht im wesentlichen der von mir in der vorliegenden Abhandlung gegebenen Begriffsumgrenzung der teilweisen Täuschblume („ . . . es sind ‚Täuschblumen‘, jedoch nicht ganz in der herkömmlichen Bedeutung, da sie gleichwohl Nektar erzeugen. Jedoch bezieht sich der emittierte Lockstoff keineswegs auf das tatsächlich Dargebotene“).

Schliesslich gehören zu den teilweisen Täuschblumen (Typ f) auch die Blütenstände zahlreicher Araceen, die durch einen mehr oder weniger fäulnisähnlichen Duft angelockten Insekten in der

³⁾ Es wäre wünschenswert, in der blütenökologischen Fachliteratur im Sinne von KNOLL (1926) den Ausdruck „Duft“ (zum Unterschied vom Ausdruck „Geruch“) einheitlich und abweichend vom gewöhnlichen Sprachgebrauch in einem erweiterten Sinne zu verwenden, also nicht nur für solche Blumendüfte, die bei uns Menschen angenehme Geruchsempfindungen auslösen. Der Ausdruck „Geruch“ wäre dann dementsprechend auf Erscheinungen, die mit dem Geruchssinn (den Geruchsorganen) der Blumenbesucher zusammenhängen, zu beschränken. Demnach locken Blumen die Besucher niemals durch ihren „Geruch“ sondern nur durch ihren „Duft“ an.

Kesselfalle wiederum keine Faulstoffe, jedoch zumindestens fakultative Ausbeutestoffe (zuckerhaltiges Narbenexkret bzw. Pollen oder Futtergewebe) bieten. In diesem Zusammenhang seien insbesondere die Gattungen *Arum* L. (*A. maculatum* L., *A. nigrum* SCHOTT; KNOLL 1926, DAUMANN 1930b, 1970a) und *Amorphophallus* BLUME (van der PIJL 1937) erwähnt; nach dem letztgenannten Autor findet sich im Blütenstand von *A. variabilis* BLUME ein Futtergewebe, das auf Java von blumenbesuchenden Käfern verzehrt wird.

Bemerkenswert ist die Feststellung, dass bei manchen Araceen [*Alocasia* NECK. (van der PIJL 1933), *Philodendron* SCHOTT (HUBBARD zit. bei KNUTH 1904 und FAEGRI et van der PIJL l. c.)] die bestäubenden Insekten am Blütenstand ein geeignetes Substrat zur Eiablage und zur Weiterentwicklung der Larven bis zum Imago vorfinden. Bei *Alocasia pubera* SCHOTT z. B. bilden die sich zersetzenden männlichen Blüten dieses Substrat. Unter den genannten Umständen können die angeführten Araceen nicht als täuschblumig angesehen werden, auch wenn sie einen fäulnisähnlichen Duft aussenden, was zumindestens für *Alocasia pubera* anscheinend nicht zutrifft⁴.

Die einen aasartigen Duft aussendende Kesselfallenblume des eigenartigen, blattlosen, unterirdisch lebenden Wurzelschmarotzers *Hydnora africana* THUNB. dürfte eine teilweise Täuschblume (Typ f) darstellen, da sie als potentiellen Ausbeutestoff zumindestens Pollen enthält; über das Vorhandensein und die Zugänglichkeit weiterer Ausbeutestoffe herrscht noch Unklarheit (VOGEL 1954).

Begreiflicherweise besteht keine scharfe Grenze zwischen völligen und teilweisen Täuschblumen sowie überhaupt zwischen Täuschblumen und Nicht-Täuschblumen. So steht z. B. *Stratiotes aloides* schon an der Grenze der Täuschblumen, da ja im Blumenduft auch anderer Pflanzen (z. B. *Crataegus*-Arten) fäulnisähnliche Komponenten vorhanden sind, ohne dass allerdings in diesen Fällen, zumindestens vorwiegend, Aasinsekten angelockt werden. Ausserdem zeigt es sich, besonders bei einer Analyse auf Gattungsebene, dass innerhalb ein- und derselben Gattung Arten mit Täusch- und Nicht-Täuschblumen (z. B. *Aristolochia* L., möglicherweise auch *Orchis* L.) bzw. mit völligen und teilweisen Täuschblumen vorkommen können. Eine Gattung, die Arten mit teilweisen und völligen Täuschblumen in sich vereinigt, ist z. B. *Stapelia* L. Die Vertreter dieser sowie verwandter Gattungen (VOGEL 1954) weisen bekanntlich Aasblumen auf, und zwar mit und ohne Nektarausscheidung. *Stapelia*-Arten mit einer wenn auch schwachen Nektarexkretion in den Blüten können der gegebenen Definition gemäss als teilweise (Typ f), solche ohne Blütennektar als völlige Täuschblumen (Typ c) bezeichnet werden (Angaben über die Nektariumverhältnisse auf Grund noch unveröffentlichter Untersuchungen).

Einigermassen zweifelhaft erscheint es mir, ob die Blüten von *Rafflesia*-Arten als Täuschblumen angesehen werden können. Sicherlich handelt es sich bei ihnen um Aasblumen, wobei die männlichen Blüten zumindestens Pollen als potentiellen Ausbeutestoff enthalten. Ob in den weiblichen Blüten das Narbenexkret als solcher in Betracht kommt und ob überhaupt Blütennektar ausgeschieden wird, ist noch unbekannt (WINKLER 1927). Für wesentlich erachte ich die Angaben von van der PIJL (1960) und FAEGRI et van der PIJL (l. c.), dass in *Rafflesia*-Blüten von blumenbesuchenden Dipteren

⁴ Bei einer nicht näher bestimmten *Alocasia*-Art schreibt KNUTH (1904) auf Grund eigener Beobachtungen von „unangenehm faulig riechenden Blumen“; hingegen konnte er in Buitenzorg bei *A. odorata* C. KOCH einen dem Menschen angenehmen, an Rosen erinnernden Duft feststellen. An den Blütenständen einer von HUBBARD in den Urwäldern von Montserrat beobachteten und nicht näher bestimmten Aracee, die wahrscheinlich in die Gattung *Philodendron* gehört, fanden sich saprophile Insekten, wie besonders Fleischfliegen, in beträchtlicher Zahl ein, was auf die Aussendung eines fäulnisähnlichen Duftes durch die Blütenstände dieser Pflanze hindeutet. Für *P. bipinnatifidum* SCHOTT gibt KNUTH (1904) einen obstartigen Duft an. Der Blütenstand männlicher Pflanzen von *Arisaema consanguineum* SCHOTT duftet während der Anthese nach frischen Seefischen (DAUMANN 1930b). Wie schon diese wenigen Beispiele zeigen, scheinen die Duftverhältnisse auch der Araceen-Blütenstände heterogen zu sein.

daselbst gelegte Eier auch auf diesem Substrat ihre Entwicklung durchmachen, vollenden und so zu einer neuen Generation heranwachsen, was hier, ähnlich wie bei manchen im vorhergehenden schon erwähnten Araceen-Blütenständen, die Täuschblumennatur ausschliessen würde.

Das Mehr oder Minder an Ausbeutestoffen, d. h. deren quantitative Seite, in eine Definition der Täuschblumen einzubauen (wie dies z. B. KIRCHNER tut), erscheint mir nicht vorteilhaft, da es z. B. nicht wenige Blumen gibt, die trotz sehr wirksamer optischer Fernanlockung (grosse Krone) ihren Besuchern nur geringe Nektar- bzw. Pollenmengen bieten, was unter Einbezug des quantitativen Kriteriums der Ausbeutestoffe, d. h. auch derartiger Fälle, eben ein „Zerfliessen“ der Definition einer Täuschblume bedeuten würde, obgleich auch hier zweifelsohne eine gewisse Täuschung der Besucher seitens der Pflanze vorliegt. Daher erachte ich es auch nicht als geeignet, die Blüte von *Parnassia palustris* als Täuschblume zu bezeichnen; diese bietet ihren Besuchern wenig Nektar oder Pollen als Ausbeutestoffe, wobei die Frage, ob und in welchem Ausmass die „Scheinnektarien“ den Anlockungswert der Blüte erhöhen, für unsere Problemstellung meiner Meinung nach nicht entscheidend sein sollte.

Die hartnäckige Einreihung von *Paris quadrifolia* L. zu den Täuschblumen in den älteren Blumensystemen unter der anthropomorphen Begründung, dass der schwarzpurpurne und etwas glänzende Fruchtknoten das Vorhandensein faulenden Fleisches vortäuscht und so Aasinsekten anlockt, kann als überholt angesehen werden. Die genannte Art ist in schwachem Masse windblütig (DAUMANN 1959a).

Die auf SPRENGEL zurückgehende und von manchen Autoren (z. B. LÖEW 1894) übernommene Ansicht, dass *Aristolochia clematitis* L. Täuschblumen aufweise, wurde später berichtigt. Die als Gleit- und Kesselfalle funktionierende Blüte dieser Art besitzt ein Nektarium, sendet einen Duft aus, der keine fäulnisartige Komponente enthält und auch keine ausgeprägten Aasinsekten anlockt (DAUMANN 1959b, 1971). Es handelt sich demnach bei der Osterluzei um keine Täuschblume.

In den von VOGEL (1966) entdeckten „Parfümblumen“ fehlen zwar Futterstoffe, doch gewinnen die Blumenbesucher (Euglossinen-Männchen) Duftstoffe, die für sie im Sexualleben von Bedeutung sind. Es handelt sich also auch hier um keine Täuschblumen.

Die von SCHMUCKER (1932) an tropischen *Nymphaea*-Arten im Warmhaus angestellten Beobachtungen, nach welchen in den protogynen Blüten am ersten Blühtag Blumenbesucher in die reichliche Narbenflüssigkeit stürzen und hier zumeist ertrinken (Gleitfalle), führen FAEGRI et van der PIJL (l. c.) im Zusammenhang mit den Täuscheinrichtungen in Blumen an, was mir nicht vorteilhaft erscheint, da die blosse, gelegentliche bis regelmässige Tötung von Besuchern bzw. Bestäubern durch Ausbeutestoffe enthaltende Blumen (in manchen Gleit- und Kesselfällen)⁵⁾ meiner Meinung nach in die Begriffsumgrenzung der Täuschblumen zunächst nicht einbezogen werden sollte, auch wenn hier sicherlich eine Art von Täuschung der Tiere durch solche

⁵⁾ Hier sei besonders auf die höchsteigenartigen, von VOGEL (1965) erwähnten Bestäubungsverhältnisse mancher Araceen verwiesen, deren Blütenstände im wahrsten Sinne des Wortes „mörderische Blumen“ (die Bezeichnung stammt von KIRCHNER l. c., VOGEL bezeichnet sie als „perniziöse Kesselblumen“) sind, da sie ihre Bestäuber regelmässig töten. Es handelt sich um Vertreter der Gattungen *Arisaema* MART. und *Pinellia* TENORE. Aus einer männlichen Kessel-

Blumen vorliegt. Besonders bei den erwähnten *Nymphaea*-Arten wäre noch eine Nachprüfung der bestäubungsökologischen Verhältnisse an den natürlichen Standorten erforderlich.

Eingliederung der Täuschblumen in Blumensysteme

Solange *Parnassia palustris* zusammen mit *Paris quadrifolia* als Kardinalbeispiele der Täuschblumen galten, erschienen diese in den älteren Blumensystemen (z. B. von MÜLLER, KIRCHNER) durchwegs lediglich in der Klasse der Dipterenblumen, was bis zu einem gewissen Grade überraschen muss, da ja bereits SPRENGEL die *Orchis*-Blüte, die sicherlich nicht als Dipterenblume angesehen werden kann, als Täuschblume erkannt hatte. Auch im Blumensystem von KIRCHNER—KNOLL (KNOLL 1931) finden wir lediglich Fliegen-Täuschblumen (mit der in diesem Falle synonymen alten Bezeichnung der Scheinsaftblumen), eine Gruppe, deren Streichung KUGLER bereits 1942 auf Grund meiner Untersuchungen vorschlug. Unter dem Einfluss neuerer Kenntnisse und einer dementsprechend breiteren begrifflichen Fassung der Täuschblumen kam immer mehr der ökologische Gesichtspunkt zur Geltung, zumal sich zeigte, dass eine Einreihung der heute bekannten Täuschblumen als einheitliche Gruppe in ein System nach morphologischen Merkmalen unmöglich ist, da diese Gruppe z. B. Einzelblüten vom radiären Scheibenblumentypus und solche vom zygomorphen Lippenblumentypus sowie auch Blütenstände umfasst. Diese Schwierigkeiten sind auch in neueren, vorwiegend nach Bautypen bzw. morphologisch-phylogenetischen Gesichtspunkten aufgebauten Blumensystemen (z. B. WERTH 1956, LEPPIK 1957) erkennbar. Eine Eingliederung nach den Besuchern, und zwar an einer Stelle des Blumensystems, wäre ebenfalls unmöglich, da wir heute bereits neben Dipteren und Coleopteren auch Hymenopteren als mehr oder weniger regelmässig „betrogene“ Besucher von Täuschblumen kennen. Auf diese Schwierigkeiten wies schon CAMMERLOHER (1931) hin, der die Täuschblumen unter Einbezug auch der Aasblumen daher bereits vom bestäubungsökologischen Gesichtspunkt aus zu charakterisieren versuchte. KUGLER (1942, 1955) konnte an Hand einer Analyse der Hummel- und Dipterenblumen zeigen, wie problematisch es ist, ein blütenökologisches System der Insektenblumen nur auf den verschiedenen Bestäubergruppen aufbauen zu wollen. So ist es begreiflich, dass in neuester Zeit (z. B. durch KUGLER 1970) die Täuschblumen (ähnlich wie z. B. die Fallenblumen) zumeist als ökologische Gruppe zusammengefasst werden, ein Ausweg, der wohl auch in Zukunft als einzig möglicher seine Geltung behalten wird, was keineswegs ausschliesst, dass neben einem solchen ökologischen System auch ein solches auf Grund der Gestalttypen aufgebautes Vorteile bietet, in welchem letzterem allerdings die Täuschblumen nicht als einheitliche Gruppe, sondern getrennt an verschiedenen Stellen des Blumensystems eingereiht erscheinen müssen. Aber auch in einem nach bestäubungsökologischen Gesichtspunkten aufgebauten Blumensystem wird es kaum möglich sein, die Täuschblumen so zusammen-

falle von *Arisaema* können die Insekten durch ein Schlupfloch zwar entkommen, sie vorenden jedoch mit Sicherheit in einer weiblichen Falle, der das Schlupfloch fehlt. In den zwitterigen Blütenständen von *Pinellia* werden in etwas anderer Abwandlung ebenfalls die Eigenpollenträger verschont, die Fremdpollenbringer jedoch durchwegs getötet, was in dieser, seitens der Pflanze parasitischen Wechselbeziehung früher oder später den sicheren Tod aller Bestäuber bedeutet.

zufassen, dass ihre Vertreter nicht ausserdem auch in anderen ökologischen Gruppen auftauchen, da ja ein ökologisches Blumensystem in der Regel ebenfalls auf Grund verschiedener Kriterien zusammengestellt erscheint. So führt z. B. KUGLER (1970) als ökologische Gruppen neben Täusch-, Fallen- und Parfümblumen auch Fliegenblumen (mit der Untergruppe der Eckelblumen), Bienenblumen u. a. an; die Aasblumen z. B. finden sich dabei sowohl bei den Täuschblumen als auch bei den Fliegenblumen (Eckelblumen), *Cypripedium* steht in der Gruppe der Fallenblumen, *Orchis* in der Gruppe der Bienenblumen, beide gehören auch zu den Täuschblumen usw. Jedenfalls bietet ein nach bestäubungsökologischen Gesichtspunkten aufgebautes Blumensystem den grossen Vorteil, dass alle bekannten Täuschblumen in einer Gruppe zusammengefasst werden können, auch wenn sie sich in anderen Gruppen wiederholen.

Phylogenetischer Werdegang der Täuschblumen

Um einigermaßen begründete Erwägungen über die stammesgeschichtlichen Wandlungen, die zu den rezenten Täuschblumen geführt haben, anstellen zu können, erscheint es zunächst angezeigt, einerseits die Stellung der Gattungen mit Täuschblumen im phylogenetischen System, andererseits die Blütenverhältnisse innerhalb dieser und nahe verwandter Gattungen in Betracht zu ziehen. Es ist sicherlich kein Zufall, dass alle mit Sicherheit bekannten völligen Täuschblumen phylogenetisch verhältnismässig jungen Familien (*Orchidaceae*, *Asclepiadaceae*, *Lentibulariaceae*) angehören, deren Vertreter in der Blütenregion weitgehende Reduktions- und Spezialisationserscheinungen erkennen lassen. Der nektarlose Blütenstempel zumindestens der meisten *Orchis*- und *Dactyloorchis*-Arten dürfte als Reduktionserscheinung aufzufassen sein, da, abgesehen von der möglichen Nektarexkretion im Blütenstempel von *O. spectabilis*, verwandte Gattungen, wie *Platanthera* RICH. und *Gymnadenia* R. BR., ein Blütenstempelnektarium besitzen; dasselbe kann für *Pinguicula* L. angenommen werden. Auch die Blütenverhältnisse innerhalb der Gattung *Stapelia*, deren manche Arten nektarlose Blüten (völlige Täuschblumen), andere wieder Blüten mit schwacher Nektarausscheidung (teilweise Täuschblumen) besitzen, deuten in dieser Richtung. Es ist ausser Zweifel, dass die Blüten der rezenten Angiospermen im allgemeinen Reduktionserscheinungen in einem derartigen Ausmass aufweisen, dessen wir uns in der Regel kaum bewusst werden. So zeigt sich bekanntlich in den verschiedensten Angiospermenfamilien im Rahmen allgemeiner Blütenreduktion und im Besonderen des Blütennektariums ein Übergang einerseits von ursprünglicher Insektenblütigkeit zur sekundären Windblütigkeit, soweit der gesamte Blütenbau, insbesondere Polleneigenschaften, dies erlauben (z. B. *Sanguisorba* L., *Artemisia* L.), andererseits unter Beibehaltung der Insektenblütigkeit von Nektar- zu (sekundären) Pollenblumen, soweit hier der Pollen klebrig bleibt und in genügender Menge vorhanden ist (z. B. *Verbascum* L., *Hypericum* L., *Lysimachia* L.). Ausserdem gibt es nicht wenige Gattungen, deren Arten in ihren Blüten mit mehr oder minder rudimentärem Nektarium und oligomerem Andrözeum den sich nur vereinzelt einfindenden Besuchern wenig Pollen bieten, dessen Klebrigkeit Windbestäubung ausschliesst (z. B. *Trientalis* L., *Androsace* L., *Anagallis* L., *Glaux* L., *Armeria* WILLD., *Centaureum* HILL., *Maianthemum* WEBER). Doch führen diese als Beispiele angeführten stammesgeschichtlichen Reduktionen keineswegs immer zu Täusch-

blumen, da ja bei ihnen auch für den Fall des Nektariumverlustes das zwar stark reduzierte Andrözeum den Blumenbesuchern immerhin eine geringe Pollenmenge als Ausbeutestoff bietet, soweit dieser allerdings in für den Besucher geeigneter Lagerung vorhanden ist. Bei den meisten Orchidaceen und bei den Aselepiadaceen hingegen kam es entwicklungsgeschichtlich zu einer ganz besonderen Reduktion des Andrözeums (Ausbildung von Pollinien), die auch den Pollen als Ausbeutestoff praktisch ausschaltet. Bei *Pinguicula* ist es wiederum die Lage der Staubblätter in der Blüte, die in Verbindung mit der Besuchsweise der Insekten eine Ausbeutung des Pollens seitens der Blumenbesucher so gut wie unmöglich macht. Als hochspezialisierte Typen sind *Cypripedium* mit einer Labellum-Kesselfalle, ferner die gamokinetischen Täuschblumen sowie die Reviereindringlinge vortäuschende Gattung *Oncidium* (durchwegs Vertreter der *Orchidaceae*) anzusehen. LEPPIK (1968) fasst derartige Typen als Abweichungen von der Hauptentwicklungslinie („deviations from the general trend“) auf. Den teilweisen Täuschblumen, die zumindestens in der Blütenregion mehr oder weniger stark abgeleiteten Familien (*Aristolochiaceae*, *Asclepiadaceae*, *Hydrocharitaceae*, *Araceae*) aber auch ursprünglicheren (*Liliaceae*) angehören, ist gemeinsam, dass sie durch Aussendung eines fäulnisähnlichen Duftes Aasinsekten chemotaktisch anlocken und täuschen.

Bemerkenswert ist der Umstand, dass alle bekannten Täuschblumen nur bei ausdauernden Pflanzen vorkommen, die anscheinend auch durch diese Eigenschaft die durch geringen Insektenbesuch verursachte seltenere Fremdbestäubung wettmachen, wobei manchmal auch noch andere Eigenschaften (z. B. die grosse Samenzahl der Orchideenkapsel) bestäubungsökologisch negative Auswirkungen der Täuschblumeneigenschaft bis zu einem gewissen Grade entwicklungsgeschichtlich kompensieren.

Zusammenfassend kann gesagt werden, dass wir die Täuschblumen (in der hier vorgeschlagenen Begriffsumgengung) stammesgeschichtlich als Zusammenspiel und Produkt von Reduktions- und Spezialisationsvorgängen in der Blütenregion auffassen können, wobei es eben in einigen wenigen Fällen zur Entstehung besonderer bestäubungsökologischer Wechselbeziehungen zwischen Blumen und Bestäubern kam. Diese durch die Täuschblumeneigenschaft gegebenen und für die Pflanze nicht besonders günstigen Wechselbeziehungen dürften die betreffenden Pflanzenarten wohl nur unter dem Einfluss anderer, günstiger Eigenschaften noch gerade „zur Not“ vom Aussterben bewahrt haben, mit anderen Worten, die betreffenden Pflanzenarten mit Täuschblumen stehen gleichsam an der Grenze des phylogenetisch Erträglichen.

Das Vorkommen von Aasblumen, die ihren Besuchern ein geeignetes Substrat zur Eiablage und zur vollständigen Entwicklung einer neuen Generation gewähren (*Rafflesia* R. BR.), legt den Gedanken nahe, dass im Laufe der phylogenetischen Entwicklung möglicherweise auch aus Täuschblumen Nicht-Täuschblumen entstanden sind, und zwar dadurch, dass sich Gewebekomplexe in der Blütenregion in manchen Fällen durch gewisse Veränderungen und durch Adaption der besuchenden und bestäubenden Blumeninsekten als geeignete Stellen für deren Entwicklung erwiesen.

Mit Recht fassen FAEGRI et van der PIJL (l. c.) diese besonderen bestäubungsökologischen Wechselbeziehungen zwischen Täuschblumen und ihren Blumenbesuchern als eine Art von Parasitismus seitens der Pflanze auf, der

nicht über ein gewisses Mass anwachsen kann, ohne unwirksam zu werden; insbesondere darf dabei das Vorgetäuschte die Originale (Nektarblumen, Insektenweibchen, Reviereindringlinge, Faulstoffe) zahlenmässig nicht übertreffen. Die Unterscheidung von ursprünglichen und abgeleiteten Täuschblumen, wie dies van der Pijl (1960) für Fallenblumen vorschlägt, erscheint mir nicht genügend begründet. Der genannte Autor, der bei der Behandlung von „Täuschung“ („deceit“) durch Blumen Fallen- und Täuschblumen begrifflich einigermassen vermengt, geht meiner Ansicht nach zu weit, wenn er behauptet: „... Many of the present day beetle-flowers and fly-flowers still attract visitors by acting on their instincts without offering a reward, and catch them in a trap.“ Fallenblumen, die zugleich völlige Täuschblumen darstellen, also weder Ausbeutestoffe noch einen geeigneten Eiablage- und Brutplatz bieten, sind bisher nur in sehr geringer Zahl bekannt geworden. Die von van der Pijl in diesem Zusammenhang als ursprüngliche Fallenblumen angeführten Blüten, wie z. B. bei *Nymphaea* L. emend. SMITH oder *Calycanthus* L., sind, zumindestens der hier gegebenen Begriffsumgrenzung nach, gar keine Täuschblumen, da sie ja Ausbeutestoffe enthalten [bei *Nymphaea* Pollen und zuckerhaltiges Narbenexkret (SCHMUCKER l. c., DAUMANN 1970a), bei *Calycanthus* Futterkörper (DAUMANN 1930a)] und keinen fäulnisähnlichen Duft aussenden.

Täuschblumenstadien

Das genauere Studium des Blühvorganges chasmogamer Blüten hat gezeigt, dass manche von ihnen während der Anthese für kürzere oder längere Zeit völlige Täuschblumen sind, d. h. sie bieten den angelockten Blumenbesuchern während dieses Zeitabschnittes keinerlei Ausbeutestoffe. Es erscheint mir geeignet, in solchen Fällen von einem Täuschblumenstadium zu sprechen. Im folgenden sollen zwei markante Beispiele angeführt werden; ich bin überzeugt, dass Täuschblumenstadien in den verschiedensten Abwandlungen nicht selten vorkommen.

Die Blüte von *Digitalis lanata* EHRH. subsp. *lanata* befindet sich am ersten Tag der Anthese in einem Täuschblumenstadium, da bei völlig geöffneter Korolle und geschlossenen Antheren aller vier Staubblätter noch keine Nektarausscheidung erfolgt, was sich recht empfindlich im Verhalten der blumenbesuchenden Insekten zeigt, die auf solchen Blüten nur ganz kurze Zeit verweilen (DAUMANN 1970b).

Bei *Eremurus spectabilis* M. BIEB. besitzt die Infloreszenz zu Blühbeginn lediglich eine basale Zone von Blüten mit ausgebreitetem Perigon, die einzig und allein für die Fernanlockung der Honigbiene (*Apis mellifica* L.) optisch wirksam ist. Im Laufe des Blühens und bei akropetaler Aufblühfolge rückt die genannte Blütenzone allmählich gipfelwärts. Unter ihr entsteht nun eine neue, breitere Zone von Blüten, die durch Bräunung und Einrollen des Perigons für die Fernanlockung optisch unwirksam geworden ist, wobei sich in diesen Blüten erst jetzt, d. h. wenige Stunden nach dem Einrollen des Perigons, die Antheren öffnen, eine geringe Nektarausscheidung einsetzt und später auch die Narbe funktionsfähig wird. Die Blüten von *Eremurus spectabilis* mit ausgebreitetem Perigon, ohne zugänglichen Pollen (mit noch geschlossenen Antheren) und ohne Nektar werden nur spärlich von vereinzelten „Sucherbienen“ „erfolglos“ besucht; sie befinden sich demnach in einem Täuschblumenstadium (DAUMANN 1969b).

Zusammenfassung

Unter kritischer Bezugnahme auf bisherige Definitionen von Täuschblumen wird versucht, eine breitgefaste, insbesondere gegen Fallenblumen abgrenzende Definition dieser Blumenkategorie zu geben, wobei 6 Typen in 2 Gruppen (völlige Täuschblumen, teilweise Täuschblumen) unterschieden werden.

Die völligen Täuschblumen (5 Typen) sind praktisch ohne Ausbeutestoffe, während den Bestäubern der teilweisen Täuschblumen (1 Typ) fakultative Ausbeutestoffe geboten werden, deren Beschaffenheit mit der Anlockung jedoch nicht in Einklang steht.

Angeführte Beispiele von völligen Täuschblumen entstammen den Gattungen *Stapelia* L., *Pinguicula* L., *Orchis* L., *Dactylorchis* VERM., *Cypripedium* L., *Ophrys* L., *Cryptostylis* R. BR., *Trichoceros* H., B. et K., *Telipogon* H., B. et K., *Stellilabium* SCHLECHTER und *Oncidium* SWARTZ.

Als Beispiele teilweiser Täuschblumen werden Vertreter der Gattungen *Aristolochia* L., *Stapelia* L., *Ceropegia* L., *Hydnora* THUNB. (?), *Veratrum* L., *Eucomis* L'HÉR., *Stratiotes* L., *Arum* L. und *Amorphophallus* BLUME angeführt.

Die Gattung *Stapelia* L. weist Arten mit teilweisen und völligen Täuschblumen auf.

Ob *Rafflesia*-Arten Täuschblumen besitzen, erscheint noch ungewiss.

Es wird näher begründet, warum *Parnassia palustris* L., *Paris quadrifolia* L., *Aristolochia clematitis* L. und manche *Nymphaea*-Arten mit Gleitfallenblumen nicht zu den Täuschblumen gerechnet werden sollten.

Die einheitliche Einreihung der Täuschblumen in der vorgeschlagenen Begriffsabgrenzung ist nur in einem ökologischen Blumensystem möglich.

Der phylogenetische Werdegang der Täuschblumen erscheint als Zusammenspiel und Produkt von Reduktions- und Spezialisationsvorgängen in der Blütenregion.

Für gewisse Abschnitte der Anthese chasmogamer Blüten, in denen diese völlige Täuschblumen repräsentieren, wird der Terminus „Täuschblumenstadium“ vorgeschlagen. Als Beispiele werden *Digitalis lanata* EHRH. subsp. *lanata* und *Eremurus spectabilis* M. BIEB. angeführt.

Souhrn

Po kritickém hodnocení dosavadních definíci šálivých květů se navrhuje nová, široce a ekologicky pojatá definice této květní kategorie, při čemž se rozlišuje 6 typů ve 2 skupinách (šálivé květy úplné a částečné).

Šálivé květy úplné (5 typů) neposkytují svým opylovatelům prakticky vůbec nic, zatímco šálivé květy částečné (1 typ) obsahují pro opylující hmyz alespoň látky vhodné jako fakultativní potrava; povaha těchto látek je však ekologicky v rozporu se způsobem přilákání opylovatelů k šálivým květům částečným.

Příklady šálivých květů úplných jsou uvedeny z těchto rodů: *Stapelia* L., *Pinguicula* L., *Orchis* L., *Dactylorchis* VERM., *Cypripedium* L., *Ophrys* L., *Cryptostylis* R. BR., *Trichoceros* H., B. et K., *Telipogon* H., B. et K., *Stellilabium* SCHLECHTER a *Oncidium* SWARTZ.

Uvedené příklady šálivých květů částečných patří do rodů *Aristolochia* L., *Stapelia* L., *Ceropegia* L., *Hydnora* THUNB. (?), *Veratrum* L., *Eucomis* L'HÉR., *Stratiotes* L., *Arum* L. a *Amorphophallus* BLUME.

Rod *Stapelia* L. obsahuje druhy se šálivými květy částečnými a úplnými.

Je ještě nejisté, zdali druhy rodu *Rafflesia* R. BR. mají šálivé květy.

Jak je blíže zdůvodněno, nemají být pojaty do kategorie šálivých květů *Parnassia palustris* L., *Paris quadrifolia* L., *Aristolochia clematitis* L. a některé tropické druhy rodu *Nymphaea* L. emend. SMITH.

Zafazení šálivých květů jako jednotné skupiny je možné jedině v květním systému ekologickém (nikoli v systému morfologickém nebo sestaveném podle opylovatelů).

Fylogenetický vývoj šálivých květů se jeví jako souhra redukce a specializace v květní oblasti.

Chasmogamní květy některých rostlin jsou v určitých časových úsecích kvetení ve stavu šálivých květů úplných. Pro tento stav se navrhuje termínus „květní stadium šálivé“. Uvedené příklady jsou *Digitalis lanata* EHRH. subsp. *lanata* a *Eremurus spectabilis* M. BIEB.

Literatur

- CAMMERLOHER H. (1931): Blütenbiologie I. Wechselbeziehungen zwischen Blumen und Insekten. — Berlin.
- DAUMANN E. (1930a): Das Blütennektarium von Magnolia und die Futterkörper in der Blüte von Calycanthus. — Planta, Berlin, 11 : 108 — 116.
- (1930b): Nektarabscheidung in der Blütenregion einiger Araceen. Zugleich ein Hinweis auf die Bangersche Methode. — Planta, Berlin, 12 : 38 — 48.
- (1931): Zur Morphologie und Ökologie der Blüte von *Stratiotes aloides* L. — Planta, Berlin, 14 : 766 — 776.
- (1941): Die anbohrbaren Gewebe und rudimentären Nektarien in der Blütenregion. — Beih. Bot. Cbl., Sect. A, Dresden, 61 : 11 — 82.
- (1959a): Zur Blütenökologie der Einbeere (*Paris quadrifolia* L.). — Preslia, Praha, 31 : 277 bis 283.

- (1959b): Zur Kenntnis der Blütennektarien von *Aristolochia*. — *Preslia*, Praha, 31 : 359—372.
- (1963): Zur Blütenökologie von *Veratrum nigrum* L. — *Preslia*, Praha, 35 : 289—296.
- (1967): Zur Blütenmorphologie und Bestäubungsökologie von *Veratrum album* subsp. *lobelianum* (Bernh.) Rehb. — *Oesterr. Bot. Zeitschr.*, Wien, 114 : 134—148.
- (1969a): Zur Bestäubungsökologie von *Cypripedium calceolus* L. — *Oesterr. Bot. Zeitschr.*, Wien, 115 (1968) : 434—446.
- (1969b): Zur Blütenmorphologie und Bestäubungsökologie von *Eremurus* M. Bieb. — *Preslia*, Praha, 41 : 10—20.
- (1970a): Das Blütennektarium der Monocotyledonen unter besonderer Berücksichtigung seiner systematischen und phylogenetischen Bedeutung. — *Feddes Repert. Spec. Nov. Regni Veget.*, Berlin, 80 : 463—590.
- (1970b): Zur Blütenökologie von *Digitalis* L. — *Preslia*, Praha, 42 : 317—329.
- (1971): Zur Bestäubungsökologie von *Aristolochia clematidis* L. — *Preslia*, Praha, 43 : 105 bis 111.
- DODSON C. H. et G. P. FRYMIRE (1961): Natural pollination of orchids. — *Missouri Bot. Gard. Bull.*, St. Louis, 49 : 133—139.
- FAEGRI K. et L. van der PIJL (1966): The principles of pollination ecology. — Oxford.
- HAGERUP O. (1951): Pollination in the Faroes — in spite of rain and poverty of insects. — *Biol. Medd.*, København, 18/15 : 1—48.
- KIRCHNER O. (1911): Blumen und Insekten, ihre Anpassungen aneinander und ihre gegenseitige Abhängigkeit. — Leipzig et Berlin.
- KNOLL F. (1926): Insekten und Blumen IV. Die Arum-Blütenstände und ihre Besucher. — *Abh. Zool.-Bot. Ges. Wien* 12 : 383—481.
- (1931): Bestäubung. — In: *Handwörterbuch der Naturwissenschaften*. Ed. 2. Tom. 1, p. 870—908. — Jena.
- (1956): Die Biologie der Blüte. — Berlin.
- KNUTH P. (1898): Handbuch der Blütenbiologie I. — Leipzig.
- (1904): Handbuch der Blütenbiologie III/1. — Leipzig.
- KUGLER H. (1942): Hummelblumen. Ein Beitrag zum Problem der „Blumenklassen“ auf experimenteller Grundlage. — *Ber. Deutsch. Bot. Ges.*, Berlin, 60 : (128)—(134).
- (1955): Zum Problem der Dipterenblumen. — *Oesterr. Bot. Zeitschr.*, Wien, 102 : 529—541.
- (1970): Blütenökologie. — Stuttgart.
- LEPPIK E. E. (1957): A new system for classification of flower types. — *Taxon*, Utrecht, 6 : 64—67.
- (1968): Morphogenic classification of flower types. — *Phytomorphology*, Delhi, 18 : 451—466.
- LOEW E. (1894): Das Leben der Blüten. Eine Einführung in die Blütenbiologie auf historischer Grundlage. — Berlin.
- MÜLLER H. (1881): Alpenblumen, ihre Befruchtung durch Insekten und ihre Anpassungen an dieselben. — Leipzig.
- † PASCHER A. (1959): Zur Blütenbiologie einer aasblumigen Liliacee und zur Verbreitungsbiologie abfallender geflügelter Kapseln. — *Flora*, Jena, 148 : 153—178.
- PIJL L. van der (1933): Welriekende vliegenbloemen bij *Alocasia pubera*. — *Tropische Natuur*, Buitenzorg, 22 : 210—214.
- (1937): Biological and physiological observations on the inflorescence of *Amorphophallus*. — *Rec. Trav. Bot. Néerl.*, Nijmegen, 34 : 157—167.
- (1960): Ecological aspects of flower evolution I. Phyletic evolution. — *Evolution*, Lancaster (Pennsylvania), 14 : 403—416.
- PIJL L. et C. H. DODSON (1966): Orchid flowers, their pollination and evolution. — Coral Gables, Florida.
- ROBERTSON CH. (1893): Flowers and insects X. — *Bot. Gaz.*, Bloomington (Indiana), 18 : 47—54.
- ROTHMALER W. (1963): Exkursionsflora von Deutschland. Kritischer Ergänzungsband. Gefäßpflanzen. — Berlin.
- SCHMUCKER T. (1932): Physiologische und ökologische Untersuchungen an Blüten tropischer *Nymphaea*-Arten. — *Planta*, Berlin, 16 : 376—412.
- SPRENGEL CH. K. (1793): Das entdeckte Geheimnis der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen. — Facsimile-Druck 1893, Berlin.
- STOUTAMIRE W. P. (1967): Flower biology of the lady's-slippers (Orchidaceae: *Cypripedium*). — *Michigan Botanist*, Ann Arbor (Michigan), 6 : 159—175.
- VOGEL S. (1954): Blütenbiologische Typen als Elemente der Sipplgliederung, dargestellt anhand der Flora Südafrikas. — *Bot. Studien*, Jena, 1 : 1—338.
- (1961): Die Bestäubung der Kesselfallen-Blüten von *Ceropegia*. — *Beitr. Biol. Pflanzen*, Berlin, 36 : 159—237.
- (1963): Das sexuelle Anlockungsprinzip der *Catasetinen*- und *Stanhopeen*-Blüten und die

- wahre Funktion ihres sogenannten Futtergewebes. — Oesterr. Bot. Zeitschr., Wien, 110 : 308 — 337.
- (1965): Kesselfallen-Blumen. — Umschau Wiss. Techn., Frankfurt a. M., 1965 : 12 — 17.
- (1966): Parfümsammelnde Bienen als Bestäuber von Orchidaceen und Gloxinia. — Oesterr. Bot. Zeitschr., Wien, 113 : 302 — 361.
- WERTH E. (1956): Bau und Leben der Blumen. Die blütenbiologischen Bautypen in Entwicklung und Anpassung. — Stuttgart.
- WINKLER H. (1927): Über eine Rafflesia aus Zentralborneo. — Planta, Berlin, 4 : 1 — 97.

Recensent: Z. Černohorský

J. B. Free:

Insect pollination of crops

Academic press, London and New York 1970, 544 str., 170 obr., 33 tab., cena 7.25£. (Kniha je v knihovně ČSBS.)

Kniha přináší v jednom svazku základní informace o významu včely medonosné a jiného hmyzu pro opylování užitkových rostlin. Autor podrobně dokumentuje opylovačí nutnost světových úrod agrikulturních a hortikulturních. Pěstování užitkových rostlin na velkých plochách jakož i užívání insekticidů a herbicidů značně decimovala počet divokých opylovatelů, takže se jeví potřeba cílevědomě podporovat opylování těchto rostlin, pokud nejsou větrosprašné. První díl knihy (hmyzí opylovatelé, 120 str.) obsahuje tyto kapitoly: chování včel při návštěvě květů, organizace v úlu, význam včely medonosné, čmeláků a divokých včel pro opylovačí proces, opylování v uzavřených prostorách. Tyto kapitoly jsou zpracovány zejména z hlediska, jak efektivně podporovat a rozmnožovat divoké opylovače a doplňovat jejich činnost účinkem více méně chovaného hmyzu (včela medonosná, čmeláci, včela čalounice). — Druhý díl knihy (úrody vyžadující opylování hmyzem, 312 str.) pojednává o jednotlivých užitkových rostlinách; u každé z nich se uvádějí základní údaje o květní stavbě, produkce nektaru a pylu, opylovačí potřeba, hmyz, který ji zpravidla opyluje, jeho chování při opylování a zvýšení úrody zejména vlivem včely medonosné. Druhý díl knihy je rozdělený podle těchto čeledí: *Cruciferae*, *Malvaceae*, *Sterculiaceae*, *Linaceae*, *Rutaceae*, *Vitaceae*, *Anacardiaceae*, *Papilionaceae* (zejména *Medicago* L., *Trifolium* L., *Vicia* L., *Phaseolus* L.), *Grossulariaceae*, *Myrtaceae*, *Passifloraceae*, *Cucurbitaceae*, *Umbelliferae*, *Rubiaceae*, *Compositae*, *Vacciniaceae*, *Solanaceae*, *Chenopodiaceae*, *Polygonaceae*, *Lauraceae*, *Euphorbiaceae*, *Moraceae*, *Rosaceae* (*Pyrus* L., *Prunus* L., *Fragaria* L., *Rubus* L.), *Liliaceae*, *Papaveraceae*, *Theaceae*, *Bombacaceae*, *Tiliaceae*, *Malpighiaceae*, *Sapindaceae*, *Caricaceae*, *Apocynaceae*, *Convulvulaceae*, *Pedaliaceae*, *Piperaceae*, *Myristicaceae*, *Orchidaceae*, *Bromeliaceae*, *Musaceae* a *Palmae*.

Mezi obrázky jsou cenné původní snímky. Nakladatelství vybavilo knihu vzorně (vesměs na křídlovém papíře při vynikající reprodukční technice).

Závěrem lze říci, že dílo je zejména pro včelaře, pěstitele rostlin a zemědělce základní příručkou praktické aplikace a budoucího výzkumu v terénu, avšak i entomolog a květní ekolog v něm najde cenné poznatky.

E. Daumann