

I. E. Loew: Der Blühvorgang von *Colchicum autumnale* L. und *C. byzantinum* Ker-Gawl.

Mit vier Abbildungen im Text.

Eingegangen am 3. Januar 1907.

A. KERNER VON MARILAUN gibt in seinem bekannten Werke über Pflanzenleben¹⁾ von dem Aufblühen der Herbstzeitlose folgende Schilderung:

„Wer im Herbst über eine Wiese geht, auf welcher die Blüten der genannten Pflanze in allen Entwicklungsstufen zwischen dem Grase emporragen, der wird unschwer den grossen Unterschied in der Länge der Perigonzipfel an jungen und alten Blüten erkennen und kann sich auch leicht von dem oben²⁾ dargestellten Zusammenhange dieses Längenunterschieds mit der Autogamie überzeugen. Bei der Herbstzeitlose wird der Vorgang dadurch etwas verworren, dass bei ihr die Heterostylie weit mehr als bei den anderen Giftlilien ins Spiel kommt. Es finden sich nämlich langgrifflige, mittelgrifflige und kurzgrifflige Blüten der Zeitlose, die auf einer und derselben Wiese durcheinander wachsen, und die Verlängerung der Perigonzipfel erfolgt bei diesen dreierlei Formen nichts weniger als gleichmässig. Zuzufolge sorgfältiger Messungen an einem halben Tausend Zeitlosenblüten ergab sich folgendes merkwürdiges Verhältnis. Es verlängern sich in den langgriffligen Blüten die 3 längeren Perigonzipfel um 9, die 3 kürzeren um 12,6 mm, in den kurzgriffligen Blüten die längeren Perigonzipfel um 10, die kürzeren um 15 mm, und in den mittelgriffligen Blüten die längeren Perigonzipfel um 13,5 mm, die kürzeren um 18,5 mm.“

1) Vgl. Pflanzenleben 2. Bd. (2. Aufl.) Leipzig u. Wien 1898 S. 335.

2) Diese Verweisung bezieht sich auf die vorher beschriebene *Sternbergia lutea*.

A. VON KERNER verweist dann bezüglich der Heterostylie auf einen später folgenden Abschnitt, in dem jedoch die Herbstzeitlose ausser Betracht bleibt. Es wird dagegen noch erwähnt, dass „die Narben der kurzgriffligen Blüten am Schlusse des Blühens nicht nur mit dem an die Perigonzipfel angeklebten Pollen, sondern auch mit den Spitzen der Antheren selbst in Berührung kommen, da bei dieser Form auch die Antherenträger ein entsprechendes Längenwachstum zeigen.“

Diese Darstellung lässt mehrere Punkte im Dunkeln, über die der Leser gern aufgeklärt sein möchte, wie vor allem über die näheren Eigenschaften der drei ungleichgriffligen Formen sowie die Verknüpfung dieser „Heterostylie“ mit den sonstigen Bestäubungseinrichtungen und den Wachstumsvorgängen der *Colchicum*-Blüte. Seitdem ich die oben zitierte Stelle des KERNER'schen Werkes gelesen hatte, bin ich auf meinen Wanderungen in den Bergen Oberbayerns mehrfach bemüht gewesen, die von KERNER geschilderten Vorgänge bei der Herbstzeitlose näher kennen zu lernen, ohne jedoch zunächst zu voller Klarheit über sie gelangen zu können, da an der zitierten Stelle des „Pflanzenlebens“ eine weitere Erläuterung derselben leider nicht gegeben wird.

Zu einer befriedigenderen Auffassung gelangte ich erst vor kurzer Zeit, als ich durch Herrn Prof. O. KIRCHNER Einblick in die von KERNER VON MARILAUN hinterlassenen Zeichnungen und Notizen nehmen konnte, die dieser ausgezeichnete Forscher einst als Material für sein „Pflanzenleben“ gesammelt hatte, und unter denen sich auch sieben auf *Colchicum autumnale* bezügliche Blätter befanden. Nachdem ich die Wichtigkeit dieser Aufzeichnungen erkannt hatte, wendete ich mich an den Besitzer der Papiere, Herrn Professor Dr. VON WETTSTEIN in Wien, mit der Bitte die Notizen KERNERS VON MARILAUN in einem Aufsätze über den Blühvorgang der Herbstzeitlose verwenden und publizieren zu dürfen. Diese Bitte wurde mir seitens des genannten Herrn in liberalster Weise gewährt, und ich bin daher in der Lage, die für eine sachgemässe Auffassung der oben zitierten Stelle des „Pflanzenlebens“ sehr wichtige, aber auch sonst die Kenntnis der *Colchicum*-Blüte erweiternde Original-Untersuchung KERNERS VON MARILAUN an vorliegender Stelle ausführlich mitteilen zu können.

In zweiter Linie werde ich dann die anderweitigen, in der Literatur über das Thema vorhandenen Arbeiten, sowie einige von mir selbst in den letzten Jahren gesammelte Beobachtungsbeiträge mit heranziehen.

KERNER VON MARILAUN untersuchte den Blühvorgang der Herbstzeitlose nach den mir vorliegenden Aufzeichnungen an mehreren aufeinanderfolgenden Tagen — vom 29. August bis 1. September 1873 — zu Trins in Tirol und scheint auch die für die Untersuchung not-

wendigen Messungen dort ausgeführt zu haben.¹⁾ Von den an genannter Stelle niedergeschriebenen Notizen gebe ich in folgendem alle wichtigen Sätze unter Anführungszeichen im Wortlaut des Originals wieder; nur einige zur Herstellung des Zusammenhangs zwischen den lose aneinander gereihten Einzelnotizen notwendige Einschaltungen habe ich meinerseits hinzugefügt.

„Nektar wird“ — so schreibt A. VON KERNER — „an der (äusseren)²⁾ Basis der Filamente von einem orangefarbigem Gewebekörper abgesondert und in einer dicht anschliessenden Rinne an der Basis der Perigonzipfel angesammelt. Derselbe ist in der weit offenen Blüte schlecht geschützt.³⁾ Den einzigen Schutz bilden die Filamente selbst, indem diese mit ihrer Basis dicht der genannten Rinne der Perigonzipfel aufliegen. Bemerkenswert ist, dass diese Stelle in allen älteren Blüten mit abgefallenem Pollen bedeckt ist, so dass auch Insekten, welche hier Nektar saugen, sich mit Pollen beladen.“

Die Blüten öffnen und schliessen sich periodisch je nach Temperatur und Beleuchtung; dazu wird folgendes Beispiel gegeben:

30. Aug. 1873.	6	Uhr morg.:	Blüten geschlossen.
	8	„ „	desgl.
	8 $\frac{1}{2}$	„ „	Blüten öffnen sich im Sonnenlicht.
31. Aug. 1873.	10	„ „	Blüten weit geöffnet.
	10 $\frac{1}{2}$	„ „	Blüten geschlossen (Regenwetter; 11° R.)
1. Sept. 1873.	8	„ „	(Regnerisch; 9° R.) Von den Blüten beginnen die älteren sich ein wenig zu öffnen, die jüngeren bleiben völlig geschlossen.
	9 $\frac{1}{2}$	„ „	Blüten öffnen sich bei Sonnenschein.
	1—3	„ nachm.	Blüten bei Sonnenschein weit geöffnet.

„Es lassen sich 3 verschiedene Formen unterscheiden:

1. Kurzgrifflige Blüten. Bei diesen stehen die Antheren schon beim Aufbrechen (der Knospe) in der Höhe der Narben, und überragen dann im Verlaufe des Blühens gewöhnlich die Narbe um 1—7 mm. Hier ist ein Auswachsen des Perigons eigentlich überflüssig; dennoch wächst das Perigon im Verlaufe der Anthese um 10—15 mm in die Länge. Das Perigon drückt wohl beim Schliessen die Antheren an die Narbe und wird hier schon bei Beginn der Anthese — gewöhnlich am ersten Abend, der dem Öffnen der Beutel

1) Die betreffenden Notizblätter enthalten keine Datumsangabe.

2) Das Eingeklammerte ist von mir hinzugefügt.

3) A. VON KERNER zieht hier an der Nektarrinne vorhandenen Haare nicht als wesentliches Schutzorgan in Betracht.

folgt, Selbstbestäubung veranlassen. Da aber die Pflanze protogyn ist, kann allerdings auch bei dieser kurzgriffligen Form im Beginn der Anthese Fremdbestäubung erfolgen. Die kurzgriffligen Blüten sind seltener als die mittel- und langgriffligen und scheinen eben nur da zu sein, um Fruchtbildung unter allen Umständen zu sichern, denn weder bei den mittelgriffligen noch bei den langgriffligen ist die Fruchtbildung unter allen Umständen gesichert; es kann ja Insektenbesuch ausbleiben oder es kann auch möglicherweise das Emporheben des Pollens durch die Perigonzipfel durch irgend ein Ereignis wirkungslos werden; es kann der Pollen abgewaschen, abgeblasen, usw. werden, so dass sich die Zipfel schliessen, ohne Pollen auf die Narbe zu bringen.

2. Mittelgrifflige und 3. Langgrifflige Blüten in allen Abstufungen¹⁾. Hier werden im Verlaufe des Blühens

die Narben am langsamsten,

die Antheren etwas schneller,

die Perigonzipfel am raschesten und ausgiebigsten

in die Höhe geschoben. Durch dieses ungleiche Wachstum können die Perigonzipfel den beim Schliessen angeklebten Pollen in die Höhe der Narben bringen und so Selbstbestäubung veranlassen. Dieses geschieht natürlich nicht am ersten Tage. Anfänglich ist die Blüte ja protogyn, aber auch nach dem Aufbrechen der Antheren erfolgt noch keine Selbstbestäubung, denn es dauert ein paar Tage, bis die Perigonzipfel die Antheren im Wachstum überholt haben.“

KERNER unterscheidet weiter 3 aufeinanderfolgende Entwicklungszustände der Blüten vom erstmaligen Öffnen bis zum Schluss der Anthese, der sich durch Welken der Narben kenntlich macht. Diese Stadien haben folgende Merkmale:

I (Mit k—f, bezeichnet): Narbe stark papillös, meist schon konzeptionsfähig; Antheren noch geschlossen. (Fig. 1.)

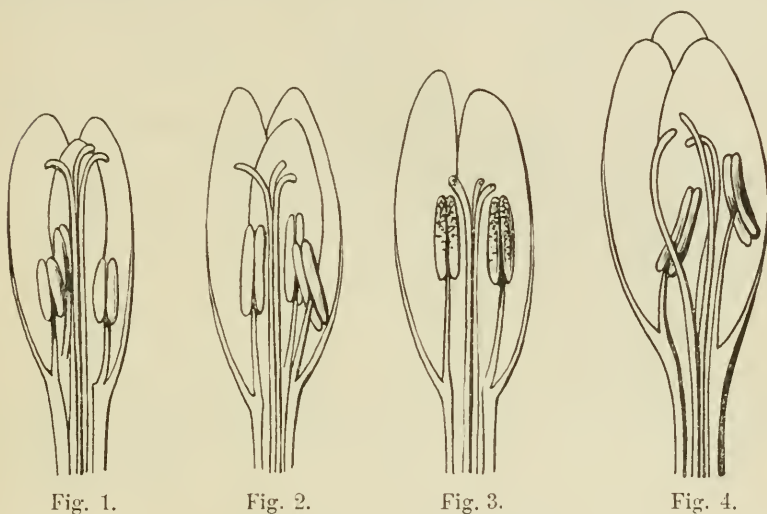
II (Mit f₁—f₂ bezeichnet): Narbe noch konzeptionsfähig, Antheren aufgesprungen, aber noch mit Pollen gefüllt, dieser leicht anklebend; die Antheren werden durch Verlängerung der Filamente den Narben mehr genähert. (Fig. 2.)

III (mit f₃—f₄ bezeichnet): Narbe nicht mehr papillös, meist bräunlich; Antheren verstäubt, ohne Pollen, aber im Schlunde ist massenhaft Pollen aufgespeichert. Die höchststehenden Antheren erreichen mit ihrer Spitze die zurückgekrümmten Narben. (Fig. 3 u. 4.)

Erläuternd wird hierzu folgendes bemerkt: „Die Zipfel des Perigons verlängern sich während der Anthese sehr auffallend. Während

1) Im Original nicht gesperrt!

die Spitzen dieser Zipfel die Narben in den sich zum ersten Male öffnenden Blüten nur um 6 mm (die 3 längeren) oder um 2 mm (die 3 kürzeren) überragen, werden die Narben am Schluss der Anthese um 18 und 15 mm überragt. Der Pollen, welcher in den ersten Stadien der Anthese an die Wand dieser Zipfel angeklebt wird, wird durch dieses Auswachsen der Petala in die Höhe der Narben gehoben. Da gegen den Schluss der Anthese sich die Griffel trennen und daher beim Schliessen der Korolle am Abend sich die Zipfel des Perigons



Blüten von *Colchicum autumnale*

nach Originalskizzen KERNER's VON MARILAUN (bei Trins 29. 8. 1873).

Die Figuren stellen Längsschnitte durch den Perigonsaum dar ($\frac{1}{4}$).

- Fig. 1. Erstes Entwicklungsstadium. Antheren noch geschlossen, Narbe empfängnisfähig.
- „ 2. Zweites Stadium. Antheren der Narbe mehr genähert, im Aufspringen.
- „ 3. Drittes Stadium. Antherenspitze die Narben erreichend.
- „ 4. Blüte in Postfloration. Antheren ohne Pollen, Narben verweltet, Griffel weit getrennt.

an die Griffel und Narben andrücken, findet somit Selbstbestäubung statt. — Übrigens erreichen auch bei vielen Blüten die Antheren direkt die Höhe der Narben, wie aus obenstehenden Figuren zu ersehen ist.“

Zu weiterer Beweisführung werden dann die Messungsergebnisse mitgeteilt, die A. VON KERNER bei 416 Einzelbestimmungen erhielt.

Zunächst bedarf die angewendete Methode der Messung eine kurze Erläuterung. Es wurde der Längenzuwachs der Organe nicht direkt — etwa durch aufgetragene Marken und Messung ihres jedesmaligen Abstandes nach bestimmten Zeitintervallen — bestimmt, sondern es

wurde die absolute Länge der Organe an einer grösseren Zahl von Blüten — 17 im ersten Stadium, 16 im zweiten und 19 im dritten Stadium — gemessen, dann aus diesen Werten das Mittel — für die 3 Kategorien der lang-, mittel- und kurzgriffligen Blüten getrennt — gezogen und hieraus dann der zwischen Anfangs- und Endzustand eingetretene Längenzuwachs berechnet.

Die durch Messung erhaltenen, absoluten Längen der Organe sind in der anbei folgenden Tabelle Nr. 1 aufgeführt; die 3 zeitlichen Entwicklungsstadien der Blüten sind durch die römischen Ziffern I bis III angedeutet.

Tabelle Nr. 1.

Absolute Länge der Organe (in Millimetern) in drei aufeinander folgenden Entwicklungsstadien (I bis III).

Stadium	Langgrifflige Blüten	Mittelgrifflige Blüten	Kurzgrifflige Blüten
A. Längste Perigonzipfel.			
I	39. 39. 40. 40. 40. 43. 46 48.	34. 35. 38. 39. 40.	35. 36. 40. 40.
II	45. 48. 49. 50. 51. 54.	42. 44. 56.	40. 42. 44. 46. 46,5. 47. 47.
III	52. 53.	45. 46. 48. 50. 51. 51,5. 52 60.	47. 49. 49,5. 54. 54. 56. 57,5. 58. 59.
B. Kürzeste Perigonzipfel.			
I	29,5. 32. 32,5. 33. 34 35. 36. 37.	25. 27. 31. 31. 31.	26. 29. 33. 33.
II	37,5. 37,5. 40. 40. 42. 44	33. 36. 46.	34,5. 36. 38. 39. 40. 40,5. 41.
III	44,5. 47.	40. 40. 41. 42. 42,5. 44. 46,5. 54.	40. 41. 42,5. 43,5. 48. 48. 49. 50 50,5.
C. Längste Filamente.			
I	14,5. 15. 16. 16,5. 18. 18. 20. 20.	14. 14. 14. 15. 15,5.	13. 14. 16,5. 17.
II	17,5. 17,5. 18. 18. 19. 19.	16,5. 17. 20,5.	17. 18. 18. 19. 22. 22,5. 23.
III	21. 23.	17. 18 19,5. 19,5. 20. 20. 22. 23.	20. 20,5. 20,5. 21. 21,5. 22. 23. 23. 24.
D. Kürzeste Filamente.			
I	9. 9. 10. 10,5. 11. 12. 12,5. 13.	7,5. 9. 10. 10. 10.	7. 9 10. 10.
II	11,5. 12. 12,5. 12,5. 13. 14.	12. 12. 13,5.	11. 12. 12. 13. 13,5. 14. 14,5.
III	14. 17.	11. 12. 12,5. 13,5. 14. 14. 14,5. 16.	13,5. 14. 14,5. 15. 15,5. 16. 16. 16. 16,5.

— Aus der Tabelle Nr. 1 wurden weiter die mittleren Längen der Organe berechnet, die in der folgenden Tabelle Nr. 2 zusammengestellt sind; in dieser Tabelle sind die langgriffligen Blüten durch den Buchstaben l, die mittelgriffligen durch m und die kurzgriffligen durch k bezeichnet.

Tabelle Nr. 2.

Mittlere Längen der Organe (in Millimetern) in den lang-, mittel- und kurzgriffligen Blüten (l, m und k) an drei aufeinander folgenden Entwicklungsstadien.

Stadium	A. Längste Perigonzipfel			B. Kürzeste Perigonzipfel			C. Längste Filamente			D. Kürzeste Filamente		
	l	m	k	l	m	k	l	m	k	l	m	k
I	41,9	37,2	37,7	33,6	29,0	30,2	17,2	14,5	15,0	10,8	9,3	9,0
II	49,5	47,3	44,6	40,1	38,3	38,3	18,1	18,0	19,9	12,6	12,5	12,8
III	52,5	50,4	53,8	45,8	43,7	45,8	22,0	19,9	21,7	15,5	13,4	15,2
Differenz	10,6	13,2	16,1	12,2	14,7	15,6	4,8	5,4	6,7	4,7	4,1	6,2

Die in der letzten Horizontalzeile obiger Tabelle (Nr. 2) unter Differenz aufgeführten Differenzzahlen (III—I) stellen die Zuwachswerte der Perigonzipfel und der Filamente — also die zu berechnenden Grössen — dar.

Im Vergleich zu den von KERNER selbst berechneten Werten zeigen obige Differenzzahlen einige auffallende Abweichungen; KERNER berechnet z. B. das Mittel aus A II l zu 43,5 statt 41,9 und ebenso für A I k zu 42,5 statt 37,7. Es erscheint möglich, dass zur Berechnung noch andere als die mir vorliegenden Beobachtungsdaten benutzt worden sind, wenn man Rechnungsfehler als ausgeschlossen ansieht. Solche Abweichungen kommen aber nur selten vor und sind, wie sich weiter unten ergeben wird, für das schliessliche Resultat der Messungen ohne wesentliche Bedeutung.

Ebenso wie den Längenzuwachs der Organe hat A. VON KERNER auch die im Verlaufe des Blühens sich ändernden Höhendifferenzen gemessen, und zwar:

- den Abstand zwischen Narben und den Spitzen der längsten Antheren,
- den Abstand zwischen der Spitze des längsten Perigonzipfels und den Narben,
- den Abstand zwischen der Spitze des längsten Perigonzipfels und der Spitze der längsten Anthere,
- den Abstand zwischen den Griffelspitzen und der Basis der Filamente.

Die hierbei von KERNER erhaltenen Mittelwerte sind in der Tabelle Nr. 3 aufgeführt.

Tabelle Nr. 3.

Mittelwerte der Höhendifferenzen (in Millimetern) an drei aufeinander folgenden Entwicklungsstadien.

Stadium	a) Zwischen Narbe und Anthere			b) Zwischen Perigon und Narbe			c) Zwischen Perigon und Anthere			d) Zwischen Griffel und Basis der Filamente		
	l	m	k	l	m	k	l	m	k	l	m	k
I	10,2	3,8	0	11,5	17,2	18,0	20,5	19,8	18,0	30,5	21,5	19,5
II	7,2	3,5	1	21,2	24,5	21,8	25,0	24,0	21,8	27,7	26,0	24,5
III	7,5	3,5	0	20,2	25,0	31,5	28,0	28,0	28,5	33,5	25,5	23,2
Differenz	2,7	0,3	0	8,7	7,8	13,5	7,5	8,2	10,5	3,0	4,0	3,7

Die Differenzen der Tabelle Nr. 3 unter a) nehmen kontinuierlich ab, die unter c) nehmen stetig zu, und endlich die unter b) und d) zeigen keine regelmässige Zu- oder Abnahme. A. VON KERNER zieht aus den Wachstums- und Höhendifferenzen der Organe bezüglich der dreierlei Blütenformen noch folgende Schlüsse:

Für die langgriffligen Blüten. — Da hier die Stamina von den Perigonzipfeln im Wachstum (um etwa 4,5—8 mm) überholt werden und dabei die Narben im ganzen nur um 3 mm aufwärts rücken, kann der Pollen durch die Perigonzipfel bis zu den Narben hinaufgehoben werden.

Für die mittelgriffligen Blüten. — Da die Stamina von den Perigonzipfeln (um mehr als 10 mm) überholt werden und die Narben um 3—4 mm höher stehen als die Antheren (bei Beginn des Aufblühens), kann auch hier der Pollen bis zu den Narben hinaufgehoben werden.

Für die kurzgriffligen Blüten. — In diesen stehen die Stamina von Anfang an in der Höhe der Narben; durch das Wachstum können also die Antheren nur über die Narben hinausgehoben werden, was auch in einzelnen Fällen beobachtet wurde. Auch hier überholt das Perigon die Staubblätter im Wachstum, Pollen kann hier aber zu den Narben durch das Wachstum der Perigonzipfel nicht emporgeschafft werden.

Die Anschauungen, zu denen A. VON KERNER auf grund der oben mitgeteilten Beobachtungen und Messungen über den Blüh-

vorgang der Herbstzeitlose gelangt ist, lassen sich kurz in folgenden Sätzen¹⁾ zusammenfassen.

1. Es existieren vom ersten Stadium des Blühens an drei morphologisch verschiedene Blütenformen, die sich durch die gegenseitige Stellung der Narben und Antheren von einander unterscheiden, aber mit Heterostylie in physiologischem Sinne nichts zu tun haben.²⁾

2. Diese Formen unterscheiden sich ausserdem im Längenwachstum der Perigonzipfel, der Filamente und der Griffel von einander.³⁾ Der Grund dieser Verschiedenheit bleibt unerklärt.

3. Der biologische Nutzen der Einrichtung besteht in der Förderung der Autogamie, indem bei der lang- und mittelgriffligen Form der den Perigonzipfeln angeheftete Pollen durch das geförderte Längenwachstum in das Niveau der Narben geschafft und diesen bei Schluss der Blüte angedrückt werden kann. Bei der kurzgriffligen Form, bei der Narben und Antheren sich anfangs in gleichem Niveau befinden, kommt die Selbstbestäubung direkt durch Andrücken der Beutel an die Narben bei Perigonschluss zustande. Ausserdem sind die Blüten aller drei Formen während ihres protogynen Anfangszustandes naturgemäss auch zu Xenogamie befähigt.

Die Blüteneinrichtungen der Herbstzeitlose sind seit der Zeit CHR. SPRENGELS häufig Gegenstand der Untersuchung gewesen, und wir müssen daher auch die in der blütenbiologischen Literatur vorhandenen Angaben über die genannte Pflanze zum Vergleich mit der Darstellung KERNERS VON MARILAUN heranziehen. Mehr oder weniger ausführliche Beschreibungen der Bestäubungseinrichtung von *Colchicum* wurden von CHR. SPRENGEL, VAUCHER, RICCA, DELPINO, HERMANN MÜLLER, A. SCHULZ, MAC LEOD, WARNSTORF, RAUNKIAER und zuletzt auch von K. SCHUMANN gegeben.⁴⁾ Der Kürze wegen seien hier zunächst nur die Punkte hervorgehoben, in denen die

1) Diese Sätze sollen den Standpunkt A. VON KERNERS gegenüber anderweitig möglichen Auffassungen des Sachverhalts kennzeichnen.

2) Unterschiede in der Grösse der Pollenzellen bei den drei verschiedenen Blütenformen oder etwaige Differenzen in den Fruchtbarkeitsverhältnissen bei Selbst- oder Fremdbefruchtung sind bei *Colchicum* nicht nachgewiesen. Auch A. VON KERNER scheint in vorliegendem Falle unter „Heterostylie“ eben nur Ungleichgriffligkeit — nicht eine physiologische Verschiedenheit — der drei Formen verstanden zu haben. Eine ausdrückliche Erklärung darüber ist in den Notizen nicht vorhanden!

3) Die oben erwähnte Unsicherheit in der Berechnung der Mittelwerte verhindert eine schärfere Präzisierung dieses Satzes; nach KERNERS eigener Rechnung sollten die mittelgriffligen Blüten am stärksten wachsen, nach seinen mir vorliegenden Messungswerten gilt dies aber für die kurzgrifflige Form.

4) SPRENGEL, CHR. K., Das entdeckte Geheimnis d. Natur. (1793). S. 206 bis 208. — VAUCHER J. P., Hist. Phys. Plant. d'Europe IV (1841). p. 382 — 383. — RICCA, Contrib. teor. dicogam. Atti d. Soc. Ital. XIV. fasc. IV. (1872). p. 263. — MÜLLER, H., Befr. d. Blum. (Leipzig 1873). S. 62. — DELPINO, Ulter. Osserv. P. II. Fasc. II. (1873—1874). p. 245. — SCHULZ, A., Beitr. z. Kenntn. d. Bestäubungseinr.

Mehrzahl der genannten Beobachter aus neuerer Zeit sich in Übereinstimmung befindet; es sind dies die Protogynie¹⁾ der Blüten, die Stellung und Honigabsonderung der Nektarien, der Eintritt von Fremdbestäubung infolge Insektenbesuchs, die Möglichkeit von Autogamie und endlich die periodischen Schliess- und Öffnungsbewegungen der Blüte, die bekanntlich auch zu physiologischen Untersuchungen von W. PFEFFER, HANS GIRG und anderen Forschern Veranlassung gegeben haben. Weniger übereinstimmend lauten die Angaben der Beobachter über die einwärts — oder auswärts — gekehrte Stellung der Antheren, die von einigen als ursprünglich extrors, von anderen — wie z. B. von SCHUMANN — als intrors angegeben werden; letzterer hebt ausdrücklich hervor, dass die Beutel erst im Verlaufe des Blühens umkippen und dadurch extrors werden, während umgekehrt A. SCHULZ gefunden hat, dass sie sich nach anfänglich extroser Lage infolge von Drehung horizontal stellen oder auch eine ganz introrse Stellung annehmen. Nach letzterem Beobachter ist in diesem Fall die Beweglichkeit des Organs an der Einfügungsstelle zwischen Filament und Anthere besonders gross. Diese Angaben von SCHULZ kann ich nach meinen eigenen Beobachtungen an Exemplaren von Oberstdorf im Algäu übrigens bestätigen; zumal in den späteren Entwicklungsstadien der Blüten treten an den Bestäubungsorganen häufig mehr oder weniger unregelmässige Stellungsänderungen ein, die vielleicht den Widerspruch zwischen den verschiedenen Beobachtern über die Stellung der Beutel veranlasst haben. Auch der bei schönem Wetter an der Pflanze reichlich eintretende Besuch grösserer Bienenarten (*Bombus*, *Apis*) trägt zu Störungen in der ursprünglichen Stellung der Bestäubungsorgane bei. Unter den oben genannten Forschern ist A. SCHULZ der einzige, der über die von KERNER untersuchten Grössen- und Wachstumsveränderungen der Blütenorgane von *Colchicum* ebenfalls genauere Beobachtungen angestellt hat; er gelangte dabei zu folgenden, hier summarisch zusammengefassten Ergebnissen:

1. Es tritt in der Blüte eine auffallende Zygomorphie des Perigons hervor, indem das eine Perigonblatt des äusseren Kreises zur Zeit des Aufblühens die übrigen um 8—10 mm an Länge überragt, dagegen ist das diesem Blatte gegenüberstehende des inneren Kreises auffallend kurz. In späteren Stadien verwischen sich diese

(Kassel 1888.) S. 99—101. — MAC LEOD, Bot. Jaarb. V. p. 307—308. — KNUTH, Handb. d. Blütenbiol. II, 2. S. 512—514. — WARNSTORF, Verh. Bot. Ver. Brandenburg. Bd. 38. S. 58—59. — RAUNKIAER, De Danske Blomsterplant. Naturb. I. (Kopenhagen 1895—1899). p. 147. — SCHUMANN, K., Prakt. f. morphol. u. system. Bot. (Jena 1904). S. 309—313.

1) A. SCHULZ (a. a. O.) gibt die Protogynie als den gewöhnlichen Fall an, hat aber auch homogame und protandrische Blüten beobachtet.

Unterschiede etwas, sie sind aber durch Messungen immer festzustellen. Die Staubblätter nehmen an der Zygomorphie ebenfalls teil, doch sind die Längenunterschiede geringer. Von den Staubblättern sind die des äusseren Kreises kürzer als die des inneren, in der jungen Blüte oft um ein Drittel.

2. Zur Zeit des Aufblühens besitzt die Blüte gewöhnlich nur die Hälfte ihrer späteren, normalen Grösse.

3. In der jungen Blüte überragen die Griffel gewöhnlich die Antheren der längeren Staubgefässe — die langgriffelige Form KERNERS —, in der erwachsenen Blüte stehen beide meist in gleicher Höhe — die mittelgriffelige Form —; seltener überragen die Antheren die Narben — wie bei der kurzgriffiligen Form KERNERS.

Wie diese Zusammenstellung aus der Literatur erweist, finden die Beobachtungen A. VON KERNERS in den Hauptpunkten — besonders durch die eben angeführten Angaben von SCHULZ, mit denen — eine für die Klärung der in betracht kommenden Fragen erfreuliche Bestätigung. Für eine Hauptfrage, nämlich in welchem Verhältnis die drei von SCHULZ und KERNER VON MARILAUN beobachteten Blütenformen zu einander stehen, gilt dies allerdings nicht. SCHULZ konnte aber schon aus dem Grunde nicht auf diese Frage im Sinne KERNER's eingehen, weil er seine Beobachtungen zu einer Zeit (1881) veröffentlichte, in der der zweite Band des Pflanzenlebens mit der oben zitierten Stelle über die Herbstzeitlose noch nicht erschienen war; dieser Band wurde erst 1891 herausgegeben. Die genannte Frage blieb also vorläufig unerledigt.

Seit ich durch die Lektüre des KERNER'schen Werkes auf die oben berührte Frage aufmerksam geworden war, suchte ich bei wiederholtem Besuch der Algäuer Alpen, auf deren Wiesen die Herbstzeitlose vereinzelt schon Mitte August in Blüte steht, auch die Aufblühverhältnisse der Pflanze zu studieren, um über das gegenseitige Verhältnis ihrer drei Blütenformen ins klare zu kommen. Nach den allerdings sehr knappen Andeutungen KERNER's im „Pflanzenleben“ vermutete ich drei scharf getrennte, nicht ineinanderfliessende Stellungsverhältnisse von Narben und Antheren finden zu müssen, in Wirklichkeit beobachtete ich aber immer nur Niveauunterschiede, die mir mehr oder weniger ineinander überzugehen schienen.

Erst eine im Herbst 1905 an *Colchicum byzantinum* Ker-Gawl. angestellte Beobachtungsreihe gab mir einen Fingerzeig über die genetische Aufeinanderfolge der lang-, mittel- und kurzgriffiligen Blütenform. Von genannter Art sind bekanntlich¹⁾ in Blumenläden

1) Vgl. P. ASCHERSON und P. GRAEBNER, Synopsis der mitteleuropäischen Flora. III. S. 22–23.

Knollen käuflich, an denen man das allmähliche Hervortreten der Blüten aus der weisshäutigen Infloreszenzscheide sehr bequem beobachten kann. An zwei derartigen etwa 9 cm breiten Knollen, die ich auf einem luftigen, aber vor Regen und Wind geschützten Balkon in trockenem Zustande aufbewahrte, beobachtete ich vom 18. September ab in möglichst kontinuierlicher Folge den Blühvorgang. Beide Knollen entwickelten ausser der Hauptinfloreszenz noch einen zweiten, aus der Reserveknospe hervorgegangenen, etwas schwächeren Blütenpross. Zuerst schiebt sich die im Wachstum am stärksten geförderte „Mittelblüte“ (im Sinne SCHUMANN'S) hervor und entfaltet sich; ihr folgen allmählich die Seitenblüten, bis sämtliche Blütenknospen nacheinander zum Aufblühen gelangt sind, wozu in dem vorliegenden Falle im ganzen 20 Tage erforderlich waren. Während dieser Zeit entwickelte die eine Knolle am Hauptersatzpross 5, am Reservespross 3 Blüten, die zweite ebenso 6, bzw. drei Blüten. Ich konnte also im ganzen an 17 Blüten die einzelnen Phasen und Veränderungen in den Stellungsverhältnissen der Blüten Teile verfolgen und in ihrem bei Sonnenschein geöffnetem Perigon ohne Verletzung oder Verbiegung des letzteren die Zustände der Narbe und der Antheren mit der Lupe genau untersuchen. Der Vorteil dieser Methode gegenüber der Beobachtung an abgeschnittenen, den natürlichen Standorten der Pflanze entnommenen und grösstenteils geschlossenen Blüten leuchtet ein, da sie gestattet ein- und dieselbe Blüte in ihren zeitlich aufeinanderfolgenden Phasen nach beliebigen Zeitintervallen zu beobachten. Von den 17 Blüten stimmten 16 in den Entwicklungsphasen ihrer Antheren und Narben überein, nur eine einzige zeigte eine wesentliche Abweichung. Die an den 16 Blüten eintretenden Veränderungen waren folgende, wobei ich von allen für die oben aufgeworfene Frage unwesentlichen Momenten absehe:

1. Kurz nach dem Aufblühen überragen die bereits empfängnisfähigen Narben die noch geschlossenen Antheren um etwa 5—10 mm (langgrifflicher Zustand).

2. Am zweiten oder dritten Blühtage sind die Narben mehr zwischen die jetzt geöffneten Antheren hinabgerückt. Der Abstand zwischen der höchsten Narbe und der höchsten Antherenspitze beträgt im Durchschnitt nur noch 2—3 mm (mittelgrifflicher Zustand).

3. Am dritten oder vierten Blühtage stehen die Narben in bereits welkendem Zustande deutlich im Niveau der Antheren (kurzgrifflicher Zustand); letztere sind mehr oder weniger in Verschrumpfung begriffen und nehmen schräge, horizontale oder übergekippte Stellungen ein; die Narben zeigen sich dicht mit Pollen belegt, der in vorliegendem Falle bei Kultur der Pflanzen in ab-

geschlossenem Raum nur durch Selbstbestäubung bei Perigonschluss aufgetragen sein konnte. Die in diesem Zustand befindlichen Blüten schliessen sich nicht mehr oder nur ganz unvollständig. In den folgenden Stadien setzt sich die Postfloration fort, bis zuletzt die Perigonröhre erschlafft und umkippt, womit der Blühvorgang beendet ist.

Es war in vorliegendem Fall somit kein Zweifel darüber, dass die Blüten nacheinander einen lang-, mittel- und kurzgriffligen Entwicklungszustand in kontinuierlicher Folge durchlaufen hatten.

Der schon erwähnte Ausnahmefall betraf eine Blüte, die beim ersten Aufblühen in höchstem Grade kurzgrifflig war und diese Eigenschaft auch während aller folgenden Zustände beibehielt, indem ihre Griffel überhaupt nicht aus der Perigonröhre hervorstachen und letztere ebenfalls in ihrem Wachstum aus irgend einer zufälligen Ursache gehemmt erschien. Es war dies die dritte Blüte einer sechsblütigen Infloreszenz; am Tage ihres ersten Aufblühens befanden sich die übrigen Blüten in folgendem Zustande: zwei waren völlig verblüht und ihre Perigonröhren umgeknickt; die nächstfolgende Blüte befand sich in Präfloration mit oben sich etwas auseinanderbiegenden Perigonzipfeln, die fünfte und sechste Blüte hatten mit wenig gestreckter Perigonröhre das definitive Präflorationsstadium noch nicht erreicht und bildeten dicht geschlossene Knospen.

Da ich zu der Zeit, als ich die hier kurz geschilderte Beobachtungsreihe anstellte, noch keine Kenntnis von den ausführlicheren Notizen KERNER's VON MARILAUN in dessen hinterlassenen Papieren hatte, legte ich meinen nur zu vorläufiger Information unternommenen Wahrnehmungen keine besondere Bedeutung bei. Erst als mir durch Herrn Prof. O. KIRCHNER bei dessen Anwesenheit in Berlin Mitte Dezember vorigen Jahres Einsicht in die hinterlassenen Aufzeichnungen KERNER's VON MARILAUN betr. den Blühvorgang der Herbstzeitlose verstattet war, erkannte ich mit Sicherheit, dass auch bei *Colchicum autumnale* die Verhältnisse nicht wesentlich andere sind, als ich sie bei *C. byzantinum* wahrgenommen hatte.

Es geht dies ausser aus den beigelegten Zeichnungen auch aus den Messungen KERNER's mit grosser Evidenz hervor.

Zunächst fällt auf, dass genannter Forscher im Anfang des Blühens (Stadium I) verhältnismässig viel langgrifflige Blüten (nämlich 8) gegenüber einer kleineren Zahl (4) von kurzgriffligen, dagegen im Endstadium (III) nur eine sehr geringe Zahl (2) langgriffliger Blüten neben zahlreichen (9) kurzgriffligen der Messung unterwarf, wie dies aus der oben mitgetheilten Tabelle Nr. 1 (mit den absoluten Längen) zu ersehen ist. Schon dieser Umstand spricht dafür, dass im Verlauf des Blühens der langgrifflige Anfangszustand bei einer grösseren Zahl von Blüten in den kurzgriffligen Endzustand

übergegangen war, wie dies auch an *C. byzantinum* direkt beobachtet wurde.

Ferner ergeben die Messungen A. VON KERNER's (s. Tabelle Nr. 2), dass die im Anfang des Blühens stark hervortretenden Grössenunterschiede der Blütenorgane — was auch A. SCHULZ angibt — im Verlauf der Anthese sich verwischen und die im Endzustand erreichten Dimensionen der drei Blütenformen nur wenig von einander abweichen; es betragen hier die Unterschiede im Durchschnitt etwa nur die Hälfte von denen des Anfangsstadiums (2,4 gegen 4,6).

KERNER VON MARILAUN scheint bei seiner Untersuchung des Blühvorgangs der Herbstzeitlose einige wichtige Umstände übersehen zu haben, so dass er zu der oben gekennzeichneten, der Wirklichkeit nicht völlig entsprechenden Auffassung von drei morphologisch verschiedenen Blütenformen geführt worden ist. Das Stellungsverhältnis von Narben und Antheren, das im Anfang des Blühens beim ersten Aufbrechen der Knospe beobachtet wird, hängt offenbar nicht nur von dem Wachstumsverhältnis der Perigonzipfel, der Filamente und der Griffel, wie dies A. VON KERNER annahm, sondern auch von der bis zum Momente der Perigonentfaltung mehr oder weniger ausgiebig erfolgten Streckung der Perigonröhre ab, die die am Perigon befestigten Filamente unabhängig von den Griffeln in die Höhe schiebt. Es kann also sehr wohl der Fall eintreten, dass eine Blüte von Anfang an kurzgriffelig erscheint und auch im Verlauf des Blühens diesen Zustand durch weiteres Hinaufschieben der Filamente noch mehr verstärkt, wie dies auch an der von mir beobachteten Ausnahmeblüte von *C. byzantinum* der Fall war. Ebenso können anfangs mittelgriffelige Blüten beobachtet werden, die dann im Verlauf des Blühens kurzgriffelig werden. Aber die Mehrzahl der Blüten verhält sich anders; bei normalem Wachstum der Perigonröhre und der Griffel ragen die Narben im Anfang des Blühens derart weit über die Antheren hinaus, dass hier der Ausgangspunkt sicher in dem langgriffeligen Zustande zu suchen ist, der dann durch die von KERNER ermittelten Wachstumsdifferenzen in den mittel- und kurzgriffeligen Zustand — ebenso wie bei *C. byzantinum* — übergeht.

Ein zweites von KERNER übersehenes Moment besteht in folgendem. Man kann es einer im mittleren Stadium der Anthese begriffenen *Colchicum*-Blüte nicht ansehen, ob sie während des vorausgehenden Stadiums kurz- oder langgriffelig gewesen ist, da sich ja die Niveaushiftungen nicht bei allen Blüten in genau derselben Weise vollziehen. Da nun KERNER die von ihm gemessenen Einzelblüten nicht auf ihre Vorstadien untersucht hat, sondern sie nur nach ihrem Momentanzustand als kurz-, mittel- und langgriffelig in drei verschiedene Gruppen teilte, war ein Irrtum über die

Zugehörigkeit einer einzelnen Blüte zu dieser oder jener Kategorie keineswegs ausgeschlossen.

Folgt man dieser Überlegung, so lassen sich die von KERNER ermittelten absoluten Längen- und Abstandswerte in der Weise zu korrigierten, neuen Mittelwerten umrechnen, dass man seine sämtlichen Beobachtungen nur nach den drei sicher feststellbaren Entwicklungsstadien der beginnenden, der vollen und der nachlassenden Anthese (Stadium I—III der vorangehenden Tabellen) klassifiziert und dabei die lang-, mittel- und kurzgriffligen Zustände zu einer einzigen Gruppe zusammenzieht. Diese Umrechnung habe ich vorgenommen und so folgende Werte erhalten (s. Tabelle Nr. 4).

Tabelle Nr. 4.
Mittlere umgerechnete Längen der Blütenorgane (in mm).

Stadium	A. Längste Perigonzipfel	B. Kürzeste Perigonzipfel	C. Längste Filamente	D. Kürzeste, Filamente
I	39,5	31,4	15,9	9,9
II	47,0	39,0	18,9	12,7
III	52,2	44,9	20,9	14,5
Differenz	12,7	13,5	5,0	4,6

Diese Werte zeigen im Vergleich zu den früher (s. Tabelle 2) erhaltenen eine befriedigendere Kontinuität, wie sie der vom Anfangs- bis zum Endstadium eingetretenen Wachstumszunahme entspricht. Im Einzelnen stellt sich der Vergleich der korrigierten Zuwachswerte zu den früheren, von KERNER selbst berechneten, wie folgt:

	Korrigierte Zuwachswerte (in mm)	Nach A. v. KERNER berechnete Zuwachs- werte (in mm)
Für die längsten Perigonzipfel . . .	12,7	9,0—13,5
„ „ kürzesten Perigonzipfel . . .	13,5	12,6—18,5
„ „ längsten Filamente	5,0	4,5 — 7,0
„ „ kürzesten Filamente	4,6	4,5— 7,0

Die korrigierten Werte liegen entsprechend der veränderten Berechnungsmethode zwischen den von KERNER ermittelten; sie haben aber den Vorzug, dass ihnen ein grösserer Grad von Wahrscheinlichkeit zukommt, da jeder Mittelwert aus der dreifach grösseren Zahl von Einzelbeobachtungen abgeleitet ist, als bei den Mittelwerten der KERNER'schen Tabelle. Durch die Umrechnung

kommen auch alle oben angedeuteten Zweifel bezüglich des Zustandekommens der Mittelwerte KERNER's in Wegfall.

Auf die Zahlen der Niveauunterschiede (s. Tabelle Nr. 3) angewendet, ergibt die abgeänderte Berechnungsmethode folgende Werte (Tabelle Nr. 5):

Tabelle Nr. 5.

Mittlere umgerechnete Höhendifferenzen der Blütenorgane (in Millimetern).

Stadium	a) Zwischen Narbe und Anthere	b) Zwischen Perigon und Narbe	c) Zwischen Perigon und Anthere	d) Zwischen Griffel und Basis der Filamente
I	5,7	14,7	19,6	25,0
II	3,4	21,0	24,1	25,8
III	2,5	24,2	26,4	28,6
Differenz (III—I)	- 3,2	+ 9,5	+ 6,8	+ 3,6

Auch diese Werte zeigen jetzt eine befriedigendere Kontinuität im Vergleich zu den früheren; ausserdem tritt deutlich hervor, dass in den Kolonnen b, c und d die Werte steigen, dagegen ausschliesslich in der Kolonne a, die den Abstand zwischen der höchsten Narbe und der höchsten Antherenspitze angibt, entsprechend sinken, oder mit anderen Worten: Während das Längenwachstum der Organe in den drei aufeinander folgenden Stadien des Blühens fortgesetzt zunimmt, nimmt dagegen die Höhendifferenz zwischen Narben und Antheren fortgesetzt ab, wie dies unter Voraussetzung einer kontinuierlichen Verwandlung der drei Blütenzustände von langgrifflich in kurzgrifflich nicht anders sein kann.

Mit dem Nachweis, dass die von mir vertretene Anschauung eines allmählichen Ineinanderfliessens des lang-, mittel- und kurzgrifflichen Blütenzustandes der Herbstzeitlose durch die obigen, aus KERNER's V. MARILAUN eigenen Beobachtungen hergeleiteten Zahlenwerte eine unzweideutige Bestätigung erfährt, erscheint die oben aufgeworfene Frage über das genetische Verhältnis der drei Blütenformen jetzt als ausreichend geklärt.

Ein diese Auffassung noch weiter bestätigendes Moment wird endlich durch die Beobachtungen von J. FREYN¹⁾ an *Colchicum Bornmülleri* J. Fr. geliefert, dessen Blüten ebenfalls den lang-, mittel- und kurzgrifflichen Zustand nach der Beschreibung des Autors

1) Vgl. J. FREYN, *Colchicum Bornmülleri* sp. nov. und Biologisches über dieselbe. Ber. der Deutsch. Bot. Ges. VII (1889), S. 319—321.

sehr deutlich darbieten; der Endzustand besteht auch hier darin, dass sich die Narben zu unterst, die Antheren zu oberst befinden (kurzgrifflicher Zustand), während im langgrifflichen Anfangsstadium die Griffel mit den Narben bis zu 1 cm über die Antheren hervorragen.

Es hat sich somit aus dreivon einander unabhängigen Beobachtungsreihen:

1. den Messungen KERNER's V. MARILAUN an *Colchicum autumnale*,
2. meinen eigenen Beobachtungen an *Colchicum byzantinum*,
3. den Angaben von J. FREYN über *Colchicum Bornmülleri*

ein im Wesentlichen völlig übereinstimmendes Ergebnis herausgestellt.

Es erübrigt zum Schluss die über den Blühvorgang von *Colchicum* bisher ermittelten Tatsachen zu einem Gesamtergebnis zu formulieren.

Die überwiegende Mehrzahl der Blüten besitzt beim Aufblühen bereits empfängnisfähige Narben, die die noch geschlossenen Antheren deutlich überragen (langgrifflicher Zustand); bei dem Übergange zum zweiten Blühstadium werden durch das hier sehr ausgeprägte, ungleiche Längenwachstum der Perigonzipfel, der Filamente und der Griffel die Antheren den Narben mehr genähert und die Blüten dadurch in den mittelgrifflichen Zustand versetzt, wobei sich gleichzeitig die Beutel öffnen und ihren leicht anklebenden, öligen Pollen auf die Perigonzipfel übertragen. Bei periodischem Schliessen des Perigons wird auf diese Weise Autogamie herbeigeführt, wenn nicht vorher während des protogynen Anfangszustandes Xenogamie durch Insektenbesuch eingetreten ist. Im dritten Stadium treten die Blüten in den kurzgrifflichen, durch Unregelmässigkeit in der Stellung ihrer langsam abwelkenden Bestäubungsorgane gekennzeichneten Zustand ein, der die schon im vorigen Stadium beginnende Autogamie zum Abschluss bringt. — In abweichenden Fällen kann auch anfängliche, beim ersten Aufbrechen der Blüten bereits vorhandene Kurzgrifflichkeit dadurch herbeigeführt werden, dass sich die Perigonröhre frühzeitig — vor Aufblühen — in etwas stärkerem Grade streckt, während die Griffel im Wachstum zurückbleiben. Aus gleicher Ursache kann anfängliche Mittelgrifflichkeit zustande kommen. — Der normale Entwicklungsgang der Einzelblüte umfasst hinsichtlich der gegenseitigen Stellung von Narben und Antheren alle drei Zustände, die mit echter Heterostylie nichts zu tun haben, sondern nur als notwendige Folge des ungleichen Längenzuwachses von Perigon, Filamenten und Griffeln auseinander hervorgehen.

Erst die in vorliegendem Aufsatz veröffentlichten Messungen und

Beobachtungen KERNERS VON MARILAUN haben es möglich gemacht, die eigentümlichen Wachstumsverhältnisse der Herbstzeitlosenblüte mit ihrer Bestäubungseinrichtung in Beziehung zu bringen und die hier hervortretende Verknüpfung von einem einheitlichen Gesichtspunkte zu erläutern. Für die Liberalität, mit der Herr Professor Dr. VON WETTSTEIN die Erlaubnis zur Veröffentlichung der hierhergehörigen, wissenschaftlichen Hinterlassenschaft jenes hervorragenden Pflanzenbiologen gegeben hat, erlaube ich mir auch an vorliegender Stelle meinen ergebensten Dank auszusprechen.

Berlin, 30. Dezember 1906.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1908

Band/Volume: [26](#)

Autor(en)/Author(s): Loew Ernst

Artikel/Article: [Der Blühvorgang von Colchicum autumnale L. und C. byzantinum Ker-Gawl. 1-18](#)