

Mitteilungen.

53. Erich Leick: Die Erwärmungstypen der Araceen und ihre blütenbiologische Deutung.

(Eingegangen am 16. Dezember 1915.)

Die ersten Untersuchungen über pflanzliche Eigenwärme stammen aus dem Jahre 1775¹⁾. Erhöhte Temperaturen an Araceenblütenständen wurden zuerst 1777 von LAMARCK²⁾ festgestellt. Bis in die neueste Zeit hinein sind zahlreiche Beobachtungen bekannt geworden, aus denen sich mit Sicherheit ergibt, daß die physiologische Oxydation in der Pflanze stets mit einer positiven Wärmetönung verknüpft ist. Die flächenhafte Ausbreitung des Pflanzenkörpers und die ununterbrochen sich vollziehende Transpiration — stomatäre wie cuticuläre — bringen es aber mit sich, daß in den meisten Fällen die Wärmeproduktion gar nicht unmittelbar in die Erscheinung tritt. Ja, in der Regel sind die pflanzlichen Gewebe — infolge des starken Wärmeverlustes durch die Wasserverdunstung — sogar niedriger temperiert als die sie umspülende Luft. Den pflanzlichen Organismen fehlt ausnahmslos die Fähigkeit der selbsttätigen Wärmeregulation. Sie verhalten sich vielmehr genau wie die poikilothermen Tiere. Verringert man die Oberfläche durch Zusammenhäufen zahlreicher Individuen, und drückt man gleichzeitig die Transpiration durch Sättigung der Atmosphäre mit Wasserdampf herab, so läßt sich die Wärmestauung in den meisten Fällen leicht nachweisen³⁾. Nur

1) Über die unter völlig irrigen Voraussetzungen vorgenommenen Untersuchungen JOHN HUNTERS habe ich in früheren Arbeiten eingehend berichtet. — Vergl. E. LEICK: Über das thermische Verhalten der Vegetationsorgane. Mitteil. d. naturwiss. Vereins für Neuvorpommern u. Rügen. 43. Jahrg. 1911. — E. LEICK: Über den Temperaturzustand verholzter Achsenorgane. Mitteil. d. naturwiss. Vereins f. Neuvorpommern u. Rügen. 44. Jahrg. 1912.

2) J. B. DE LAMARCK: Flore française. Bd. 3, 1778, p. 538. — J. B. DE LAMARCK: Encyclopédie méthodique. Botanique. Bd. 3, Paris 1789, p. 9. Die Untersuchungen wurden zuerst an den Blütenständen von *Arum italicum*, später auch an den Blütenständen von *Arum maculatum* ausgeführt.

3) Vergl. H. R. GÖPPERT: Über Wärmeentwicklung in der lebenden Pflanze. Ein Vortrag. Wien 1832. — HANS MOLISCH: Über hochgradige Erwärmung lebender Laubblätter. Botan. Ztg. Bd. 66, 1908, I. Abt., p. 211—233.

bei wenigen Pflanzen ist es bisher gelungen, auch unter normalen Verhältnissen eine nennenswerte Eigenwärme, d. h. also eine durch die Lebensvorgänge bedingte Erhöhung der Körpertemperatur über die der Umgebung festzustellen. Es handelt sich dabei ausschließlich um Blütenstände und Einzelblüten. Ganz besonders ist eine Pflanzenfamilie durch überraschend hohe Blütentemperaturen ausgezeichnet; das sind die Araceen, mit denen wir uns hier näher beschäftigen wollen. Vorher seien aber noch ganz kurz die übrigen Fälle aufgezählt, in denen eine meßbare Eigenwärme beobachtet werden konnte¹).

I. Blütenstände.

1. Scitamineen: BORY D. ST. VINCENT, 1804.
2. Pandanaceen: BORY D. ST. VINCENT, 1804. — GREGOR KRAUS, 1894 (1896).
3. Cycadeen: J. E. TEYSMAN, 1849—50. — JULES POISSON, 1878 — GREGOR KRAUS, 1894 (1896).
4. Palmen: MARTIUS, 1831. — GREGOR KRAUS, 1894 (1896).

II. Einzelblüten.

1. *Victoria regia*: LEHMANN, 1852. — ROBERT CASPARY, 1854 u. 1855. — EDUARD KNOCH, 1899.
2. *Nelumbo nucifera*: K. MIYAKE, 1898.
3. *Nymphaea alba* u. *N. blanda*: EDUARD KNOCH, 1899.
4. *Cucurbita melo-pepo*, *C. pepo*, *Bignonia radicans* und *Polyanthes tuberosa*: THÉODORE DE SAUSSURE, 1822.
5. *Cactus grandiflorus* u. *Pancratium maritimum*: CARL HEINRICH SCHULTZ, 1828.
6. *Rosa centifolia* (Knospe), *Papaver somniferum* (Knospe) u. *Paeonia officinalis* (Knospe): H. J. DUTROCHET, 1840.
7. *Cereus grandiflorus* u. *C. pteranthus*: ERICH LEICK 1902—1904.

Es sei aber gleich darauf verwiesen, daß nur bei Cycadeen, Palmen und bei *Victoria regia* ähnlich hohe Eigenwärmegrade gemessen wurden wie bei den Araceen. Dieser Pflanzenfamilie wenden wir jetzt unsere Aufmerksamkeit zu. Seit der Entdeckung des Wärmephänomens durch LAMARCK sind im Laufe der Jahre zahlreiche Wärmemessungen an Vertretern der genannten Familie teils mit positivem, teils mit negativem Erfolge vorgenommen

1) Ich verweise auf meine im Druck befindliche umfangreiche Arbeit: „Studien über Wärmeentwicklung bei Blütenständen und Einzelblüten (mit Ausschluß der Araceenblütenstände)“. Da in dieser Arbeit eingehende Literaturangaben enthalten sind, begnüge ich mich hier mit der Aufzählung der Autoren.

worden. Auf eine kritische Zusammenstellung der umfangreichen in Frage kommenden Literatur kann ich hier verzichten, da ich mich in zwei Arbeiten eingehend mit ihr beschäftigt habe¹⁾. An dieser Stelle mag eine kurze chronologische Übersicht über die in Betracht zu ziehenden Untersuchungen genügen²⁾. Die beigefügten + und — Zeichen deuten an, ob Eigenwärme gefunden wurde oder nicht.

Araceenblütenstände.

1. J. B. DE LAMARCK: *A. italicum* (1777) +, *A. maculatum* (nach 1778) +;
2. C. C. GMELIN: *A. italicum* (c. 1790—1808) +;
3. JEAN SENEBIER: *A. maculatum* (1795; 1800) +;
4. R. DESFONTAINES: *A. maculatum* (1800) +, *A. Dracunculus* (1800) +, *A. italicum* (1800) +;
5. BORY D. ST. VINCENT: *Colocasia odora* (1804) +, *A. esculentum* (1804) +;
6. JOH. JAC. BERNHARDI: *A. maculatum* (1805) +;
7. J. H. SCHULTES: *A. maculatum* (1809—1819) +;
9. THÉODORE DE SAUSSURE; *A. italicum* (1810—1822) —, *A. maculatum* (1810—1822) +, *A. Dracunculus* (1810—1822) +;
10. J. F. SMITH: *A. maculatum* (c. 1819) —;
11. A. BERTOLONI: *A. maculatum* (1827) +;
12. CARL HEINRICH SCHULTZ: *Philodendron pinnatifidum* (1828) +;
13. DUNAL: *A. italicum* (1829) +;
14. L. C. TREVIRANUS; *A. divaricatum* (1829) ±, *A. Dracunculus* (1829) ±, *A. fornicatum* (1829) ±, *A. pedatum* (1829) ±, *A. sagittifolium* (1829) ±, *A. trifoliatum* (1829) ±, *Caladium bicolor* (1829) ±, *C. viviparum* (1829) ±, *Calla aethiopica* (1829) ±, *Pothos cordifolia* (1829) ±, *P. crassinervis* (1829) ±, *P. digitata* (1829) ±, *P. lanceolata* (1829) ±, *P. violacea* (1829) ±;
15. H. R. GÖPPERT: *A. pedatum* (1830) —, *A. brasiliicum* (1830) —, *A. divaricatum* (1830) —, *A. pictum* (1830) —, *A. orixense* (1830) —, *A. fornicatum* (1830) —, *Calla aethiopica* (1830) —, *Caladium tripartitum* (1830) —, *C. helleborifolium* (1830) —, *Pothos crassinervis* (1830) —, *P. digitata* (1830) —, *P. lanceolata* (1830) —,

1) Vergl. ERICH LEICK: Untersuchungen über die Blütenwärme der Araceen. Greifswald 1910. — ERICH LEICK: Beiträge zum Wärmephänomen der Araceenblütenstände. I. Teil. Mitteil. d. naturwiss. Vereins f. Neuvorpommern u. Rügen. Jahrg. 45. 1913. — Der II. Teil ist augenblicklich im Druck!

2) Eine ähnliche Übersicht findet sich auch in meiner Arbeit: „Die Temperatursteigerung der Araceen als blütenbiologische Anpassung“ Festschrift des Gymnasiums zu Greifswald. 1911. p. 121—139.

- P. violacea* (1830) —, *Orontium japonicum* (1830) —, *A. Dracunculus* (1832) +;
16. A. P. DE CANDOLLE: *A. italicum* (1832) +;
17. ADOLF BRONGNIART: *Colocasia odora* (1834) +;
18. G. VROLIK u. W. H. DE VRIESE: *Colocasia odora* (1836, 1839 u. 1840) +, *A. italicum* (1839 u. 1840) +, *A. Dracunculus* (1839 u. 1840) +;
19. RAISPAIL: *Colocasia odora* (1837) +;
20. A. VAN BEEK u. C. A. BERGSMA: *Colocasia odora* (1838) +;
21. H. J. DUTROCHET: *A. maculatum* (1840) +;
22. CARL FRIEDRICH GÄRTNER: *Calla aethiopica* (1839—1844) +, *A. maculatum* (1839—1844) +;
23. L. GARREAU: *A. italicum* (1851) +;
24. J. ROMER: *Philodendron pinnatifidum* (1858, veröff. 1870) +;
25. JUL. v. SACHS: *A. maculatum* (1865) +;
26. EUG. WARMING: *Philodendron bipinnatifidum* (1867) +;
27. OSKAR HOPPE: *Colocasia odora* (1879) +;
28. JAKOB ERIKSSON: *A. maculatum* (1881) +;
29. ARCANGELI: *A. italicum* (1883) +, *Sauromatum guttatum* (1883) +;
30. GREGOR KRAUS: *A. italicum* (1883 u. 1885) +, *A. maculatum* (1885) +, *Sauromatum guttatum* (1885) +, *Philodendron macrophyllum* (1885 u. 1896) +, *Ph. albovaginatum* (1885) +, *Anthurium acaule* (1885) —, *Monstera Lennea* (1885) —, *Calla aethiopica* (1885) —, *Schismatoglottis latifolia* (1896) +, *Alocasia Veitchii* (1896) +, *Philodendron melanochrysum* (1896) +, *Ph. pinnatifidum* (1896) +;
31. ERICH LEICK: *Monstera deliciosa* (1904, veröff. 1910) +.

Bei der kritischen Verarbeitung des vorliegenden Zahlenmaterials muß streng darauf geachtet werden, unter welchen äußeren Bedingungen die Beobachtungen stattfanden, welche Wärme-meßmethoden angewendet wurden, und welche möglichen Fehlerquellen zu berücksichtigen sind. Ganz im allgemeinen ist zu sagen, daß das thermometrische Meßverfahren ebenso wie das thermoelektrische nur relative Werte für die tatsächliche Wärmeentbindung zu liefern vermag. Von größter Bedeutung ist ferner die Außentemperatur, bei der die Untersuchung stattfand. Schwankungen in der Luftwärme haben notwendig eine mehr oder weniger erhebliche Verzögerung des Temperatúrausgleiches zwischen dem Blüteninnern und der Umgebung zur Folge. Auf diese Weise können Temperaturdifferenzen entstehen, die mit den physiologischen Vorgängen in den lebenden Zellen nichts zu tun haben, die aber

so ansehnlich sind, daß sie den wahren Verlauf der Eigenwärmekurve verzerren oder sogar völlig verschleiern. Die älteren Beobachter haben leider in den seltensten Fällen diese maßgebenden physikalischen Verhältnisse genügend in Rechnung gezogen. Weiter muß bei dem Vergleich der verschiedenen Beobachtungsreihen berücksichtigt werden, daß bei erhöhter Außentemperatur auch eine lebhaftere oxydative Atmung stattfindet, die ihrerseits wiederum die Höhe des Temperaturüberschusses bedingt. Schließlich ist noch in Betracht zu ziehen, in welcher Region des Blütenstandes die Messung erfolgte, und in welchem Entwicklungsstadium sich diese gerade befand. In sehr vielen Fällen erforderten die Versuchsbedingungen ein Abtrennen der Infloreszenz. Es bedarf kaum eines Hinweises, daß dadurch eine neue Fehlerquelle geschaffen ist.

Wir gehen jetzt dazu über, uns unter sorgfältiger Berücksichtigung der eben näher ausgeführten Gesichtspunkte einen Überblick über die bisherigen Versuchsergebnisse zu verschaffen. Etwa folgende Leitsätze lassen sich aufstellen¹⁾:

1. Die Infloreszenzen einer großen Zahl von Araceenspecies weisen während der Zeit der vollen Entwicklung eine oft recht beträchtliche Temperaturerhöhung auf.

2. Der Eigenwärmeverlauf ist zwar einerseits von individuellen und äußeren Verhältnissen abhängig, zeigt aber andererseits bei jeder Species eine mehr oder weniger charakteristische Periodizität.

3. Bei den nicht mit einem nackten Appendix versehenen Araceen tritt die tägliche Periode besonders deutlich hervor. Die Erwärmungskurven zeigen 2 (bei *Arum*- und *Philodendron*-Arten!) bis 5 (bei *Colocasia*!) aufeinander folgende Maxima. Bei den mit Appendix ausgestatteten Arten ist das erste Maximum am beträchtlichsten, bei den übrigen Arten dagegen das zweite Maximum.

4. Bei *Monstera deliciosa* und *Philodendron pinnatifidum* ist der Kolbengipfel meist nur wenig höher temperiert als der mittlere Teil des Kolbens. Ja, bei beiden Arten kommt es vor, daß zeitweise die Kolbenmitte den Kolbengipfel um ein geringes an Eigenwärme übertrifft. Bei *Colocasia odora* scheinen nur zu Beginn der Erwärmung die unter dem Gipfel stehenden, normalen männlichen Blüten etwas wärmer als der terminale, mit Staminodien bedeckte Teil zu sein. Jedenfalls erweist sich dieser schon nach kurzer

1) Vergl. meine Arbeit: „Untersuchungen über die Blütenwärme der Araceen“. Greifswald 1910, p. 42—47 u. p. 51—53.

Zeit als der Hauptsitz der Wärmeentbindung. Bei den *Arum*- (und *Sauromatum*-) Arten, bei denen das obere Kolbenende zu einem Appendix umgestaltet ist, werden die höchsten Eigenwärmegrade ausschließlich in diesem Appendix gemessen.

5. Der maximale Temperaturüberschuss zeigt nicht nur bei den verschiedenen Arten einen verschiedenen Betrag, sondern schwankt auch bei derselben Art je nach Lufttemperatur, Entwicklungszustand und Versuchsanordnung. Einige Höchstwerte führe ich hier an: *Monstera deliciosa*: 10,3°; 17,52° (Thermonadel!); 12,9°; (E. LEICK). *Philodendron pinnatifidum*: 5° (C. H. SCHULTZ); 15,2° (J. ROMER); 8,9° (G. KRAUS).

Colocasia odora: 3,2° (O. HOPPE); 10,0°; 10,9° (G. VROLIK und W. H. DE VRIESE); 11,0° (A. BRONGNIART); 22,0° (Thermonadel! — A. VAN BEEK u. C. A. BERGSMA); 31,25° (5 Kolben um ein Thermometer! — BORY D. ST. VINCENT).

Arum italicum: 10,2° (L. GARREAU); 17,6°; 35,9° (5 Kolben mit einem Tuche bedeckt! — G. KRAUS).

Arum maculatum: 9° (J. SENEBIER); 16,5° (100 Appendices zusammen! — J. ERIKSSON).

Arum Dracunculus: 14,0° (H. R. GÖPPERT).

6. Der Zeitpunkt der maximalen Erwärmung ist zwar nicht unbedeutenden Schwankungen unterworfen, läßt aber trotzdem für jede Art eine gewisse Stetigkeit erkennen. Die Höchsttemperaturen pflegen sich bei *Monstera deliciosa* gegen Mittag oder in den Frühnachmittagstunden einzustellen, bei *Philodendron pinnatifidum* in den späten Abendstunden, bei *Colocasia odora* in den Mittag- und Nachmittagstunden, bei *Arum italicum* und *A. maculatum* schließlich in den Spätnachmittag- und Abendstunden.

7. Mit Ausnahme von *Monstera deliciosa* zeigen alle untersuchten Araceenblütenstände an ihrer Basis sehr viel geringere Eigenwärmegrade als in den höher gelegenen Kolbenregionen. Die höchsten Temperaturen weisen die nackten Appendices (*Arum*- u. *Sauromatum*-Arten) und die Staminodialteile (*Colocasia odora*) auf, dann folgen die normalen männlichen Blüten und schließlich die an der Basis stehenden, weiblichen Blüten.

8. Ohne Ausnahme tritt das erste Eigenwärmemaximum vor der Öffnung der Antheren auf. Bei *Monstera deliciosa* und *Philodendron pinnatifidum* fällt das zweite, also das ansehnlichste Maximum zeitlich und örtlich ungefähr mit der Pollenemission zusammen. Anders bei *Colocasia odora* und den *Arum*-Arten! Bei der erstgenannten Pflanze ist zur Zeit der Thekenöffnung der Kolbengipfel am wärmsten, bei den *Arum*-Arten dagegen ist zur Zeit der Staub-

beutelreife das Hauptmaximum längst vorüber. Nur ein unbedeutendes, zweites Maximum macht sich in der Antherenzone geltend.

9. Die Wärmeproduktion erweist sich als unmittelbare Folge der physiologischen Oxydation. Wird die Luftzufuhr abgeschnitten oder der Blütenkolben in ein irrespirables Gas gebracht, so verschwindet die Eigenwärme beinahe momentan. In reiner Sauerstoffatmosphäre erreichen die Temperaturüberschüsse einen höheren Betrag, halten dafür aber auch nur kürzere Zeit an. Die Teile des Kolbens, die sich am stärksten erwärmen, sind durch den lebhaftesten Sauerstoffkonsum ausgezeichnet.

10. Der Rindenmantel des Kolbens ist durchweg wärmer als die tiefer gelegenen Kolbenteile. Der anatomische Befund lehrt, daß gerade dieser Rindenmantel besonders reich an Reservestärke ist. Nach der Erwärmung ist der größte Teil der Stärke verschwunden. Nach den Erfahrungen von GREGOR KRAUS können in wenigen Stunden bis zu 75 % der Trockensubstanz veratmet werden.

Überblicken wir das gesamte vorliegende Tatsachenmaterial, so finden wir, daß sich nach Ausmerzungen mancher falschen oder zum mindesten sehr unsicheren Angaben 4 verschiedene Erwärmungstypen der Araceen aufstellen lassen. Diese 4 Typen will ich hier in aller Kürze charakterisieren.

1. Der *Monstera*-Typus.

(Untersuchungen von E. LEICK 1910.)

Dieser Typus ist dadurch gekennzeichnet, daß die Erwärmung keine ausgeprägte Lokalisation aufweist, sondern dem ganzen Blütenstande in ungefähr gleichem Maße zukommt. Mit der Öffnung der Spatha, die in der Regel am Vormittage erfolgt, beginnt auch die Wärmeproduktion. Im Gegensatze zum *Arum*-Typus sind im Anfangsstadium Kolbenmitte und Kolbenbasis wärmer als der Kolbengipfel.¹⁾ Das Maximum des ersten Blütetages wird in den Nachmittagstunden ungefähr in der Mitte des Blütenstandes gemessen und beträgt 1,5° — 3,0°. Gegen Abend nimmt die Erwärmung ab und verschwindet langsam während der Nacht. Der zweite Blütag bringt eine neue Temperaturerhöhung, die anfänglich wieder in dem mittleren und unteren Teile des Blütenstandes hervortritt, dann aber nach und nach auf den Kolbengipfel übergeht und hier während der Vormittagstunden oder am Frühnachmittage ihren höchsten Betrag erreicht. Aber auch jetzt gewinnt das obere

1) z. B. Kolbengipfel: 1,7°; Kolbenmitte: 1,9°; Kolbenbasis: 1,84°.

Kolbenende keinen erheblichen Vorsprung.¹⁾ Ungefähr zur Zeit dieses zweiten, ansehnlichsten Maximums öffnen sich die Staubbeutel und streuen den Blütenstaub aus. Nach Überschreiten des Höhepunktes erfolgt eine rasche Abnahme der Wärmeproduktion. Während der Nacht zeigt der Blütenstand ungefähr die Temperatur seiner Umgebung. Der dritte Blütetag bringt zum dritten Male ein Ansteigen der Eigenwärmekurve. Das dritte Maximum wird am Nachmittage erreicht und hat seinen Sitz abermals im Kolbengipfel, der aber wiederum nur wenig wärmer wird als die tiefer gelegenen Teile.²⁾ Dieses dritte Maximum ist viel geringer als das zweite und schwankt zwischen 3° und 6°. Nunmehr beginnt die Eigenwärme langsam zu schwinden und kehrt auch an dem folgenden Tage nicht mehr wieder.

II. Der *Philodendron*-Typus.

(Untersuchungen von CARL HEINRICH SCHULTZ 1828, J. ROMER 1870, E. WARMING 1867, G. KRAUS 1895 und 1896.)

Der Verlauf der Erwärmung entspricht in manchen Punkten dem *Monstera*-Typus. Der wichtigste Unterschied besteht darin, daß Mitte und Gipfel des Kolbens sich von Anfang an ganz erheblich stärker erwärmen als der basale, mit den weiblichen Blüten bedeckte Kolbenteil. Außerdem treten hier nur zwei Maxima an zwei aufeinander folgenden Tagen ein, die ihrem Betrage nach nicht sehr verschieden sind. Wie bei *Monstera* setzt die Temperaturerhöhung mit der Erschließung des Blütenstandes ein. In der Regel öffnet sich die Spatha im Laufe des Nachmittags. Die beiden Maxima werden erst in den späten Abendstunden beobachtet. Die Intensität der Erwärmung scheint — soweit die bisherigen Erfahrungen reichen — nicht wesentlich anders zu sein als bei *Monstera*. Ebenso wie bei der letztgenannten Pflanze ist auch bei *Philodendron* das zweite Maximum das ansehnlichste und fällt zeitlich ungefähr mit der Pollenemission zusammen. Nach Überschreitung des zweiten Maximums klingt die Eigenwärme langsam aus.

III. Der *Colocasia*-Typus.

(Untersuchungen von BORY D. ST. VINCENT 1804, A. BRONGNIART 1834, G. VROLIK und W. H. DE VRIESE 1836, 1839 u. 1840, RAISPAIL 1837, A. VAN BEEK u. C. A. BERGSMA 1838, O. HOPPE 1879.)

Dieser Typus zeigt ganz erhebliche Abweichungen von den beiden vorher besprochenen. Die Erwärmungskurve weist 3 bis 5

1) z. B. Kolbengipfel: 12,9°; Kolbenmitte: 12,0°; Kolbenbasis: 11,6°.

2) z. B. Kolbengipfel: 3,4°; Kolbenmitte: 2,9°; Kolbenbasis: 2,7°.

aufeinander folgende Anstiege auf, von denen meist der zweite am beträchtlichsten ausfällt. Zum ersten Male tritt aber bei *Colocasia* ein außerordentlich wichtiges Moment in die Erscheinung: die Hauptwärmung hat ihren Sitz in einem Teile des Blütenstandes, der seiner Sexualtätigkeit beraubt ist, nämlich in dem mit Staminodien bedeckten Kolbengipfel. Im Anfangsstadium ist auch hier die nach der Mitte zu gelegene Antherenzone am wärmsten. Später aber verschiebt sich das Maximum nach aufwärts. Die mit normalen weiblichen Blüten bedeckte Kolbenbasis ist — im Gegensatz zum oberen Kolbenende — nur noch sehr wenig wärmer als ihre Umgebung. Zeitlich stimmen die Höchsttemperaturen ungefähr mit denen von *Monstera* überein, d. h. sie fallen in die Mittag- oder Frühnachmittagstunden. Die Reifung der Antheren ist am 2. oder 3. Tage vollendet. Die Zahl der täglichen Perioden sowie die Höhe der Maxima scheinen hier besonders stark von der Temperatur der Umgebung abhängig zu sein. Verringerung der Luftwärme hat ein Herabdrücken der Höchstwerte und eine Vermehrung der schrittweise nachlassenden Tagesamplituden zur Folge. Die Eigenwärme erreicht unter günstigen Außenverhältnissen einen recht hohen Betrag.

IV. Der *Arum*-Typus.

(Untersuchungen von J. B. DE LAMARCK 1777, C. C. GMELIN 1808, J. SENEBIER 1800, R. DESFONTAINES 1800, J. J. BERNHARDI 1805, J. H. SCHULTES 1819, TH. DE SAUSSURE 1822 u. 1833, J. F. SMITH 1819, A. BERTOLONI 1827, DUNAL 1829, L. C. TREVIRANUS 1829, H. R. GÖPPERT 1830 u. 1832, A. P. DE CANDOLLE 1832, G. VROLIK und W. H. DE VRIESE 1839 u. 1840, H. J. DUTROCHET 1840, L. GARREAU 1851, J. V. SACHS 1865, J. ERIKSSON 1881, ARCANGELI 1883, GREGOR KRAUS 1883, 1885 u. 1896).

Das thermische Verhalten der *Arum*-Infloreszenzen stimmt mit dem der *Sauromatum*-Arten genau überein. Diese sind also auch zum *Arum*-Typus zu rechnen. Wie beim *Colocasia*-Typus ist auch hier der Hauptwärmungsherd nicht mehr innerhalb des normalen Sexualapparates zu suchen: der nackte Appendix ist zum Thermophor geworden. Zum Unterschied von *Colocasia* zeigt sich die Temperatursteigerung gleich von Anfang an in dem sterilen Kolbengipfel und erreicht hier schon am ersten Tage ihren höchsten Betrag. Zur Zeit dieses Hauptmaximums sind die Staubbeutel noch fest geschlossen. Auf diese erste Temperatursteigerung folgt — wie beim *Philodendron*-Typus — nur noch eine zweite am folgenden Tage. Diese ist aber nicht nur viel geringer, sondern auch nach

Zeit und Ort vom ersten Maximum verschieden. Während der Appendix sich gleich nach der Öffnung der Spatha stark erwärmt und am Abend seine Höchsttemperatur erreicht, findet das zweite Maximum am nächsten Vormittage statt. Es hat seinen Sitz in der Antherenzone, ist dem ersten Maximum gegenüber nur unbedeutend und fällt zeitlich ungefähr mit der Reifung der Staubbeutel zusammen. Nach Überwindung der zweiten Kulmination sinkt die Eigenwärmekurve schnell ab. Die erreichten Eigenwärmegrade stehen denen der *Colocasia* nicht nach.

Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß die überraschend hohen Eigenwärmegrade der Araceen nicht als eine normale Begleiterscheinung der in jeder Pflanze sich vollziehenden oxydativen Atmung angesehen werden können. Soweit unsere bisherigen Erfahrungen reichen, haben wir in der unvermeidlichen positiven Wärmetönung der Pflanzenatmung geradezu einen Energieverlust zu erblicken. So sagt z. B. W. PFEFFER¹⁾: „Die Wärmeproduktion ist also bei den Pflanzen nicht Selbstzweck, sondern nur eine Begleiterscheinung der Zertrümmerungen im Betriebsstoffwechsel, die derart sind und auch wohl derart sein müssen, daß bei ihrer Realisierung chemische Energie in Wärme transformiert wird.“ Es würde jeglicher Oekonomie des Organismus widersprechen, wenn um nichts und wieder nichts ein sehr erheblicher Teil des Reservematerials in kürzester Zeit der Oxydation anheimfiele. Wir müssen uns daher die Frage vorlegen: welche Bedeutung kann die zeitweise gesteigerte Wärmeproduktion für die Lebenserhaltung der betreffenden Pflanzen haben? Bevor wir diese Frage beantworten, wollen wir zusehen, wie sich die früheren Forscher mit dem Problem abgefunden haben.

Da die Wärmeproduktion nur bei Blüten beobachtet wurde, so war man anfänglich geneigt, den Befruchtungsvorgang als die eigentliche Ursache der auffälligen Erscheinung anzusehen. Die mangelhafte Vorstellung, die man früher vom Wesen der Befruchtung hatte, leistete dieser von LAMARCK²⁾, TH. DE SAUSSURE³⁾,

1) W. PFEFFER: Handb. d. Pflanzenphysiologie. 2. Aufl., 2. Bd., 1904, p. 831. — Vgl. auch LUDWIG JOST: Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. 1908, p. 291. — A. PÜTTER: Vergleichende Physiologie. 1911, p. 494. — E. LEICK: Über das thermische Verhalten d. Vegetationsorgane. Mitteil. d. naturwiss. Vereins f. Neuvorpommern u. Rügen. 43. Jahrg. 1911.

2) J. B. DE LAMARCK: Encyclopédie méthodique. Botanique. Bd. 3, Paris 1789, p. 9.

3) TH. DE SAUSSURE: Ann. de chim. et de phys. par Gay-Lussac et Arago. Bd. 21 (3), 1822, p. 286.

A. BRONGNIART¹⁾ und C. FR. GÄRTNER²⁾ vertretenen Anschauung Vorschub. Wir brauchen uns nur die Tatsache zu vergegenwärtigen, daß bei den meisten Wärme entwickelnden Araceen die weiblichen Organe von allen Teilen des Blütenstandes die niedrigste Temperatur aufweisen, um einzusehen, daß die eben geschilderte Vermutung unzutreffend ist. Auch die von DUTROCHET³⁾ und manchen anderen vertretene Meinung, die Reifung des Pollens und die Sprengung der Theken könnte für das Zustandekommen der erhöhten Temperatur verantwortlich gemacht werden, läßt sich nicht aufrecht erhalten. Es genügt, darauf hinzuweisen, daß bei der *Colocasia odora* und den *Arum*-Arten sich gerade die sterilen Teile des Blütenstandes am stärksten erwärmen. Hier fallen auch Eigenwärmemaximum und Pollenemission keineswegs zusammen. Schließlich sei noch eine von H. F. LINK⁴⁾ vertretene Hypothese angeführt, nach der die Wärmeerzeugung mit der Bildung der Geruchsstoffe im Zusammenhange stehen soll. Wenn wir aber in Betracht ziehen, daß manche Araceen — wie z. B. *Monstera deliciosa* — trotz ansehnlicher Temperatursteigerung nur schwach duften, andere dagegen, die der Erwärmung völlig entbehren, sich durch ihren Duft weithin bemerkbar machen, so müssen wir auch diesen Deutungsversuch zurückweisen.

Eine den Tatsachen in weitestgehendem Maße entsprechende Erklärung des Wärmephänomens gewinnen wir, wenn wir die Erwärmung im engsten Zusammenhange mit dem jeweiligen Blütenbau als eine blütenbiologische Anpassungserscheinung zu deuten suchen. Es sei gleich hier erwähnt, daß ein umfangreiches, in der Heimat der betreffenden Pflanzen gesammeltes Beobachtungsmaterial vorliegen müßte, um einer solchen Hypothese eine gesicherte Grundlage zu verschaffen. Immerhin liefern die vorliegenden Versuche schon so viele wichtige Anhaltspunkte, daß die erwähnte Erklärungsmöglichkeit nicht mehr von der Hand zu weisen ist. Eingehende Studien nach dieser Richtung hin lagen bisher nur für *Arum italicum* vor. Ich habe dann auf Grund meiner

1) ADOLF BRONGNIART: Mémoire sur la génération et le développement de l'embryon dans les végétaux phanérogames. Ann. d. sc. nat. Bd. 12 (1), 1827, p. 47.

2) CARL FRIEDRICH GÄRTNER: Versuche und Beobachtungen über die Befruchtungsorgane der vollkommeneren Gewächse und über die nat. und künstl. Befruchtung durch den eigenen Pollen. Stuttgart 1844, p. 154—210.

3) H. J. DUTROCHET: Recherches sur la chaleur propre des êtres vivants à basse température. Ann. d. sc. nat. (2). Bot. Bd. 13, 1840, p. 65—80.

4) H. F. LINK: Grundlehren der Anatomie und Physiologie der Gewächse. Göttingen, p. 229.

Untersuchungen an *Monstera deliciosa* den Versuch unternommen, die vier oben näher geschilderten Erwärmungs-Typen aufzustellen und sie als das Resultat einer schrittweis entwickelten Anpassung dem Verständnisse näher zu bringen. Bevor wir darauf eingehen, wollen wir zusehen, zu welchen Ergebnissen die Arbeiten von FEDERICO DELPINO¹⁾ und GREGOR KRAUS²⁾ bei *Arum italicum* geführt haben. Wie die meisten Araceen ist auch *Arum italicum* ausgesprochen protogyn. Die Infloreszenz ist von einem tütenförmig zusammengefalteten Hochblatte, der Spatha, eingehüllt. Während die oberen $\frac{2}{3}$ der Spatha (der „fahnenartige“ oder „vexilläre“ Teil) weit geöffnet erscheinen, bildet das untere Drittel einen geschlossenen „Spathenkessel“ und ist durch eine deutlich hervortretende Ringfurche gegen den oberen Teil abgegrenzt. Innerhalb des Hochblattes befindet sich der Spadix, der an seinem unteren, vom Spathenkessel umschlossenen Teile die Sexualorgane trägt. Das obere Ende des Spadix, das aus der geöffneten Blüten-scheide hervorragt, ist zu einem keulenförmigen Gebilde, dem Appendix, umgestaltet und zeigt keine direkte Beziehung zum Sexualapparat. Dieser setzt sich folgendermaßen zusammen: an der Basis des Spadix normal ausgebildete, achlamydeische weibliche Blüten (Pistille oder Oxanien), dann nach oben zu abortierte weibliche Blüten (Parakarpidien), dann eine Zone normaler, achlamydeischer männlicher Blüten und schließlich mehrere Umläufe abortierter männlicher Blüten (Staminodien oder Parastemonen). Die obersten Staminodien sind borstenartig ausgebildet („Sperrhaare“) und befinden sich genau in der Höhe der Ringfurche, so daß sie den Eingang zum Spathenkessel von oben her völlig verschließen. Das Aufbrechen der Scheide erfolgt am späten Nachmittage. Der Blütenstand ist zu dieser Zeit durch einen weithin wahrnehmbaren, urinösen Geruch ausgezeichnet. Die Staubbeutel sind noch fest geschlossen, aber die Pistille an der Kolbenbasis

1) FEDERICO DELPINO: Ulteriori osservazioni e considerazioni sulla dicogamia nel regno vegetale. Atti della società italiana di scienze naturali. Bd. 11 u. 12. 1869. — FEDERICO DELPINO: Sugli apparecchi della fecondazione nelle piante autocarpe (Fanerogame). l. c. Bd. 16 u. 17. Referat: F. HILDEBRAND: F. Delpinos weitere Beobachtungen über die Dichogamie im Pflanzenreich. Bot. Ztg. Bd. 28. Leipzig 1870, p. 589—591.

2) GREGOR KRAUS: Sitzungsber. d. Naturforsch. Ges. zu Halle vom 23. Febr. 1884. (Vorläufige Mitteilung). — GREGOR KRAUS: Über die Blütenwärme bei *Arum italicum*. Abhandl. d. Naturforsch. Ges. zu Halle. Bd. 16, 1883—1886. I. Teil: p. 37—76; 2. Teil: p. 259—358. — GREGOR KRAUS: Physiologisches aus den Tropen. III. Über Blütenwärme bei Cycadeen, Palmen und Araceen. Ann. du jardin bot. de Buitenzorg. Bd. 13. 1896, p. 217—275.

weisen klebrige Papillen auf und sind empfängnisbereit. Bald stellen sich zahlreiche Blütengäste ein. Es sind dies fast ausschließlich kleine Dipteren, besonders Musciden und Tipuliden. Anflugsplatz ist der aus dem Hochblatte hervorragende Appendix. Die Tiere dringen dann — dem Geruche folgend — in das Innere der Infloreszenz ein. So gelangen sie bis zu den Sperrhaaren, die einem Drucke von oben her leicht nachgeben und so den pollenbringenden Gästen den Eintritt in den Spathenkessel gewähren. Damit sind die Bestäuber in eine natürliche Falle geraten, aus der sie sich durch eigene Kraft nicht befreien können; denn die Sperrhaare lassen sich nicht leicht aufwärts biegen. Meist tummeln sich schon nach kurzer Zeit zahlreiche Dipteren (es wurden bis zu 4000 in einem Blütenstande gezählt!) in dem engen Raume und belegen hierbei leicht die Narben mit Blütenstaub. Während der Nacht verschwinden die Narbenpapillen. An ihre Stelle treten Honigtröpfchen, die von den Insekten eifrig verzehrt werden. Am nächsten Vormittage trocknen die Narben ab, und die Staubbeutel im oberen Teile des Spathenkessels brechen auf und streuen den Blütenstaub aus. Gleichzeitig fallen die Sperrhaare schlaff zusammen und gestatten den mit Pollen reich beladenen Gästen den Abzug. Nach kurzem Aufenthalt in der warmen Mittagssonne pflegen die Tiere dann die neu sich erschließenden Blütenstände zu beziehen. Der geschilderte Vorgang läßt sich in vier Bestäubungsphasen gliedern, die von GREGOR KRAUS folgendermaßen charakterisiert worden sind¹⁾:

1. „Die Blüte öffnet sich und duftet. Aufnahme der pollenbringenden Gäste; die sich aufrollende Spatha dient als Fahne (Wegweiser), der Kolben als „Leitstange“, der Spathenkessel als Kerker, durch die im Hals stehenden Haare gesperrt. Die Narbe ist reif, die Antheren geschlossen.“
2. „Die Narbenhaare zergehen, an ihre Stelle tritt ein Zuckertropfen für die Tiere. Antheren noch geschlossen; Sperrhaare im Kesselhals noch frisch.“
3. „Die Antheren entleeren sich, die „Parastemonen“ sperren noch.“
4. „Die Sperrhaare welken, die pollenbeladenen Dipteren werden entlassen.“

Es ergibt sich nun die Frage: wie gliedert sich das Wärme-
phänomen in den höchst eigenartigen Bestäubungsmechanismus

1) GREGOR KRAUS: l. c. (1883–1886) p. 55.

ein? Die Erwärmung beginnt mit der Spathenöffnung und erreicht in den Abendstunden ihr recht beträchtliches Maximum in dem aus der Scheide hervorragenden Appendix, während die übrigen Teile — besonders auch die Sexualorgane — zu dieser Zeit nur wenig wärmer als ihre Umgebung sind. DELPINO und GREGOR KRAUS erblicken nun in dieser Wärmeproduktion ein Mittel zur Insektenanlockung, das funktionell mit Duft und Blütenfarbe auf gleiche Stufe zu stellen ist. Damit im Einklange steht die Tatsache, daß die Haupterwärmung nur während der ersten Phase, die der Anlockung der Bestäuber gewidmet ist, andauert. Es muß auch zugestanden werden, daß bei sinkender Sonne es den Tieren erstrebenswert scheinen muß, einen warmen Schlupfwinkel für die Nacht aufzusuchen. Die Thermophorwirkung macht uns das Vorhandensein des im übrigen völlig funktionslosen Appendix überhaupt erst verständlich. Während der Nacht verschwindet die Erwärmung langsam. Sie ist jetzt ja auch überflüssig, da die Bestäuber im Spathenkessel eingeschlossen sind. Am nächsten Vormittage stellt sich eine zweite, viel geringfügigere Erwärmung in der Antherenzone ein, ungefähr gleichzeitig mit dem Aufbrechen der Staubbeutel und dem Welken der Sperrhaare. Das veranlaßt die im unteren Teile des Kessels befindlichen Tiere am Spadix emporzusteigen, sich beim Passieren der Antherenzone reichlich einzupudern und unmittelbar darauf den offenen Ausgang zu finden. Damit hat die fühlbare Wärmeproduktion ihr Ende erreicht. Wir können wohl kaum umhin, den hier kurz geschilderten Erklärungsversuch als berechtigt anzuerkennen und GREGOR KRAUS beizustimmen, wenn er sagt¹⁾: „Es erscheint für die Pflanze gewiß keine kostspieligere Leistung und Arbeit, eine gewisse Masse Leibes substanz in kürzester Zeit einfach zu verbrennen, als dieselbe zu ebenso vorübergehendem Gebrauch in höchst komplizierte morphologische Gebilde umzugestalten.“

Es gilt jetzt den Versuch, eine ähnliche Erklärungsmöglichkeit auch bei den übrigen Erwärmungstypen an Hand des eigenartigen Blütenbaues als berechtigt und wahrscheinlich darzustellen und gleichzeitig zu zeigen, wie die beim *Arum*-Typus am weitesten entwickelte Sonderanpassung schrittweise zustande gekommen ist. Das soll hier in Kürze geschehen.

I. Der *Monstera*-Typus.

Auch hier liegt Protogynie vor. Der Blütenbau ist aber wesentlich anders als bei *Arum italicum*. Die Spatha zeigt keine

1) GREGOR KRAUS: l. c. (1896) p. 273.

Kesselbildung, sondern öffnet sich schlitzförmig in ihrer ganzen Ausdehnung. Der Spadix geht nicht in einen nackten Appendix über, sondern ist von oben bis unten mit fertilen männlichen und weiblichen Blüten bedeckt. Diese sind nicht zonenweise voneinander getrennt, sondern stehen gemischt. Demnach zeigt *Monstera* einen wenig verwickelten Blütenbau und eine enge Anlehnung an den „ältesten Typus der Araceen“, nämlich an die Pothoideen. Entsprechend dieser Einfachheit des Blütenbaues ist auch der Erwärmungsmodus der denkbar einfachste: drei aufeinander folgende Maxima, die beinahe in gleichem Maße allen Teilen des Spadix zukommen, und die ihren Höhepunkt ungefähr zur Zeit der Pollenemission erreichen. In der ganzen Ausdehnung des Kolbens wird ein Teil des im Rindenparenchym enthaltenen Reservematerials veratmet. Die dadurch erzielte Temperatursteigerung erweist sich als wertvoll für die Anlockung der Blütengäste. Zur Zeit des ersten Wärmemaximums, das bald nach dem Aufblühen eintritt, sind die Narben reif. Die annähernd gleichmäßige Erwärmung des ganzen Spadix hat zur Folge, daß alle Regionen des Kolbens von den Insekten begangen werden. Ein besonderer, zum Thermophor umgestalteter Teil ist nicht vorhanden, ja auch noch nicht einmal angedeutet. Ist die weibliche Blüte vorüber und sind die Narben mit Blütenstaub belegt, so muß eine abermalige Anlockung stattfinden, um die Abfuhr des jetzt ausgestreuten Pollens zu gewährleisten. Diesem Zwecke kann das zweite, besonders ansehnliche Maximum dienen, das sich regelmäßig zur Zeit der Antherenöffnung einstellt. Die Kulmination des dritten Tages, die erheblich hinter der des zweiten zurückbleibt, mag einer recht gründlichen Ausnutzung der großen Blütenstaubmengen Vorschub leisten.

Da der Kolben später in seiner ganzen Ausdehnung reife Früchte trägt, so erscheint es durchaus verständlich, daß überall eine große Menge Reservematerial erhalten bleibt. Demnach liegt hier der einfachste Modus der Erwärmung und der Bestäubung vor: keine Lokalisierung der Erwärmung, keine Fallenbildung, keine fehlgeschlagenen Blüten!

II. Der *Philodendron*-Typus.

Während die Form des Hochblattes derjenigen von *Monstera* durchaus gleicht, tritt ein wesentlicher Unterschied in der Anordnung der Sexualorgane am Spadix zutage: der obere Teil trägt nur männliche, der untere nur weibliche Blüten. Dieser Differenzierung im Blütenbau entspricht eine Differenzierung der Wärmeproduktion. Nicht mehr der ganze Kolben erwärmt sich in gleicher

Weise, sondern hauptsächlich nur der obere Teil, der erstens seiner Lage nach als besonders geeignet für die Anlockung erscheint, und der zweitens nach Reifung des Pollens keines Reservematerials mehr bedarf, also für eine gesteigerte physiologische Oxydation in erster Linie in Betracht kommt. Wie bei *Monstera* stellt sich das erste Maximum bald nach der Spathenöffnung bei noch fest geschlossenen Antheren, aber empfängnisreifen Narben ein. Wenn auch der Kolbengipfel die höchste Temperatur aufweist, so werden die anfliegenden Insekten doch nach und nach den ganzen Spadix beschreiten und so die Bestäubung der Pistille herbeiführen. Das zweite Stadium der Blütenentwicklung, das durch die Pollenentlassung gekennzeichnet ist, ist von einem zweiten Eigenwärmemaximum begleitet, das das erste nur wenig an Intensität übertrifft und ebenfalls in der Antherenzone lokalisiert ist. Die hier sich niederlassenden Tiere werden bei der dichten Stellung der männlichen Blüten schnell und gründlich mit Blütenstaub beladen. Das mag auch der Grund dafür sein, daß eine dritte Erwärmung bei *Philodendron* in der Regel unterbleibt. Ein Vergleich mit *Monstera* lehrt uns, daß bei *Philodendron* die Erwärmung auf eine Region beschränkt wird, die für die Erzielung des gewünschten Effektes besonders geeignet erscheint.

III. Der *Colocasia*-Typus.

Während die beiden bisher besprochenen Typen sich in morphologischer Beziehung recht nahe stehen, treten uns beim Blütenstande der *Colocasia* ganz erhebliche Abweichungen entgegen, so daß wir in ihm deutlich eine Vorstufe des *Arum*-Typus erkennen. Die Spatha zeigt hier ähnlich wie bei *Arum italicum* eine Einschnürung, so daß der untere Teil des Hochblattes zu einem Kessel umgestaltet wird, der nur nach oben zu mit einer ringförmigen Öffnung versehen ist. Diese Öffnung ist aber nicht durch Sperrhaare verschließbar. Der Spadix ist ähnlich wie bei *Philodendron* in seinem unteren Teile mit weiblichen, in seinem oberen Teile mit männlichen Blüten bedeckt. Die Pistille sind vom Spathenkessel umschlossen, während die Antheren an dem frei hervorragenden Teile des Kolbens Platz finden. Ein wesentlicher Unterschied gegenüber *Philodendron* macht sich aber dennoch bemerkbar: hier tritt zum ersten Male eine Reduktion der Blütenorgane ein. Sowohl ein Teil der Pistille, als auch ein Teil der Antheren ist fehlgeschlagen. Dadurch treten 4 deutlich trennbare Zonen in der Richtung von unten nach oben hervor: die Zone der normalen weiblichen Blüten (Oxanien, Karpidien), die Zone der abortierten weiblichen Blüten

(Parakarpidien), die Zone der normalen männlichen Blüten, die Zone der abortierten männlichen Blüten (Staminodien, Parastemonen). Zum Unterschiede von *Arum* gehen die genannten Zonen lückenlos ineinander über. Ein abgegliederter Appendix ist nicht vorhanden, wohl aber hebt sich der mit Staminodien bedeckte Kolbengipfel auch in seiner Gestalt von dem übrigen Teile des Spadix ab. Auch *Colocasia* ist protogyn. Die Erwärmung stellt sich vornehmlich in dem oberen, aus dem Spathenkessel hervorragenden Teile ein. Anfänglich ist die mit Antheren bedeckte Zone am wärmsten. Infolgedessen findet hier der Anflug der Insekten statt. Die Tiere folgen dem aus dem Spathenkessel hervordringenden Dufte, schreiten nach abwärts, passieren die Zone der Parakarpidien und gelangen so zu den Pistillen, deren klebrige Narben in diesem Stadium leicht mit Blütenstaub belegt werden. Da die Bestäuber nicht eingeschlossen werden, muß auch hier eine abermalige Anlockung zugunsten der Pollenabfuhr erfolgen. Am zweiten oder dritten Tage erwärmt sich der Staminodialteil sehr beträchtlich. Die Insekten fliegen abermals an und gelangen jetzt leicht in den Bereich der geöffneten Staubbeutel. Eine zwei- oder dreimalige Wiederholung der Erwärmung des sterilen Kolbengipfels sorgt für eine gründliche Ausnutzung der vorhandenen Blütenstaubmengen. Der Spathenkessel, die Vorstufe der späteren Fallenbildung, mag sich insofern als zweckmäßig erweisen, als er einem zu schnellen Abzug der Bestäuber hinderlich ist. Wir sehen demnach, daß die bei *Philodendron* beginnende Differenzierung hier im gleichen Sinne weiter fortgeschritten ist. Hier ist zum ersten Male ein Teil des Spadix seiner früheren Aufgabe entledigt und ausschließlich für die Thermophorwirkung bereitgestellt worden — der sterile Kolbengipfel! Die Vervollkommnung der Bestäubungsvorrichtung hat eine Reduktion in der Zahl der Sexualorgane zur Folge, eine Erscheinung, die auf dem Gebiete der Blütenbiologie ganz geläufig ist.

IV. Der *Arum*-Typus.

Da er schon eingehend besprochen ist, sei hier nur auf die Fortschritte gegenüber dem eben geschilderten Typus hingewiesen. Die Einschränkung der Quantität der Sexualorgane zugunsten ihrer Qualität ist hier noch weiter gediehen. Der Spathenkessel, der jetzt nicht nur die weiblichen, sondern auch die männlichen Organe umschließt, ist zu einer vollendeten Fallenvorrichtung umgestaltet. Das hat zur Folge, daß die bisher getrennten Phasen der Pollenzufuhr und Pollenabfuhr in eins zusammengelegt werden. Dementsprechend braucht die Anlockung der Bestäuber nur einmal

zu erfolgen. Die Wärmeproduktion kann also im wesentlichen auf das erste Stadium beschränkt werden. Zur vollständigen Erzielung der gewünschten Wirkung hat das Wärmeorgan, der Thermophor, eine weitere Ausgestaltung erfahren. Der Staminodialteil ist in der Hauptsache in den nackten Appendix übergeführt worden. Alles in allem: Was bei *Monstera* noch beinahe als zufällige Erscheinung zutage trat, hat bei *Philodendron* eine bestimmt gerichtete Differenzierung erfahren und führt bei *Colocasia* zu einer weitgehenden morphologischen Umgestaltung, wie sie in der Thermophorbildung und beginnenden Falleneinrichtung zum Ausdruck kommt. *Arum* stellt das Ende des einmal eingeschlagenen Weges dar.

Wenn wir schließlich hören, daß die entwicklungsgeschichtlichen Zusammenhänge, wie sie sich auf Grund morphologischer und anatomischer Studien ergeben haben¹⁾, dieser physiologischen Stufenleiter entsprechen, so gewinnt unsere Hypothese dadurch wesentlich an Glaubwürdigkeit. Trotzdem sei hier noch einmal hervorgehoben, daß sich der Verfasser des hypothetischen Charakters seiner Ausführungen voll bewußt ist und zur endgültigen Entscheidung der Frage eingehende blütenbiologische Untersuchungen in den Heimatländern der in Frage kommenden Pflanzen für dringend notwendig erachtet.

Zum Schlusse fasse ich — so wie ich es schon in meinen „Untersuchungen über die Blütenwärme der Araceen“ getan habe²⁾ — den Hauptinhalt in einigen Leitsätzen zusammen:

1. Alle ansehnlichen Temperatursteigerungen, die bisher bei Araceen beobachtet wurden, können sehr wohl als Anlockungsmittel für Bestäuber aufgefaßt werden.
2. Es lassen sich 4 verschiedene Erwärmungstypen der Araceen unterscheiden, deren Verlauf in jedem Falle der Eigenart des Blütenbaues und der Bestäubungseinrichtung entspricht.
3. *Monstera deliciosa* zeigt die primitivste Form der Thermophorbildung, die bei *Philodendron* auf eine bestimmte Zone (Antheren) beschränkt wird, bei *Colocasia* eine Trennung

1) A. ENGLER: Araceae; in De Candolle: Monographiae Phanerogamarum. Bd. 2, 1879. — A. ENGLER: Vergl. Unters. üb. die morphol. Verhältnisse d. Araceen. Nova Acta Acad. Leopold.-Carol. Nat. Cur. Bd. 39, 1876. — A. ENGLER: Beiträge zur Kenntnis d. Araceae. Bot. Jahrb. f. System. u. Pflanzengeogr. Bd. 1, Bd. 4, Bd. 5. 1881—1884. — A. ENGLER: Araceae; in: Die natürlichen Pflanzenfamilien. Hrsg. v. A. ENGLER und K. PRANTL. Bd. II, 3, p. 102—153.

2) l. c. p. 63.

von dem eigentlichen Befruchtungsapparat erfährt (Staminodialteil) und schließlich bei den *Arum*-Arten zur vollkommensten Ausgestaltung gelangt.

4. Die schrittweise Entwicklung dieser blütenbiologischen Sonderanpassung entspricht dem genetischen Zusammenhange im Blütenbau der verschiedenen Araceengruppen.

54. Ernst Küster: Über Anthocyan-Zeichnung und Zellen-Mutation.

(Eingegangen am 16. Dezember 1915.)

Viele Erscheinungen der Panaschierung lassen sich nach BAUR¹ durch die Annahme erklären, daß irgendwo in der Ontogenese einer Pflanze Zellteilungen sich abspielen, bei welchen verschieden veranlagte Geschwisterzellen entstehen: die eine von beiden liefert blasse Deszendenten, die andere normal ergrünende.

„Inaequale“ Zellteilungen, bei welchen verschieden veranlagte d. h. auf gleiche äußere Reize ungleich reagierende Zellen entstehen²), spielen anscheinend bei der Entstehung vieler bunter *Coleus*-Spielarten (*Coleus hybridus* hort.) eine bedeutungsvolle Rolle. Die Verteilung der Anthocyane in den vegetativen Sprossen und namentlich ihren Spreiten folgt denselben Prinzipien wie die Verteilung des Chlorophylls bei vielen panaschierten Gewächsen: wir finden *Coleus*individuen mit sektorialer Verteilung des Anthocyan neben solchen, deren Blätter hinsichtlich der Zeichnung ihrer Spreiten marmoriert- oder pulverulent-panaschierten gleichen³). Je später im Entwicklungsgang der Pflanze oder eines ihrer Organe die inaequalen Teilungen erfolgen, bei welchen zur Pigmentbildung schreitende Zellen neben dauernd anthocyanfrei bleibenden entstehen, desto kleiner werden die einzelnen, durch ihre Färbung unterscheidbaren Parzellen der Blattspreiten ausfallen.

1) BAUR, E. Das Wesen und die Erblichkeitsverhältnisse der „varietates albomarginatae hort.“ von *Pelargonium zonale* (Zeitschr. f. induktive Abstammungs- und Vererbungslehre. 1909. 1. H. 4, Seite 330.)

2) KÜSTER, Pathol. Pflanzenanat. 2. Aufl. 1916. Seite 330 ff.

3) KÜSTER, Pathol. Pflanzenanat. 2. Aufl. 1916. Seite 14 ff.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1915

Band/Volume: [33](#)

Autor(en)/Author(s): Leick Erich

Artikel/Article: [Die Erwärmungstypen der Araceen und ihre blütenbiologische Deutung. 518-536](#)