

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik

Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vergl. Anatomie und Entwicklungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut, einzusenden zu wollen.

XXIV. Bd. 1. November 1904.

N^o 21 u. 22.

Inhalt: Goebel, Die kleistogamen Blüten und die Anpassungstheorien. — Wolf, Studien über Kutikulargenese und -Struktur und ihre Beziehungen zur Physiologie der Matrix (Fortsetzung). — Botezat, Geschmacksorgane und andere nervöse Endapparate im Schnabel der Vögel.

Die kleistogamen Blüten und die Anpassungstheorien¹⁾.

Von K. Goebel.

Einleitung.

Kurze Zeit nachdem Darwin seine berühmte Untersuchung über die zweierlei Blütenformen von *Primula* veröffentlicht hatte, erschien eine Abhandlung von H. Mohl, „Einige Beobachtungen über dimorphe Blüten“ (Botan. Zeitung 1863 p. 309), welche, wie die meisten Veröffentlichungen dieses Botanikers als eine klassische bezeichnet werden darf. Mohl lenkte darin die Aufmerksamkeit auf die Blüten, welche M. Kuhn später als „kleistogame“ bezeichnet hat: Blüten, welche sich nicht öffnen, eigentümliche Rückbildungserscheinungen bestimmter Teile, namentlich der Blumenkrone zeigen und trotzdem Samen ansetzen. Seither sind zahlreiche Abhandlungen über kleistogame Blüten erschienen. Denn diese boten

1) Vor einigen Jahren habe ich versucht, die Organbildung der Pflanzen zusammenfassend zu schildern („Organographie der Pflanzen“, Jena 1898—1901). Der letzte Teil, welcher u. a. die Blütenbildung behandelt, musste, da das Buch einen bestimmten Umfang nicht überschreiten sollte, auf etwa ein Viertel des ursprünglich beabsichtigten Umfanges gekürzt werden. Die vorliegende Mitteilung entspricht einem der ausgelassenen Abschnitte, ergänzt durch neuere Untersuchungen des Verfassers.

sowohl nach der morphologischen Seite als was ihre Bedeutung im Haushalt der Pflanze und die Bedingungen ihrer Entstehung anbelangt, viel des Interessanten. Sieht man sich aber in der Literatur näher um, so ergibt sich, dass schon die Angaben über die Gestaltungsverhältnisse und das Auftreten der kleistogamen Blüten vielfach lückenhaft und teilweise unrichtig sind und dass auch die zur „Erklärung“ der kleistogamen Blüten gemachten Versuche kein einheitliches Bild ergeben. Letzteres rührt wohl daher, dass die Anschauungen über das Zustandekommen der Anpassungen überhaupt ziemlich weit auseinander gehen. Sie lassen sich kurz in folgende Gruppen bringen¹⁾.

1. Indirekte Anpassung: Die Zweckmäßigkeit ergibt sich dadurch, dass alles Unzweckmäßige durch „natural“ selection beseitigt wird, die entstehenden Anpassungen stehen zu den Bedingungen, denen sie angepasst sind, also nicht in direkter Beziehung.

2. Direkte Anpassung: Die äußeren (oder inneren) Bedingungen wirken regulierend. Diese Regulation kann aber wieder in sehr verschiedenem Sinne aufgefasst werden.

Die Lamarck'sche Anpassungslehre, in der Botanik besonders vertreten von Naegeli, zieht einen psychologischen Faktor mit heran, „das Bedürfnis wirkt als Reiz“ (Naegeli) oder die Pflanzen (resp. Tiere) haben eine „besondere angeborene Kraft oder Fähigkeit, auf eine für das Leben nützliche Weise in Übereinstimmung mit den äußeren Lebensbedingungen zu variieren“ (Warming). Diese Auffassung ist in der Botanik, mehr oder minder klar ausgesprochen, ziemlich weit verbreitet. Einzelne Autoren gehen so weit, zu fragen, „welchen Zweck eine Pflanze mit der Bildung kleistogamer Blüten verfolge“, betrachten also die Pflanze wie einen mit Bewusstsein ausgestatteten Organismus. Demgegenüber steht die Anschauung derjenigen — zu denen auch der Verf. gehört —, die neben indirekten Anpassungen direkte annehmen, insofern als die Organbildung der Pflanzen in weitgehendem Maße von äußeren Faktoren bedingt wird, aber dabei den psychologischen Faktor ausschalten und demgemäß auch eine direkt zweckmäßig wirkende Anpassung in Abrede stellen, vielmehr annehmen, dass von den vielen möglichen Reaktionen auf äußere Einflüsse nur die nützlichen oder doch nicht schädlichen sich erhalten haben. Es dürfte nun von Interesse sein, diese hier nur kurz angedeuteten Anschauungen an einem speziellen Falle zu prüfen. Ehe indes auf die Bedingungen, unter denen kleistogame Blüten auftreten, eingegangen wird, wird es notwendig sein, erst ihre Gestaltungsverhältnisse zu besprechen. Denn schon aus diesen lassen sich bestimmte Schlüsse über das

1) Vgl. Über Studium u. Auffassung der Anpassungserscheinungen bei Pflanzen von K. Goebel, München 1898, Verlag der k. b. Akademie.

Zustandekommen dieser Gebilde ziehen und sind auch gezogen worden.

Es fragt sich nämlich zunächst: sind die kleistogamen Blüten einfache Hemmungsbildungen oder nicht? Entstehen sie also mit anderen Worten dadurch, dass Knospen, welche sonst zu normalen, sich öffnenden (oder chasmogamen) Blüten sich entfaltet hätten, auf einem bestimmten Entwicklungsstadium stehen bleiben, oder liegt eine Umänderung des normalen Entwicklungsganges der Blütenknospen, eine besondere Anpassung der Gestaltungsverhältnisse an einen sonst nicht stattfindenden Vorgang — die Befruchtung innerhalb der Blütenknospe — vor? Diese Fragen sind verschieden beantwortet worden.

Früher hat man die kleistogamen Blüten wohl allgemein als einfache Hemmungsbildungen betrachtet („arrested buds“ nach Asa Gray). Allein eine solche Auffassung ist unzweifelhaft unrichtig. Einfache Hemmungsbildungen kommen auch bei Blüten oft vor. Betrachtet man z. B. im Frühjahr das Ende des Blütenstandes von *Symphytum tuberosum*, so sieht man meist eine Anzahl kleiner Blütenanlagen, welche stehen bleiben und später vertrocknen und abfallen. Dasselbe kann man bei anderen reichblütigen Infloreszenzen sehen, selbst bei den nicht mit sehr zahlreichen Blüten versehenen Teilinfloreszenzen von *Impatiens noli tangere* verkümmern gewöhnlich die letzten Blüten, auch bei *Viola mirabilis* vertrocknen zuletzt die Blütenknospen statt (kleistogame) Früchte anzusetzen. Solche Blüten sind einfache Hemmungsbildungen, sie sind stehen geblieben, die einen früher, die anderen später, und verkümmern. Die kleistogamen Blüten aber sind dadurch ausgezeichnet, dass der Entwicklungsprozess der Blüte allerdings auf einem früheren oder späteren Stadium stehen geblieben ist, die Ausbildung der Pollenkörner und Samenanlagen einschließlich der Befruchtung aber trotzdem weiter geht, während sie eigentlich erst auf einer späteren Entwicklungsstufe hätte eintreten sollen. Einigermaßen Ähnliches bietet die Erscheinung der Verzweigung, des Nanismus, dar. Wir sehen vielfach, dass schlecht ernährte Pflanzen klein bleiben, dass sie weniger und einfacher geformte Blätter bilden als andere besser ernährte, trotzdem aber zur Bildung einer oder einiger (übrigens vollständig ausgebildeter) Blüten schreiten. Hier ist ein Teil der vegetativen Entwicklung sozusagen übersprungen worden, die Pflanze ist früher zur Bildung der Fortpflanzungsorgane geschritten als bei guter Ernährung. Diese letztere ermöglicht natürlich reichlichere Blüten- und Samenbildung als sie bei den Zwergen eintritt.

Suchen wir das für die kleistogamen Blüten Charakteristische näher zu erläutern, so mag hier zunächst erinnert werden an die Einteilung, welche Sachs für die Beschreibung der Wachstums-

vorgänge vorgeschlagen hat. Er unterscheidet¹⁾ im Verlauf der Entwicklung eine morphologische Periode (in welcher zunächst die Entstehung der Organe nach Zahl und Stellung und sodann deren embryonales Wachstum stattfindet) und eine physiologische (in welcher die Streckung der Organe bis zur Erreichung ihrer definitiven Größe und die innere Ausbildung der Gewebeformen, die Reifung der Organe eintritt). An den kleistogamen Blüten nun finden wir die morphologische Periode vielfach abgekürzt, trotzdem setzt die Reifungsperiode ein. Dies soll im folgenden an einigen Beispielen nachgewiesen werden; es wird daraus und aus der Vergleichung der anzuführenden Literaturangaben hervorgehen, dass diese Auffassung durchaus nicht so selbstverständlich ist, wie sie, weil sie der einfache Ausdruck der Tatsachen ist, zunächst vielleicht erscheinen mag. Aus der Literatur mögen zunächst Darwin's Anschauungen hervorgehoben sein.

In der Abhandlung von A. W. Bennett „on the floral structure of *Impatiens fulva*“²⁾ ist eine briefliche Äußerung Darwin's mitgeteilt, wonach dieser gegenüber von Asa Gray, welcher die kleistogamen Blüten als „arrested buds“³⁾ betrachtete, daran festhielt „that their structure had been specially modified for their functions“.

Dies ist im wesentlichen auch der Standpunkt, den Darwin in seinem Buche „Die verschiedenen Blütenformen der nämlichen Art“ vertrat.

Es heißt dort von den kleistogamen Blüten (p. 289 der deutschen Übersetzung), „dass diese Blüten ihre Struktur primär der gehemmten Entwicklung vollkommener verdanken, können wir aus solchen Fällen ableiten, wie diejenigen, wo das untere rudimentäre Kelchblatt bei *Viola* größer ist als die übrigen, ähnlich der unteren Lippe der vollkommenen Blüte⁴⁾, oder aus der Spur eines Sporns in den kleistogamen Blüten von *Impatiens* — oder daraus, dass die zehn Staubfäden von *Oenothera* in eine Röhre verbunden sind, und anderen derartigen Bildungen. Dieselbe Folgerung kann aus dem Vorkommen einer Reihe von Abstufungen zwischen den kleistogamen und vollkommenen Blüten, in manchen Fällen an einer

1) Über Wachstumsperioden und Bildungsreize, Flora 1893, Heft 2.

2) The journal of the Linnean society, botany vol. XIII (1873), p. 147.

3) Also als einfache Hemmungsbildungen.

4) Besonders wäre hier auch anzuführen Darwin's interessante Beobachtung, dass bei einer gefüllt blühenden *Viola*-Form „kleistogame“, aber durch Füllung ganz sterile Blüten auftreten (a. a. O. p. 275). Darwin bezeichnet das als Beispiel einer korrelativen Entwicklung, gemäß der sehr allgemein gehaltenen Bedeutung, in welcher er die Beziehung Korrelation anwendet. Jetzt bezeichnet man in der Botanik unter Korrelation meist nur die Abhängigkeit der Ausbildung eines Organes von der eines anderen. Eine solche Korrelation findet hier natürlich nicht statt, die gefüllten kleistogamen Blüten sind offenbar einfache Hemmungsbildungen.

und derselben Pflanze gezogen werden. Dass aber die ersteren ihren Ursprung gänzlich einer gehemmten Entwicklung verdanken, ist durchaus nicht der Fall; denn verschiedene Teile sind speziell so modifiziert worden, dass sie zur Selbstbefruchtung der Blüte helfen und als ein Schutz des Pollens: so z. B. das hakenförmige Pistill bei *Viola* und in einigen anderen Gattungen, bei denen die Narbe dicht an die fruchtbaren Antheren gebracht wird — die rudimentäre Korolle von *Specularia*, welche in eine vollkommen geschlossene Trommel modifiziert ist, und die Scheide von *Monochoria*, welche zu einem geschlossenen Sacke umgebildet ist — die exzessiv dünnen Häute der Pollenkörner, — die nicht sämtlich gleichmäßig fehlgeschlagenen Antheren und andere derartige Fälle. Überdies hat Mr. Bennet gezeigt, dass die Knospen der kleistogamen und die der vollständigen Blüten von *Impatiens* auf einer sehr frühen Wachstumsperiode verschieden sind.⁴

Es wird daher zweierlei zu prüfen sein: einmal ob zwischen der Gestaltung kleistogamer und chasmogamer Blüten wirklich Unterschiede vorhanden sind, welche sich nicht auf eine Hemmungsbildung in dem angegebenen Sinne zurückführen lassen und sodann, welches die Ursachen dieser Hemmung sind, deren „primäres“ Dasein ja auch von Darwin nicht bezweifelt wird. Gibt man zu — was unten im einzelnen nachzuweisen versucht werden wird —, dass die kleistogamen Blüten lediglich Hemmungsbildungen (im oben angegebenen Sinne) darstellen, so liegt auch kein Grund mehr vor, von den echten kleistogamen Blüten die „pseudokleistogamen“¹⁾ zu unterscheiden. Es wurden darunter solche Blüten verstanden, die mit den chasmogamen in allem übereinstimmen, nur sich nicht öffnen. Hier setzt die Hemmung der Entwicklung eben im letzten Stadium, dem der Entfaltung der Blumenkronen vorausgehenden, ein, bei anderen schon im Verlauf der Entwicklung. Aber es finden sich alle Abstufungen, auch kommen bei einer und derselben Pflanze „echt“ kleistogame und „pseudokleistogame“ Blüten vor (z. B. *Impatiens noli tangere*), deshalb scheint mir eine terminologische Unterscheidung nicht erforderlich; will man sie aber machen, so wäre es meiner Ansicht nach zweckmäßiger, von einer Entfaltungs- und einer Entwicklungshemmung bei kleistogamen Blüten zu sprechen oder auch von einer habituellen Kleistogamie, wie sie sich bei Pflanzen findet, die regelmäßig und scheinbar unabhängig von äußeren Bedingungen, kleistogame Blüten bilden, und von induzierter Kleistogamie, welche auf verschiedenen Ent-

1) Die sachliche Unterscheidung rührt, wie aus einem späteren Abschnitt hervorgehen wird, von Herm. Müller, die Namensgebung von Hansgirg her.

wicklungsphasen hervorgerufen werden kann. Auch diese beiden Gruppen sind aber nicht wesentlich, sondern nur der äußeren Erscheinung nach voneinander verschieden. Wenn Hansgirg ferner bei seinen pseudokleistogamen Blüten „photokleistogame“ (infolge von Lichtmangel), „hydrokleistogame“ (infolge von Untergetauchtbleiben im Wasser) und thermokleistogame (infolge ungenügender Temperatur) unterschieden hat, so scheinen mir auch diese Bezeichnungen aus verschiedenen Gründen nicht empfehlenswert. Einmal kann, wie auch unten gezeigt werden soll, bei ein und derselben Pflanze Kleistogamie durch verschiedene äußere Faktoren hervorgerufen werden, sodann ist es z. B. bei den „hydrokleistogamen“ Blüten doch wohl nicht das Wasser als solches, welches die Öffnung der Blüten verhindert, sondern offenbar entweder abgeschwächtes Licht, Sauerstoffmangel oder gehemmte Transpiration.

Im folgenden sollen wesentlich nur die kleistogamen Blüten besprochen werden, bei welchen es sich um eine Entwicklungshemmung handelt. Denn die, bei denen nur Entfaltungshemmung stattfindet, zeigen naturgemäß den chasmogamen Blüten gegenüber so geringe Gestaltungsverschiedenheiten, dass sie hier, wo es sich zunächst um eine morphologische Frage handelt, keiner besonderen Erörterung bedürfen.

I.

Vor der Frage nach den Gestaltungsverhältnissen ist indes zunächst die nach der zeitlichen Verteilung der kleistogamen und der chasmogamen Blüten zu besprechen; es sollen dabei nur einzelne Beispiele herausgegriffen werden, welche für die allgemeinen, oben berührten Fragen das Tatsachenmaterial abgeben; Vollständigkeit ist nicht beabsichtigt.

Man könnte bei einer oberflächlichen Betrachtung zunächst geneigt sein, für das Auftreten der kleistogamen Blüten drei Fälle zu unterscheiden: solche, die vor den chasmogamen, solche, die nach ihnen und solche, die gleichzeitig mit ihnen an einer Pflanze sich vorfinden, als vierte Gruppe war man eine Zeitlang geneigt, solche Pflanzen zu betrachten, die ausschließlich kleistogam blühende Stücke besitzen. Indes lässt sich eine solche Einteilung nicht durchführen. Rein aus Zweckmäßigkeitsgründen seien zunächst einige Pflanzen angeführt, bei denen kleistogame Blüten den chasmogamen normal vorangehen oder doch vorangehen können. Dahin gehören z. B. *Lamium amplexicaule*, *Specularia perfoliata*, *Cardamine chenopodifolia*, *Impatiens noli tangere*. Als Pflanzen, bei denen die kleistogamen Blüten auf die chasmogamen folgen, werden gewöhnlich eine Anzahl *Viola*-Arten betrachtet.

1. Bei *Lamium amplexicaule* fand ich in Übereinstimmung mit den Angaben in der Literatur, dass sich an jungen Pflanzen zuerst

nur kleistogame Blüten entwickeln, auch dann, wenn die Pflanzen hell beleuchtet und die Temperaturbedingungen günstige sind. Es kann dies nicht verwundern, da Ascherson (nach einem Zitat bei Graebner¹⁾), auch in Ägypten bei hoher Temperatur und starker Beleuchtung dasselbe fand; bei der Keimpflanze kann also das Auftreten kleistogamer Blüten nicht wohl direkt von äußeren Bedingungen abhängen, wie seit alter Zeit angenommen wurde. Versuche darüber liegen allerdings nicht vor, an älteren Pflanzen fand Vöchting, „dass verminderte Beleuchtung auf die Bildung kleistogamer Blüten hinwirkt,“ indes ist mir nicht zweifelhaft, dass durch andere Faktoren dasselbe erzielt werden kann.

Specularia perfoliata und *Cardamine chenopodifolia* sollen unten besprochen werden, hier mag zunächst auf *Impatiens* etwas näher eingegangen werden.

2. *Impatiens*.

a) *Impatiens noli tangere*.

Man sollte denken, dass bei einer so verbreiteten Pflanze das zeitliche Auftreten kleistogamer Blüten genau bekannt sei. Dem ist aber nicht so. In seinem „Handbuch der Blütenbiologie“²⁾ gibt Knuth an, dass diese Pflanze nach H. v. Mohl „hin und wieder“ kleistogame Blüten habe, was, wie wir sehen werden, eine recht oberflächliche Wiedergabe von Mohl's Darstellung ist. Ein anderer Blütenbiologe, Kirchner, sagt³⁾ „Außer diesen chasmogamen Blüten sind auch kleistogame Blüten vorhanden, welche zu derselben Zeit und an denselben Zweigen erscheinen wie die offenen“. Mohl dagegen findet, dass die kleistogamen Blüten früher sich bilden als die chasmogamen. Er schließt dies daraus, dass die ersteren in Tübingen in der Mitte Juni in Menge vorhanden waren und Frucht angesetzt hatten zu einer Zeit, wo noch keine chasmogamen Blüten zu finden waren. Umgekehrt fand er im September im Schwarzwald zwar eine Menge chasmogamer, aber keine einzige kleistogame Blüte. Der Mohl'sche Schluss lässt sich aber aus diesen an verschiedenen Pflanzen und an verschiedenen Standorten gemachten Beobachtungen nicht mit Sicherheit ziehen. Denn es ist ja auch möglich (und kommt, wie wir sehen werden, wirklich vor), dass es Exemplare mit nur kleistogamen, solche mit kleistogamen und chasmogamen und solche mit nur chasmogamen Blüten gibt.

Tatsächlich verhielten sich die von mir (in der Umgegend Münchens) beobachteten Pflanzen nicht alle gleich. Eine große

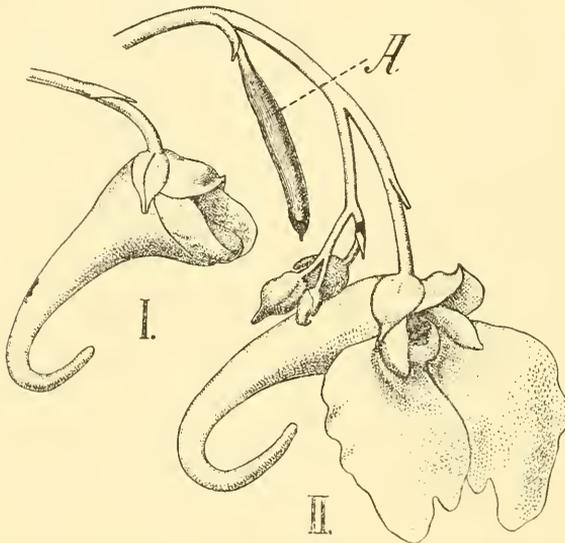
1) Verhandl. des botan. Vereins f. d. Provinz Brandenburg, 35. Jahrg. (Berlin 1894), p. 148.

2) Leipzig, 1898—1899. Dieses Werk ist die neueste Zusammenfassung der umfangreichen blütenbiologischen Literatur.

3) Flora von Stuttgart, 1888, p. 347.

Anzahl brachte Mohl's Annahme entsprechend zunächst kleistogame, dann chasmogame Blüten hervor; dies war an hunderten von Exemplaren im „englischen Garten“ und auch bei meinen Topfkulturen zu beobachten. Als Ausgangspunkt wählte ich dabei die Hauptachse der Pflanze. Diese brachte zunächst seitliche Infloreszenzen mit nur kleistogamen Blüten hervor. Dann solche, an denen kleistogame und chasmogame Blüten vorhanden waren (Fig. 1, II). Derartige Infloreszenzen haben wohl auch Kirchner's oben wieder-gegebene Angabe veranlasst. Dabei war die Verteilung der beiden Blütenformen in der Infloreszenz stets eine ganz gesetzmäßige.

Fig. 1.



Impatiens noli tangere, doppelt vergr.

I Mittelbildung zwischen kleistogamen und chasmogamen Blüten.

II Teilinfloreszenz, welche nach einer kleistogam erzeugten Frucht (A) nur chasmogame Blüten hervorbringt.

Die untersten 1—2 Blüten dieser Teilinfloreszenzen waren kleistogam, die oberen chasmogam. Eine Pflanze z. B. brachte 5 solcher Mischinfloreszenzen hervor, um sodann zur Bildung rein chasmogamer Blütenstände überzugehen.

Außer diesen kleistogam beginnenden Pflanzen waren aber, wenngleich in geringerer Anzahl, auch solche vorhanden, welche am Hauptspross vor dem Auftreten der chasmogamen Blüten keine kleistogamen hervorbrachten und auch an den Seitensprossen keine kleistogam erzeugten jungen Früchte besaßen — ob solche später auftraten, ließ sich nicht feststellen, da die Pflanzen nicht im botanischen Garten, sondern im Freien

wachsen, wo eine öftere Besichtigung aus äußeren Gründen nicht möglich war. Derartige Pflanzen machten den Eindruck von besonders kräftigen, gut ernährten Exemplaren. Es zeigte sich also, dass der Hauptpross sofort zur Bildung chasmogamer Blüten übergehen kann, und es liegt kein Grund vor, anzunehmen, dass dies nicht auch bei den Seitensprossen der Fall sein könne, wenngleich diese aus den später anzuführenden Gründen mehr zur Bildung kleistogamer Blüten geneigt sein werden.

Stets aber wird man die Entwicklungsstufe der Pflanze im Auge behalten müssen. Denn nicht alle Stöcke, welche zuerst kleistogame Blüten hervorbringen, erreichen gleichzeitig (auch unter scheinbar denselben äußeren Verhältnissen) die Stufe, auf der die chasmogamen Blüten auftreten, und allgemeine Angaben wie die von Kerner¹⁾, dass Stöcke mit vorwaltend kleistogamen und solche mit vorwaltend chasmogamen Blüten sich finden, sind deshalb bedeutungslos, weil Kerner trotz Mohl's Angaben auf die zeitliche Entwicklungsfolge der Blüten nicht geachtet hat. Er führt nur bei *Cardamine chenopodifolia* an, dass die kleistogamen Blüten früher auftreten als die chasmogamen. Von den übrigen Pflanzen meint er, dass in der Mehrzahl der Fälle kleistogame Blüten erst entwickelt werden, wenn die chasmogamen verschwunden seien.

Auf dem Sande und den Schutthalden an Ufern der Gebirgsbäche in den tirolischen Hochtälern findet sich nach Kerner *Impatiens noli tangere* nur in der kleistogamen Form, ohne dass es sich dabei etwa um eine fixierte Form handeln würde. Auch ich fand solche nur kleistogam blühenden Stöcke und man kann sie überall, wie unten gezeigt werden soll, unter bestimmten Bedingungen erziehen.

Von anderen *Impatiens*-Arten, welche kleistogame Blüten hervorbringen, ist

b) *Impatiens fulva* durch Bennett eingehender untersucht worden. Er fand kleistogame und chasmogame Blüten nie am selben Zweig zusammen, gelegentlich an verschiedenen Zweigen ein und derselben Pflanze, aber öfter an getrennten Pflanzen, die kleistogam blühenden waren aber viel zahlreicher. Entgegen Asa Gray's Angabe, dass die kleistogamen Blüten hier zuerst auftreten (was ja mit dem Verhalten der Mehrzahl der beobachteten Exemplare von *Impatiens noli tangere* übereinstimmen würde), meint Bennet „that the two kind of flowers are absolutely synchronous“. Das gilt ja auch für *Impatiens noli tangere*, wenn man verschiedene Individuen betrachtet, bei einem und demselben Exemplare aber wird es sich wohl auch hier vielfach so verhalten, dass die kleistogamen Blüten zuerst auftreten und darauf dann (unter

1) Pflanzenleben II, p. 387 (2. Aufl.).

günstigen Bedingungen) die chasmogamen folgen, zu deren Bildung aber manche Exemplare überhaupt nicht gelangen.

c) Bei *Impatiens parviflora* fand Bennett keine kleistogamen Blüten. Auch ich suchte sie im Frühjahr vergebens. Die Pflanze ist, wie an anderen Orten, in und bei München vielfach verwildert und wächst im „englischen Garten“ z. B. vielfach mit *Impatiens noli tangere* zusammen im Gebüsch. Aber die ersten Blüten zahlreicher Exemplare waren an denselben Standorten, an denen die daneben stehenden Pflanzen von *Impatiens noli tangere* kleistogame Blüten bildeten, alle chasmogam. Als aber später im Sommer große Hitze und Trockenheit auftrat, bildeten die Pflanzen, welche nicht an besonders feuchten, geschützten Standorten wuchsen, auch kleistogame Blüten. Die Blütenhülle blieb, oft auf ziemlich spätem Stadium, wo schon ein großer Sporn gebildet war, statt sich zu öffnen, geschlossen und vertrocknete. Die Fruchtbildung blieb aber trotzdem nicht aus, vielmehr wurde von der sich entwickelnden Frucht die Blütenhülle entweder wie bei *Impatiens noli tangere* emporgehoben (Fig. 5, III) oder durchbrochen. Es fanden sich auch Blüten, bei welchen die Blumenkrone weniger entwickelt und kleiner war als bei der abgebildeten, doch war bei allen kleistogamen Blüten wenigstens der Kelchblattsporn angedeutet. Auch Blüten mit kleinerer Blumenkrone als die normale, welche halbgeöffnet blieben, fanden sich. Auch bei *Impatiens noli tangere* wurde in demselben Sommer — der eine große Anzahl von Exemplaren durch Vertrocknen tötete — derselbe Vorgang beobachtet und wir werden später sehen, dass er sich auch künstlich herbeiführen lässt, dort wird auch eine einschlägige Beobachtung Graebner's anzuführen sein. Es ist übrigens ein Irrtum, wenn dieser Autor die von Vöchting durch schwache Beleuchtung erzielten kleinen Blüten von *Impatiens parviflora* als kleistogame betrachtet. Denn in Vöchting's Darstellung¹⁾ ist lediglich von kleinen, aber sonst normalen Blüten die Rede, nicht von kleistogamen.

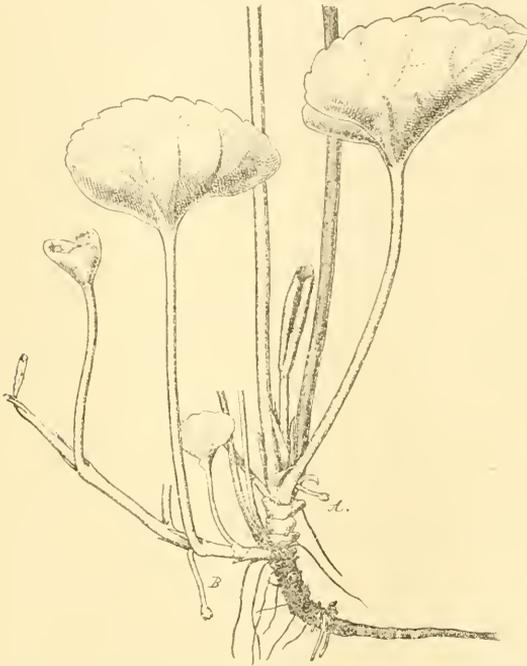
3. *Viola*.

Von den einheimischen *Viola*-Arten, welche der Sektion „*Nominimum*“ angehören, nimmt man gewöhnlich an, dass die chasmogamen Blüten den kleistogamen zeitlich vorangehen. Tatsächlich ist ja leicht zu beobachten, dass die ersteren sich früher entfalten, dass also im März und April nur chasmogame, später kleistogame Blüten vorhanden sind. Diese treten schon zeitig im Frühjahr auf, schon Anfang Mai finden sie sich bei allen einheimischen Arten, und die Zahl der während des Sommers gebildeten kleistogamen Blüten ist viel größer als man zunächst denken sollte. Wenn

1) Jahrb. für wissensch. Botanik XXV, p. 179.

Kirchner¹⁾ die Angabe D. Müller's vom Jahre 1859 wiederholt, wonach bei *Viola odorata* „außer den großhülligen, offenen Blüten, wenn Insektenbesuch ausgeblieben ist, im August an den Ausläufern kleistogamische Blüten zur Entwicklung kommen“, so ist hier, was Zeit und Ort des Auftretens der kleistogamen Blüten anbelangt, übersehen, dass sie nicht nur an den Ausläufern, sondern auch an den Hauptsprossen und zwar schon vom Mai an sich finden²⁾. Hier scheint also das Verhalten ein anderes zu sein als

Fig. 2.



Viola odorata, Habitusbild einer Pflanze (gezeichnet Mitte Mai), welche sowohl an der Hauptachse als an dem Ausläufer je eine kleistogame Blüte (mit *A* und *B* bezeichnet) trägt. Nat. Gr.

bei *Impatiens noli tangere* (bei der Mehrzahl der Exemplare). In Wirklichkeit aber stimmen beide Fälle, wenn man die Zeit der An-

1) Flora von Stuttgart, p. 318. Vöchting (Über den Einfluss des Lichtes etc. Jahrb. f. wiss. Botanik XXV, p. 175) hat schon auf das Irrige dieser Angabe hingewiesen, er fand bei *V. odorata* kleistogame Blüten im April, vereinzelt sogar schon im März. Selbstverständlich hängt der Zeitpunkt des Auftretens von äußeren Faktoren ab.

2) Richtig gibt z. B. Royer (flora de la côte d'or 1881, p. 109) den Sachverhalt an, „Les *Viola* . . . ont, du milieu du printemps à la fin de l'été, de très petites fleurs dites apétales.“

legung der Blüten in Betracht zieht, überein. Wie bei anderen Frühlingspflanzen werden auch bei den Veilchen die Blüten, welche sich im Frühjahr entfalten, im vorhergehenden Jahre angelegt¹⁾. Sie gehören also mit den kleistogamen Blüten in der Weise zusammen, dass innerhalb einer Vegetationsperiode die Anlegung der kleistogamen Blüten der der chasmogamen vorangeht. Das ist ein für die Beurteilung der Faktoren, welche auf das Auftreten der kleistogamen Blüten bedingend einwirken, wichtiger Punkt. Er wird auch durch die Keimungsgeschichte bestätigt. Denn wie Royer (a. a. O. p. 109) angibt — eigene Beobachtungen liegen mir darüber nicht vor —, bringen die Keimpflanzen von *Viola alba* und *odorata* (und die anderen Arten werden sich wohl ebenso verhalten) am Ende des Sommers kleistogame Blüten hervor, ohne dass vorher chasmogame aufgetreten wären. Wenn aber Royer daran die Bemerkung schließt „Ainsi à la première floraison de la jeune plante, les fleurs apétales précèdent les fleurs corollées, tandis que le contraire aura lieu pour les floraisons suivantes, où en effet les petites ne naîtront qu'après les grandes“, so beruht der zweite Teil dieses Satzes, wie oben dargelegt wurde, auf einer Verwechslung von Anlage und Entfaltung, tatsächlich geht die Anlegung der kleistogamen Blüten innerhalb einer Vegetationsperiode auch im späteren Leben der Pflanze der der chasmogamen gewöhnlich voraus. Besonders zu besprechen ist eine Art, welche

1) Der Zeitpunkt schwankt natürlich nach klimatischen und Standortsverhältnissen, es mögen auch die einzelnen Arten sich etwas verschieden verhalten. In dem sehr warmen trockenen Sommer 1904 fand ich bei *Viola odorata* schon Mitte Juli keine kleistogamen Blüten mehr (während *Viola hirta* zu dieser Zeit sie noch hatte). Anlagen chasmogamer Blüten wurden am 1. August bei *Viola odorata* gefunden (sie waren daran kenntlich, dass die Antheren 4 Pollensäcke angelegt hatten). In feuchten, kühlen Sommern wird die Zeit, in der kleistogame Blüten angelegt werden, eine längere sein. Die Angabe, dass in Toskana *Viola odorata* mit nur chasmogamen Blüten sich finde, bedarf näherer Prüfung. Sollte sie richtig sein, so fragt sich, ob eine klimatische Einwirkung (Wärme, Trockenheit, starke Besonnung) die Bildung kleistogamer Blüten verhindert, oder etwa eine besondere Rasse vorliegt.

Die in den Gärten als „*semperflorens*“ bezeichnete Veilchenrasse trägt diesen Namen eigentlich mit Unrecht. Sie bildet im Sommer kleistogame Blüten, im Herbst chasmogame. In Algier bildet die *Viola odorata*, wie mir Herr Prof. Trabut freundlichst mitteilte, sowohl im Freien (sie wächst dort in den Bergen häufig) als in den Gärten auch kleistogame Blüten, ein Umstand, welcher mir die oben erwähnte Angabe betreffs des Verhaltens in Toskana einigermaßen zweifelhaft erscheinen lässt.

Bei *Viola biflora* fand ich an Exemplaren, welche einem Standort von ca. 1600 m Meereshöhe entstammten, am 20. August ganz junge, für das nächste Jahr bestimmte Blütenanlagen, sowohl an den Spitzen der unterirdischen Ausläufer dieser Pflanze, als an den Seitenknospen des Rhizoms. Es darf also wohl angenommen werden, dass auch bei dieser Art die chasmogamen Blüten im Herbst des ihrer Entfaltung vorhergehenden Jahres angelegt werden.

nicht der Sektion *Nominium* angehört, die gelbbühende, arktisch-alpine *Viola biflora*.

H. Müller¹⁾ hat mit dieser Art folgende Erfahrung gemacht: „Im Sommer 1859 nahm ich vom Ramsbecker Wasserfall lebende Stöcke dieser Pflanze mit und setzte dieselben, um sie sich zur Blüte entwickeln zu lassen, auf einen Teller mit Wasser in meinem Garten in den Schatten eines Strauchs; die Pflanzen, welche ich täglich nachsah, entwickelten sich kräftig weiter, und obgleich keine Blüte sich öffnete, erhielt ich lauter Fruchtkapseln mit guten Samenkörnern.“ Wenn aus dieser Beobachtung später geschlossen wurde, dass *Viola biflora* im „Schatten“ kleistogame Blüten bilde, so ist dies offenbar unzulässig. Es sind außer den Beleuchtungsverhältnissen auch andere Faktoren geändert. Es sind zwei Fälle möglich, 1. das Auftreten von kleistogamen Blüten ist abhängig von äußeren Faktoren, in diesem Falle braucht aber in dem Müller'schen Kulturversuch keineswegs die Lichtveränderung ausschlaggebend gewesen zu sein, eine auf einem Teller mit Wasser befindliche Pflanze ist unter abnormen Ernährungsbedingungen, auch die Temperaturverhältnisse können andere gewesen sein als am ursprünglichen Standort, oder aber 2. die kleistogamen Blüten treten hier wie bei den *Viola*-Arten aus der Sektion *Nominium* ohne direkte Beziehung zu äußeren Faktoren auf, die Bildung der chasmogamen Blüten aber kann eventuell unterdrückt werden. Im letzteren Falle also verhielt sich *Viola biflora* wie die anderen oben erwähnten Veilchenarten, die regelmäßig nach den chasmogamen Blüten kleistogame produzieren, im ersteren entstehen die kleistogamen Blüten normal nicht, sondern treten nur unter besonderen Bedingungen auf. Da in der Literatur *Viola biflora* als eine Pflanze betrachtet wird, bei der die zuletzt genannte Möglichkeit zutrifft, so kultivierte ich sie unter verschiedenen Bedingungen, bei hoher Temperatur und sehr feuchter Luft im Viktoriahause, im Freien, in der Sonne und im Schatten. Da ich indes stets früher oder später kleistogame Blüten (nach den chasmogamen) erhielt — bei den im Viktoriahaus kultivierten traten sie früher auf als bei den im Freien gezogenen —, so musste sich die Annahme aufdrängen, dass die kleistogamen Blüten auch hier in den normalen Entwicklungsgang der Pflanze gehören. Dies ist, wie die Beobachtung von Pflanzen an verschiedenen Standorten, in Tirol und den bayrischen Bergen, zeigte, tatsächlich der Fall; man kann nicht etwa ungünstige äußere Bedingungen dafür verantwortlich machen, denn der heurige Sommer war, wo, wie dies an den Standorten der *Viola biflora* der Fall war, genügende Feuchtigkeit zur Verfügung stand, ein in jeder Beziehung der Vegetation sehr günstiger. Entsprechend der Tatsache, dass

1) Die Befruchtung der Blumen durch Insekten, Leipzig 1878, p. 146.

die chasmogamen Blüten dieser alpin-nordischen Form später auftreten als die der blaublühenden *Viola*-Arten, fanden sich auch die kleistogamen Blüten später ein. Nach Boisduval, welcher die kleistogamen Blüten von *Viola biflora*, wie es scheint, zuerst beobachtet hat¹⁾, soll diese Art, ebenso wie *Viola Ruppilii* bei Paris nur kleistogame Blüten bringen. Dies dürfte kaum allgemein zutreffen, sondern von Standortverhältnissen abhängen. Meine Topfpflanzen wenigstens brachten reichlich chasmogame Blüten hervor und auch in Westfalen z. B., also einem nicht-alpinen Standort, blüht, wie H. Müller's Angabe zeigt, *Viola biflora* reichlich chasmogam. Die Angabe in den „Nat. Pflanzenfamilien“²⁾, dass *Viola biflora* an ihren „hochnordischen Standorten“ kleistogame Blüten hervorbringe, bedarf nach dem Obigen der Berichtigung.

Die kleistogam erzeugten Früchte sind hier, wie bei anderen *Viola*-Arten an dem fast völligen Fehlen des Griffels leicht kenntlich. An den später im Jahr auftretenden kleistogamen Blüten bleibt häufig auch der Blütenstiel sehr kurz.

Dass bei einer so weit verbreiteten Pflanze wie *Viola biflora* das regelmäßige Auftreten kleistogamer Blüten nach den chasmogamen selbst von einem auf dem Gebiete der Blütenbiologie so kenntnisreichen Forscher wie H. Müller übersehen werden konnte, ist wohl auf verschiedene Gründe zurückzuführen.

1. Gehört *Viola biflora* einer anderen Sektion der Gattung *Viola* an, als die Arten, bei denen man das regelmäßige Auftreten kleistogamer Blüten schon lange kannte, es lag also nicht gerade nahe, eine Übereinstimmung in dem Verhalten mit diesen Arten anzunehmen.

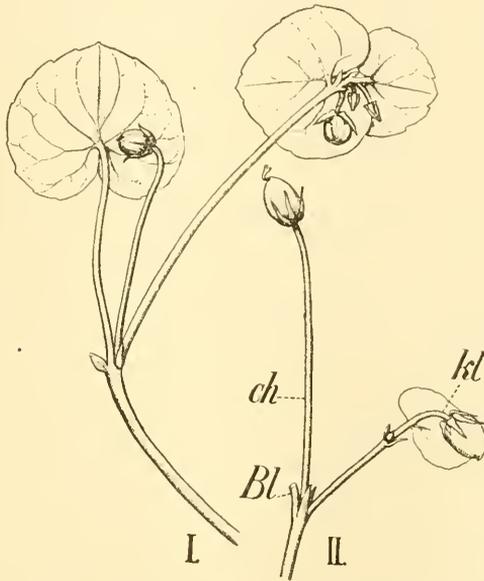
2. An den alpinen Standorten findet man *Viola biflora* während des Sommers fast stets mit chasmogamen Blüten. Je nach der Exposition treten nämlich die Blüten zu sehr ungleicher Zeit auf. An warmen, schon lange schneefrei gewordenen Stellen sind die kleistogamen Blüten schon aufgetreten zu einer Zeit, wo an anderen, unter Umständen wenige Schritte davon entfernten Standorten noch reichlich chasmogame Blüten sich finden; es sind dies solche Standorte, wo der Schnee länger liegen und der Boden länger kalt blieb. Ich halte es übrigens für durchaus möglich, dass an alpinen Standorten mit sehr kurzer Vegetationszeit die Bildung kleistogamer Blüten ganz unterbleibt.

1) Bulletin de la société botanique de France VII, p. 469. Lindman (Blühen und Bestäubungseinrichtungen im skandin. Hochland, Bot. Centralbl. XXX, 1887, p. 159), gibt an: „*Viola biflora* erzeugt bisweilen kleinere Blüten, in welchen einige Blumenblätter rudimentär sind (dies sind dann die oberen, ich beobachtete auch Blüten, die nur kleine, blasse Blumenblätter hatten, G.). Diese Blumen stehen ... mehr oder weniger im Übergange zur Kleistogamie, die auch völlig ausgebildet bei dieser Art vorkommt.“ Ob regelmäßig ist damit nicht gesagt.

2) III 6, p. 325.

3. Für die teleologische Betrachtung, welche, wie wir sehen werden, bei der Frage nach dem Zustandekommen der kleistogamen Blüten eine so große Rolle gespielt hat, ist *Viola biflora* eine etwas unbequeme Pflanze. Die chasmogamen Blüten setzen nämlich — wenigstens in den von mir besuchten Standorten — sehr reichlich Früchte an. So zeigt z. B. Fig. 3, II ein Sprossstück, an welchem unmittelbar nach einer chasmogam erzeugten Frucht eine kleistogam entstandene aufgetreten ist. Es ist also eigentlich keine Zweckursache für das Auftreten von kleistogamen Blüten gegeben.

Fig. 3.



Viola biflora. I Sprossstück einer Pflanze, welche warm und hell kultiviert kleistogame Blüten und Früchte hervorgebracht hatte. II Sprossstück einer Pflanze (aus dem Bergental an der Dreitorspitze), aus der Achsel eines (abgeschnittenen) Blattes (*Bl*) ist eine chasmogam erzeugte Frucht (*ch*) aufgetreten, in der Achsel des nächstfolgenden Blattes eine kleistogam (*kl*) erzeugte.

man müsste denn annehmen, dass diese zur Sicherung des Samensatzes in regnerischen, für insektenblütige Pflanzen ungünstigen Vegetationsperioden dienen. Aber diese Zurechtlegung führt nicht viel weiter. Denn *Viola biflora* ist eine perennierende, durch Ausläufer sich verbreitende Pflanze, für welche es von keiner großen Bedeutung sein kann, wenn auch gelegentlich einmal der Samensatz unterbliebe, und außerdem ist, wie ich mich überzeugt habe, bei den chasmogamen Blüten bei Ausbleiben von Insektenbestäu-

bung Samenansatz möglich¹⁾. Bei Besprechung der teleologischen „Erklärung“ der Kleistogamie wird auf diese Pflanze zurückzukommen sein, denn sie ist für die Frage nach dem Zustandekommen der Kleistogamie von großer Bedeutung, wenn auch in anderer Beziehung, als H. Müller das annahm.

Nachdem wir so bei einer Anzahl von Pflanzen das zeitliche Auftreten der kleistogamen Blüten kennen gelernt haben, sei zur Besprechung ihrer Gestaltungsverhältnisse übergegangen.

II²⁾.

Der Beginn sei mit einer Art gemacht, deren kleistogame Blüten eigentlich keine Entwicklungs-, sondern nur eine Entfaltungshemmung zeigen, die aber gleichwohl für die Frage, ob in den kleistogamen Blüten besondere Anpassungen vorliegen, von Interesse sind.

1. *Lamium amplexicaule*. Hier liegen die Verhältnisse sehr einfach, denn die kleistogamen Blüten (Fig. 4, II) unterscheiden sich an den chasmogamen (Fig. 4, I) wesentlich nur dadurch, dass die Blumenkrone von etwas geringerer Größe (vgl. die Knospe einer chasmogamen Blüte Fig. 4, II) und geschlossen bleibt. Als besondere Anpassung in den kleistogamen Blüten hat man nun die Lage der Antheren zu den Narben aufgefasst. Die Staubblätter sind nämlich in den kleistogamen Blüten so eingekrümmt, dass sie in unmittelbarer Nähe der Narben liegen. Der Pollen kann also leicht, wenn die Antheren sich öffnen, auf die Narbe fallen, oder wenn die Pollenschläuche innerhalb der Antheren austreiben, so können sie leicht die benachbarte Narbe erreichen. Vergleicht man aber die entsprechenden Entwicklungsstadien chasmogamer Blüten, so sieht man, dass hier dieselbe Lage von Antheren und Narben vorhanden ist. Sie ist durch die Raumverhältnisse innerhalb der Blütenknospe bedingt. Griffel und Filamente sind schon innerhalb der geschlossenen Blumenkrone so stark gewachsen, dass sie sich einkrümmen mussten. Wenn diese Blumenkrone sich öffnet, so strecken sich der Griffel und die Filamente der Staubblätter. Bei den kleistogamen Blüten unterbleibt diese Streckung, sie stellen also Hemmungsbildungen dar, die deshalb besonders einfach sind, weil die Hemmung auf verhältnismäßig später Stufe einsetzt und so das Stadium, welches vor der Bestäubung übersprungen wird, nur ein unbedeutendes Stück der Entwicklung darstellt. Nach Übergängen zwischen kleistogamen und chasmogamen Blüten habe ich hier nicht gesucht,

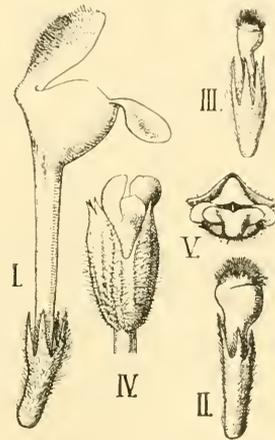
1) H. Müller hatte es dahingestellt sein lassen, ob bei *Viola biflora* Selbstbefruchtung eintreten könne.

2) Die angeführten Pflanzen, welche nur als Beispiele dienen sollen, sind ohne Rücksicht auf systematische Verwandtschaftsverhältnisse aneinander gereiht.

weil sie kaum besonderes Interesse geboten haben würden. Bei anderen Labiaten finden sie sich. *Salvia cleistogama* z. B. entwickelte im hiesigen Garten zu Anfang der Blütezeit Blüten, wie sie in Fig. 4, IV u. V abgebildet sind. Die blassviolett gefärbte Blumenkrone ragte nur wenig über den Kelch hervor, war aber, wenn auch nicht weit, so doch deutlich geöffnet. Die Bestäubung erfolgte schon innerhalb der geschlossenen Blütenknospe. Später blieben die Blumenkronen ganz geschlossen. Samenansatz trat sehr reichlich ein. Die Pflanze stand an einem warmen sonnigen Standort, es kann hier also nicht etwa verminderte Lichtintensität für das Auftreten der kleistogamen Blüten verantwortlich gemacht werden. Nach Ascherson¹⁾ entwickelte diese *Salvia* während 5jähriger Kultur niemals geöffnete Blüten; woher die Angabe von Knuth²⁾,

Fig. 4 (3fach vergr.).

I—III *Lamium amplexicaule*,
I chasmogame Blüte, II Knospen
einer solchen, III kleistogame
Blüte. IV u. V *Salvia cleisto-*
gama, Blüte von der Seite IV
und von vorne V.



„später entwickelten sich auch offene“, stammt, weiß ich nicht und vermag auch über die Beschaffenheit der Corollen dieser Blüten nichts anzugeben.

Tiefer greifende Verschiedenheiten zwischen kleistogamen und chasmogamen Blüten finden sich bei *Impatiens* und *Viola*, und auf diese Pflanzen sind auch die oben erwähnten Ansichten Darwin's und Bennett's hauptsächlich begründet.

2. *Impatiens*.

Bennett ist der Ansicht, dass zwischen den kleistogamen und den chasmogamen Blüten von *Impatiens fulva* von vornherein Verschiedenheiten vorhanden sind.

1) Botan. Zeitung 1871, p. 555.

2) Handbuch II, p. 237.

1. Die Knospe der chasmogamen Blüten zeigt die Spitze der zwei äußeren Kelchblätter hakenförmig gekrümmt, während eine „annähernd gleich große“ Knospe einer kleistogamen Blüte sie gerade zeigt.

2. Bei den kleistogamen Blüten ist das hintere Kelchblatt oder Nektarium im Gegensatz zu den chasmogamen Blüten nicht vorhanden, die inneren Organe bleiben hier sehr klein.

3. Während die Staubblätter in den chasmogamen Blüten unten zusammenhängen, oben frei sind (nur die Antheren verkleben miteinander), sind die Staubblätter in den kleistogamen Blüten alle frei, ihre Filamente sind zunächst gerade, dann sonderbar gekrümmt, Bennett meint „that the filaments of these inconspicuous flowers are elastic, the different positions in which they are found at different stages of the bud being due to their efforts to throw off the cap.“

Die ganze Argumentation von Bennett leidet nun darunter, dass er die Entwicklung der chasmogamen und kleistogamen Blüten nicht eingehend genug verglichen hat. Eine solche Vergleichung ergibt meiner Ansicht nach, dass die kleistogamen und chasmogamen Blüten auch bei *Impatiens* der Anlage nach übereinstimmen, und erstere Hemmungsbildungen der letzteren sind.

Zunächst ist hervorzuheben, dass die Größe, welche die kleistogamen Blüten bei *Impatiens* erreichen, eine variable ist und dass es überhaupt nicht sowohl auf die Größe als auf die Gestaltung ankommt. Eine Blütenknospe kann, wenn sie auf einem bestimmten Entwicklungsstadium angelangt ist, auf diesem verharren, aber sich dabei noch vergrößern, indem die angelegten Teile sich strecken. Vergleichen wir sie jetzt mit einer anderen Blütenknospe, bei der — zunächst mit sehr langsamer Vergrößerung — die Gestaltung weiter ging, die Streckung aber erst später erfolgt, so vergleichen wir zwei Blütenknospen von annähernd gleicher Größe aber verschiedenem Entwicklungszustand. In Wirklichkeit durchlaufen also die chasmogamen Blüten das Entwicklungsstadium, auf welchem die kleistogamen stehen bleiben, nur erfolgt bei letzteren hier schon die Streckung und innere Ausbildung, welche bei den chasmogamen erst später eintritt.

Bennett's Ausführungen gegenüber ist also im Vergleich mit den oben angeführten Punkten zu sagen:

1. Auch bei den chasmogamen Blüten sind die Spitzen der beiden äußeren Kelchblätter ursprünglich gerade, erst später biegen sie sich hakenförmig. Die kleistogamen bleiben auf dem ersten Stadium stehen.

2. Auch bei den chasmogamen Blüten wird der Sporn verhältnismäßig spät angelegt, wir werden unten zudem sehen, dass er auch bei kleistogamen Blüten oft zur Entwicklung kommt.

3. Die Staubblätter der chasmogamen Blüten werden, ebenso wie die der kleistogamen frei angelegt, erst später „verwachsen“ sie am Grunde. Die der kleistogamen Blüten reifen heran auf einem Stadium, auf welchem die Verwachsung noch nicht eingetreten war. Somit kann ich die von Darwin¹⁾ angenommene Ansicht Bennett's, „dass die kleistogamen und (die) vollkommenen Blüten auf einer sehr frühen Wachstumsperiode in der Struktur verschieden sind, so dass die Existenz der ersteren nicht bloß eine Folge einer Entwicklungshemmung sein könnte“, nicht teilen. Besonders deutlich wird die Richtigkeit meiner Auffassung erwiesen durch die Übergangsbildungen. Bennett fand solche bei *Impatiens fulva* nicht. Bei *Impatiens noli tangere* dagegen finden sie sich. Gehen wir aus von dem Verhalten der oben geschilderten Keimpflanzen, welche kleistogame Blüten hervorbringen, so sind diese

Fig. 5.



I und *II* *Impatiens noli tangere*. *I* Teilinfloreszenz einer jungen Keimpflanze mit ausschließlich kleistogamen Blüten, an denen keine Andeutung einer Spornbildung vorhanden ist. Die älteste Blüte hat eine Frucht angesetzt und die Blütenhülle in Gestalt einer Kapuze (*c*) abgehoben. *II* Kleistogam erzeugte Frucht, auf welcher die abgehobene Blütenhülle mit einem Spornrudiment versehen aufsitzt. *III* *Impatiens parviflora*. Kleistogam erzeugte Frucht, die Blütenhülle, die sich nicht geöffnet hatte, ist fast normal ausgebildet.

zunächst sehr klein, das hintere Kelchblatt zeigt keine Andeutung des bei den chasmogamen Blüten so auffallenden langen Spornes (Fig. 5, *I*). Die ganze Blütenhülle wird als braune Kappe vom Fruchtknoten abgehoben (Fig. 5, *I* bei *c*), eine Mitwirkung der Staubblätter bei diesem Vorgang, wie sie Bennett annimmt²⁾, halte ich für sehr unwahrscheinlich, die Filamente zeigen bei *Impatiens noli tangere* auch nicht die starke Krümmung, welche Bennett für *Impatiens fulva* beschreibt. Später fanden sich Blüten, welche deutlich einen Sporn besaßen (Fig. 5, *II*) — trotzdem waren auch sie kleistogam, und eine Übergangsform zu den chasmogamen Blüten,

1) A. a. O. p. 283. Die deutsche Übersetzung der Darwin'schen Werke ist leider recht mangelhaft stilisiert.

2) Dass bei anderen Pflanzen ein ähnlicher Vorgang eintritt, ist sicher. Bei *Eucalyptus*-Arten kann man z. B. leicht beobachten, wie die „Calyptra“ durch Streckung der Filamente der zahlreichen Staubblätter abgehoben wird.

welche etwa der von *Salvia cleistogama* geschilderten entspricht, wurde oben beschrieben und abgebildet (Fig. 1, I). Auch an den Staubblättern lässt sich dieselbe stufenweise Hemmung beobachten. Bei den einfachsten kleistogamen Blüten ist zunächst der Bau der Antheren bemerkenswert. Diese haben nämlich, abgesehen davon, dass sie viel kleiner sind als die der chasmogamen Blüten, zuweilen nur zwei Pollensäcke, während die der chasmogamen die normale Vierzahl aufweisen. Aber die 4 Pollensäcke sind hier von ungleicher Größe. Die 2 vorderen sind kürzer als die 2 hinteren.

Die ersteren sind es, welche bei den kleistogamen Blüten unterdrückt sind, man kann aber alle Übergänge finden, namentlich Antheren, bei welchen die vorderen Pollensäcke noch in sehr reduzierter Gestalt vorhanden sind. Wir können hier schon sehen, dass in den kleistogamen Blüten diejenigen Organe zur Verkümmernng neigen, welche in den chasmogamen Blüten weniger kräftig entwickelt sind als andere. Dieser Satz tritt auch bei *Viola* sowie bei *Cardamine chenopodifolia* deutlich hervor, es wird sich zeigen, dass auch dort die Reduktion bestimmter Blütenteile nicht teleologisch, sondern auf Grund der normalen Entwicklungsgeschichte zu beurteilen ist.

Dasselbe wie von den Antheren gilt von den Filamenten. Von der Verwachsung resp. Nichtverwachsung war oben schon die Rede. In den chasmogamen Blüten zeichnen sie sich aus durch einen „ligularen“ Auswuchs auf der Oberseite. In den kleistogamen Blüten findet man, bei Durchmusterung einer größeren Anzahl, Staubblätter mit geraden Filamenten ohne eine Spur des ligularen Auswuchses und solche, deren Filament gekrümmt ist, letztere zeigen vielfach auch den ligularen Auswuchs, wenngleich weniger stark entwickelt, wie bei den chasmogamen Blüten. Die Hemmung der Staubblattentwicklung in den kleistogamen Blüten tritt also auf verschiedener Entwicklungsstufe ein.

Die Frage, wie die Pollenschläuche aus den Antheren hervortreten und die Narben erreichen, habe ich nicht näher untersucht und verweise deshalb auf Mohl's diesbezügliche Angaben.

3. *Specularia perfoliata*.

Von dieser Pflanze sagt Darwin (a. a. O. p. 285), „Die kleistogamen Blüten von *Specularia perfoliata* sind in hohem Grade merkwürdig, da sie von einer aus einer rudimentären Corolle gebildeten Trommel verschlossen und ohne die Spur einer Öffnung sind. Die Staubfäden variieren von 3—5 in der Zahl, ebenso die Kelchblätter“. Wie oben angeführt, hat Darwin die merkwürdige Corolle von *Specularia* auch mit unter den Beweisen gegen die Auffassung, dass kleistogame Blüten nur Hemmungsbildungen seien, angeführt. In Wirklichkeit ist aber gerade hier die Corolle der kleistogamen Blüten als Hemmungsbildung besonders lehrreich.

Die Zipfel der Blumenkrone von *Specularia* bilden nämlich auch bei den chasmogamen Blüten dadurch in der Knospe einen Verschluss, dass sie durch eine „Zellennaht“¹⁾ miteinander verzahnt sind. Diese 5 Zipfel der Blumenkrone sind also miteinander vereinigt. Bei nicht eingehender Beobachtung hat es so den Anschein, als wenn die Blumenkrone vollständig geschlossen wäre. Später trennen sich die 5 Zipfel (die ursprünglich frei waren) wieder voneinander, bei den kleistogamen Blüten aber bleibt die Blumenkrone auf diesem Stadium stehen, erscheint also scheinbar vollständig geschlossen mit einer kegelförmigen Erhebung in der Mitte. Man kann also nicht sagen, dass die Blumenkrone „speziell so modifiziert wurde, dass sie zur Selbstbefruchtung der Blüten helfe und als ein Schutz des Pollens“ (Darwin a. a. O. p. 290), sie ist vielmehr zweifellos eine Hemmungsbildung, deren Gestaltung aus dem Verhalten der Knospen chasmogamer Blüten verständlich ist.

Merkwürdig sind die Änderungen in den Zahlenverhältnissen der Blüte, die auch ich beobachtete, doch war mein Material zu spärlich, um sie eingehender untersuchen zu können. Die chasmogamen Blüten haben 5 Kelchblätter, 5 Blumenblätter, 5 Staubblätter, 3 Fruchtblätter. Die kleistogamen Blüten zeigten meist 3 Kelchblätter und einzelne waren fast ganz trimer geworden, indem auch die Blumenkrone 3 Nähte zeigte. Darauf folgten 3 mit den Blumenblättern abwechselnde, also episepale Staubblätter und 2 Fruchtblätter, die 3 Kelchblätter sind jedenfalls die in der Blüte zuerst entstehenden. Nicht selten erscheint daneben ein viertes, kleiner bleibendes (auch 4 Staubblätter wurden beobachtet), selten traf ich 5 an. Man wird wohl geneigt sein, auch diese Verminderung der Zahlenverhältnisse als eine Reduktion zu betrachten, zumal, wie es scheint, dreizählige Blüten namentlich in der unteren Stengelregion (als erste Blüten) auftreten, wie auch z. B. bei *Impatiens* die Hemmung der Blütenbildung eine stärkere zu sein pflegt als später. Bei *Specularia* würde in den dreizähligen Blüten die Hemmung darin bestehen, dass die Bildung der Kelchblätter, nachdem die 3 ersten entstanden sind, aufhört und sofort die Bildung der Blumenkrone beginnt. Doch wäre, um Sicherheit zu erlangen, die Beobachtung eines größeren Materiales auch chasmogamer Blüten notwendig, jedenfalls ist die Erscheinung selbst eine sehr interessante, da sie vielleicht auf die Bedingungen des Zustandekommens von vierzähligen Blüten aus fünfzähligen, wie es bei *Veronica* u. a. bekannt ist, einiges Licht werfen könnte.

Die Antheren haben nur 2 Pollensäcke, während die chasmogamen Blüten die normale Vierzahl aufweisen. Da das Endothecium

1) Vgl. betr. dieser Bezeichnung Raciborski, Die Schutzvorrichtungen der Blütenknospen, Flora, 81. Bd. (Erg. Bd. z. Jahrg. 1895, p. 157).

dieser Pollensäcke auf der Außenseite stärker entwickelt ist als auf der Innenseite (wo es teilweise auf größere Strecken nicht zur Ausbildung gelangt), so ist anzunehmen, dass die äußeren Pollensäcke der Antheren die allein ausgebildeten sind.

Die Pollenkörner keimen innerhalb der Pollensäcke. Die Schläuche drangen in den wenigen daraufhin untersuchten Antheren an der Stelle hervor, wo die Ausbildung des Endotheciums unterblieben war. Sie entspricht der Öffnungsstelle der Pollensäcke chasmogamer Blüten. Die Einzelheiten des Verlaufs der Pollenschläuche konnten schon wegen des spärlichen Materials nicht näher untersucht werden. Ihre Kenntnis ist für die hier verfolgten Fragen auch nicht von Belang.

4. Besonders eingehend untersucht worden sind seit lange die kleistogamen Blüten von *Viola*.

Die ersten eingehenderen Beobachtungen wurden von Daniel Müller¹⁾ gemacht. Er fand bei *Viola elatior* in den kleistogamen Blüten nur 2 Staubblätter, die anderen „waren kaum angedeutet“. Aus jeder Anthere gingen nach oben Schläuche hervor, die in das Narbengrübchen eindrangten, die Narbe hatte sich den Pollenkörnern „so viel wie möglich genähert“, ebenso verhält sich *Viola lancifolia*. Bei *Viola silvatica* fand er 5 Filamente, die Antheren von zweien waren durch Pollenschläuche mit der auch hier herabgekrümmten Narbe verbunden. Für *Viola odorata* gibt er dagegen (irrigerweise) ein aufrechtes Pistill an, bei *Viola canina* fand er keine Kronenblätter (in Wirklichkeit sind sie vorhanden, aber sehr klein), bei *Viola mirabilis* fand er freien Pollen und normale Befruchtung. Auch hebt er hervor, dass er von einzelnen „kompletten“ (chasmogamen) Blumen von *Viola silvatica*, *elatior*, *lancifolia* und *odorata* keimfähigen Samen geerntet habe.

Mohl berichtigt die irrthümliche Anschauung D. Müller's über die Pollenbildung in den Antheren der kleistogamen Blüten, bespricht die Angaben Michalet's und schildert, wie bei *Viola elatior* aus den 2 hier allein mit Pollensäcken versehenen Staubblättern die Pollenschläuche aus den oberen Enden der Antheren in dicken Strängen zu der Narbe verlaufen. Bei *Viola canina* fand er, dass auch aus den hier immer vorhandenen, vom Stigma abgewendeten Antheren Pollenschläuche hervortreten, welche in geschlängeltem Verlauf über den oberen Rücken des Ovariums und den Rücken und die Seitenflächen des Griffels sich hinziehen.

Spätere Angaben haben denen von Müller und Mohl eigentlich nichts wesentliches hinzugefügt; Darwin hebt aber bei *Viola canina* hervor, dass er die Blütenblätter nicht vollständig fehl-

1) Über die Befruchtung der inkompletten Blüten einiger *Viola*-Arten. Bot. Zeitung 1857, p. 729 ff.

geschlagen (wie Müller angibt), sondern in Gestalt kleiner Schüppchen angetroffen habe. Auch ich fand bei allen untersuchten *Viola*-Arten die Blumenblätter in Gestalt kleiner Schuppen — deren Größe bei den verschiedenen Arten verschieden ist — vor. Dass die Blumenkrone in den kleistogamen Blüten eine einfache Hemmungsbildung darstellt, ist klar, sie bedarf also keiner weiteren Besprechung. Dass sie mehr gehemmt ist als das Androeceum steht mit der Tatsache in Zusammenhang, dass auch bei den chasmogamen Blüten die Entwicklung der Blumenkrone (nicht ihre Anlegung) hinter der der Staubblätter zunächst zurückbleibt. Mittelformen sind nicht gerade selten, ich fand solche z. B. bei *Viola odorata*, *biflora* u. a. Die Blumenkrone war bei ersterer deutlich violett gefärbt und ragte über den Kelch hervor, öffnete sich aber weniger als bei den chasmogamen Blüten oder gar nicht. Die Nektariananhängsel der 2 unteren Staubblätter waren kleiner als bei den chasmogamen Blüten, es erfolgte Selbstbefruchtung. Auch Leclerc du Sablon¹⁾ erwähnt solche Übergangsformen, ihre Bedeutung für die Deutung der kleistogamen Blüten wird später zu erörtern sein. Zwei Punkte sind von uns von größerem Interesse: die Reduktion des Androeceums und die Ausbildung des Griffels resp. der Narbe.

Die erstere ist dadurch eigentümlich, dass sie stufenweise auftritt und dass dabei die Dorsiventralität mehr oder minder scharf hervortritt. Letzteres ist der Fall z. B. bei *Viola mirabilis*, *odorata*, *biflora*²⁾. Diese haben kleistogame Blüten mit (gewöhnlich) 5 fertilen Staubblättern, welche aber — was meist übersehen worden zu sein scheint — je nur 2 Pollensäcke besitzen (Fig. 6, I). Übergangsformen zeigen, dass diese — im Gegensatz zu *Impatiens* — die vorderen Pollensäcke sind, man findet die hinteren nicht selten ganz oder teilweise noch ausgebildet.

Fig. 6, II zeigt einen Querschnitt des Androeceums von *Viola silvatica*. Hier haben die 3 oberen Staubblätter je 2, die 2 unteren noch 4 Pollensäcke, diese Staubblätter stehen ja auf der unteren, normal geförderten Seite der Blüte. Gewöhnlich aber geht die Reduktion noch weiter. Es sind in den meisten Blüten nur die 2 unteren Staubblätter noch mit (je 2) Pollensäcken versehen. Ein interessantes Übergangsglied zu diesen Blüten zeigt Fig. 6, III. Hier haben die als a_4 und a_5 bezeichneten Staubblätter keine Pollen-

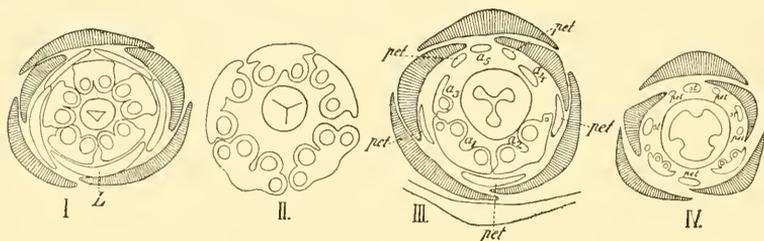
1) Recherches sur les fleurs cleistogames, Revue de botanique Vol. XII, p. 306.

2) Leclerc du Sablon, der nur *Viola odorata* untersucht hat, gibt an, Mohl habe beobachtet, dass nur die 2 anderen Staubblätter fertil seien. Mohl's Angabe bezieht sich aber auf *Viola elatior*. Ich kann auch nicht finden, dass Mohl für *Viola*-Blüten das vollständige Verschwinden der Corolle angegeben habe, eine solche (auf Übersetzen der kleinen Corollenreste zurückzuführende) Angabe findet sich bei D. Müller.

säcke mehr. a_3 noch einen¹⁾ und zwar (den auf der in der Blüte nach unten gekehrten Seite stehenden) a_1 und a_2 haben je 2 Pollensäcke und ein kleines Rudiment eines dritten, bei den meisten Blüten dieser Art, ebenso bei *Viola dactyloides* sind nur die 2 unteren Staubblätter mit je 2 Pollensäcken versehen.

Dass die Dorsiventralität in der Ausbildung der kleistogamen Blüten in verschiedenem Grade bei den verschiedenen Arten hervortritt, ist offenbar darin begründet, dass auch bei der Anlegung der chasmogamen Blüten dasselbe der Fall ist. So hat Payer²⁾ bei den beiden von ihm untersuchten Arten *Viola altaica* und *Viola odorata* gefunden, dass bei ersterer die Blumenblätter simultan, bei letzteren von vorn nach hinten, also sukzedan auftreten, ebenso

Fig. 6.



Querschnitte durch kleistogame Blüten von *Viola*.

I Viola odorata, *L* das sonst lippenförmig ausgebildete Blumenblatt. Der Kelch ist schraffiert, *II—IV Viola silvatica* (Blüten wie die in *II* abgebildeten kommen auch bei *Viola odorata* vor), *II* und *III* Übergangsbildungen zu *IV*, *pet* rudimentäre Blumenblätter, a_3 , a_2 , a_1 in *IV* und *st* in *V* Staminodien.

ist es bei den Staubblättern. Hier war also die Seite der Blüte, welche auch im fertigen Zustand durch das größte Blumenblatt und die reichste Ausstattung der Staubblätter — von denen jedes ein Nektariumanhängsel hat — sich auszeichnet, von Anfang an bevorzugt. Dass aber auch da, wo die Blumenblätter und Staubblätter simultan auftreten, die unteren gefördert sind, zeigt ja schon die Tatsache, dass auch hier nur diese ein nektarabsonderndes Anhängsel führen. Übergangsstufen wie die in Fig. 6, *II* abgebildete zeigen, dass die Staubblätter sozusagen von oben nach unten abschmelzen, d. h. ihre hinteren Pollensäcke verlieren, und noch mehr tritt bei Formen wie *Viola silvatica* hervor, dass die Unterseite der Blüte der Reduktion am längsten widersteht. Weshalb bei

1) Auch bei *Viola hirta* fand ich gelegentlich Antheren mit nur einem Pollensack.

2) Organogénie de la fleur.

der Reduktion der Antheren die Dorsiventralität der Blüte nicht überall gleich stark sich geltend macht, ist derzeit ebensowenig zu erkennen, als warum die Staubblätter bei der einen Art simultan, bei der anderen sukzedan auftreten. Dass sie aber bei manchen Formen ungemein deutlich hervortritt, geht, wie mir scheint, aus dem oben Mitgeteilten hervor.

Es ist nicht überflüssig, darauf hinzuweisen, denn die teleologische Betrachtungsweise hat angenommen, dass in solchen Fällen wie dem von *Viola silvatica* nur die Staubblätter übrig bleiben, welche wegen ihrer Lage zum Pistill für die Befruchtung in der günstigsten Lage sind. Wir aber führen (ohne die Vorteilhaftigkeit der Tatsache zu leugnen) das Übrigbleiben dieser Staubblätter auf die Gesamtsymmetrie der Blüte zurück, die sich auch darin ausspricht, dass in den kleistogamen Blüten das unterste Blumenblatt größer und breiter zu sein pflegt als die übrigen, obwohl es gar keine Funktion mehr hat (Fig. 6, III).

(Fortsetzung folgt.)

Studien über Kutikulargenese und -Struktur und ihre Beziehungen zur Physiologie der Matrix.

I.

Das Ephippium von *Daphnia pulex*.

Von Dr. Max Wolff.

Assistent am Zoologischen Institut zu Jena.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Jena.)

(Fortsetzung.)

Die einzelnen Kammern des Ephippiums (vgl. Fig. 1, 2, 4 u. 5), deren Wände siebartig oder auch ähnlich einer gefensterten Membran durchbrochen sind (vgl. besonders Fig. 5, bei der ich mein besonderes Augenmerk auf die genaue Wiedergabe der feineren Details gerichtet habe), öffnen sich nach der Matrix zu. Das heißt, einen gewissen Abschluss scheint bei oberflächlicher Betrachtung ihr Lumen wohl zu finden (vgl. Fig. 1). Sieht man aber genauer zu, so bemerkt man, dass die Kammerwand der Matrix, resp. der von ihr in dem abgebildeten Stadium eben abgeschiedenen, dünnen Chitinlamelle der jungen Schale nicht direkt aufliegt, dass sich vielmehr zwischen beide (vgl. Fig. 5) ein sehr feines Fadengerüst einschleibt, in dessen Balkenwerk sich die Kammerwand sehr schnell verliert. Dieses Gerüst muss enge Beziehungen zur Genese und vielleicht auch zur Ekdysis des Ephippiums besitzen und für die Kuppellamelle charakteristisch sein, denn es findet sich ausschließlich unterhalb des Kammerwerkes und, wo die Kammerung fehlt — also unter der Logenwand und dem Saume des Ephippiums —,

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1904

Band/Volume: [24](#)

Autor(en)/Author(s): Goebel Karl [Eberhard] Immanuel

Artikel/Article: [Die kleistogamen Blüten und die Anpassungstheorien.
673-697](#)