

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.

15. November 1904.

№ 23.

Inhalt: Goebel, Die kleistogamen Blüten und die Anpassungstheorien (Fortsetzung). — Sokolowsky, Die Variation der Schuppenbildung des Kopfes von *Scineus officinalis* Gray. — Wolff, Studien über Kutikulargenese und -Struktur und ihre Beziehungen zur Physiologie der Matrix (Schluss). — Zaeharias, Etude de la Faune pélagique du Lac de Bret.

Die kleistogamen Blüten und die Anpassungstheorien.

Von K. Goebel.

(Fortsetzung.)

Ehe wir auf einige sonstige Eigentümlichkeiten der Staubblätter eingehen, sei nur noch erwähnt, dass die Entwicklung von Pollenschläuchen innerhalb der Antheren auch bei chasmogamen Blüten vorkommt.

Wenn Leclerc behauptet (a. a. O. p. 315) „que les fleurs où le pollen germe dans l'anthere étaient en quelque sorte le dernier terme de la transformation progressive des fleurs ordinaires en fleurs cleistogames“, so ist das nicht zutreffend. Ich beobachtete die Keimung der Pollenkörner innerhalb der Antheren chasmogamer Blüten z. B. *Viola silvatica* und *Viola biflora*, besonders häufig bei den letzten chasmogamen Blüten der erstgenannten Art an geöffneten Antheren. Da Pollenschläuche — soweit bekannt — in diesen chasmogamen Blüten von *Viola silvatica* die Narben nicht erreichen, so ist der Vorgang selbst ein nutzloser, möglich, dass er durch die erhöhte Temperatur veranlasst wird. Bei *Viola biflora* zeigte sich z. B. Schlauchbildung an den Pollenkörnern chasmogamer Blüten, die in das Warmhaus gestellt worden waren. Ich möchte also die Fähigkeit der Pollenkörner, innerhalb der Antheren

ohne einen von der Narbe ausgehenden Reiz Schläuche zu treiben, nicht als den letzten Schritt der Umbildung, sondern als die erste Voraussetzung für die Möglichkeit der Bildung kleistogamer Blüten betrachten! Auch einer anderen Ansicht von Leclerc du Sablon kann ich nicht beistimmen. Er gibt an, dass das Endothecium in den „fleurs cleistogames les mieux différencées“ fehle, an seiner Stelle treffe man nur eine charakteristische Schicht von Parenchymzellen, der Pollen bleibt deshalb in den Antheren eingeschlossen.

Ein vollständiges Fehlen des Endotheciums habe ich in den sehr zahlreichen untersuchten *Viola*-Blüten nie feststellen können. Auf Längsschnitten (wie sie der genannte Autor ausschließlich untersucht zu haben scheint), sieht es allerdings nicht selten so aus, weil das Endothecium namentlich auf der nach außen gekehrten Hälfte der Pollensackwandung zuweilen nicht vollständig entwickelt ist. Dies entspricht der Tatsache, dass es auch in den chasmogamen Blüten hier weniger stark ausgebildet ist. Auch bei den Blüten von *Viola*, wo sie vollständig entwickelt ist, unterbleibt aber bei den meisten Arten die Öffnung der Antheren (*Viola mirabilis* und *Viola biflora* öffnen die Antheren wenigstens an der Spitze). An der Spitze der Antheren glaubt nun Leclerc du Sablon ein besonders ausgebildetes „tissu conducteur“ für die Pollenschläuche gefunden zu haben, welche durch kleine, plasmareiche Zellen am Antherenende herauswachsen. Dieses „tissu conducteur“ sei „une adaptation en rapport avec l'atmosphère humide où se trouvent les étamines dans les fleurs cleistogames“. Hätte der Verf. sich die Antheren chasmogamer Blüten angesehen, so würde er auch in ihnen sein „tissu conducteur“ gefunden haben! Es ist nämlich nichts anderes als das kleinzellige, an der Öffnungsstelle der Pollensäcke liegende Gewebe, welches sich auch auf den Scheitel des Pollensackes erstreckt, hier ist das Endothecium unterbrochen, das kleinzellige Gewebe wird — infolge nicht bekannter Einwirkungen — zum Teile resorbiert und gestattet so dem Endothecium die freie Bewegung beim Austrocknen. Dies Gewebe findet sich auch an den Pollensäcken der kleistogamen Blüten. Weit entfernt also, dass die Pflanze zu einer „adaptation en rapport avec l'atmosphère humide“ geschritten wäre¹⁾; sie benützt zum Durchtritt der Pollen-

1) Bei *Viola mirabilis* öffnen sich bekanntlich die Antheren der kleistogamen Blüten; die Pollenkörner fallen heraus und treiben Schläuche, teilweise auch in die Antheren hinein. Ich habe aber auch in ungeöffneten Antheren Schlauchbildung beobachtet und halte es nicht für notwendig, eine besondere Terminologie anzuwenden (wie dies geschehen ist), da sich zwischen „kleistantherischen“ und „chamantherischen“ kleistogamen Blüten doch keine scharfen Grenzen ziehen lassen. Denken wir uns eine Anthere, bei welcher durch Auflösung des kleinzelligen Gewebes am Scheitel eine Öffnung entsteht, so bildet diese einen Übergang zu den sich öffnenden Antheren.

schläuche nur das ohnedies „schon vorhandene“ und offenbar leicht durchdringliche Gewebe. Ein günstiger Zufall gestattete dies ad oculos zu demonstrieren. Unter den Längsschnitten durch chasmogame Blüten von *Viola odorata* befand sich einer, bei welchem die Pollenkörner innerhalb der geschlossenen Antheren (die ein sehr schön entwickeltes Endothecium besaßen), gekeimt waren. Ein dichtes Geflecht von Pollenschläuchen war im Innern der (hier mit 4 Pollensäcken versehenen) Antheren vorhanden. Am Scheitel waren sie in das Gewebe der Öffnungsstelle hineingewachsen und in ihm bis zur Oberfläche vorgedrungen. Aber auch an anderen Stellen waren sie in das „Öffnungsgewebe“ hineingewachsen, so in die je 2 Pollensäcke trennende später aufgelöste Scheidewand. Es kam ein deutlicherer Beweis für die oben dargelegte Anschauung und für die Unrichtigkeit der Leclerc'schen Annahme wohl kaum gefunden werden. Es ist damit noch nicht erklärt, weshalb die

Fig. 7.

Viola silvatica kleistogam erzeugte Frucht, ca. 5fach vergr. *p* eines der verkümmerten Blumenkronenblätter (die „Lippe“), *N* der hakenförmig gebogene Griffel, bedeckt von der Staubblattkapuze (*K*). Die Filamente der beiden allein vorhandenen Staubblätter sind unten abgerissen und, da die Antheren durch die Pollenschläuche mit der Narbe verbunden sind, von der wachsenden Frucht emporgehoben worden.

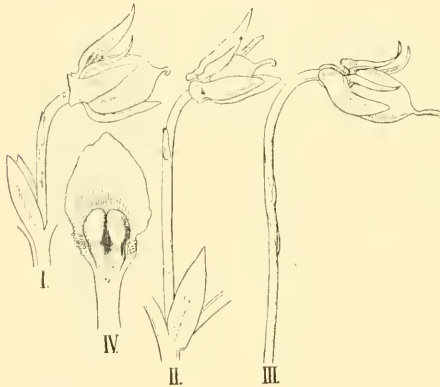


Pollenschläuche in den kleistogamen Blüten nur am Scheitel, nicht auch dort, wo der Pollensack seitlich sich öffnen sollte, herauskommen. Es lässt sich wahrnehmen, dass am Scheitel die Öffnungszellen am meisten entwickelt sind und deshalb bei der Hemmung, welche die Anthere ja auch unzweifelhaft erfährt, weniger zurückbleiben als die tiefer gelegenen, ebenso wie wir sahen, dass auch das Endothecium auf der Seite, auf welcher es ohnedies schwächer ausgebildet ist, mehr gehemmt wird als auf der andern. Dass die Schläuche gerade hier hervortreten, ist zweifellos für die Befruchtung von Vorteil, denn sie können die Narbe so besonders leicht erreichen.

Die Narben- resp. Griffelbeschaffenheit in den *Viola*-Blüten bedarf einer besonderen Erörterung, hat man doch gerade sie als besonders zweckmäßige Anpassungen aufgefasst. Schon Mohl sagt (a. a. O. p. 324): „Damit aber die Wanderung der Pollenröhren

zum Stigma der eigenen Blüte gar nicht fehlschlagen könne, stehen Antheren und Stigma in der allernächsten Nachbarschaft und selbst bei *Viola* . . . ist durch die eigentümliche Form des Griffels, welcher mit dem Stigma unter den hautförmigen Fortsatz des Konnektivs beinahe bis zur unmittelbaren Berührung der Suture der zwei fruchtbarsten Antheren herabgebogen ist, die Befruchtung durch den Pollen der eigenen Blüte vollkommen gesichert . . .“ Auch Darwin hat die Gestalt des *Viola*-Griffels als eine spezielle Anpassung betrachtet. Tatsächlich wird man zu einer solchen Anschauung geneigt sein, wenn man sieht, wie z. B. bei *Viola silvatica* (Fig. 7) die beiden hier meist einzig vorhandenen Antheren der Narbe dicht anliegen, sie waren mit ihr in dem gezeichneten Falle durch die Pollenschläuche so fest verbunden, dass die an der Basis der Filamente abgelösten Antheren bei weiterem Wachs-

Fig. 8.



Viola mirabilis. I—III kleistogam erzeugte Früchte (in nat. Gr.), IV Staubblatt von oben 15fach vergr. Es besitzt zwei Pollensäcke und das für die *Viola*-Staubblätter charakteristische schuppenförmige Anhängsel oberhalb der Pollensäcke.

tum des Fruchtknotens (nach der Befruchtung) mit emporgehoben wurden.

Alle untersuchten *Viola*-Arten zeichnen sich aus durch eine kurze, hakenförmig nach unten gebogene Narbe (wenn dieser Ausdruck im weitesten Sinne genommen werden darf, also nicht nur die eigentliche Narbe, sondern auch das kurze darunter liegende Griffelstück bezeichnet). Man kann daran die kleistogam erzeugten von den chasmogam erzeugten Früchten leicht unterscheiden (vgl. z. B. Fig. 3, II), denn letzteren sitzt der Griffel zunächst noch auf, und da er ziemlich lang ist, unterscheiden sich diese Früchte leicht von den aus kleistogamen Blüten hervorgegangenen, deren kurze hakenförmig gebogene Narbe dem bloßen Auge kaum sichtbar ist. Bei *Viola mirabilis* fand ich an den kleistogam entstandenen Früchten Übergangsbildungen des Griffels zu der Form der chasmogam erzeugten Früchte (vgl. Fig. 8, I—III). Fig. 8, I zeigt

die gewöhnliche Ausbildung, an den in Fig. 8, II u. III abgebildeten Früchten ist dagegen ein Griffel vorhanden, welcher dem der chasmogamen Blüten entspricht. Eine Verwechslung mit chasmogam erzeugten Früchten ist deshalb nicht möglich, weil chas-

Fig. 9.

Viola biflora.

Griffel mit Narbe schief von oben gesehen. Rechts und links die beiden flügel-förmigen Auswüchse, unten die Narbe.

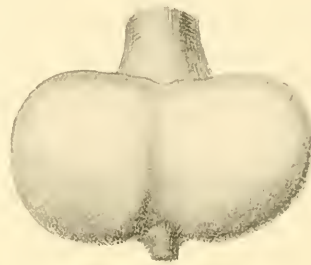
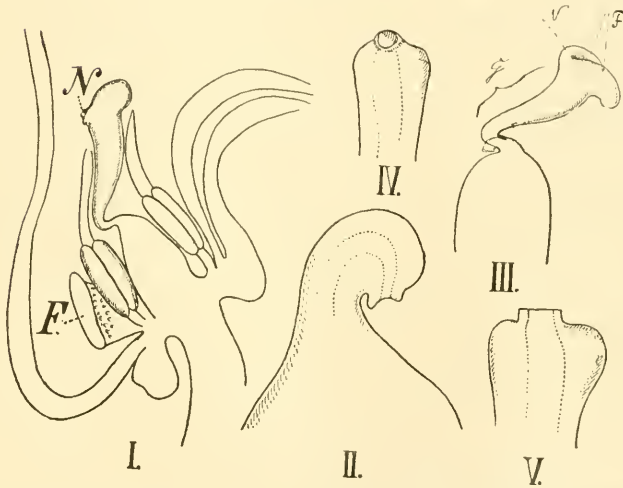


Fig. 10.



Viola biflora. I Längsschnitt durch eine chasmogame Blüte, N Narbe, F Nektarium (Auswuchs eines Staubblattes. Vergr.), II Griffel und Narbe einer kleistogamen Blüte, die Griffelhöhlung punktiert, III Griffel einer chasmogamen Blüte, die Gestalt desjenigen der kleistogamen Blüte ist eingezeichnet, IV junger Griffel einer chasmogamen Blüte, noch gerade, die Narbe am Ende, V älteres Stadium, es beginnen sich die beiden flügel-förmigen Auswüchse zu bilden.

mogame und kleistogame Blüten bei *Viola mirabilis* bekanntlich eine verschiedene Stellung haben: erstere finden sich an dem unteren Teil der Sprossachse mit gestauchten Internodien, letztere an den oberen mit gestreckten Internodien. So verschieden sonst die Griffel und Narben auch in den chasmogamen *Viola*-Blüten

sind, so sehr stimmen doch die der kleistogamen Blüten der verschiedenen Arten der Hauptsache nach überein.

Darwin führt die hakenförmigen Pistille von *Viola* mit als eines der Verhältnisse an, die in kleistogamen Blüten speziell so modifiziert worden seien, dass sie zur Selbstbefruchtung helfen und findet außerdem, dass das Pistill bei *Viola canina* sich dadurch von dem der chasmogamen Blüte unterscheidet, dass letzteres keinen offenen Kanal habe — ein solcher war bei allen von mir untersuchten *Viola*-Pistillen indes vorhanden, dieser Punkt kann also außer Betracht bleiben. Es sei nun versucht, zunächst an *Viola biflora* nachzuweisen, dass auch die Gestaltung des Pistills der kleistogamen Blüten keine spezifische Anpassungserscheinung, sondern eine eigenartige Hemmungsbildung ist. Der Griffel der chasmogamen Blüten hat eine sehr charakteristische Gestalt. An der Basis ist er dünn und knieförmig nach abwärts gebogen. Nach oben hin wird er dicker und schwillt unterhalb der Narbe zu zwei dicken flügelartigen Auswüchsen an. Die Narbe selbst ist verhältnismäßig klein und auf die Unterseite der Griffelanschwellung verschoben (Fig. 9). Die Einkrümmung des Griffels wie die Verschiebung der Narbe erfolgen beide in der Medianebene der Blüte. Die Entwicklungsgeschichte zeigt, dass der Griffel ursprünglich gerade und röhrenförmig ist (Fig. 10, *IV*). Das Ende der Röhre wird zur Narbe, unterhalb deren die erwähnte Anschwellung stattfindet (Fig. 10, *I*); während sie ursprünglich in der Längsachse des Griffels liegt, wird sie später durch das überwiegende Wachstum der Griffeloberseite auf die Unterseite verschoben (Fig. 10, *I*).

Vergleichen wir damit das Verhalten des Griffels in kleistogamen Blüten, so sehen wir, dass eine Hemmung in der Griffelentwicklung einsetzt zu der Zeit, wo der Griffel noch einfach röhrenförmig ist. Es bildet also weder die eigentümlichen Auswüchse, noch wächst er zu dem keulenförmigen Gebilde der chasmogamen Blüte heran. Die einzige Veränderung, welche er erfährt, ist eine scharfe Einkrümmung nach unten (Fig. 10, *II*). Ich habe in Fig. 10, *III* in dem Griffel der chasmogamen Blüte durch Punktierung die Gestalt des Griffels der kleistogamen Blüten angegeben. Es fehlt an ihm das ganze mit *G* bezeichnete Stück des chasmogamen Griffels (wenn der Kürze halber dieser Ausdruck gestattet ist) und ebenso fehlen die Auswüchse *F*. Aber wir sehen, dass die Einkrümmung des kleistogamen Griffels nicht ein „Novum“, etwas durch besondere Anpassung erworbenes ist, sondern lediglich etwas, was sich auch am chasmogamen Griffel findet. Hier wie dort ist der Griffel an seiner Basis hakenförmig resp. knieförmig gekrümmt, hier wie dort ist die Narbe auf die Unterseite verschoben und in beiden Fällen findet die Krümmung in der Medianebene der Blüte statt. Der

Unterschied liegt nur darin, dass der kleistogame Griffel in seiner Gestaltung, wie oben gezeigt, dem chasmogamen gegenüber eine Hemmung erfahren hat, das aber ist bei kleistogamen Blüten mit Entwicklungshemmung eine allgemeine Erscheinung. Sie findet sich ebenso bei *Specularia*, *Oxalis* u. a. Dass bei *Viola*, wenn die Streckung des Griffels unterbleibt, die Narbe des kleistogamen Griffels zwischen die Antheren der beiden unteren Staubblätter zu liegen kommt, ergibt sich mit Notwendigkeit aus der ganzen Blütengestaltung. Für die kleistogamen *Viola*-Blüten, welche nur diese beiden unteren Staubblätter ausbilden, ist diese Lage eine augenscheinlich besonders vorteilhafte, während bei denen, die noch an allen 5 Staubblättern Pollensäcke haben, ein gerader, in der Mitte der Antheren liegender Griffel mindestens ebenso nützlich wäre, denn die Pollenschläuche aus 3 Staubblättern haben jetzt einen weiteren Weg zurückzulegen, als wenn die Narbe in der Mitte läge. Wenn aber die 2 unteren Antheren auch in diesem Falle zur Bestäubung genügen, so arbeiten die kleistogamen Blüten mit einer Verschwendung des Inhaltes von 6 Pollensäcken, jedenfalls also nicht nach dem Prinzip zweckmäßiger Sparsamkeit. Anfangs, ehe mir die Beziehungen zwischen die Gestaltung des chasmogamen und des kleistogamen Griffels klar geworden waren, glaubte ich die Einkrümmung des kleistogamen Griffels auf den Widerstand zurückführen zu sollen, welchen er bei seiner Verlängerung innerhalb der geschlossen bleibenden Knospe erfährt. Eine solche mechanische Beziehung mag in einigen Fällen wohl die Krümmung verstärken, aber sie ist, wie die Entwicklungsgeschichte und der Vergleich mit den chasmogamen Blüten zeigt, nicht ausschlaggebend.

Es mag hier kurz auf die Richtung, welche die kleistogamen Blüten annehmen, noch hingewiesen werden. Sie ist nicht bei allen *Viola*-Arten dieselbe. Fig. 1 zeigt, dass die kleistogamen Blüten von *Viola odorata* sich scharf nach abwärts biegen, während die Stiele der chasmogamen Blüten zunächst orthotrop sind und erst nach der Befruchtung sich abwärts krümmen. Da auch die „kleistogamen“ Blüten der gefüllt blühenden Veilchen (in welchen keine Spur von Antheren und Fruchtknoten zu finden ist) sich abwärts biegen, so dürfte das Verhalten der kleistogamen Blüten mit der Hemmung der Blumenblattentwicklung in Beziehung stehen. Dass die Abwärtskrümmung mit der Kleistogamie als solcher nicht direkt zusammenhängt, zeigt auch der Vergleich mit anderen *Viola*-Arten, wie z. B. *Viola mirabilis*, *sibirica*, *biflora* u. a., bei denen sie nicht eintritt. Bei *hirta* ist sie viel weniger ausgeprägt als bei *Viola odorata*, an schattigen Standorten, wie es scheint, mehr als an stärker beleuchteten, an letzteren war die Richtung der Blütenstiele mehr eine horizontale.

5. Die kleistogamen Blüten von *Oxalis acetosella* bedürfen hier nur einer kurzen Besprechung, es tritt bei ihnen besonders deutlich hervor, dass sie nur Hemmungsbildungen darstellen. Die Blumenkrone war bei den von mir untersuchten Blüten, namentlich wenn die Fruchtbildung schon begonnen hatte, stets als weiße Kappe zwischen den Kelchblättern schon mit bloßem Auge sichtbar, also nicht so reduziert wie bei *Viola*.

Von den 2 Staubblattkreisen ist der eine, epipetale schon in den chasmogamen Blüten weniger kräftig entwickelt als der andere, episepale. Es gibt sich dies nicht nur in geringerer Länge zu erkennen, auch der Querschnitt der Filamente und der Antheren steht hinter dem der episepalen Staubblätter zurück. Es lässt sich daher erwarten, dass die Kronenstaubblätter in den kleistogamen Blüten mehr reduziert sein werden als die anderen. Zwar fand ich sie nicht, wie Michelet, der Entdecker der kleistogamen *Oxalis*-Blüten, angegeben hatte, unfruchtbar oder ganz fehlgeschlagen, aber nicht selten sind einzelne ganz oder teilweise steril¹⁾, es ist von Interesse, dass dieser Staubblattkreis auch in den chasmogamen Blüten einiger Oxalideen normal verkümmert ist. Auch die episepalen Staubblätter zeigen eine Reduktion in der Pollenzahl, nach Rössler fehlt der Pollen zuweilen in einem der inneren Pollensäcke oder in beiden, eine Reduktion, welche an *Impatiens* erinnert, zuweilen fand ich (an durchsichtig gemachten Staubblättern) in den inneren Pollensäcken nur eine Pollentetrade ausgebildet.

Leclerc du Sablon behauptet, dass hier kein Endothecium sich ausbilde („aucun épaississement lignifié n'apparaît sur les membranes de l'assise sous-épidermique qui correspond à l'assise mécanique“). Indes beruht diese Angabe auf unvollständiger Beobachtung. Genauer hat Rössler den Antherenbau untersucht. „Manchen Antheren fehlen die Faserzellen (das „Endothecium“) ganz²⁾. In andern ist das Maschennetz der Fasern nur an einigen kleinen Stellen durch Lücken unterbrochen. Zwischen diesen Grenzfällen gibt es nun die verschiedensten Stufen der Reduktion. Am wenigsten verkümmert zeigt sich die Faserschicht der morphologischen Unterseite. Dies ist verständlich, weil die morphologische Oberseite hier überhaupt mehr reduziert ist. Die unvollständige Ausbildung des Endotheciums bedingt auch, dass die Antheren sich selbst bei künstlicher Austrocknung nicht mehr öffnen. Leclerc du Sablon meint, hier erstrecke sich sein „tissu conducteur“ auf die ganze den Narben zugewandte Längsseite der Pollensäcke.

1) Vgl. auch Rössler, Beitr. zur Kleistogamie (!), Flora, 87. Bd., p. 492.

2) Derartige Staubblätter sind mir nicht vorgekommen, doch habe ich keine sehr große Anzahl untersucht. G.

Schon Mohl hatte aber festgestellt, dass die Pollenschläuche durch die „Sutura“ der Anthere herauswachsen, d. h. an den Stellen, wo sich normal das Öffnungsgewebe befindet, also das Endothecium unterbrochen ist. Wenn man Antheren frei präpariert, durchsichtig macht und dann mit Kongorot färbt, kann man sehr schön sehen, wie die Pollenschläuche in jeder Staubblatthälfte aus der der „Sutur“ entsprechenden Vertiefung zwischen je 2 Pollensäcken hervortreten. Dies entspricht dem Verhalten der *Viola*-Antheren, wie es oben geschildert wurde. Jedenfalls ist also an der „Sutur“ die Stelle, wo die meisten Pollenschläuche austreten. Rössler fand, dass sie auch aus anderen Stellen hervortreten können, was bei der oft beträchtlichen Rückbildung der Antheren nicht wunder nehmen kann. Von einem „tissu conducteur“, wie Leclerc du Sablon es annahm, kann aber auch hier keine Rede sein.

Die Antheren der längeren Staubblätter liegen den Narben dicht an, weil hier die Bildung eines Griffels ebenso wie bei *Viola* sehr abgekürzt ist. Leclerc du Sablon glaubt einen Unterschied zwischen dem Bau der Narbe resp. des Griffels kleistogamer und chasmogamer *Oxalis*-Blüten darin gefunden zu haben, dass bei ersteren „les cellules superficielles forment le tissu conducteur qui s'étend depuis le stigmate jusqu'à l'ovaire“, während bei den letzteren „le tissu conducteur est à l'intérieur du style et non plus à la surface“. Dieser vermeintliche Unterschied rührt aber nur daher, dass Leclerc du Sablon die Narben der kleistogamen Blüten mit den Griffeln der chasmogamen verglichen hat, was unzulässig ist. Die Narben werden gebildet durch den oberen, nach innen eingebogenen Teil jedes Fruchtblattes, weiter nach unten verwachsen die beiden eingebogenen Fruchtblattränder miteinander und bilden so 5 in den Fruchtknoten mündende Griffelröhren. Untersucht man die Fruchtknotenbildung der kleistogamen Blüten auf Serienschnitten, so zeigt sich, dass auch hier jedes der 5 Fruchtblätter einen Griffel bildet, in welchem das Leitungs-gewebe selbstverständlich innen liegt. Aber dieses Griffelstück ist außerordentlich kurz gegenüber dem der chasmogamen Blüten.

Der Unterschied zwischen den beiden Gynaeceen ist also lediglich ein gradueller, das der kleistogamen Blüten ist eine Hemmungsbildung gegenüber dem der chasmogamen Blüten, was sich auch in der geringeren Entwicklung der Narbenpapillen in den kleistogamen Blüten ausspricht. Selbstverständlich erleichtert die geringe Griffelentwicklung das Erreichen der Narben von seiten der Pollenschläuche.

Die Pollenschläuche wachsen aber, wie ich in Übereinstimmung mit Mohl und Rössler beobachtete, keineswegs alle direkt zur Narbe, vielfach wachsen sie am Filament herunter oder zu den benachbarten Antheren hin, sie bilden sich stets in so reichlicher

Menge, dass die Befruchtung gesichert ist. Dass die Zahl der Pollenkörner kleiner, ihre Größe geringer ist als in den chasmogamen Blüten, ist gleichfalls eine Folge der Hemmung und es ist eine meiner Ansicht nach ungerechtfertigte Umdrehung der Kausalverhältnisse, wenn Rössler z. B. von den Blumenblättern sagt, sie seien klein, weil sie für die Anlockung der Insekten nicht nötig seien und der einfachere Bau der Blumenblätter sei eine Anpassung an die gehemmte Verdunstung etc.

6. *Cardamine chenopodifolia*.

Schon lange ist bekannt, dass diese Pflanze in die Erde eindringende kleistogame Blüten an ihrer Basis bildet. Grisebach¹⁾ hat zuerst eine — recht unvollständige — Beschreibung dieser Blüten veröffentlicht, mit denen sich später auch andere Autoren beschäftigt haben²⁾.

Die Pflanze ist zunächst dadurch von Interesse, dass die kleistogamen Blüten (wie oben p. 678 bemerkt) sehr frühzeitig auftreten. Schon wenn die Keimpflanzen erst 2 Laubblätter gebildet hatten, schritten sie in meinen Topfkulturen zur Bildung kleistogamer Blüten, welche äußerlich ganz Wurzeln gleichen und wie diese in den Boden eindringen. Nur an der kleinen Anschwellung an der Spitze, die meist etwas dunkler gefärbt ist, kann man erkennen, dass dort eine Blütenknospe sich befindet (vgl. die Abbildung einer älteren Keimpflanze Fig. 11). Über die Beschaffenheit der Blüten stimmen die Angaben der verschiedenen Autoren nicht überein. Alle sind wohl darin einig, dass sie in den kleistogamen Blüten keine Blumenkrone fanden. Die Differenz liegt in den Staubblättern. Grisebach fand 4 den Kelchblättern anscheinend opponierte, Schulz²⁾, keiner gibt an, dass diese Staubblätter nur je 2 Pollensäcke besitzen. Ob dies die vorderen oder die hinteren sind, ist ohne Beobachtung von Übergangsstufen nicht mit Sicherheit zu sagen. Doch möchte ich annehmen, dass es die hinteren sind, deshalb, weil das Endothecium so gelegen ist, dass die Öffnungsstelle auf die Innenseite der Anthere zu liegen kommt, was leichter verständlich ist, wenn man sich die vorderen Pollensäcke fehlend denkt, als umgekehrt. Außerdem fand ich bei anderen Cruciferen die vorderen Pollensäcke der Staubblätter im „Schwinden begriffen“ an. So bei *Nestia paniculata* in den oberen Blüten der Infloreszenz. Es fanden sich hier Staubblätter, deren vordere Pollensäcke ganz klein waren (einer enthielt nur eine Pollentetrade), während sie bei normalen Staubblättern zwar etwas kleiner als die hinteren Pollensäcke, aber sonst wohl entwickelt sind. Offenbar waren diese

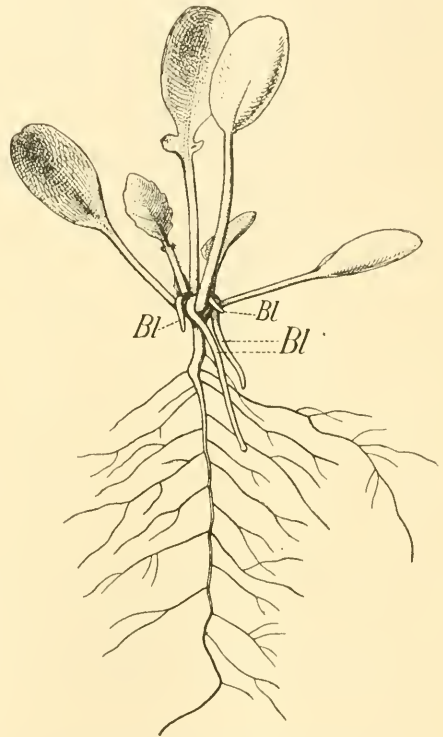
1) Grisebach, der Dimorphismus der Fortpflanzungsorgane von *Cardamine chenopodifolia*. Bot. Zeitung 1878, p. 125.

2) Literatur bei O. Schulz, Monographie der Gattung *Cardamine*. Engler's Jahrb. 32. Bd., 4. Heft, 1903.

Neslia-Blüten schlecht ernährt und stimmten so einigermaßen mit den kleistogamen überein. In den von mir untersuchten *Cardamine*-Blüten waren teils 4, teils 3, teils 2 Staubblätter vorhanden. Bekanntlich besitzt die normale Cruciferenblüte 2 kurze und 4 lange Staubblätter (vgl. Fig. 12, I). Letztere sind die, welche in den kleistogamen Blüten allein übrig bleiben, aber eine Reduktion ihrer Pollensäcke und innerhalb dieser eine Reduktion der Pollenzahl erfahren, welche, wie ich wiederholt beobachtete, so weit gehen kann, dass in einem Pollensack nur eine einzige Pollentetrade sich ausbildet (Fig. 12, II). Diese Tatsache ist insofern von Interesse, weil in den Makrosporangien der Samenpflanzen ja auch meist nur eine Tetrade zur Entwicklung gelangt (und in dieser nur eine Tochterzelle zur Makrospore wird); wir sehen also, dass auch in den Mikrosporangien in dem Verlaufe der Einzelentwicklung ein ganz ähnlicher Reduktionsvorgang sich abspielt wie er bei den Makrosporangien im Verlaufe der phylogenetischen Entwicklung eingetreten ist.

Wenn 4 Staubblätter vorhanden sind, stehen sie paarweise je vor einem Kelchblatt (Fig. 12, II), sie biegen aber ihre Filamente häufig so, dass sie scheinbar mit den 4 Kelchblättern alternieren, also an den Stellen zu stehen scheinen, wo eigentlich die Blumenblätter sich befinden sollten. Wenn 2 Staubblätter vorhanden sind (Fig. 12, I), stehen sie vor der Mitte der 2 Kelchblätter. Eine Übergangsbildung zu dieser weiteren Reduktion ist es, wenn vor einem Kelchblatt noch 2 Staubblätter vorhanden sind (Fig. 12, III). Diese hängen in dem betreffenden Falle unten zusammen, eines war kleiner als das andere und hatte keine Anthere mehr. Es mag hier unerörtert bleiben, inwiefern man die Tatsache, dass die Staubblätter unten paarweise vereinigt sind und den Ersatz eines

Fig. 11.

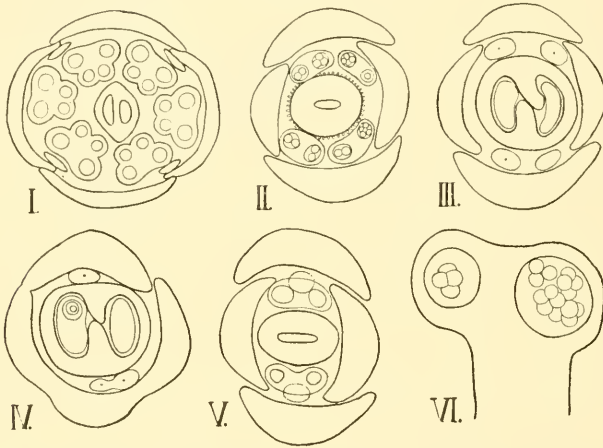
*Cardamine chenopodifolia.*

Keimpflanze mit in den Boden eindringenden kleistogamen Blüten (Bl).

Staubblattpaars durch ein Staubblatt zur Stütze der Annahme verwenden könnte, dass diese Staubblattpaare durch Spaltung einer Anlage entstehen, wie dies namentlich Eichler annahm, denn einen entscheidenden Beweis dafür kann man in der erwähnten Tatsache jedenfalls nicht erblicken.

Kleistogame Blüten traten bei den von mir untersuchten Pflanzen auch an den oberirdischen Infloreszenzen auf, ein Beweis dafür, dass die Kleistogamie mit dem Eindringen der Blüten in den Boden nicht ursächlich verknüpft ist, was sich übrigens auch daraus ergibt, dass die geophilen Blüten, wenn man sie nötigt, sich

Fig. 12.



I *Sinapis arvensis*. Querschnitt einer jungen Blüte, welche zeigt, dass die Blumenblätter in der Entwicklung gegenüber den Staubblättern zunächst zurückbleiben.

II—VI *Cardamine chenopodifolia*. II—V Querschnitte verschiedener kleistogamer Blüten. VI Eine durchsichtig gemachte Anthere, in einem der beiden Pollensäcke nur eine Pollentetrad ausgebildet.

an Lichte zu entwickeln, trotzdem kleistogam bleiben. Es waren bei meinen Topfkulturen sogar sämtliche Blüten der oberirdischen Infloreszenzen kleistogam.

In diesen oberirdischen kleistogamen Blüten fand ich nicht selten (namentlich an den unteren, zuerst gebildeten) alle 6 Staubblätter ausgebildet, nicht selten aber auch nur 4. Der Fruchtknoten hat hier aber viel mehr Samenanlagen als bei den unterirdischen kleistogamen Blüten (in denen ich meist nur 2 fand) und entwickelt sich demgemäß nicht wie bei jenen zu einem Schötchen, sondern zu einer Schote. Auch die rudimentären Blumenblätter wurden in diesen kleistogamen Blüten mehrfach gefunden als kleine, etwa $\frac{1}{3}$ der Länge der Staubblätter erreichende Schüppchen. Fragen wir

uns nun, wie die besprochenen Reduktionen aufzufassen sind, so werden wir uns nicht der teleologischen Auffassung, wie sie bei Schulz z. B. sich findet, anschließen können. Dieser meint, die längeren Staubblätter seien bei *Cardamine* immer ausgebildet. „damit“ sie im Falle ausbleibenden Insektenbesuches die Narbe belegen können, die kürzeren aber dienen ausschließlich der Fremdbestäubung. Wir sahen aber soeben, dass sie auch in kleistogamen Blüten, in denen von Fremdbestäubung keine Rede sein kann, sich finden können. Vielmehr liegt auch hier der Grund für die Reihenfolge der Verkümmernng in der Ausbildungsweise der chasmogamen Blüten. Die Blumenkrone entwickelt sich hier auch in diesen später als die Staubblätter (vgl. Fig. 12, I, angelegt war sie früher), in den kleistogamen Blüten setzt hier die Hemmung nur sehr frühzeitig, früher als in allen anderen von mir beobachteten Fällen ein. Ob man — was wahrscheinlich ist — die Anlagen der Petala vielleicht noch als wenigzellige Protuberanzen nachweisen kann, habe ich nicht näher untersucht. Dasselbe gilt für die kleinen Staubblätter, sie sind von vornherein weniger kräftig entwickelt als die längeren und erfahren deshalb zuerst eine Hemmung.

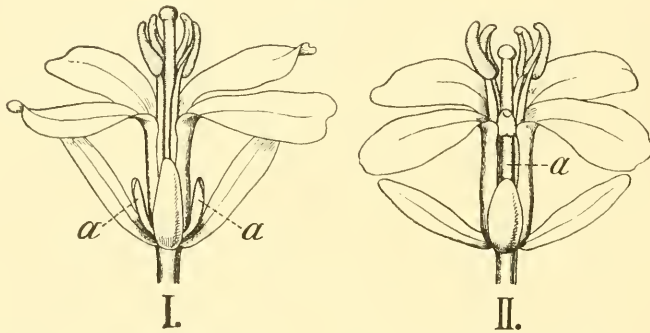
Von besonderem Interesse ist nun, dass ganz analoge Verkümmernngerscheinungen auch bei anderen Cruciferen vorkommen. Stets lässt sich folgende Reihe konstruieren: Es verschwinden die seitlichen (kurzen) Staubblätter, obwohl sie nach Eichler etwas vor den längeren angelegt werden, zuerst, die längeren bleiben allein übrig, und vielfach findet man an Stelle eines Paares ein einzelnes. Man überzeugt sich leicht, dass die längeren Staubblätter den kürzeren in der normalen Entwicklung bald voraneilen (untersucht an *Lepidium sativum*), dies bedingt die Reihenfolge des Schwindens. So weist Eichler¹⁾ darauf hin, dass bei *Lepidium rudernale* die Zahl der Staubblätter schwankt zwischen 6 und 2, wenn es 4 sind, sind die beiden seitlichen unterdrückt (wie bei *Cardamine chenopodifolia*) und es waren verkümmerte Anlagen nicht mit Sicherheit nachzuweisen (p. 519 a. a. O.). Hier handelt es sich — soweit bekannt — um nichtkleistogame Blüten, und es zeigt sich, dass die Verkümmernngsfolge denselben Gang einhält, wie wir ihn eben für die kleistogamen *Cardamine*-Blüten nachgewiesen haben, ein Beweis dafür, dass dieser Gang offenbar im Bau der Blüte begründet ist²⁾. Da auch die Blumenkrone bei *Lepidium rudernale* meist verkümmert ist, so gleichen derartige Blüten (in denen regelmäßig Selbstbestäubung eintritt) in wesentlichen Zügen den

1) Eichler über den Blütenbau der Famariaceen, Cruciferen und einiger Capperideen, Flora 1865, p. 505.

2) Die Angabe bei Knuth (a. a. O. p. 12), dass nur die beiden kürzeren Staubblätter vorhanden seien und an Stelle der beiden längeren eine Honigdrüse sitze, beruht offenbar auf einem Irrtum.

kleistogamen. Dass bei Cruciferen auch kleistogame Blüten, welche vollständiger ausgestattet sind, vorkommen, wird im letzten Abschnitt auszuführen sein. Hier möchte ich nur anführen, dass die eben dargelegte Anschauung über die Verkümmerngsfolge sich, wie es scheint, auch experimentell stützen lässt. Ich säte Samen von *Sinapis arvensis* in 2 Töpfe, der eine war mit gewöhnlicher Gartenerde gefüllt, der andere mit Sand, der nur eine dünne Bedeckung mit Erde erhielt. Beide Töpfe standen nebeneinander im Kulturhaus. Selbstverständlich entwickelten sich die Pflanzen im ersten Topf üppiger als im zweiten. Aber auch an den Blüten waren Verschiedenheiten zu bemerken. In den Pflanzen des Erdtopfes ragten die Antheren der kürzeren Staubblätter in normaler Weise über die Blumenblätter, zwischen denen die ersteren stehen, in ihrer ganzen Länge empor. Das Filament der kurzen Staubblätter war meist

Fig. 13.



Sinapis arvensis (4fach vergr.). I Blüte aus einer Hungerkultur, die zwei kürzeren Staubblätter (*a*, *a*) sehr verkürzt, II (gegen I um 90° gedreht) kurze Staubblätter, sonst normal.

etwa $\frac{2}{3}$ so lang als das der längeren, gelegentlich erreichte es auch nur die Hälfte der letzteren. In den Blüten des Sandtopfes aber waren die kürzeren Staubblätter oft stark gehemmt, es ragte etwa noch die Spitze der Antheren hervor (Fig. 13, I), zuweilen waren die kurzen Staubblätter so versteckt, dass sie äußerlich gar nicht hervortraten und in dem in Fig. 13, I abgebildeten Falle war das Filament fast unentwickelt, die Reduktion der kurzen Staubblätter also ungemein deutlich. Man kann sagen, dass es von $\frac{1}{2}$ der Länge der längeren Staubblätter nach abwärts variierte. Auch die Blumenblätter waren kleiner und blasser gefärbt als die bei den besser ernährten Pflanzen, da das Wachstum des Fruchtknotens, wie es schien (Messungen wurden nicht gemacht), gleichfalls gehemmt war, so trat Selbstbestäubung sehr leicht ein. Hier hatte also eine Hemmung der Blütenentwicklung, die indes (da sie erst in der Streckungsperiode eintrat) keine beträchtliche sein konnte,

stattgefunden, und sie trat bei den von vornherein schwächer ausgebildeten Teilen des Androeceums stärker hervor als bei den anderen. Die Samen in den beiden Töpfen waren nicht von einer und derselben Pflanze gesammelt und man könnte deshalb vermuten, dass die auffallende Reduktion der kurzen Staubblätter nicht durch äußere Faktoren bedingt, sondern eine Rasseigentümlichkeit sei. Es mag deshalb erwähnt sein, daß ein kümmerlich entwickeltes Exemplar im Erdetopf dieselbe Erscheinung zeigte, jener Einwand also wohl nicht als stichhaltig bezeichnet werden kann, doch wäre es gewiß wünschenswert, die Frage an einer größeren Anzahl von Exemplaren zu prüfen. Selbst wenn sich ergeben sollte, dass das Zurückbleiben der kürzeren Staubblätter weniger von Ernährungsverhältnissen abhängig ist, als etwa auf Grund der Beobachtung an verhältnismäßig wenigen Pflanzen angenommen wurde, würde doch die Tatsache bestehen bleiben, dass sie ganz unabhängig von der Frage nach Gebrauch oder Nichtgebrauch zum Verkümmern mehr geneigt sind, als die größeren und das ist es, worauf es hier zunächst ankommt.

Die vorstehend angeführten Tatsachen genügen, wie mir scheint, um nachzuweisen, dass die kleistogamen Blüten Hemmungsbildungen in dem S. 676 angeführten Sinne sind. Es ist deshalb nicht notwendig, auf andere Verhältnisse einzugehen, welche nur weitere Belege für dieselbe Erscheinung bieten würden. Solche sind z. B. die verringerte Zahl der Pollenkörner in den kleistogamen Blüten, Änderungen in der Beschaffenheit der Exine etc.

III.

Daran knüpft sich die weitere Frage: welche Faktoren bedingen, dass die zur Bildung kleistogamer Blüten führende Hemmung eintritt? Diese Frage ist teils kausal, teils teleologisch beantwortet worden.

Die älteren Autoren wie Linné, der beobachtet hatte, dass aus Spanien stammende Pflanzen in Upsala kleistogame Blüten hervorbrachten, führten das Auftreten der letzteren auf klimatische Einflüsse, namentlich mangelnde Wärme, zurück, diese Annahme hat aber keine experimentelle Stütze erfahren.

Die ersten meines Wissens veröffentlichten Kulturversuche über die Bedingungen der Kleistogamie beschäftigen sich mit *Impatiens*, welche daher vorangestellt sei. Es waren dies Versuche, welche ich in den 80er Jahren in Marburg mit *Impatiens noli tangere* angestellt hatte¹⁾. Diese später auch in München wiederholten Versuche mögen hier zunächst ausführlicher besprochen sein, zumal die früher gegebene kurze Notiz wohl allgemein übersehen wurde.

1) Pflanzenbiolog. Schilderungen, II. Teil (erschienen Anfang Mai 1903), p. 363.

Es handelte sich darum, zu bestimmen, ob unter sonst gleichen äußeren Bedingungen, Ernährungsverhältnisse das Auftreten kleistogamer Blüten bestimmen. Ich pflanzte eine Anzahl von Keimpflanzen von *Impatiens noli tangere* in Töpfe, die einen in reinen Sand, die andern in Erde. Einen Teil der Töpfe begoss ich mit Nährlösung, einen andern mit Leitungswasser. Auch die Töpfe mit Erde erhielten von Zeit zu Zeit Nährlösung.

Zunächst brachten alle Pflanzen kleistogame Blüten hervor. Dann aber gingen — um einen Einzelfall herauszugreifen — von den 6 in Erde gepflanzten 5 nach und nach zur Bildung chasmogamer Blüten über.

Sie brachten zunächst die oben erwähnten Übergangsinfloreszenzen (mit 1—2 kleistogamen und darauf chasmogamen Blüten) dann rein chasmogame hervor, die in Sand gepflanzten dagegen nur kleistogame Blüten und zwar in reichlicher Menge, die mit Nährstofflösung hie und da begossen mehr als die anderen; bei diesen fielen manche Blütenknospen ohne Frucht anzusetzen ab und die Früchte enthielten meist wenige, zuweilen nur zwei Samen. Die eine der Erdpflanzen, welche keine chasmogamen Blüten produzierte, war viel kümmerlicher als die anderen, also trotz des besten Substrates doch schlechter ernährt, selbstverständlich können daran mancherlei Ursachen beteiligt sein, denen nachzugehen aber kaum weiteres Interesse bieten würde. Es ist ja klar, dass selbst die besten Ernährungsbedingungen wirkungslos sind, wenn die Pflanze etwa wegen mangelhafter Entwicklung des Wurzelsystems oder Schädigung derselben durch Tiere u. s. w. sie nicht ausnutzen kann.

Dass die Pflanzen in den Sandkulturen schlechter ernährt waren als in den Erdkulturen, bedarf keiner weiteren Beweisführung. Auch war die Entwicklung des Wurzelsystems in dem grobkörnigen Sand gegenüber der in der Erde sehr zurückgeblieben. Die Pflanzen der Sandkulturen erreichten immerhin teilweise eine Höhe von 40 cm. Sie gingen Anfang August durch die „rote Spinne“ zugrunde, dasselbe Schicksal hatten die in den Erdtöpfen stehenden Pflanzen, welche zahlreiche chasmogame Blüten angesetzt hatten.

Ohne Zweifel würden die Pflanzen, welche nur kleistogam geblüht hatten, in günstige Ernährungsverhältnisse gebracht (und die nötige Entwicklungsfähigkeit vorausgesetzt), auch später noch zur Hervorbringung chasmogamer Blüten instande gewesen sein.

Um zu entscheiden, ob Pflanzen, welche schon zur Bildung chasmogamer Blüten übergegangen waren, wieder zu der kleistogamer Blüten übergehen können, wurden Pflanzen aus dem Freien geholt und in mit Sand gefüllte Töpfe gepflanzt. Es wurde dabei auf das Verhalten des Hauptsprosses, der zur Zeit der Verpflanzung in der Bildung von nur chasmogamen Blüten begriffen war, geachtet. Bei dem Verpflanzen fand absichtlich

eine starke Verletzung des Wurzelsystems statt, aber unter Glasglocken erholten sich die Pflanzen bald, so dass die Glocken wieder entfernt werden konnten. Die Pflanzen ließen die jungen, schon angelegten Blütenknospen chasmogamer Blüten zunächst heranwachsen, aber die meisten gingen trotzdem früher oder später zugrunde, eine zeigte die interessante, in Fig. 1, I abgebildete Mittelbildung zwischen chasmogamen und kleistogamen Blüten. Diese Mittelbildung entspricht einer chasmogamen Blüte, welche sich nicht vollständig geöffnet hat. Sie ist auf einem verhältnismäßig sehr späten Entwicklungsstadium stehen geblieben, obwohl die Blumenkrone sehr weit entwickelt war, war sie nicht imstande, sich vollständig zu entfalten. Sie fiel später, ohne dass Fruchtansatz erfolgte, ab. Schon nach 14 Tagen gingen zwei der so behandelten Pflanzen zur Bildung kleistogamer Blüten über, während die chasmogamen Blüten ganz ausblieben. Viele Blütenknospen fielen auch ohne sich zu entfalten ab. Offenbar sind also für die einzelnen Entwicklungsstadien einer Blütenknospe verschiedene Bedingungen notwendig, die gegeben sein müssen, wenn eine normale Entfaltung eintreten soll.

Die Bedingungen, welche ausreichen zur Anlegung der Blüten sind also nicht dieselben, welche auch die Entfaltung ermöglichen. Es kann, wenn die letzteren nicht gegeben sind, auf den verschiedensten Stufen ein Unterbleiben der Weiterentwicklung, also eine Hemmung, eintreten. Eine besondere Form der Hemmung aber stellen die kleistogamen Blüten dar.

In den oben erwähnten Fällen fand die ungünstige Beeinflussung der Ernährung durch das Wurzelsystem statt. Man würde aber die Bildung kleistogamer Blüten nach chasmogamen auch erreichen können z. B. durch Wegnahme einer größeren Anzahl von Blättern. Dafür spricht u. a. folgende Beobachtung. *Impatiens noli tangere* wird in der Nähe von Ambach außerordentlich stark von *Sphaerotheca Castagnei* befallen. An einem feuchten, mit gutem Boden versehenen Standort, an welchem ich die Pflanzen im Juli viele chasmogame Blüten hatte tragen sehen, fand sich am 11. August keine einzige solche mehr vor (während die Pflanzen an anderen Standorten noch reichlich chasmogam blühten). Die Pflanzen waren sehr stark von dem eben erwähnten Pilze befallen und hatten die meisten ihrer Blätter verloren. Sie blühten nun alle — selbst 1 m hohe Exemplare — kleistogam und zwar hatten sie kleistogame Blüten von der einfachen Gestalt (ohne Spornrudiment etc.), wie sie sonst an Keimpflanzen auftreten, auch bildete sich in jeder Teilinfloreszenz nur eine kleistogam erzeugte Frucht. Nicht wenige Blütenknospen gingen ohne Fruchtansatz zugrunde, wie dies ja auch bei den schlecht ernährten Sandkulturen der Fall war.

(Schluss folgt.)

Druckfehlerberichtigungen.

- S. 738 Z. 18 v. o. es statt sie.
„ 741 „ 2 v. u. dem statt den.
„ 742 „ 16 „ „ Er statt „Es“.
„ 744 „ 15 v. o. Michalet statt Michelet.
„ 745 „ 2 „ „ Sutor statt Sutura.
„ 750 „ 12 v. u. oben statt etwa.
„ 751 „ 13 v. o. oben statt etwa.
„ 751 Anm. 1 1893 statt 1903.

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.
737-753](#)