

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, einsenden zu wollen.

XXIV. Bd.

1. Dezember 1904.

N^o 24.

Titelbogen, Namen- und Sachregister erscheinen am 15. Dezember.

Inhalt: Goebel, Die kleistogamen Blüten und die Anpassungstheorien (Schluss). — Häcker, Über die in malignen Neubildungen auftretenden heterotypischen Teilungsbilder. — Parker, The skin and the eyes as receptive organs in the reactions of frogs to light. — Meyer, Praktikum der botanischen Bakterienkunde.

Die kleistogamen Blüten und die Anpassungstheorien.

Von K. Goebel.

(Schluss.)

Die hier kurz angeführten Versuche und Beobachtungen zeigen, dass man Impatienspflanzen auf dem Zustand der Bildung kleistogamer Blüten zurückhalten und selbst nach dem Auftreten der chasmogamen Blüten wieder zur Bildung kleistogamer Blüten veranlassen kann, ein „Rückschlag“ der, wie oben erwähnt, auch in freier Natur beobachtet werden konnte. Die Beeinflussung geschah durch ungünstige Ernährungsverhältnisse, die zwar die Bildung zahlreicher Blätter und auch verzweigter Sprossachsen gestatteten, aber zur Bildung chasmogamer Blüten nicht ausreichten. Diese stellen, allgemein ausgedrückt, hohe Ansprüche an die Ernährungstätigkeit. Wie man sich dabei die Vorgänge im einzelnen vorstellen soll, ob es sich um einen allgemeinen Mangel an Nährstoffen oder um ganz bestimmte speziell für die Bildung chasmogamer Blüten notwendige handelt, bleibt näher zu untersuchen. Wahrscheinlich handelt es sich um organische Substanzen, welche in bestimmter Quantität oder Qualität vorhanden sein müssen, um

die Entwicklung chasmogamer Blüten zu ermöglichen; es ist klar, dass bei mangelhafter Ernährung durch die Wurzeln auch die Produktion organischer Substanzen herabgesetzt wird. Hier sei nur hervorgehoben, dass jedenfalls die angeführte Erfahrung die Beobachtungen, welche man bei wildwachsenden Pflanzen machen kann (wie sie im I. Abschnitt mitgeteilt wurden), verständlich machen. Im Jugendzustand, in welchem die Pflanzen das vegetative Gerüst (mit Einschluss der Wurzeln) aufzubauen haben, werden die Nährstoffe zunächst dazu verwendet; stehen sie zur Zeit, wo die Blütenbildung eintritt, nicht sehr reichlich zu Gebote, so bilden sich kleistogame Blüten. Später, wenn die Pflanze erstarkt ist, reichlich assimilieren und aus dem Boden reichlich Wasser und darin gelöste Stoffe aufnehmen kann, entstehen chasmogame Blüten und solche können, wie wir oben sahen, bei besonders günstig situierten Exemplaren auch von Anfang an auftreten. Auch in der freien Natur aber finden sich Standorte, welche der Pflanze nicht gestatten über die Bildung kleistogamer Blüten hinauszukommen. Wo ich solche Standorte, z. B. bei Ambach am Starnbergersee, näher zu untersuchen Gelegenheit hatte, fand sich stets, dass der Untergrund zwar reich an Steinen (Kies), aber arm an Erde oder sonst ungünstig war, so an Bachufern, an denen ja auch Kerner in Tirol nur kleistogam blühende *Impatiens* fand, ohne dass er sich über die Ursache näher geäußert hätte. Bei den von mir beobachteten Pflanzen waren die Sprossachsen zwar nicht so üppig entwickelt wie die der auf besserem Boden wachsenden Exemplare sie waren sonst aber normal, und besaßen z. B. Blätter von 9 cm Länge und 5 cm Breite. Mangelhafte Beleuchtung konnte hier nicht etwa für das Ausbleiben ihrer chasmogamen Blüten verantwortlich gemacht werden, der Standort ist sicher nicht schattiger als andere, an denen chasmogame Blüten auftreten. Übrigens kann natürlich nur ein öfterer Besuch eines bestimmten Standortes zeigen, ob die Pflanzen dort dauernd kleistogam sind oder nicht. Ich prüfte deshalb im Juli in längeren Pausen, im August fast täglich zwei Standorte bei Ambach, auf kiesigem Sand an einem Bachufer. Auf dem einen (er heiße, weil er weiter bachabwärts liegt als der zweite, der „untere“) standen etwa 100—200 auf dem andern etwa 30 Exemplare von *Impatiens*. Die Pflanzen erreichten an beiden Standorten bis Ende August eine Höhe von im Maximum 40—45 cm. Bis Anfang August wurde an beiden Standorten an keinem einzigen Exemplare eine chasmogame Blüte gefunden. Am 4. August waren am unteren Standort zwei Pflanzen, die je eine Übergangsblüte trugen, genau von der Gestalt wie die im Laboratorium künstlich hervorgerufene (Fig. 1, I), nur etwas kleiner. Am 9. August hatte ein anderes Exemplar eine chasmogame, aber etwas kleine Blüte hervorgebracht, ihr folgte später ein

anderes mit einer chasmogamen Blüte von normaler Größe. Auf dem oberen Standort waren nur Pflanzen mit kleistogamen Blüten und kleistogam erzeugten Früchten vorhanden. Weder die Pflanzen mit Übergangs- noch die mit (je) einer chasmogamen Blüte brachten aber weitere chasmogame Blüten hervor. Dagegen fand sich an einem andern Standort zwischen den kleistogam blühenden Pflanzen (in den ersten Tagen des August) solche mit mehreren chasmogamen Blüten. Diese Pflanzen waren an ihrer bedeutenderen Größe und dem dunkleren Grün ihrer Blätter leicht als die besser ernährten kenntlich, sie bildeten ein Gegenstück zu der oben erwähnten Pflanze, die trotz günstiger Bodenverhältnisse nur kleistogame Blüten hervorbrachte und zeigen wie diese, dass auf demselben Boden verschieden sich verhaltende Pflanzen wachsen können. Das beweist aber selbstverständlich nichts gegen die Abhängigkeit der Kleistogamie von Ernährungsverhältnissen, sondern zeigt nur, dass die Ausnutzungsfähigkeit gegenüber dem Boden bei den verschiedenen Pflanzen je nach ihrer Kräftigkeit eine verschiedene ist.

Dass auch ein sehr trockener¹⁾, aber sonst nahrhafter Boden dieselbe Wirkung ausüben wird wie ein nährstoffarmer, ist selbstverständlich, ebenso können natürlich auch andere ungünstig auf die Ernährung einwirkende Faktoren dasselbe Resultat ergeben. Um die Einwirkung konstanter großer Luftfeuchtigkeit und hoher Temperatur auf *Impatiens* zu untersuchen, wurde ein chasmogam blühendes Exemplar in das Viktorienhaus gebracht. Leider erkrankte es sehr bald an der „roten Spinne“. Einige Blüten entfalteten sich noch, führten aber ihre normalen Orientierungsbewegungen viel langsamer aus, als sonst, so dass der Sporn einige Zeit lang nach oben gekehrt blieb, statt sich sofort nach unten zu wenden. Hier ist eine Notiz Graebners²⁾ anzuführen, der beobachtete, dass *Impatiens parviflora*, welche von der „roten Spinne“ (*Tetranychus telarius* L.) befallen war, nach den chasmogamen Blüten kleistogame hervorbrachte.

Auch sonst sind beim Auftreten kleistogamer Blüten Ernährungsverhältnisse sicher beteiligt. Bei *Capsella bursa pastoris* beobach-

1) In dieser Beziehung ist von Interesse eine Beobachtung von E. Eggers (Kleistogamie einiger westindischer Pflanzen, Bot. Centralblatt VIII [1881], p. 57). Er fand bei einer Anzahl westindischer Pflanzen kleistogame Blüten und glaubt aus den klimatischen Verhältnissen schließen zu können, „dass die Ursache der anormalen kleistogamen Blütenentwicklung in allen Fällen dieselbe ist, nämlich der Mangel an ausreichender terrestrischer und atmosphärischer Feuchtigkeit, welcher eine vollkommene Entwicklung der Blüten nicht gestattet“. Versuche hat Eggers nicht angestellt. Meiner oben begründeten Auffassung zufolge ist es nicht der Mangel an Feuchtigkeit als solcher, welcher die Kleistogamie in den von Eggers beobachteten Fällen hervorrief, sondern die damit verbundene mangelhafte Ernährung. Eine mit nährstoffarmem Wasser reichlich begossene Pflanze würde ebenso kleistogame Blüten bilden, wie diese auf trockenem Boden gewachsenen Pflanzen.

2) Welchem meine 1893 a. a. O. veröffentlichten Angaben über *Impatiens* offenbar unbekannt geblieben waren.

tete ich an langen Infloreszenzen, die zahlreiche Früchte angesetzt hatten, dass die obersten Blüten kleistogam waren. Die Bestäubung fand innerhalb der noch geschlossenen Blütenknospen statt, die Blumenkrone blieb sehr klein, die Blüten öffneten sich nur ganz wenig. Auch hier liegt offenbar eine Ernährungshemmung der letzten Blüten vor, welche wohl namentlich durch den Fruchtausatz an den untern Blüten bedingt ist. „An Blütenständen, die eine größere Anzahl von Blüten hervorbringen, reicht das Material sehr häufig nicht mehr hin, um die jüngsten, letztgebildeten Blüten, welche am Ende des Blütenstandes stehen, zur Entfaltung zu bringen. An den meisten derselben sind zwar alle ihre Organe angelegt, man findet also Kelch, Blumenkrone, Staubblätter und Fruchtknoten in jugendlichem, aber normalem Zustande in ihnen, allein zu der Zeit, wo diese Blüten zur Weiterentwicklung an die Reihe kämen, haben die älteren Blüten bereits begonnen, Samen anzusetzen, und diesen strömen nun alle Bildungsstoffe zu, die jüngsten Blütenanlagen aber verkümmern . . . Entfernt man die jungen Früchte rechtzeitig so kann man die sonst verkümmern den Blütenanlagen zur Entwicklung bringen und dasselbe wird auch ohne die genannte Maßregel eintreten können, wenn die ganze Pflanze sich unter besonders günstigen, äußeren Bedingungen befindet“¹⁾. Statt ganz zu verkümmern, werden solche Blüten wie die von *Capsella* erwähnten zunächst kleistogam. Es steht deshalb ganz im Einklang mit meinen Anschauungen, wenn F. Ludwig, welcher am Ende der Infloreszenzen von *Hyoscyamus niger* b. *agrestis* kleistogame (später ganz verkümmern de) Blüten beobachtete nach Entfernung der Früchte wieder chasmogame, meist etwas kleinere Blüten auftreten sah²⁾.

Auch bei *Pisum sativum* fand ich an älteren, sich dem Ende ihrer Vegetation nähernden Pflanzen (aber bei noch günstigen äußeren Bedingungen in einem warmen Sommer) kleistogame Blüten. Die Pollenkörner waren innerhalb der geschlossen blühenden Blumenkrone entleert und hatten — teilweise noch innerhalb der Antheren — Schläuche getrieben.

Die Pflanzen standen an einem sonnigen Standort ganz frei, es konnte also nicht etwa ungenügende Beleuchtung oder Wärme die Entfaltung der Blumenkrone gehemmt haben. Diese wurde von dem sich vergrößernden Fruchtknoten teilweise in ähnlicher Weise, wie dies oben für *Impatiens* geschildert wurde, abgehoben. Während an diesen Blüten die Blumenkrone sich nicht entfaltet hatte und innerhalb der Knospe Selbstbestäubung eingetreten war,

1) Goebel, Über die gegenseitigen Beziehungen der Pflanzenorgane, Berlin, (C. Habel 1880, p. 7).

2) F. Ludwig, Weitere biolog. Mitteilungen. Botan. Centralblatt VIII (1881, p. 89).

brachten die Erbsenpflanzen eines unmittelbar danebenstehenden Beetes chasmogame Blüten in Menge hervor. Sie entstammten Samen, welche etwa 5 Wochen später als die der eben erwähnten Pflanzen ausgesät worden waren, die Pflanzen befanden sich dementsprechend noch in voller Wuchskraft, nicht in der Altershemmung, welche an älteren Erbsenpflanzen, die schon zahlreiche Früchte hervorgebracht haben, auf den ersten Blick schon durch das mangelhafte vegetative Wachstum uns entgegentritt.

Es wird nicht überflüssig sein, aus der Literatur noch weitere Beispiele anzuführen, welche zugleich zeigen, wie weit Kleistogamie — wenigstens die durch Entfaltungshemmung bedingte — verbreitet ist; bei genauerem Zusehen wird die jetzt schon große Liste von Pflanzen mit kleistogamen Blüten sich noch erheblich vermehren lassen.

Darwin (a. a. O. p. 285) führt eine Angabe von Torrey und Gray an, wonach die nordamerikanischen Arten von *Heliathenum*, wenn sie in dürrtigem Boden wachsen, nur kleistogame Blüten hervorbringen. Ludwig¹⁾ fand, dass die bei uns vielfach verwilderte aus Nordamerika als Zierpflanze eingeführte *Collomia grandiflora* auf neuen Standorten zunächst sich sehr üppig vermehrt, dabei aber das chasmogame Blüten, anfangs langsam zuletzt rasch einstellt. Die Exemplare dürrtigger Ernährung blühen alle kleistogam, und auch da, wo an ein und derselben Pflanze chasmogame und kleistogame Blüten vorkommen, ist wohl anzunehmen, dass die ersteren in der kräftiger ernährten Region vorkommen. Durchaus bezweifeln aber möchte ich die Annahme, dass sich die Pflanze die Kleistogamie erst in Europa angewöhnt habe, ich glaube vielmehr, dass sie in Nordamerika an dürrtigen Standorten ebenso kleistogam blüht, wie bei uns. Dass Pflanzen auf „frischem“ Boden zunächst üppig wachsen und dann zurückgehen (so z. B. die Gartenerdbeeren, welche alle drei Jahre auf frischen Boden gepflanzt werden müssen) und dementsprechend auch verwilderte Pflanzen von einem Standort, den sie eingenommen haben, allmählich wieder verschwinden, ist ja auch sonst bekannt, das auffallendste Beispiel dafür stellt eine andere nordamerikanische Pflanze, die *Elodea canadensis* dar. Worin es begründet ist, dass die Bedingungen für

1) Biologie der Pflanzen, p. 514; Botan. Zeitung, 1878, p. 739. Hier stellt Ludwig (p. 741) die Meinung auf, dass die Neigung zur Kleistogamie bei *Collomia* nicht durch Ernährungsbedingungen erklärt werde, sondern sich vielmehr (wie bei anderen Pflanzen) ausgebildet habe „infolge des Mangels an zur Bestäubung geeigneten Insekten“. Darauf wird unten, bei Besprechung der teleologischen Erklärungsversuche der Kleistogamie zurückzukommen sein; es sei hier nur bemerkt, dass hier wie bei den anderen teleologischen Erklärungsversuchen eine Verwechslung von Ursache und Nutzen vorliegt.

das Weiterleben solcher Pflanzen später ungünstiger werden, als sie anfangs waren (etwa die Erschöpfung bestimmter Nährstoffe u. s. w.), wissen wir nicht. Jedenfalls aber ist die Kleistogamie bei *Collomia* als ein Zeichen dieses Ungünstigerwerdens der Lebensbedingungen oder auch der verminderten Fähigkeit der Pflanze an sich günstige Lebensbedingungen auszunützen zu betrachten und hat nichts zu tun mit der von Ludwig angeführten Beziehung, dass die Tagschwärmer angepaßte langröhriige Blume bei uns keine Bestäubungsvermittler gefunden habe, sie würde ebenso auftreten, wenn die Bestäubungsvermittler vorhanden wären.

Die kleistogamen Blüten sowohl bei *Impatiens* als bei den anderen oben angeführten Pflanzen bildeten sich unter denselben Beleuchtungsverhältnissen, unter denen an anderen, kräftiger ernährten Pflanzen chasmogame Blüten entstanden. Dies ist besonders hervorzuheben, weil man wiederholt darauf hingewiesen hat, dass durch ungenügende Beleuchtung die Bildung chasmogamer Blüten unterdrückt werden kann. Sehen wir ab von H. Müller's oben angeführter Angabe über *Viola biflora*, so ist hier zu nennen Kerner's Beobachtung¹⁾, dass *Viola sepincola* im tiefen Waldesschatten keine chasmogamen Blüten anlegte. Außer einer mehr gelegentlichen Beobachtung von Sachs²⁾ über *Tropaeolum* ist namentlich die Untersuchung von Vöchting³⁾ über den Einfluss des Lichtes auf die Blütengestaltung anzuführen. Er gelangt zu der Ansicht, dass zunächst äußere Ursachen, in erster Linie mangelhafte Beleuchtung die Bildung kleistogamer Blüten herbeigeführt haben; eine Anschauung, die in dieser Fassung nach dem Obigen nicht haltbar ist. Es gelang nämlich, bei *Stellaria media*, *Lamium purpureum* u. a. durch schwache Beleuchtung die chasmogamen Blüten am Öffnen zu verhindern. Er meint, dass auch bei der Entstehung so ausgesprochen kleistogamer Blüten wie die von *Viola*- und *Impatiens*-Arten es sind, das Licht von ausschlaggebender Bedeutung gewesen sei. Wir haben oben gesehen, dass diese Annahme für *Impatiens* nicht zutrifft, dass hier vielmehr Ernährungsverhältnisse darüber entscheiden, ob eine Blüte kleistogam oder chasmogam wird und auch der Einfluss abgeschwächter Beleuchtung dürfte darin bestehen, dass dadurch Ernährungsstörungen zustande kommen, welche die Blütenbildung ungünstig, die Entwicklung der Vegetationsorgane günstig beeinflussen. Wie bei den in abgeschwächtem Lichte kultivierten Pflanzen oft noch Blütenknospen angelegt, aber nicht zur Entfaltung gebracht wurden, so lässt sich dasselbe auch bei den oben erwähnten

1) Pflanzenleben II, 388.

2) J. Sachs, Gesammelte Abhandlungen. I, p. 207 ff.

3) Über den Einfluss des Lichtes auf die Gestaltung und Anlage der Blüte. Jahrb. f. wiss. Botanik XXV (1893, p. 187).

Sandkulturen beobachten, auch Verkleinerung der Blumenkrone trat hier auf (z. B. bei *Sinapis arvensis*), trotzdem die Lichtintensität, wie Kontrollpflanzen zeigten, vollständig zur Bildung normaler Blumenkronen hinreichend war.

Vöchting glaubt auch bei einem Versuche mit *Viola odorata* der mangelhaften Beleuchtung „die eigentlich entscheidende“ Wirkung für das Auftreten von lediglich kleistogamen Blüten zuschreiben zu sollen, lässt aber unentschieden, ob dabei noch andere Ursachen im Spiele waren. Mir scheint es zweifellos, dass man *Viola* mit nur kleistogamen Blüten auch in voller Beleuchtung erziehen kann, wenn man sie unter die Bedingungen bringt, unter denen die kleistogamen Blüten normal entstehen. Diese treten auf, wenn die Pflanze im Wachstum, in der Entwicklung ihrer vegetativen Organe begriffen ist. Wenn also die Vegetation nach der Winterruhe früher als normal angeregt wird, werden kleistogame Blüten auftreten¹⁾. Dabei handelt es sich aber meiner Ansicht nach nicht etwa darum, dass für die Entwicklung der Blumenkrone ein relativ niederliegendes Temperaturoptimum vorhanden wäre, nach dessen Überschreitung das Verkümmern der Blumenkrone und sonstige Hemmungerscheinungen eintreten.

Dass hohe Temperatur nicht direkt das Auftreten kleistogamer Blüten bedingt, geht daraus hervor, dass ich in dem außerordentlich heißen und trockenen Sommer dieses Jahres (1904) das Auftreten chasmogamer Blüten sowohl bei *Viola silvatica* als bei *Viola odorata* (var. *semperflorens*) in der ersten Hälfte des Juli erzielen konnte. Beide Veilchenarten hatten vorher kleistogame Blüten hervorgebracht. Die Zahl dieser chasmogamen Blüten war zwar keine große, und sie waren bei *Viola silvatica* teilweise mit etwas kleinerer, blasser gefärbter Blumenkrone versehen als die im Frühjahr auftretenden chasmogamen Blüten, aber sonst waren sie normal, was die Antherenbildung und sonstige Eigentümlichkeiten anbelangt. Die chasmogamen Sommerblüten von *Viola silvatica* entleerten auch ihren Pollen, die von *Viola odorata* trieben (wie dies bei den unmittelbar vor den kleistogamen Blüten auftretenden letzten chasmogamen Blüten nach dem Obigen [p. 479] häufig geschieht) Pollenschläuche innerhalb der Antheren, einige der Blüten zeigten auch insofern einen Übergang zur Kleistogamie, als sie sich, trotzdem sie am unteren Blumenblatt einen langen Sporn hatten, nicht vollständig öffneten.

Die Pflanzen, welche diese Blüten hervorbrachten, waren hell und trocken kultiviert worden. Ich ging von der Ansicht aus, dass chasmogame Blüten angelegt werden²⁾ zu einer Zeit, wo das vegetative Wachstum stillsteht oder doch unbedeutend ist und

1) Über meine eigenen Versuche soll später berichtet werden.

reichlich Baumaterialien vorhanden sind. Ich suchte deshalb die Pflanzen vorzeitig in die Ruheperiode zu versetzen, indem ich sie trocken hielt und gab ihnen durch starke Beleuchtung Gelegenheit zur reichlichen Assimilation. Die Pflanzen zeichneten sich dementsprechend auch aus durch gedrungenen Wuchs und kurzstielige Blätter. Auf diese Faktoren glaube ich das Auftreten der chasmogamen Blüten nach den kleistogamen zurückführen zu sollen. Es sei dabei ausdrücklich bemerkt, dass bei *Viola silvatica* chasmogame Blüten selbst an solchen Sprossen auftraten, die vorher kleistogam erzeugte Früchte gebildet hatten, also nicht etwa das Ausbleiben der Fruchtbildung in den kleistogamen Blüten für das Auftreten chasmogamer als Veranlassung dienen kann. Auch im Freien traf ich *Viola silvatica* Ende Juli und Anfang August teilweise mit normalen chasmogamen Blüten an. Nach dem oben Mitgeteilten kann ich Graebner's Anschauungen über die Ursachen der Kleistogamie bei *Viola* nicht teilen.

Graebner¹⁾ ist geneigt, die Ausbildung kleistogamer Blüten bei *Viola* der höheren Temperatur zuzuschreiben. Indes genügen die von ihm angegebenen Beobachtungen nicht, um diesen Satz zu erweisen. Er sagt: „Sobald eine solche Pflanze an einen wärmeren Standort kommt, sei es in ein warmes Gewächshaus oder ein geheiztes Zimmer, hört sofort die Bildung der chasmogamen Blüten auf und es werden nur kleistogame entwickelt, ja ich konnte sogar die Beobachtung machen, dass nur die vollständig ausgebildeten Knospen der *Viola odorata* sich öffneten, bei allen anderen aber das Wachstum der Petala aufhörte und die Blütenstiele sich zu Boden neigten. Von da an verhielten sich alle Blüten ganz wie kleistogame.“ Nun folgen, wie wir oben sahen, normal kleistogame Blüten auf chasmogame. Es liegt in dem von Graebner angeführten Falle kein Beweis dafür vor, dass nicht bei den in höhere Temperatur gebrachten Pflanzen einfach der normale Entwicklungsgang beschleunigt wurde. Wenn der Verf. fortfährt: „Einige andere Pflanzen, die sofort nach Beginn der Vegetationsperiode im Frühjahr in eine Temperatur von 12—14° gebracht wurden, entwickelten nicht eine einzige chasmogame, sondern nur kleistogame Blüten,“ so ist dabei leider nicht bemerkt, ob die chasmogamen Blüten nicht vielleicht stecken geblieben waren und nur die kleistogamen sich entwickelt hatten. Die Frage danach ist um so berechtigter, als Vöchting fand (a. a. O. p. 176), dass die Knospen chasmogamer Blüten an Pflanzen von *Viola odorata* sich nicht entfalteten, sondern stecken blieben, wenn die Pflanzen bei abgeschwächtem Lichte kultiviert wurden. Kleisto-

1) Biolog. Notizen, Verh. des Bot. Vereins der Provinz Brandenburg, 35. Jahrg. 1893, p. 150, Berlin 1894.

game Blüten traten an diesen Pflanzen auf. Ebenso kann es sich also bei den von Graebner erwähnten Pflanzen möglicherweise nicht um eine Verwandlung der Anlage chasmogamer Blüten in kleistogame, sondern um ein Verkümmern der ersteren handeln.

Ganz ähnlich wird es sich bei *Viola*, die im Frühjahr oder Herbst in höhere Temperatur gebracht wird, verhalten, entweder bleiben die Knospen der chasmogamen Blüten ganz stecken oder die Hemmung der Entwicklung ist eine teilweise, es entstehen kleistogame Blüten.

Es ist also hier mit anderen Worten keine direkte Temperaturwirkung vorhanden, sondern eine korrelative, nicht die Temperaturerhöhung als solche bedingt das Ausbleiben der chasmogamen Blüten, sondern die durch die erhöhte Temperatur eingeleitete Entwicklung der Vegetationsorgane. Diese entzieht den Blütenknospen einen Teil der Baumaterialien und veranlasst sie, statt sich vollständig, d. h. chasmogam auszubilden, kleistogam zu werden, ebenso wie dies in anderen Fällen durch die Heranreifen der Früchte geschieht (vgl. p. 772).

Auf eine solche Korrelation nicht auf die höhere Temperatur als solche glaube ich also die von Graebner erwähnte Beobachtung zurückführen zu sollen. Meine Pflanzen, welche am 7. Juli chasmogame Blüten hervorbrachten, waren einer viel höheren Temperatur wochenlang ausgesetzt als die von Graebner erwähnten, trotzdem bildeten sie chasmogame Blüten. Dass diese nicht in größerer Zahl und kräftigerer Ausbildung auftraten, wird den abnormen Bedingungen, unter denen die Pflanzen standen, zuzuschreiben sein.

Wenn ich eine mit Blütenknospen versehene normale Pflanze von *Viola odorata* vor der Entfaltung der chasmogamen Blütenknospen durch höhere Temperatur antreibe, so wirkt die Temperatur nicht allein auf die Blütenknospen, sondern auch auf die vegetativen Organe. Es ist eine bekannte Erfahrung, dass wenn man beim „Treiben“ höhere Temperaturen anwendet, vielfach die Blüten stecken bleiben, und zwar wie Müller-Thurgau wohl mit Recht annimmt, in Verbindung damit, dass die rasche und starke Entwicklung der vegetativen Organe die Baustoffe verbraucht, die zur Entfaltung der Blüten hätten Verwendung finden sollen. Es mag ein analoger Fall hier angeführt werden.

Gärtner¹⁾ schnitt im August an Pflanzen von *Silene noctiflora*, welche sehr reichlich Früchte angesetzt hatten, diese weg. Es entwickelten sich in einem Zeitraum von 14—20 Tagen bei warmer Witterung eine Menge neuer Blüten. Der bei weitem größte Teil

1) Versuche und Beobachtungen über die Befruchtungsorgane der vollkommenen Gewächse, 1844, p. 124.

dieser war aber mit „tabeszenten“ Antheren versehen, auch die Zahl der Antheren war verringert und die Blumenblätter waren bei sehr vielen nicht entwickelt, die Griffel aber befruchtungsfähig. Möglich, dass unter diesen Blüten auch kleistogame waren. Jedenfalls zeigen sie eine Analogie mit diesen, indem sowohl Blumenkrone als Androeceum reduziert war. Wie wir kleistogame Blüten speziell bei Keimpflanzen oder an neu sich entwickelnden Trieben auftreten sahen, so finden sich hier, nachdem die eigentlich schon abgeschlossene Vegetation neu angeregt war, neue, aber unvollständig ausgebildete Blüten. Dass die Entwicklung vegetativer Teile eine Hemmung in der Ausbildung der Fortpflanzungsorgane bedingt, ist auch in anderen Pflanzengruppen nicht ohne Beispiel. Die untersten Sporangien in den Sporangienständen (Blüten) der *Lycopodium*-Arten sind häufig kleiner als die anderen oder ganz verkümmert, die ersten Sporophylle junger Pflanzen von *Onoclea Struthiopteris* sind meist als Mittelformen zwischen Laubblättern und Sporophyllen ausgebildet und zeigen zahlreiche unvollständig ausgebildete Sporangien. Diese Tatsachen sind offenbar darauf zurückzuführen, dass die vegetative Entwicklung zur Zeit der Anlegung der Fortpflanzungsorgane noch nicht zum Stillstand gelangt war.

Ohne Zweifel verhalten sich in dieser Beziehung nicht alle Pflanzen gleich und gewiss ist es für *Viola* notwendig, diese Auffassung experimentell weiter zu verfolgen, sie schließt sich aber ungezwungen allen oben mitgeteilten Tatsachen an. Diese sollen uns auch die Grundlage geben, welche gestattet, die anderen Erklärungsversuche für das Auftreten der Kleistogamie zu beurteilen.

Es mögen zunächst die phylogenetischen Spekulationen erwähnt sein, als deren Hauptvertreter wir den verdienstvollen Blütenbiologen H. Müller betrachten können.

H. Müller¹⁾ unterscheidet kleistogame Blüten verschiedenen Ursprungs, nämlich zunächst solche, bei denen Ungunst der äußeren Verhältnisse eine Entwicklungshemmung, ein Zurückbleiben der Blüten im Knospenstadium (wobei Selbstbefruchtung stattfindet) veranlasst²⁾. Solche Fälle finden sich z. B. bei Wasserpflanzen, bei kleistogamen Windblütlern und bei Pflanzen, welche in ihrer Heimat chasmogame, in ein anderes Klima versetzt kleistogame Blüten tragen. Er fährt fort: „Einen solchen Ursprung kann aber offenbar die Kleistogamie aller derjenigen Insektenblütler nicht haben, welche in ihrer Heimat Jahr für Jahr gleichzeitig an denselben Stöcken große, sich öffnende und kleine kleistogame Blüten hervorbringen.“

1) Hermann Müller, Das Variieren der Größe gefärbter Blütenhüllen, Kosmos I, p. 136 u. 137 (Oktober 1877).

2) Das sind also dieselben, die später als pseudokleistogam bezeichnet wurden.

Als Beispiel führt er *Viola* an. Er meint: „Schon bei den gemeinsamen Stammeltern jener *Viola*-Arten sind durch individuelle Variation Blumen mit größeren und kleineren gefärbten Hüllen an denselben Stöcken aufgetreten, und die kleinhülligen, infolge nicht ausreichenden Insektenbesuches zu kleistogamen Blüten umgeprägt worden.“ Diesem Urzustande stehe ein von Fr. Müller in Brasilien gefundenes weißblühendes Veilchen noch am nächsten, welches gleichzeitig an denselben Stöcken große sich öffnende und kleine kleistogame Blüten hervorbringe. Leider wird aber über die Verteilung der Blüten gar nichts mitgeteilt. Es ist nicht gesagt, ob chasmogame und kleistogame Blüten untereinander auftreten oder in verschiedenen Regionen der Sprossachse. Nach dem Verhalten unserer einheimischen Veilchen¹⁾ wäre das letztere anzunehmen, und dann ist das Verhalten, wenn die chasmogamen Blüten etwas länger ausdauern, von dem von *Viola odorata*, *mirabilis* etc. nicht wesentlich verschieden. Außerdem sahen wir, dass unter bestimmten Bedingungen auch nach den kleistogamen Blüten chasmogame wieder auftreten können. Von den letzteren aber meint Müller, dass sie in der Regel nur wenn die chasmogamen Blüten nicht Frucht ansetzen entstehen. Diese Meinung ist aber, wie oben nachgewiesen, nicht haltbar.

Für *Viola biflora* konstruiert Müller eine besondere Gruppe, da sie plötzlich in den Schatten versetzt, nur kleistogame Blüten trage. Das sei als ein Rückschlag in früher allmählich ausgeprägte, später überflüssig gewordene und wieder verloren gegangene Eigentümlichkeiten zu betrachten, hier also auf die durch die brasilianische Veilchenart repräsentierte Ausbildung von chasmogamen und kleistogamen Blüten. Es wurde oben mehrfach betont, dass die kleistogamen Blüten von *Viola biflora* ebenso in den natürlichen Entwicklungsgang der Pflanze gehören, wie bei anderen *Viola*-Arten, die Müller'sche Annahme ist für diese Pflanze also sicher nicht haltbar. Aber auch sonst bleiben seine Darlegungen ein rein künstliches Hypothesengebäude. Er nimmt an:

1. Erste Form von *Viola*: Zweierlei Blüten, solche mit größeren und solche mit kleineren gefärbten Hüllen²⁾.

1) Bei *Viola silvatica* fand ich nicht selten die chasmogamen Blüten noch vorhanden, wenn die kleistogamen schon da waren.

2) Derartiges findet sich tatsächlich bei den verschiedenen „Formen“ (kleinen Arten) von *Viola tricolor*, aber eben auf verschiedene Formen verteilt, nicht an ein und derselben Pflanze. Die Corolle von *Viola tricolor* (*f. arvensis*) fand ich bei manchen Exemplaren so klein, dass sie nicht über den Kelch hinausragte. Es gelang mir aber nicht, kleistogame Blüten zu finden. Wohl aber blieben die Blütenknospen der großblumigen Gartenform (*pensée*), die ich mehrere Monate im feuchtwarmen Viktorialhause kultivierte, nach einiger Zeit stehen, ohne sich zu entfalten. Sie erreichten eine Länge von etwa 7 mm und vertrockneten dann, ohne Samen anzusetzen. Die Vegetationsorgane dagegen entwickelten sich fast normal weiter.

2. Letztere werden „infolge nicht ausreichenden Insektenbesuches“ kleistogam. Also zweite Form von *Viola*: kleistogame und chasmogame Blüten zugleich.

3. Beide werden zeitlich getrennt, die kleistogamen treten als Sicherung auf, wenn die chasmogamen fehlschlagen.

4. Bei einer Art, *Viola biflora*, können kleistogame Blüten als Rückschlag, veranlasst durch ungünstige physikalische Bedingungen, auftreten.

Dieses ganze Hypothesengebäude ist aber nicht haltbar, ebenso wenig als der Unterschied, den Müller zwischen den zwei Formen kleistogamer Blüten macht. Denn wir sahen, dass auch bei *Impatiens*, welche nicht nur gelegentlich, sondern „Jahr für Jahr“ kleistogame Blüten hervorbringt, deren Entwicklung durch ungünstige äußere Bedingungen veranlasst wird und dass diese Bedingungen nicht etwa in „nicht ausreichendem Insektenbesuche“ bestehen. Es ist keinerlei zureichender Grund vorhanden, die kleistogamen *Viola*-Blüten von kleinblütigen, sich selbst befruchtenden Formen abzuleiten, wie sie bei *Viola tricolor* vorkommen, und die Anschauung, dass die kleistogamen Blüten bei *Viola biflora* als Rückschlagserscheinung auftreten, ist oben schon als irrtümlich nachgewiesen.

Wir haben gesehen, dass bei dieser kleistogame Blüten auftreten, trotzdem die chasmogamen reichlich Samen ansetzen. Immer wieder aber taucht bei den Blütenbiologen ebenso wie bei H. Müller die Neigung auf, die Bildung kleistogamer Blüten als die Folge des Ausbleibens der Samenbildung in den chasmogamen zu betrachten.

So sagt z. B. Kirchner¹⁾ von *Viola odorata*: „Außer den großhülligen, offenen Blüten kommen, wenn Insektenbesuch ausgeblieben ist²⁾, im August an den Ausläufern kleistogame Blüten zur Entwicklung! Knuth in seinem Handbuch der Blütenbiologie (I p. 66) meint sogar, die Erklärung für das vorwiegende Auftreten kleistogamer Blüten bei *Drosera* dürfte in dem Umstande zu suchen sein, dass die anfliegenden kleinen Insekten (welche die Kreuzbestäubung vermitteln könnten) von den glänzenden Tropfen auf den Tentakeln der Blätter so angelockt werden, dass sie die Blüten unbeachtet lassend auf die Blätter fliegen! Auf der oberbayerischen Hochebene sind aber die Blüten von *Drosera* sehr häufig chasmogam, was wohl mit der stärkeren Insolation zusammenhängt. Denn nur bei intensiver Beleuchtung und höherer Temperatur öffnen sich die *Drosera*-Blüten, damit und nicht mit dem mangelnden Insektenbesuch hängt das Auftreten der kleisto-

1) Flora von Stuttgart 1888, p. 318.

2) Sperrung von mir. G.

gamen Blüten zusammen. Für die anderen Formen hat Knuth auch eine „Erklärung“. Bei *Viola*, *Oxalis* etc. entstehen nach ihm die kleistogamen Blüten im Sommer in Verbindung damit, dass jetzt viele andere Blüten die Kreuzungsvermittler anlocken, die chasmogamen Blüten entstehen im Frühjahr, „weil dann die Konkurrenz unter den Blumen noch nicht so groß ist“. Auf eine Kritik solcher Darlegungen einzugehen ist wohl nicht erforderlich, sie stellen nur ein abschreckendes Beispiel teleologischer Scheinerklärungen dar. Außerdem zeigt die direkte Beobachtung oft genug, dass kleistogame Blüten auch dann auftreten, wenn die chasmogamen Samen angesetzt haben. Ich habe dies bei *Viola mirabilis*, *Viola silvatica*, *Viola odorata* oft beobachtet, im Frühjahr 1904 setzten die chasmogamen Blüten von *Viola mirabilis* in der Umgebung Münchens zahlreiche Früchte an, trotzdem traten die kleistogamen auf, die ihrerseits gleichfalls Früchte bildeten. Dass die letzteren von Bedeutung sind, wenn die Samenbildung der ersteren ausbleibt, ist ja selbstverständlich, und Darwin hat schon frühzeitig diese Bedeutung erkannt.

In einem Briefe an Asa Gray vom 16. November 1862¹⁾ heißt es (und der Herausgeber [der bekannte Botaniker Francis Darwin] fügt in einer Anmerkung hinzu, dass diese Ansicht jetzt allgemein angenommen sei), „... dass aber die (vollkommenen) Blüten nicht immer, namentlich im zeitigen Frühjahr hinreichend von Insekten besucht werden; die kleinen unvollkommenen, sich selbst befruchtenden Blüten werden daher entwickelt, um die hinreichende Menge von Samen für die jetzige Generation zu sichern.“

Diese kleistogamen Blüten aber sind nicht aufgetreten, weil sie notwendig waren, sie finden sich, wie wir sahen, auch bei Formen, die sie nicht nötig haben. Nichtsdestoweniger sind sie für eine Anzahl von Pflanzen von erheblichem Nutzen, man wird sich aber hüten müssen, die Ursache des Auftretens ihrer Bildung in direkte Beziehung zu ihrem Nutzen zu setzen. Beides ist auseinander zu halten, wo dies nicht geschieht, entsteht eine Vermengung von teleologischen Zurechtlegungen und kausalen Erklärungsversuchen, wie sie sich z. B. bei F. Ludwig²⁾ findet. Er meint, regelmäßig treten kleistogame Blüten nach den chasmogamen auf bei *Oxalis Acetosella*, *Viola odorata* etc., bei deren chasmogamen Blüten der frühen Jahreszeit halber der Insektenbesuch mehr oder minder unsicher sei, bei *Lamium amplexicaule* seien die ersten Blüten („wohl infolge der meist noch ungünstigen Witterung“) kleistogam. *Impatiens noli tangere*, *Linaria vulgaris* blühe an schattigen, insektenarmen Stellen im Walde meist kleistogam,

1) Leben und Briefe von Charles Darwin (Deutsche Übersetzung) III, p. 298.

2) Biologie der Pflanzen p. 427, 1895.

„viele ausländische Pflanzen blühen teils wegen der fehlenden Bestäubungsvermittler, teils wegen unzulänglicher klimatischer Verhältnisse bei uns schließlich nur kleistogam, so *Collomia grandiflora*“ u. a. „Dürftige Standortsverhältnisse, Ungunst der Witterung zur Blütezeit, Mangel der Bestäubungsvermittler sind als die Ursache der Anpassung an Kleistogamie zu betrachten.“ Vermutlich stellt sich Ludwig vor, dass die Kleistogamie in derartigen Fällen als zweckmäßige Variation durch Selektion erhalten blieb. Inwiefern aber bei z. B. dürftigen Standortsverhältnissen Kleistogamie von Vorteil sein soll, wird nicht dargelegt; man könnte allenfalls an den Vorteil der Materialersparnis denken, allein die kleistogamen Blüten treten in solcher Menge auf, dass das zu ihrer Bildung verwandte Material zur Ausbildung einer — wenn auch geringeren Anzahl — chasmogamer Blüten vollständig hinreichen würde. Wir sehen bei zahlreichen anderen Pflanzen, dass sie bei ungünstigen Standortsverhältnissen (wenn sie überhaupt zur Blüte gelangen) die Zahl der Blüten verringern, aber diese „normal“ ausbilden. Von einer direkten Materialersparnis in den kleistogamen Blüten zugunsten der Samen kann man zudem nicht wohl reden. Denn die Samenbildung innerhalb der einzelnen kleistogamen Blüte ist nicht etwa eine reichere, sondern eine ärmere als in den chasmogamen Blüten, wie dies bei *Impatiens* und *Cardamine chenopodiifolia* besonders deutlich hervortritt. Vielmehr kommt, wie oben zu zeigen versucht wurde, die Korrelation mit den Vegetationsorganen in Betracht und den letzteren käme eine Materialersparnis bei der Blütenbildung zugute. Eine bessere Entwicklung der Vegetationsorgane aber ermöglicht dann die Bildung einer größeren Zahl kleistogamer Blüten.

Ebensowenig ließe sich die Annahme durchführen, die Kleistogamie sei zwar durch „Nahrungsmangel“ ursprünglich induziert, aber durch Mangel an Kreuzungsvermittlern weiter gezüchtet worden. Diese Hypothese müsste postulieren, dass ursprünglich die Fähigkeit, kleistogame Blüten (infolge von „Nahrungsmangel“) zu bilden, innerhalb einer Art sehr ungleich war und dass in Gegenden, wo keine Insekten zur Kreuzungsvermittlung vorhanden waren, nur die Exemplare übrig blieben, die kleistogame Blüten bilden konnten. Diese Hypothese widerspricht aber den mitgeteilten Beobachtungstatsachen, welche zeigen, dass unter gleichen äußeren Umständen alle untersuchten Individuen wesentlich gleich reagieren auch da, wo die Kleistogamie keinen wesentlichen Nutzen bringt.

Dass ihre Bedeutung trotzdem für manche Pflanzen eine erhebliche ist, wurde ja schon mehrfach betont.

Aber wir haben stets zu unterscheiden zwischen den äußeren Bedingungen, welche eine bestimmte Reaktion der Pflanze auslösen und zwischen dem Nutzen, welchen diese Reaktion gewährt. Die

teleologischen Erklärungen, denen mehr oder minder die Annahme zu grunde liegt, dass (nach Lamarck'scher Auffassung) das Bedürfnis als Reiz wirke, haben das vielfach übersehen und so den Nutzen eines bestimmten Gestaltungsverhältnisses mit seiner „Ursache“ verwechselt. Ich habe wiederholt darauf hingewiesen¹⁾, dass bei Pflanzen vielfach Reaktionen auf Reize auftreten, welche mit dem durch die Reaktion bedingten Nutzen in keinem direkten Verhältnis stehen. So z. B. die Stellung der Archegonien auf der Unterseite der Prothallien bei Farnen und *Equisetum*. Sie wird durch das Licht

Fig. 15.

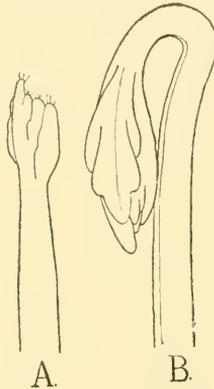


Fig. 14.

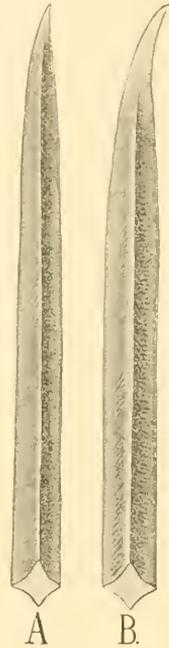


Fig. 14.

Ranunculus repens. Zwei in Dunkelkultur entwickelte Blätter. Das jüngere ist noch aufrecht, das ältere hat durch eine Krümmung des Blattstieles die Blattspreite nach unten gewendet.

Fig. 15.

Hermodactylus tuberosus. Endstück zweier Blätter mit Bohrspitze (hell), links am Licht, rechts im Dunkeln erwachsen. (Die Verschiedenheit in der Färbung von Bohrspitze und Blatt ist bei der Wiedergabe der Zeichnung nicht ausreichend hervorgetreten.)

bedingt — die Archegonien stehen stets auf der Schattenseite, eine Stellung, welche vorteilhaft ist, weil hier das zur Befruchtung notwendige Wasser mehr zur Verfügung steht als auf der Oberseite. Für die verhältnismäßig kurzlebigen Farnprothallien kommt das besonders in Betracht. Die thallosen Lebermoose, bei welchen die Archegonien auf der Oberseite stehen, haben besondere Fangeinrichtungen für Wassertropfen ausgebildet²⁾, bei den Wasserrainen (*Hydropterides*) ist die Stellung der Archegonien auf der

1) Über Studium und Auffassung der Anpassungserscheinungen, ferner in „Organographie“ I. Teil.

2) Goebel, Organographie, p. 304 ff.

Prothalliumunterseite charakteristischerweise nicht vorhanden. Ebenso ist es in anderen Fällen. Bekanntlich haben eine Anzahl von Pflanzenteilen, welche den Boden zu durchbohren haben, an der Spitze eine Einkrümmung, welche ermöglicht, dass nicht die (in diesen Fällen für das Durchbohren der Erde weniger geeigneten) an der Spitze gelegenen Teile, sondern das Knie, wo resistenteres Gewebe sich befindet, die Erde zu durchbrechen hat. Diese Erscheinung wird nun in manchen (aber keineswegs in allen) Fällen durch Lichtmangel hervorgerufen. So z. B. bei den Blättern von *Ranunculus repens* und einigen verwandten Arten. Lässt man diese am Lichte sich entfalten, so bleibt der Blattstiel gerade. Im Finstern dagegen ist er nur im ersten Entwicklungsstadium gerade, dann biegt er sich knieförmig ein. Befindet sich die Pflanze unter Erde, so wird ihr die Einkrümmung das Durchbrechen der Blätter erleichtern — aber die Einkrümmung ist keine direkte Anpassung an das Durchbrechen durch den Boden, sondern durch Lichtmangel bedingt, sie tritt also auch ein, wenn kein Erdwiderstand zu überwinden ist¹⁾.

Die Blätter von *Hermodactylus tuberosus* durchbrechen die Erde gerade, nicht gekrümmt, sie haben nämlich, wie andere derartig sich verhaltende Blätter eine „Bohrspitze“, welche zum Durchbruch durch die Erde besonders geeignet ist. Das ganze Blatt hat die Gestalt eines vierkantigen Dolches, dessen Bohrspitze durch ihre weißliche Färbung sich abhebt. Auch diese Bohrspitze wurde bei meinen Kulturen an Blättern, welche unter Lichtabschluss erwachsen waren, länger als bei anderen (Fig. 15). Es herrscht hier dieselbe Beziehung wie bei den *Ranunculus*-Blättern.

Die kleistogamen Blüten aber stellen, wie ich oben nachzuweisen versucht habe, einen weiteren Beleg für den Satz auf, dass eine Reaktion auf äußere Einflüsse für die Pflanze vorteilhaft sein kann auch da, wo zwischen diesen Einflüssen und den Faktoren, welchen diese Reaktion „angepasst“ ist, keine direkte Beziehung besteht, wenn man dies im Auge behält, so scheint mir die Entstehung der Kleistogamie nicht mehr so rätselhaft, wie Solms-Laubach sie bezeichnet hat²⁾ obwohl gewiss noch zahlreiche Untersuchungen notwendig sein werden, ehe wir über die Faktoren, welche sie im einzelnen bedingen, aufgeklärt sein werden. Zunächst wurde oben nachzuweisen versucht, dass Kleistogamie dann zustande kommt, wenn die Entwicklung von Pollenkörnern und Samenanlagen noch stattfindet unter Bedingungen, unter denen die Entwicklung (oder Entfaltung) anderer Blütenteile gehemmt wird.

1) Ganz ähnlich verhalten sich auch, wie ich vor einigen Jahren beobachtete und Massart neuerdings beschrieb, die Ausläufer von *Mercurialis perennis*.

2) Botan. Zeitung 1883, p. 303.

Das „Minimum“ liegt für letztere höher als für erstere, diese Tatsache tritt für gewöhnlich, wenn alle Faktoren harmonisch zusammenwirken, nicht hervor, macht sich aber geltend, wenn irgendwelche Störungen eintreten. Es wurden absichtlich nur solche kleistogame Blüten besprochen, welche an Pflanzen auftraten, deren chasmogame Blüten der Bestäubung durch Insekten angepasst sind. Bekanntlich gibt es kleistogame Blüten auch bei windblütigen Pflanzen (z. B. bei einigen Gräsern, *Juncus bufonius* u. a.). Es darf wohl angenommen werden, dass für ihr Auftreten dieselben Bedingungen maßgebend sind wie für die oben besprochenen.

Die teleologischen Erklärungsversuche dagegen mussten für die kleistogamen Blüten windblütiger Pflanzen andere Bedingungen postulieren, als für die von Pflanzen mit entomophilen Blüten. Dieser Gegensatz fällt jetzt weg.

Zum Schlusse sei noch auf eine andere Frage hier kurz hingewiesen.

Gewöhnlich betrachtet man die Blüten als Organe, welche viel weniger plastisch d. h. in ihrer Gestaltung von äußeren Bedingungen abhängig sind, als die Vegetationsorgane. Im allgemeinen trifft das auch zu. Aber um so mehr ist hervorzuheben, dass — auch abgesehen von den kleistogamen Blüten — nicht nur die Größenverhältnisse der Blumenkrone und der Staubblätter (vgl. das p. 750 über *Sinapis arvensis* Angeführte), sondern auch die Zahlenverhältnisse innerhalb der Blüte bei einer Anzahl von Pflanzen sich als von Ernährungsverhältnissen abhängig erwiesen haben. So wurde früher¹⁾ angeführt, dass bei den Blüten einiger Rosaceen z. B. *Agri-monia*, *Crataegus*) die Zahl der Staubblätter geringer ist, wenn weniger Nährmaterial zur Verfügung steht, — die ausbleibenden Staubblätter sind die in der Blüte zuletzt angelegten, — und dass auch die Zahl der Fruchtblätter offenbar von Ernährungsverhältnissen abhängig ist²⁾. Ganz ähnliche Resultate hat auch Warming³⁾ neuerdings beim Mohne erhalten, er fand, dass bei *Papaver somniferum*, das sonst zahlreiche Staubblätter hat, bei schlecht ernährten Exemplaren nur 3—4 vorhanden sein können (auch Staminodien treten auf) und auch die Zahl der Fruchtblätter verringert wird. Ich führe diese Tatsachen hier an, um zu betonen, dass die Frage nach der Abhängigkeit der Blütengestaltung von äußeren Faktoren eingehender experimenteller Untersuchung bedarf, vor allem auch die nach den Bedingungen, unter denen die „Gynomonöcie“ und „Gynodiöcie“ auftreten⁴⁾ und unter denen sonst allogame Pflanzen

1) Goebel, Über die Anordnungsverhältnisse der Staubblätter in einigen Blüten, Botan. Zeitung 1882, p. 357.

2) Goebel, Organographie, p. 715 (Nigella).

3) Warming, Individus nances du *Papaver somniferum* S. A. o. J. u. O.

4) Das die Frage nach der Verteilung der Sexualorgane (wie man Staub-

autogam werden, wie dies bei manchen arktischen Pflanzen der Fall ist. Ob in letzterem Falle eine direkte Beeinflussung durch Ernährungsvorgänge (im weitesten Sinne) vorliegt oder besondere Rassen sich gebildet haben, ist meines Wissens nicht bekannt. Im ersteren Falle würden diese Pflanzen in andere klimatische Verhältnisse gebracht anders (betreffs der Bestäubungsverhältnisse) ausgestattete Blüten hervorzubringen, im zweiten nicht. Wie dem nun aber auch sein mag, jedenfalls scheint es mir zweifellos, dass es sich bei diesen autogam gewordenen Pflanzen nicht um eine direkte, sondern nur um eine indirekte Anpassung an die für Fremdbestäubung ungünstigeren Verhältnisse im arktischen Norden handelt.

Zusammenfassung.

1. Eine große Anzahl von Pflanzen hat die Fähigkeit, unter bestimmten äußeren Bedingungen kleistogame Blüten statt chasmogame zu erzeugen. Diese kleistogamen Blüten unterscheiden sich von den gewöhnlichen, bei Blüten sehr häufigen Hemmungsbildungen, dadurch, dass zwar die Entwicklung der Blüte auf einem früheren oder späteren Entwicklungsstadium eine Hemmung erfährt, die Reife der Sexualorgane aber trotzdem eintritt. Zwischen „echter“ Kleistogamie (Entwicklungshemmung) und „Pseudo-Kleistogamie“ (Entfaltungshemmung) lässt sich keine scharfe Grenze ziehen.

2. Die von Darwin gemachte Annahme, es seien bei den kleistogamen Blüten besondere durch den Kampf ums Dasein erworbene Anpassungen (den chasmogamen gegenüber) vorhanden, ist nicht zutreffend. Der Vergleich der Entwicklung von chasmogamen und kleistogamen Blüten zeigt vielmehr, dass letztere lediglich Hemmungsbildungen (im oben bezeichneten Sinne) sind.

3. Die teleologischen Erklärungsversuche für das Auftreten der Kleistogamie sind unzutreffend. Diese steht weder mit dem Mangel an Bestäubungsvermittlern, noch mit dem Unterbleiben der Samenbildung in den chasmogamen Blüten im ursächlichen Zusammenhang. Sie ist vielmehr bedingt durch unzureichende Ernährungsverhältnisse und Korrelation mit den vegetativen Organen. Die unzureichenden Ernährungsverhältnisse können veranlasst sein einerseits durch ungenügende Zufuhr von Aschenbestandteilen; andererseits durch mangelhaften Lichtzutritt etc., diese Abhängigkeit ist auch da vorhanden, wo die Kleistogamie scheinbar stets im Entwicklungsgange der Pflanze zu bestimmter Zeit auftritt (*Im-*

blätter und Fruchtblätter in den Blüten — freilich mit Unrecht — bezeichnete Kapitel der „Organographie“ musste gleichfalls weggelassen werden, es soll gelegentlich in ähnlicher Weise wie das über Kleistogamie nachgeholt werden. Erwähnt sei hier nur, dass die bis jetzt vorliegenden Erfahrungen (für einige Labiaten) zeigen, dass das Weiblichwerden der Blüten durch äußere Faktoren bedingt wird.

patiens, Viola). Auch solche Pflanzen bringen kleistogame Blüten hervor, welche diese durchaus nicht notwendig haben. Für manche Pflanzen aber ist die Fähigkeit, kleistogame Blüten zu bilden, deshalb von großer Bedeutung geworden, weil die chasmogamen bei ihnen nicht regelmäßig Samen ansetzen. Das Verhältnis ist aber hier umgekehrt, als es gewöhnlich betrachtet wird: die kleistogamen Blüten treten nicht auf, weil die chasmogamen keine Samen ansetzen, sondern die Samenbildung in diesen kann unterbleiben, weil kleistogame Blüten vorhanden sind.

Ambach, August 1904.

Über die in malignen Neubildungen auftretenden heterotypischen Teilungsbilder.

Einige Bemerkungen zur Ätiologie der Geschwülste.

Von Valentin Häcker.

Technische Hochschule, Stuttgart.

Durch eine von Goebel veröffentlichte Übersetzung¹⁾ sind die Leser dieser Zeitschrift mit dem Inhalt einer der Royal Society vorgelegten Mitteilung bekannt geworden, in welcher Farmer, Moore und Walker auf die Ähnlichkeit hinweisen, welche zwischen manchen, in malignen Neubildungen auftretenden Kernteilungsbildern einerseits und dem von der Reifungsperiode der Geschlechtszellen her bekannten heterotypischen Teilungsmodus andererseits besteht. Diese Ähnlichkeit erstreckt sich anscheinend nicht nur auf die morphologische Beschaffenheit der Chromosomen, sondern lässt sich vielleicht noch etwas weiter verfolgen. Bekanntlich wird speziell bei den Blütenpflanzen durch die nach dem heterotypischen Schema verlaufende erste Reifungsteilung die Bildung des sogenannten Embryosacks eingeleitet. Dieses „postheterotype“ Gewebe verhält sich aber in seiner Unabhängigkeit gegenüber dem umliegenden elterlichen Gewebe fast wie ein „Neoplasma“, ja, bei manchen Blütenpflanzen übt der Embryosack nach Art eines Parasiten geradezu eine zerstörende Wirkung auf die ihn umgebenden Somazellen aus und fordert so seinerseits zu einem Vergleich mit den malignen Neubildungen heraus. Ebenso wie nun bei den höheren Pflanzen — und in weniger ausgeprägter Weise bei den vielzelligen Tieren²⁾ — die Bildung dieses „Neoplasmas“ durch die heteroty-

1) J. Bretland Farmer, J. E. S. Moore und C. E. Walker, Über die Ähnlichkeit zwischen den Zellen maligner Neubildungen beim Menschen und denen normaler Fortpflanzungsgewebe. Biol. Centralblatt, Bd. 24, Nr. 1, 1904.

2) Dem Embryosack entspricht einer von vielen Biologen vertretenen Auffassung zufolge das Ei mit seinen Richtungskörpern, bezw. die von einer Spermatoocyte abstammende Spermatiden-Tetrade.

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.
769-787](#)