

# 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, vgl. 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.

---

**Bd. XXIX.**

**1. April 1909.**

**№ 7.**

---

Inhalt: Fitting, Entwicklungsphysiologisches Problem der Fruchtbildung. — Frischholz, Zur Biologie von *Hydra*. — Wasmann, Escherich's neue Termitenstudie.

---

## Entwicklungsphysiologische Probleme der Fruchtbildung.

Von Haus Fitting (Straßburg i. E.).

Wenn zwei fremdartige Organismen, namentlich solche von verschiedener Ernährungsweise, in innige Berührung oder Verbindung treten, so geschieht es häufig, dass einer von beiden an der Verbindungsstelle auffällige morphologische Veränderungen unter dem Einfluss des anderen erfährt. Es ist dabei, scheint, gleichgültig, ob und welche ernährungsphysiologische Beziehungen (z. B. Parasitismus oder mutualistische Symbiose) zwischen beiden Organismen ausgebildet werden. So sind z. B. allbekannt aus botanischem Gebiete die als Gallen bezeichneten seltsamen Geschwülste, die durch Gallinsekten, Pilze oder Bakterien veranlasst werden. Eigenartig gestaltete Gebilde kommen bekanntlich auch durch das innige Zusammenleben bestimmter Algen und Pilze zustande. Sie machen so sehr den Eindruck von einheitlichen Organismen, dass man, ehe ihre Entstehung bekannt war, im System eine besondere Gruppe, die der Flechten, für sie gebildet hat.

Viele interessante Fragen über die Ätiologie solcher Gestaltsbeeinflussungen tun sich auf, die fast sämtlich noch der Lösung harren. So viel dürfen wir wohl mit Sicherheit annehmen, dass als auslösende Faktoren auch chemische Anlässe in Betracht kommen. Freilich ist es bisher in keinem einzigen Falle gelungen.

aus den wirksamen Organismen irgendwelche Stoffe zu extrahieren, die nach Injektion in die Gewebe eine Gallenbildung bewirkt hätten. Infolgedessen wissen wir zurzeit nicht, welcher Art die chemischen Anlässe sind, ob es sich um „spezifische, gestaltsbeeinflussende Stoffe“ handelt und ob überhaupt chemische Einflüsse für die Entstehung der anomalen Gestaltung ausschließlich in Betracht kommen.

Eine tiefere Einsicht in die Auslösung solcher Gallenbildungen wäre von größter Bedeutung für die Ätiologie der normalen Entwicklungsvorgänge. Darauf ist ja schon oft genug hingewiesen worden. Ebensogut nämlich, wie zwei fremdartige Organismen sich durch irgendwelche ausgeschiedene Stoffe, wie Stoffwechselprodukte, Enzyme u. s. w., oder sonstwie chemisch in ihrer Gestaltung beeinflussen, so könnten in ganz ähnlicher Weise auch die verschiedenartigen Organanlagen eines Organismus gegenseitig aufeinander, oder die fertigen Organe auf die neu entstehenden gestaltend einwirken. Dieser Gedanke hat zweifellos einen hohen, heuristischen Wert. Denn er fordert Versuche darüber, ob nicht manche Gestaltungskorrelationen, die während der Entwicklung zwischen den Teilen eines Organismus sich geltend machen, durch quantitative oder qualitative chemische Einflüsse (vgl. dazu u. a. auch Jost, 1907) ohne Beteiligung von Reizleitungsvorgängen<sup>1)</sup> zustande kommen.

Die normalen Entwicklungsvorgänge bereiten nun aber solchen Untersuchungen im allgemeinen die denkbar größten Schwierigkeiten. Denn alle die Störungen des normalen Entwicklungsganges, alle die von der Norm abweichenden Gestaltungen, welche durch teilweise Unterbrechung des Zusammenhanges der Teile oder durch Kultur des ganzen Organismus unter ungewöhnlichen Bedingungen zum Zwecke einer Veränderung der Quantität und Qualität der Bildungstoffe veranlasst werden, sind bezüglich ihrer Ätiologie außerordentlich vieldeutig. Dass die Zahl der Deutungsmöglichkeiten nicht kleiner wird, wenn man von solchen experimentell veranlassten Bildungsabweichungen Rückschlüsse auf die Ätiologie der unter anderen Bedingungen eintretenden „normalen“ Gestaltungsvorgänge macht, leuchtet wohl ohne weiteres ein. Infolgedessen ist es denn bisher nicht gelungen, exakt nachzuweisen, dass auch nur ein Gestaltungsvorgang in der normalen Ontogenese der höheren Pflanzen, von der Ausbildung des Embryo bis zur Blütenbildung in erster Linie oder allein von solchen chemischen Anlässen abhängig ist, die innerhalb des Organismus durch Änderungen der Quantität oder Qualität der Bildungstoffe (Nahrungsstoffe) selbst

---

1) Diese Vorgänge sind wohl sicher auch chemische Prozesse, aber besonderer Art.

geschaffen werden<sup>2)</sup>. Hiermit soll freilich nicht gesagt sein, dass nicht eine sehr viel tiefer eindringende Analyse als bisher uns künftig viele derartige Chemomorphosen kennen lehren wird. Wissen wir doch seit langem, dass die Gestaltung niederer und höherer Pflanzen in hohem Maße von der Zusammensetzung der von außen dargebotenen Nährstoffe abhängt und dass Formänderungen durch die Einwirkung verschiedener chemischer Substanzen ausgelöst werden können (vgl. die Zusammenfassung bei Czapek, 1905, S. 929 ff.).

Noch ein zweiter Weg bietet sich dar, um festzustellen, ob nicht manche Gestaltungsvorgänge als korrelativ veranlasste Chemomorphosen anzusehen sind. Sollte es nicht vielleicht in manchen Fällen möglich sein, den korrelativen Einfluss der Organe, der sich in der Ausbildung anderer Organe geltend macht, durch solche chemische Stoffe zu ersetzen, die man aus den Organen extrahieren kann? Die Beantwortung dieser Frage, die, wie wir sahen, freilich bisher ohne Erfolg, auch bei den Gallbildungen versucht wurde, wäre bei der Unsicherheit, welche unsere Kenntnisse über die Vermittelung der Korrelationen bei den Pflanzen noch immer beherrscht, begreiflicherweise von hoher theoretischer Bedeutung. Positive Befunde böten um so größeres Interesse dar, weil wir im Tierkörper solche chemische Korrelationen kennen. So wissen wir, dass z. B. in der Schilddrüse Stoffe gebildet werden, die auf die normale Ausgestaltung des Körpers großen Einfluss haben und durch die Untersuchungen Lane Claypon's und Starling's (1906)<sup>3)</sup>, dass die Schwellung der Milchdrüsen, die dem Beginne der Embryobildung alsbald folgt, durch einen aus den Fötusgeweben extrahierbaren, in seiner Konstitution noch unbekanntem chemischen Körper ausgelöst werden kann, der normalerweise ins Blut sezerniert zu werden scheint.

Vor Analogieschlüssen vom Tiere auf die Pflanze muss man sich freilich gerade hier besonders hüten, weil der Pflanze ein den Blut- und Lymphgefäßen entsprechendes Zirkulationssystem fehlt.

Die Frage, ob nicht auch aus Teilen der Pflanze solche Körper extrahierbar sind, welche nachweislich Einfluss auf die normalen Gestaltungsvorgänge haben, muss nun nach Untersuchungen, die

---

2) Am ehesten möchte man geneigt sein, in der Ausbildung von knollenförmigen Reservestoffbehältern an normalen oder (infolge von experimentellen Eingriffen) an abnormen Orten Chemomorphosen zu erblicken. Doch geht aus den eingehenden Untersuchungen Vöchting's (1887 und 1900) hervor, dass auch die Bildungsbedingungen solcher Organe viel komplizierter sind.

3) Einen Hinweis auf diese Arbeit verdanke ich Herrn Prof. Bethe. Eine zusammenfassende Darstellung über chemische Korrelationen im Tierkörper, in der freilich hauptsächlich auf andere wie Gestaltungskorrelationen Rücksicht genommen wird, haben Bayliss und Starling (1906) gegeben. Vgl. auch Krehl (1907).

ich im vergangenen Jahre in den Tropen angestellt habe, im Prinzipie entschieden bejaht werden. Freilich lässt sich durch den Nachweis derartiger Chemomorphosen leider noch keine Entscheidung darüber treffen, ob Chemomorphosen, die auf korrelativer Beeinflussung beruhen, für den Ablauf der ontogenetischen Entwicklung der Pflanze irgendeine Bedeutung haben. Die wirksamen Stoffe habe ich nämlich bei einer Gruppe von normalen Entwicklungsvorgängen gefunden, die sich von den gewöhnlichen ontogenetischen Gestaltungsprozessen in mancher Hinsicht nicht unwesentlich unterscheiden, dafür aber in vielen Punkten Ähnlichkeit mit den Gallenbildungen zeigen. Es gelang mir (vgl. 1909), sie nachzuweisen bei denjenigen Gestaltsveränderungen, die sich am Blütenstamme infolge der Bestäubung und Befruchtung abspielen. Die beiden Vorgänge, welche eine Gallenbildung zur Voraussetzung zu haben pflegt: die innige Berührung zweier fremdartiger Organismen und das Wachstum des Gallerregers scheinen Analoga zu den Vorbedingungen jener Gestaltsveränderungen am Blütenstamme zu sein; Unterschiede bestehen nur darin, dass die Teile, die sich berühren: die Fruchtblätter und der Pollen nicht verschiedenen Organismen anzugehören brauchen, sondern auch von derselben Pflanze stammen können und dass das Gleiche in noch höherem Maße gilt von denjenigen Teilen, deren Wachstum viele der Gestaltsveränderungen am Blütenstamme nach sich zu ziehen scheint: nämlich neben den Pollenschläuchen von der befruchteten und zum Embryo auswachsenden Eizelle. So können wir uns nicht wundern, wenn wir bei den Umbildungsvorgängen der Blüte zur Frucht auf ganz ähnliche entwicklungsphysiologische Probleme stoßen wie bei den Gallen. Auf einige von ihnen scheint durch meine Untersuchungen einiges Licht zu fallen. Dieser Umstand lässt es vielleicht gerechtfertigt erscheinen, wenn ich im folgenden meine Beobachtungen mitteile, um so mehr als die Folgerungen, die sich daraus ergeben, für manche entwicklungsphysiologische Probleme der Fruchtbildung von Wichtigkeit sind, die allgemeineres biologisches Interesse beanspruchen dürfen.

Die Tatsachen, um die es sich bei der Fruchtbildung handelt, sind in aller Kürze folgende.

Die Eizelle ist bekanntlich bei den Monokotylen und Dikotylen in ein doppeltes Gehäuse eingeschlossen: zunächst in die Samenknope, die ihrerseits wieder vom Fruchtknotengehäuse umhüllt wird. Infolgedessen kann die Befruchtung des Eies erst nach einer ganzen Reihe vorbereitender Vorgänge erfolgen. Zunächst muss durch Insekten oder durch Luftbewegungen, manchmal auch (im Falle der Selbstbestäubung) durch entsprechende Krümmungsbewegungen der Griffel oder Staubgefäße der Blütenstaub, der die männlichen Zellen enthält, auf die Narbe des Fruchtknotens über-

tragen werden. Durch Baueigentümlichkeiten der Narbe ist nicht allein dafür gesorgt, dass die Pollenkörner haften bleiben, sondern auch, dass sie auskeimen, Pollenschläuche treiben. Diese Schläuche werden durch Zusammenwirken verschiedener Tropismen veranlasst, durch den Griffelkanal in die Fruchtknotenöhrlung zu den Samenknospen und durch das Gewebe der Samenknospen zur Eizelle hinzuwachsen. Wenn die Pollenschlauchspitze bis zur Eizelle vorgedrungen ist, werden die trennenden Wände aufgelöst und ein männlicher Kern tritt in die Eizelle über, die Befruchtung vollziehend. Ein zweiter männlicher Kern, ein Bruderkern des anderen, wandert aus den Pollenschlauch in den Embryosack und verschmilzt mit dem Embryosackkern. Bald danach fangen die Eizelle sowie das Verschmelzungsprodukt aus Embryosack- und männlichem Kern an, sich zu teilen: aus der Eizelle entwickelt sich der Embryo, aus dem Embryosack geht das sogen. Endosperm hervor.

Die Keimung des Pollen beginnt meist so schnell nach der Bestäubung und das Wachstum der Pollenschläuche ist so rapid, dass oft schon wenige Stunden nach der Bestäubung die Befruchtung erfolgen kann.

Früher oder später nach der Bestäubung machen sich nun äußerlich an den Teilen der Blüte mancherlei Gestaltsveränderungen bemerkbar. Sie sind es, die uns im folgenden eingehender beschäftigen sollen. Von ihnen sind bisher eigentlich nur diejenigen näher beachtet worden, die direkt für die Fruchtbildung von Bedeutung sind; in erster Linie also die des Fruchtknotens und der Samenknospen. Die Fruchtknotenwandung und die Plazenten schwellen stark und verändern sich anatomisch in mancherlei Richtung; desgleichen die Samenknospen: Das Fruchtknotengehäuse bildet sich zur Frucht um, die Samenknospen zu den Samen. Aber auch noch andere Teile des Blüten sprosses können sich an der Fruchtbildung beteiligen oder doch wenigstens Veränderungen erfahren, die mit der Ausgestaltung der Frucht in enger Beziehung stehen: der Fruchtboden, auf dem die Fruchtknoten befestigt sind (Erdbeere) oder gar der Blütenstiel (*Anacardium*) oder der Blütenboden, auf dem die Blüten z. B. bei der Feige sitzen, schwillt mächtig an und wird fleischig oder der Blütenstiel wird stark verdickt und verholzt, so dass er befähigt wird, die bei vielen Gewächsen sehr große Last der Frucht zu tragen. Gar nicht selten nimmt auch der Kelch oder die Blumenkrone an der Fruchtbildung teil. Alsdann erleiden auch diese Teile mannigfaltige Umbildungen. Eine Gestaltsänderung tritt am Blütenstiele nach der Bestäubung häufig auch durch eine Krümmungsbewegung ein, die auf einer Änderung der tropistischen Befähigungen beruht: ein negativ geotropischer Stiel wird an seinem oberen, der heranwachsenden Frucht

genäherten Ende positiv geotropisch oder ein positiv phototropischer wird negativ phototropisch.

Eigentümlicherweise werden aber auch diejenigen Blütenteile durch die Bestäubung und ihre Folgen häufig auffällig beeinflusst, die an der Fruchtbildung nicht beteiligt sind, sondern nach der Bestäubung verwelken und abfallen. Diese Tatsache ist zwar seit langem bekannt, in kaum einem der älteren oder neueren Lehrbücher aber erwähnt. Nur Gärtner (1844 und 1849) berichtet etwas eingehender über solche Beobachtungen<sup>4)</sup>. Namentlich die Dauer der Blüte wird durch die Bestäubung und ihre Folgen bei, wie es scheint, nicht wenigen Pflanzen verkürzt: die Blüten schließen sich, die Blütenblätter, die Kelchblätter und die Staubgefäße welken und fallen vorzeitig ab. Die Nektarsekretion innerhalb der Blüte hört vorzeitig auf; die Duftproduktion wird vorzeitig abgebrochen; die Befähigung zu Bewegungen, die manche Blütenteile auszeichnet, geht verloren; die Griffel stellen ihr Wachstum ein.

Es hat keinen Zweck, hier auf Einzelheiten einzugehen. Doch empfiehlt es sich, schon zum Verständnis des folgenden, einige Beispiele aus einer Familie anzuführen, bei der diese Veränderungen der Blütenteile ganz besonders merkwürdig und auffällig sind, nämlich aus der Familie der Orchideen. Ich wähle gerade diese Familie auch aus dem Grunde, weil ich eben bei ihr in den Tropen Untersuchungen über die Ätiologie dieser Veränderungen gemacht habe, und weil sich auf die Orchideen auch Beobachtungen anderer Art erstrecken, die uns noch eingehend beschäftigen werden. Zum Verständnis sind freilich zuvor einige Bemerkungen über den Bau der Orchideenblüten erforderlich. Die Blüten der Orchideen weichen nämlich in mancher Hinsicht von denen anderer Pflanzen ab. Wir finden in der zygomorphen Blüte sechs häufig recht bizarr gestaltete und gefärbte Blütenblätter, die auf dem unterständigen Fruchtknoten befestigt sind. Sie umgeben nichts als ein säulen- oder keulenförmiges Gebilde, das Säulchen oder Gynostemium, das die Verlängerung des Fruchtknotens bildet und morphologisch als ein Verwachsungsprodukt des einzigen in der Blüte vorhandenen Staubgefäßes und des Griffels aufzufassen ist. Auf seiner Unterseite, dem apikalen Ende genähert, liegt in einer Höhlung, der Narbenhöhle, die von reichlichem Narbenschleim überzogene Narbe. Auf seiner apikalen Stirnfläche nahe oberhalb der Narbe ist ihm die aus zwei Pollensäcken bestehende Anthere aufgewachsen. Der Pollen erfüllt die Pollensäcke nicht wie sonst als ein lockeres Pulver; vielmehr sind die sämtlichen Pollenkörner jedes Sackes zu je einer einzigen großen Masse von rundlichem oder eiförmigem Umriss miteinander verklebt. Jede der Pollenmassen, der Pollinien, läuft

4) Vgl. auch die Arbeit von Schulz (1902).

innerhalb des Pollensackes aus in ein Stielchen, das in Verbindung steht mit einem Klebscheibchen. Die Klebscheibchen entstehen aus oberflächlich gelegenen Gewebeteilen des Säulchens direkt unter der Anthere und dicht oberhalb der Narbenhöhle; sie sind zur Blütezeit nur noch ganz locker mit dem Gynostemium verbunden. Indem sie ihre klebrige Seiten nach außen wenden, sind sie befähigt, sich Gegenständen fest anzuheften, die mit ihnen in Berührung gebracht werden. Entfernt man danach den Gegenstand, so bleiben die Klebscheiben kleben und samt ihnen mit ihren Stielen die Pollinien, die dabei aus der inzwischen aufgesprungenen Anthere herausgezogen werden.

So nahe auch die Pollenmassen neben der Narbenhöhle liegen, eine Selbstbestäubung ist bei den meisten Arten völlig ausgeschlossen. Zur Bestäubung ist vielmehr die Vermittlung von Insekten notwendig. Durch die allbekanntesten Untersuchungen Darwin's (1877) wissen wir, dass die Orchideenblüten mit ihren seltsamen Formen aufs engste angepasst sind an die Lebensgewohnheiten und die Körperformen derjenigen Insekten, durch welche die Bestäubung besorgt wird. Die Anpassung ist so eng, dass die Blüten unbestäubt bleiben, falls sich die betreffenden Insektenarten nicht zum Besuche einstellen. Es würde zu weit führen, wollte ich darauf hier näher eingehen. Es genügt hervorzuheben, dass das Insekt durch den Bau der Blütenblätter gezwungen wird, sich zur Einsammlung von Nahrungsstoffen, welche die Blüte ihm darbietet, in solcher Weise auf die Blüte niederzulassen und sich in ihr zu bewegen, dass es die Klebscheiben unter der Anthere berührt und die Pollenmassen, die Pollinien, entführt. Während es weiterfliegt, krümmen sich die Stielchen der Pollinien gerade so weit, dass das Insekt bei seiner Sammelarbeit in einer anderen Blüte der gleichen Art die Pollenmassen genau in die Narbenhöhle hineinstoßen muss. Hier bleiben sie an dem Narbenschleim hängen; die Stielchen reißen, wenn das Insekt fortfliegt; die Bestäubung ist vollzogen. Diese Einrichtungen der Orchideenblüten gehören zu den allerinteressantesten Tatsachen, die wir auf blütenbiologischem Gebiete kennen. Sie sind in erster Linie zu berücksichtigen, wenn man über die Entstehung von Anpassungen spekuliert.

Außerordentlich merkwürdig ist es, wie sparsam die Orchideenblüte mit der Produktion von Pollenstaub ist und wie sie gewissermaßen alles auf eine Karte setzt: einem einzigen Insekt wird der gesamte Pollen der Blüte angeheftet. Ist das Insekt nicht, wie man sagt, blumenstet, sondern fliegt es zu den Blüten anderer Orchideen, die nicht an seine Körperformen angepasst sind, oder gar zu Blumen anderer Familien, so geht dieser gesamte Pollen seiner Bestimmung verloren und eine Orchideenblüte bleibt unbestäubt. Sind ferner die Insekten selten, an welche die Blüten angepasst

sind, so bleiben die Aussichten für eine Bestäubung der Blüten recht gering. Dies scheint in vielen Tropengegenden beispielsweise der Fall zu sein. Wenigstens ist es schon Darwin (1877, S. 241 ff.) und Forbes (1885, S. 83 ff.) aufgefallen, dass in den Tropen die Blüten sehr vieler, auch einheimischer Arten unbestäubt bleiben. Ich habe die gleiche Beobachtung gemacht.

Ob es mit den geringen Aussichten für die Bestäubung zusammenhängt, dass die Blüten bei vielen tropischen Orchideensorten eine ganz ungewöhnlich lange Dauer haben, lässt sich schwer entscheiden. Tatsache ist jedenfalls, dass die Blütendauer bei vielen Formen außerordentlich viel größer ist als in anderen Familien. Es gibt Arten, deren Blüten sich 2—3 Monate lang halten. Bei *Phalaenopsis amabilis*, *violacea* und *Rhynchostylis retusa* bleiben die Blüten ca. 1 Monat frisch. Doch finden wir in der Familie der Orchideen auch Arten, deren Blüten nur 1 Tag lang offen sind (*Dendrobium crumenatum* Sw.) und zwar merkwürdigerweise auch in Gattungen, in denen manche Arten eine lange Blütendauer haben: so halten sich die Blüten bei *Dendrobium superbum* Rchb. mindestens 14 Tage.

Um so größer ist bei den Blüten mit langer Dauer der Kontrast mit den bestäubten Blüten. Sowie nämlich die Bestäubung erfolgt ist, schließen sich und welken die Blüten auch bei lange blühenden Formen nach kurzer Zeit, in ein bis mehreren Tagen; ganz gleichgültig, ob die Blüten vor der Bestäubung eben erst aufgeblüht waren oder ob sie lange auf die Bestäubung vergeblich hatten warten müssen. Aber nicht allein die Verkürzung der Blütendauer ist eine Folge der Bestäubung. Bei sehr vielen Formen schließt sich die Narbenhöhle in 1—2 Tagen nach der Bestäubung und verschwillt das Säulchen von seiner Spitze bis zur Basis in sehr auffälliger Weise. Danach fängt der Fruchtknoten an, zu schwellen, desgleichen die Samenknospen. Endlich gibt es eine ganze Anzahl von Formen, bei denen auch das Perianth sehr eigentümliche Umbildungen erleidet: es vergrünt und bleibt event. bis zur Frucht reife am Leben. Besonders eigenartig verhält sich in dieser Hinsicht nach meinen Beobachtungen das Perianth von *Phalaenopsis violacea*. Zunächst nämlich, 1—2 Tage, nachdem die Bestäubung erfolgt ist, schließt es sich, vergilbt und fängt an zu welken. Sobald aber der Fruchtknoten angefangen hat, zu schwellen und zu ergrünen, wird der Welkprozess aufgehalten: die vergilbten, angewelkten Blütenblätter vergrünen und erfahren anatomische Veränderungen derart, dass sie feste, lederige Beschaffenheit annehmen.

Alle die Veränderungen nun, die wir im Vorstehenden kennen gelernt haben — mögen sie mit der Fruchtbildung direkt in Beziehung stehen oder nicht — treten im allgemeinen, von Ausnahmefällen abgesehen, nur dann ein, nachdem die Bestäubung der



Blüten erfolgt ist. Verhütet man die Bestäubung, so bleiben sie aus. Alsdann halten sich die Blüten so lange, wie es ihrer normalen, von Art zu Art wechselnden Lebensdauer entspricht, um schließlich zu verwelken und abzufallen. Diese Abblühprozesse, die wir autonome Postflorationsvorgänge nennen wollen, können übrigens recht verschiedenartig sein. —

Für diejenigen Veränderungen und Umbildungen der Blüten- teile nun, die durch die Bestäubung und ihre Folgen veranlasst werden und die man induzierte Postflorationsvorgänge nennen kann, entsteht bei allen Familien das wichtige entwicklungsphysiologische Problem, in welcher Weise sie direkt oder indirekt von der Bestäubung abhängig sind und welche von ihnen korrelativ miteinander verkettet sind. Da die auffälligsten dieser Veränderungen der Blütenteile: das Anschwellen der Fruchtknotenwand, des Frucht- und Blütenbodens u. s. w. mit der Fruchtbildung in engster Beziehung stehen und da die Ausbildung der Frucht normalerweise mit der Ausbildung der Samen und der im Samen eingeschlossenen Embryonen Schritt hält, so liegt der Gedanke nahe, dass eine notwendige Bedingung dieser und der anderen Veränderungen die Befruchtung der Eizellen und die Entwicklung des Embryo aus der befruchteten Eizelle sei. Als Beweis dafür kann man eine Beobachtung anführen, die man bei verschiedenen Pflanzen gemacht hat, dass die Größe der Frucht von der Zahl der befruchteten und zu Samen heranwachsenden Samenknospen abhängt und dass Früchte, z. B. Äpfel und Birnen, auf einer Seite dicker werden, wenn nur einseitig in einem oder mehreren Fruchtknotenfächern sich Samen ausbilden (vgl. z. B. Müller-Thurgau, 1908; Ewert, 1906, 1908; Massart, 1902). Noch beweiskräftiger sind Versuche, die z. B. Massart (1902) an Cucurbitaceen gemacht hat. Nur darf man aus allen diesen Beobachtungen nicht folgern wollen, dass die Umbildung der Blütenteile zur Frucht allein von dem Wachstum der Embryonen abhängig sei. Darauf weisen Tatsachen hin, die schon seit langem bekannt sind.

Von ihnen ist zunächst besonders wichtig die Ausbildung solcher normaler Früchte, die keine Samen mit Embryonen umschließen. Namentlich unter den Kulturgewächsen kennt man schon seit langer Zeit Rassen, die ein solches „Fruchtungsvermögen“ (Gärtner, 1844) besitzen; so gibt es z. B. kernlose Bananen, Ananas, Orangen, Feigen, Traubenbeeren, Äpfel, Birnen und Gurken. Auch ist schon seit Gärtner (1844, S. 558 ff.) bekannt, dass solche Früchte entstehen können, ohne dass eine Bestäubung der Narben vorher zu erfolgen braucht. Diese Tatsache wurde in neuerer Zeit wiederholt durch besondere Versuche nachgewiesen (vgl. z. B. Noll, 1902; Solacolu, 1905; Ewert, 1907; Müller-Thurgau, 1908), z. B. für die samenlosen Gurken, Äpfel, Birnen, Kirschen und Weintrauben.

Noll (1902) schlug vor, die Befähigung mancher Pflanzen, autonom Früchte zu erzeugen, als Parthenokarpie, die Früchte selbst als „Jungfernfrüchte“ zu bezeichnen. Diese parthenokarpen Früchte können nach Größe und Beschaffenheit völlig mit den samenhaltigen Früchten anderer Rassen übereinstimmen, eben nur mit dem Unterschiede, dass ihnen keimfähige Samen fehlen. Nicht immer aber ist das Fruchtungsvermögen so extrem ausgebildet; bei manchen Rassen entstehen Jungfernfrüchte von geringer Größe, die aber reif werden; bei wieder anderen fallen sie nach geringer Schwellung unreif ab (vgl. Ewert, 1907). Ein gewisses, geringes Fruchtungsvermögen findet man manchmal auch bei einzelnen Blüten solcher Pflanzenindividuen, die im allgemeinen zur Fruchtbildung der Bestäubung bedürfen.

Unser Interesse beanspruchen besonders diejenigen Jungfernfrüchte, die den durch Bestäubung entstandenen an Größe und Beschaffenheit nicht nachstehen. Denn sie zeigen augenscheinlich, dass die Ausbildung der Frucht ganz und gar nicht an das Wachstum des Embryo gekettet zu sein braucht. Die Veränderungen an allen denjenigen Blütenteilen, die überhaupt zur Fruchtbildung beigetragen haben, können also höchstens untereinander irgendwie korrelativ verkettet gewesen sein. Untersucht man die Samenknospen in solchen Früchten, so findet man, dass sie meist nicht ganz unentwickelt geblieben sind: entweder sind sie nach geringer Volumzunahme geschrumpft, oder sie sind stark gewachsen und die Samenschale ist in geringerer oder größerer Vollkommenheit mit ihren anatomischen Eigentümlichkeiten ausgebildet worden (vgl. Ewert, 1907; Müller-Thurgau, 1908). Ja, wenn ich einige Angaben Gärtner's (1849, S. 99 ff.) richtig deute, so fand dieser Forscher manchmal sogar ein ausgebildetes Endosperm im Samen (desgl. Fr. Müller; vgl. Kronfeld, 1890). Der Embryo fehlt aber völlig. Also selbst die Samenknospen sind autonom eines gewissen, unter Umständen weitgehenden Wachstums in der Richtung zum Samen fähig, ohne dass sie einen wachsenden Embryo umschließen.

Sehr wertvoll für die Ätiologie solcher Jungfernfrüchte ist nun der Nachweis Ewert's (1906, 1907, 1908), dass bei Pflanzen, die ein gewisses Fruchtungsvermögen besitzen, die Parthenokarpie oft nur dann beobachtet wird, die Jungfernfrüchte also nur dann sich ausbilden, wenn bei allen Blüten des Individuums die Bestäubung verhindert wird: sobald einige Früchte infolge von Bestäubung entstehen, tritt bei den übrigen unbestäubten keine Weiterentwicklung ein (vgl. dazu auch Noll, 1902). Einen günstigen Einfluss auf die Erzeugung von Jungfernfrüchten scheint außerdem auch die Entfernung eines Teiles der Blütenknospen und die Stauung der organischen Nahrungsstoffe in den blütentragenden Zweigen (vgl. außer den Arbeiten Ewert's auch Müller-Thurgau,

1908) zu haben. Aus diesen Beobachtungen ist ersichtlich, dass die Ausbildung von Jungfernfrüchten irgendwie korrelativ von der Mutterpflanze, vielleicht von der Menge der in der Mutterpflanze disponiblen Nährstoffe, abhängen kann.

An die Jungfernfrüchte mit tauben Samen lassen sich ungezwungen die Jungfernfrüchte mit keimfähigen Samen anschließen. In ihnen entsteht der Embryo ohne Bestäubung und ohne Befruchtung der Eizelle, also parthenogenetisch oder apogam. Solche Jungfernfrüchte sind uns ebenfalls bei einer Anzahl Arten aus ganz verschiedenen Familien höherer Pflanzen bekannt geworden<sup>5)</sup>. Sie unterscheiden sich von denen mit tauben Samen eigentlich bloß dadurch, dass die Samen eben Embryonen umschließen und sich in allen Teilen normal ausgebildet haben. Erinnerung man sich daran, dass Jungfernfrüchte von normaler Beschaffenheit auch ohne Ausbildung eines Embryo entstehen können, so wird man bei den Jungfernfrüchten mit keimfähigen Samen an die Möglichkeit zu denken haben, dass auch bei einigen von ihnen der Anstoß zur Bildung der Frucht unabhängig von der Auslösung des Embryowachstums ist, namentlich bei solchen Pflanzen, welche Jungfernfrüchte mit und ohne Embryonen erzeugen (z. B. *Caclobogyne*, Strasburger, 1878, S. 664).

Die bisher mitgeteilten Tatsachen weisen uns also darauf hin, dass eine Ausbildung von Früchten bis zur normalen Größe und Reife oder wenigstens die Anfänge der Blütenumbildung zur Frucht bei vielen Pflanzen auch möglich ist, unabhängig vom Wachstum der Embryonen, ja selbst unabhängig von der Bestäubung.

Ein sehr wichtiger Fortschritt für die Einsicht in die fruchtbildenden Anlässe war der Nachweis, dass auch bei solchen Pflanzen, denen die Befähigung zur Parthenokarpie fehlt, die also Früchte nur nach erfolgter Bestäubung ausbilden, die Anregung zur Ausbildung der Frucht schon vor der Befruchtung erfolgt. Auch dieser Nachweis gelang in ganz verschiedenen Familien. Besonders leicht war er in der Familie der Orchideen (vgl. Hildebrand, 1863). Zu allen den anderen Eigentümlichkeiten, welche die Blüten der Orchideen darbieten, kommt nämlich ferner die, dass die Samenknospen zur Blütezeit noch ganz unentwickelt sind oder gar noch völlig fehlen. Erst nachdem die Narbe bestäubt worden ist und die Pollenkörner Pollenschläuche getrieben haben, fangen gleichzeitig mit der dauernd zunehmenden Schwellung der Fruchtknotenwände und Plazenten die Samenknospen an, weiterzuwachsen. Manchmal vergehen nach der Bestäubung Monate, bis in dem mächtig angeschwellenen Fruchtknoten die Samenknospen befruchtungsfähige Eizellen gebildet haben. Erfolgt die Bestäubung aber nicht, so

5) Vgl. die Zusammenfassung bei Hans Winkler (1908).

unterbleibt die Weiterbildung der Samenknospen und der Fruchtknotenwand: der Fruchtknoten verwelkt zusammen mit der Blüte und fällt ab. So augenscheinlich hier die Wachstumsvorgänge des Fruchtknotens sich als abhängig von der Bestäubung erweisen, so deutlich ist die Befruchtung der Eizellen ohne Belang. Besonders drastisch erweisen dies Versuche Hildebrand's (1865, S. 246) und Strasburger's (1886, S. 50 ff.), in denen die Schwellung des Fruchtknotens angeregt wurde durch Bestäubung mit Pollen, der überhaupt keine befruchtende Wirkung hatte, nämlich solchem fremder Gattungen (z. B. bei den Blüten von *Orchis mascula* mit Pollinien von *Cypripedium parviflorum*) oder von Arten anderer Familien (Pollen der Liliacee *Fritillaria* auf den Blüten von *Orchis Morio* und *mascula*), allerdings unter der Voraussetzung, dass der Pollen keimt und Pollenschläuche in die Fruchtknotenöhhlung treibt. Die gleiche Vorbedingung muss übrigens nach Hildebrand (1863) und Strasburger (1886) auch bei dem artheigenen Pollen erfüllt sein. Die Wirkung der Pollenschläuche bleibt meist auf diejenigen Teile des Fruchtknotens beschränkt, die direkt von den Pollenschläuchen berührt werden. Manchmal genügt es jedoch nach Hildebrand (1863, S. 337 ff.), dass die Pollenschläuche irgendwelche Teile des Fruchtknotens berühren, um wachstumsanregend auch auf andere Teile des Fruchtknotens zu wirken. Ja nach Guignard (1886) sollen die Pollenschläuche das Wachstum des Fruchtknotens sogar schon etwas anregen, ehe sie das Gynostemium völlig durchwachsen haben. Wir werden später sehen, wie diese Angabe sich erklären lässt.

Diese Beobachtungen an Orchideenblüten und Beobachtungen an anderen Pflanzen zeigen deutlich, dass bei einer ganzen Reihe von Gewächsen aus verschiedenen Familien die Umbildung der Blütenteile zur Frucht nicht erst durch das Wachstum des Embryo, sondern schon durch das Wachstum der Pollenschläuche irgendwie veranlasst wird<sup>6)</sup>. Sie nötigen zu der Frage, die bisher nicht näher bearbeitet wurde, ob derartige Beziehungen zwischen Pollenschläuchen und Fruchtbildung nicht allgemeiner bei solchen Pflanzen vorkommen, die kein Fruchtungsvermögen zeigen.

Mit dieser Einsicht tut sich aber sofort ein neues Problem auf, nämlich das, wodurch die Pollenschläuche befähigt werden,

6) Von großem Interesse ist es, dass bei einigen Pflanzen, so bei *Opuntia vulgaris* (Ganong, 1898, S. 224 ff.) und bei *Colchicum autumnale* (Furlani, 1905) die Pollenschläuche, ohne dass eine Befruchtung der Eizellen stattfindet, nicht nur die Fruchtbildung, sondern auch die Ausbildung von apogamen Embryonen aus vegetativen Zellen der Samenknospen auszulösen scheinen. Manche Beobachtungen sprechen dafür, dass bei einigen Pflanzen durch die Pollenschläuche auch die parthenogenetische Entwicklung der Eizellen ausgelöst werden kann (vgl. Winkler, 1908).

eine solche Reizwirkung auf die Teile des Fruchtknotens auszuüben. Mancherlei Möglichkeiten sind in Betracht zu ziehen, zwischen denen zurzeit eine Entscheidung ausgeschlossen ist. Weit verbreitet ist die Annahme, dass von den wachsenden Pollenschläuchen irgendwelche chemische Wirkungen ausgehen, die das Wachstum des Fruchtknotens veranlassen sollen. Vielfach scheint man sich Enzyme als maßgebend zu denken. Wir wissen nämlich, dass die Pollenschläuche mancherlei Enzyme ausscheiden. Bisher ist es aber niemals gelungen, aus den Pollenschläuchen chemische Stoffe zu extrahieren, die nach Injektion in die unbestäubten Fruchtknoten auch nur die Anfänge einer Fruchtbildung hervorgerufen hätten. Man ist hier also in dieser Hinsicht um keinen Schritt weiter vorangekommen als bei den Gallen.

Dass die Wirkung der Pollenschläuche jedenfalls kein spezifische ist, ersieht man z. B. aus den oben erwähnten Bestäubungsversuchen an Orchideen mit *Fritillaria*-Pollen<sup>7)</sup>. Darauf weisen auch einige Beobachtungen hin, die von allgemeinem biologischen Interesse sind, weil aus ihnen hervorgeht, dass eine Fruchtbildung bei solchen Pflanzen, die keine Befähigung zu autonomer Parthenokarpie haben, auch durch andere Einflüsse als die Bestäubung ausgelöst werden kann. Es handelt sich dabei um künstliche Parthenokarpie, die man im Gegensatz zu der autonomen als induzierte oder aitionome Parthenokarpie bezeichnen könnte. Treub fand nämlich (1883), dass an unbestäubten Blüten der Orchidee *Liparis latifolia* die Fruchtknoten und in ihnen die Plazenten und Samenknochen anschwellen, wenn sich in der Fruchtknotenöhhlung Larven irgendwelcher Art (eines Gallinsektes?) entwickelten. Das Gleiche beobachtete Forbes (1885, S. 85) für Arten der Orchideengattung *Calanthe*, Noll (1907) für die Fruchtknoten des Pfropfbastardes *Cytisus Adami*, Müller-Thurgau (1908, S. 22) für verschiedene Birnensorten, Leclerc du Sablon (1908) für die Feige. Bei der Feige regt nach diesem Autor die Entwicklung der Gallwespenembryonen in den Fruchtknoten interessanterweise nicht nur die Ausbildung des Fruchtknotens, sondern auch die des Feigenblütenbodens, ja sogar die des Endosperms, aber nicht die des Embryo an. Leider lässt sich damit unsere Einsicht in die auslösenden Ursachen nicht vertiefen. Das Gleiche gilt schließlich für eine Beobachtung, die Massart machte (1902, S. 94), dass bei Kürbissen das Wachstum des Fruchtknotens, wenigstens ein wenig, durch Verwundungen der Fruchtknotenwand veranlasst werden kann. Denn die Verwundungen stellen recht komplizierte Eingriffe dar.

7) Auch in anderen Familien lässt sich durch Bestäubung der Narben mit ganz fremdem, zur Befruchtung untauglichem Pollen die Ausbildung tauber Früchte induzieren (vgl. dazu z. B. Gärtner, 1844, S. 558 ff., 1849; Darwin, 1878, S. 452; Strasburger, 1886, S. 77 ff.).

Wenn ich diesen Ausführungen noch hinzufüge, dass man zurzeit im allgemeinen der Meinung huldigt, die Veränderungen, die, ohne direkt zur Fruchtbildung beizutragen, sonst etwa noch als Folgen der Bestäubung sich in der Blüte geltend machen, würden ebenfalls durch das Wachstum des Embryo oder durch das Wachstum der Pollenschläuche<sup>8)</sup> ausgelöst oder seien irgendwie mit der Schwellung des Fruchtknotens verkettet, und dass Massart (1902) bei Kürbissen den Fruchtknoten zwar nur dann stark schwellen sah, wenn die Pollenschläuche in ihn hineingewachsen waren und die Samenknospen befruchtet hatten, eine Verlängerung der Lebensdauer des Fruchtknotens gegenüber unbestäubten Blüten verbunden mit einer geringen Schwellung aber beobachtete, als er zerriebenen Pollen auf die Narbe brachte (eine Beobachtung, die leider nicht weiter verfolgt wurde), so ist damit der gegenwärtige Stand derjenigen entwicklungsphysiologischen Probleme charakterisiert, welche die Veränderungen der Blüte unter dem Einflusse der Bestäubung und ihrer Folgen uns stellen; wenigstens wenn man ein paar alte, nicht einwandfreie Angaben von Gärtner (1844) beiseite lässt, deren Erwähnung hier keinerlei Bedeutung hat. — (Schluss folgt.)

## Zur Biologie von *Hydra*.

### Depressionserscheinungen und geschlechtliche Fortpflanzung.

Von Eugen Frischholz.

(Aus dem zoologischen Institut München.)

(Fortsetzung.)

Die Kulturen starben bald bis auf eine (5) aus; ich gebe gegenüberstehend eine Übersicht des Verlaufes, gruppiert nach dem Zeitpunkt der Übertragung in Kälte.

Nur Kultur 5 hat also die Depression überstanden; sie blieb bei erneuter mäßiger bis starker Fütterung im Kältebassin bis 1. November; dann wurde sie in Zimmertemperatur und Anfang Dezember in das Wärmebassin übertragen; die Tiere bildeten weder Geschlechtsprodukte aus, noch zeigten sie eine zweite Depressionsperiode; Mitte Dezember starb die Kultur durch Verpilzung aus.

Ein Überblicken der Tabelle zeigt sofort einen deutlichen Zusammenhang zwischen dem Zeitpunkt der Übertragung in Kälte und dem Eintritt der Depression. Infolge der genau gleichmäßigen Behandlung aller Kulturen bis zum 29. Juli darf wohl ein ziemlich gleichmäßiger Zustand der Tiere an diesem Datum angenommen

8) Diese Annahme macht z. B. auch Aug. Schulz (1902, S. 555) für die Blüten von *Geranium pusillum*, nachdem er darauf hingewiesen hat, dass Pollen, der auf der Narbe durch Regentropfen zerstört worden war, keine Wirkung mehr auf die Blüten ausübte.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1909

Band/Volume: [29](#)

Autor(en)/Author(s): Fitting Hans Theodor Gustav Ernst [Johannes]

Artikel/Article: [Entwicklungsphysiologische Probleme der Fruchtbildung. 193-206](#)