© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

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 Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen. Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

Bd. XXIX. 15. April 1909. № 8.

Inhalt: Fitting, Entwickelungsphysiologisches Problem der Fruchtbildung (Schluss). — Frischholz, Zur Biologie von *Hydra* (Fortsetzung). — Doflein, Probleme zur Protistenkunde. — Behrens, Tabellen zum Gebrauch bei mikroskopischen Arbeiten.

Entwickelungsphysiologische Probleme der Fruchtbildung.

Von Hans Fitting (Strafsburg i./E.).

(Schluss).

Überblickt man die mitgeteilten Beobachtungen und Versuche, so ist es sehr auffällig, dass sie sich immer nur auf die Veränderungen derjenigen Blütenteile beziehen, die zur Fruchtbildung selbst beitragen, während alle anderen so gut wie gänzlich unbeachtet geblieben sind. Hier habe ich nun mit eigenen Untersuchungen auf meiner Tropenreise eingesetzt. Meine Vermutung, dass die Blüten tropischer Orchideen, deren aitionome Postflorationsvorgänge sich besonders auffällig durch die oben beschriebenen Veränderungen von den autonomen Abblühprozessen unterscheiden, zum Ausgang solcher Studien sehr geeignet seien, hat dabei in jeder Hinsicht eine Bestätigung gefunden.

Da ich entsprechend der herrschenden Meinung glaubte annehmen zu dürfen, dass in der Blüte auch die Veränderungen, die mit der Fruchtbildung nicht direkt in Verbindung stehen, wie z. B. das vorzeitige Welken und das Schwellen des Gynostemiums, von dem gekeimten Pollen, d. h. von den Pollenschläuchen, abhängig seien, so stellte ich mir zunächst die Frage, ob ich nicht einige dieser Veränderungen durch andere Anlässe als die Pollenschläuche würde auslösen können. Die zu ihrer Beantwortung unternommenen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Versuche führten unerwartet schnell zum Ziele. Als ich nämlich etwas Flusssand vulkanischen Ursprungs auf die Narben kurze Zeit zuvor aufgeblühter Blüten von *Rhynchostylis retusa* brachte, schlossen sich und welkten die Blüten schon nach wenigen Tagen, während die Kontrollblüten fast einen Monat länger frisch blieben. Irgendwelche Schwellungsvorgänge am Gynostemium oder Fruchtknoten waren aber durch den Sand nicht ausgelöst worden: nur die Blütendauer war wesentlich und zwar fast ebenso sehr wie durch den Pollen verkürzt worden. Auch bei allen den anderen mir zugänglichen Orchideenarten, deren Blütendauer durch die Bestäubung auffällig verkürzt wird, nämlich bei *Phalaenopsis amabilis*, *violacea*, *Esmeralda*, *Dendrobium superbum*, *Oncidium incurvum* und *Aerides odoratum*, mit einziger Ausnahme von *Vanda tricolor* hatte der Sand diese Wirkung. Bei anderen Formen dagegen, bei welchen der Pollen keinen sehr auffälligen Einfluss auf die Blütendauer hatte, versagte auch der Flusssand.

An diese Beobachtungen schlossen sich naturgemäß eingehende Versuche, um zu ermitteln, worauf der Einfluss des Sandes beruht. Es stellte sich heraus, dass bei allen erwähnten Arten auch eine geringfügige Verwundung der Narbe, sei es durch Einschnitte oder Einritzungen in das Narbengewebe, sei es durch Abwischen des Narbenschleimes und der Narbenpapillen die Blütendauer ähnlich wie die Bestäubung abkürzt, ohne Schwellung des Säulchens und des Fruchtknotens auszulösen, dass aber Verwundungen der anderen Teile des Säulchens, selbst wenn sie sehr schwer sind, entweder ganz ohne Wirkung bleiben oder einen weit geringeren Einfluss auf die Dauer der Blüte ausüben. Durchschneidet man z. B. bei *Rhynchostylis retusa* oder *Phalaenopsis amabilis* das ganze Gynostemium unterhalb der Narbenhöhle, so bleiben die Blüten noch lange frisch. Dasselbe ist der Fall, wenn man in die Oberseite der Gynostemien in der Höhe der Narbe viele, wenig tiefe Einschnitte macht oder hier die ganze Epidermis abschabt. Dagegen wird die Blütendauer abgekürzt, wenn die Schnitte von der Oberseite des Gynostemiums tief ins Gewebe des Säulchens bis nahe an die Gefäßbündel oder an das eigentliche Narbengewebe eingedrungen sind. Bei den übrigen Arten, bei denen solche Versuche gemacht werden konnten, bestehen ähnliche, doch nicht ganz so scharfe Unterschiede zwischen dem Einfluss der Verwundung der Narbfläche und dem der Verletzung anderer Teile des Gynostemiums. Verwundung anderer Blütenteile wie des Säulchens bleibt immer ohne jeden Einfluss auf die Blüte. Auch vermag die Verwundung der Narbe ebenso wie der Flusssand die Blütendauer nur bei denjenigen Formen abzukürzen, bei denen der Pollen eine solche Wirkung hat. Vielerlei spricht dafür, dass der Flusssand deshalb auf die Blütendauer einwirkt, weil er das Narbengewebe irgendwie schädigt.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Um zu übersehen, welcher Art die Beziehungen zwischen der Narbenverwundung und dem Abwelken der Blüten sein können, wird es zunächst einmal nötig sein, einen kurzen Blick auf den ausgelösten Abblühvorgang selbst zu werfen. Er unterscheidet sich, wie genaue Untersuchung lehrt, von dem Abblühvorgang, der nach Ablauf der normalen Blütendauer bei Ausschluss der Bestäubung autonom eintritt, nur dadurch, dass er vorzeitig beginnt und abläuft. Infolgedessen kann die Abkürzung der Blütezeit durch die Bestäubung oder durch die Verwundung der Narbe nicht einfach darauf zurückgeführt werden, dass diese Umstände schlechthin irgendeinen deletären Einfluss auf die Blüten ausüben. Der Einfluss der Bestäubung und Verwundung kann vielmehr offenbar nur so aufgefasst werden, dass dadurch ein Teil- und Endprozess der Blütenentwickelung früher als autonom ausgelöst wird. Aber nicht einfach um eine Beschleunigung des Ablaufes der Blütenentwickelung kann es sich dabei handeln. Darauf weist ein kleiner, aber wichtiger Unterschied zwischen autonomer und aitionomer Postfloration deutlich hin: Während nämlich die autonome Postfloration erst dann beginnt, nachdem die Blumenblätter während der Blütezeit bis zu einer gewissen Größe herangewachsen sind, lässt sich diese Wachstumsphase bei der aitionomen Postfloration völlig ausschalten. Man kann durch Bestäubung oder durch Verwundung der Narbe in kurzer Zeit solche Blüten zum Welken bringen, die gerade erst angefangen haben, sich zu öffnen. Ein besonders auffälliges Wachstum der Blütenblätter geht dem Abwelken alsdann nicht voraus. Hierdurch aber gibt sich das induzierte vorzeitige Abblühen nicht als eine aitionome Beschleunigung, sondern als Vorgang einer aitionomen Entwickelungsumschaltung zu erkennen: die Phase der fortschreitenden Entwickelung wird durch die Bestäubung oder durch die Verwundung der Narbe abgebrochen, die nächstfolgende Phase, das Verwelken, wird eingeschaltet. Die Bestäubung oder die Verwundung wirkt nur als auslösender Anlass der Umschaltung.

In dem theoretischen Abschnitte meiner eingehenden Arbeit habe ich einige Beispiele von induzierten Entwickelungsumschaltungen aus dem Pflanzenreiche angeführt, denen sich der Abblühvorgang an die Seite setzen lässt. Hier will ich mich darauf beschränken, darauf hinzuweisen, dass sich auch manche Vergleichspunkte zwischen der Auslösung des vorzeitigen Vergehens der Blüten und der Auslösung der Eientwickelung finden lassen. Bei den Orchideenblüten wird normalerweise ein Anstoß zum Ablaufe von Entwickelungsvorgängen gegeben durch die Bestäubung und ihre Folgen, bei der Eizelle durch die Befruchtung. In beiden Fällen lässt sich die Bestäubung und Befruchtung ersetzen durch andere Anlässe. Ein Unterschied besteht nur in der Art der ausgelösten Reaktion:

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

In der Blüte wird durch die Bestäubung Vergehen und Verwelken, in der Eizelle durch die Befruchtung eine aufsteigende Entwickelung veranlasst. Unter dem vorherrschenden Einfluss physikalisch-chemischer Auffassungen vitaler Vorgänge hat man sich daran gewöhnt, das Wesen der Entwickelungsauslösung in der Eizelle in einer Beschleunigung eines solchen Vorganges zu erblicken, der in der unbeeinflussten Eizelle unendlich langsam verläuft, infolgedessen niemals von selbst eintritt. Die Frage scheint mir mit Rücksicht auf meine Beobachtungen durchaus berechtigt und einer Untersuchung wert, ob diese Ansicht haltbar ist, ob nicht vielmehr auch in der Eizelle eine Umschaltung maßgebend ist. Doch dies nur nebenher.

Haben wir hiermit einen festen Standpunkt zur Beurteilung des vorzeitigen Abblühvorganges gewonnen, so müssen wir nun weiter versuchen, einen Einblick in die auslösenden Faktoren zu tun. Da drängt sich zunächst die Frage auf: wie kommt es, dass die Verwundung der Narbe, nicht aber anderer Gynostemienteile die Blütendauer abkürzt? Am wahrscheinlichsten ist es, dass bei der Verwundung der „Wundreiz", d. h. ein Komplex zurzeit nicht näher analysierbarer, durch jede Verwundung geschaffener Einflüsse die Auslösung zur Folge hat. Dann müsste dieser Reiz aber von der Narbe aus in die verwelkenden Blütenblätter geleitet werden. Dass nicht schlechthin irgendwelche Diffusionsvorgänge an der Transmission beteiligt sein können, geht schon aus der Länge des Weges von der Narbe zu den Blütenblättern und aus der Schnelligkeit deutlich hervor, mit welcher die Welkvorgänge der Verwundung folgen.

Alles drängt also zu der Annahme, dass bei den Blüten der Orchideen enge Reizbeziehungen besonderer Art zwischen der Narbe und der übrigen Blüte bestehen, dass die Narbe das Perzeptionsorgan bei diesen Reizvorgängen ist und dass das Perzeptionsvermögen für den Wundreiz auf die Narbe lokalisiert ist. Wir kennen bei Pflanzen manche andere Fälle, wo durch Reizung der Reaktionszone oder der Gewebe zwischen Reaktions- und Perzeptionszone eine Reaktion nicht ausgelöst werden kann. Nur bietet die Trennung der Perzeptions- und Reaktionszone in der Blüte in vieler Hinsicht ein besonderes Interesse dar. Einmal für die Auffassung der Funktionen der Blütenteile: Die Narbe erscheint danach nicht bloß als das Organ, befähigt den Pollen zu „empfangen" und seine Keimung zu ermöglichen, sondern als ein Organ von viel größerer Bedeutung für die ganze Blüte, indem sie die Fähigkeit erhalten hat, bestimmte Einflüsse zu perzipieren und nach erfolgter Perzeption durch Reizleitung Entwickelungsumschaltungen in den übrigen Blütenteilen auszulösen, die für das Blütenleben sehr wichtig sind. Von Interesse ist die Aufdeckung dieser seltsamen Beziehungen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

aber auch für die allgemeinen entwickelungsphysiologischen Probleme an der Blüte. Denn sie weist augenscheinlich darauf hin, dass manche Veränderungen, welche an den Blütenteilen infolge der Bestäubung erfolgen, schon von der Narbe aus induziert werden können.

Das Hauptinteresse konzentriert sich im Hinblick darauf nun naturgemäß auf die Fragen, ob der Einfluss, den die Verwundung der Narbe auf die Blüte hat, in irgendeiner Weise auch durch den Blütenstaub auf die Narbe ausgeübt werden kann. Es gelang mir, meine Untersuchungen in dieser Richtung erfolgreich fortzusetzen. Einige gelegentliche Beobachtungen drängten nämlich zu der Frage hin, ob nicht der ungekeimte Pollen schon die Blütendauer der Blüte abkürzt. Würde das so sein, so wäre mit großer Wahrscheinlichkeit anzunehmen, dass die Wirkung des Pollen auf einem chemischen Einflusse beruht, und schiene die Möglichkeit gegeben, die Art dieses chemischen Einflusses näher zu erforschen. In der Tat zeigten entsprechende Versuche, dass nicht nur ungekeimter, sondern auch abgetöteter Pollen bei ganz verschiedenen Gattungen und Arten die Blütendauer abkürzt. Und nicht allein das! Die in Chloroform oder Wasserdampf abgetöteten Pollinien veranlassen, wenn sie auf die Narben übertragen werden, auch die Schließung der Narbe und die Verschwellung des Säulchens, ja bei einer Gruppe von Arten, nämlich bei *Arachnanthe Sulingi*, *Rhynchostylis retusa* und *Aerides odoratum*, nicht dagegen bei *Phalaenopsis amabilis*, *Ph. cornu cervi*, *Ph. violacea*, *Cymbidium Finlaysonianum*, *Coelogyne Swaniana*, *Stanhopea* sp. und *Zygopetalum Makayi* sogar eine gewisse, wenn auch nicht beträchtliche Verlängerung und Anschwellung des Fruchtknotens, allerdings ohne das Wachstum der Plazenten und der Samenknospen anzuregen. Bisher habe ich keine Orchidee kennen gelernt, bei der der tote Pollen nicht die Blüten beeinflusst hätte, vorausgesetzt nur, dass der lebende Pollen entsprechende Veränderungen hervorruft.

Sehr wichtig ist der Nachweis, dass auch die lebenden und toten Pollinien fremder Arten und Gattungen, ja sogar fremder Unterfamilien die Blütendauer abkürzen und die Gynostemien zur Verschwellung bringen, aber nur bei den Formen, bei welchen der eigene Pollen die gleiche Wirkung hat. Und besonders merkwürdig ist die Tatsache, dass solcher lebender oder toter Pollen, der bei der eigenen Art keine auffälligen Veränderungen in der Blüte auslöst, bei anderen Arten und Gattungen schnell die Blüte zum Welken und die Gynostemien zur Verschwellung bringt. Eine entsprechende Reaktionsbefähigung muss eben vorhanden sein. Daraus ist aber ersichtlich, dass der tote Pollen nicht schlechthin Schwellung beliebiger Narbengewebe veranlasst, mit denen er in Berührung gebracht wird.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Nicht immer sind übrigens die arteigenen Pollinien diejenigen, deren Wirkung am intensivsten ist: so schwollen die Fruchtknoten von *Arachnanthe Sulingi* und *Rhynchostylis* etwas stärker nach Bestäubung der Narben mit toten Pollinien von *Aerides odoratum*, als bei Bestäubung mit eigenen Pollen.

Weitere Fortschritte meiner Studie knüpfen an die Beobachtung an, dass die Wirksamkeit des toten Pollen eng von der Art der Abtötung abhängt. Während der Pollen, den man in strömendem Wasserdampf abtötet, fast ebenso wirkt wie lebender, ist in kochendem Wasser getöteter Pollen ganz ohne oder fast ohne Wirkung. Dieser Unterschied fand eine sehr einfache Erklärung durch den Nachweis, dass der wirksame chemische Körper in kochendem Wasser leicht löslich ist: die Pollinien geben ihre Befähigung, auf die Blüten zu wirken, an das zur Abtötung benutzte Wasser ab. Engt man das Lösungsmittel auf ein kleines Volum ein, so erhält man einen Extrakt, der die gleichen Veränderungen in der Blüte auslöst, wie der in Wasserdampf abgetötete Pollen.

Überblicken wir alle die Beobachtungen, die in den Versuchen mit abgetötetem Pollen und Pollenextrakt von mir gemacht wurden, mit Rücksicht auf ihre Bedeutung für die allgemeinen entwickelungsphysiologischen Probleme, welche uns die Fruchtbildung zu lösen aufgibt, so können wir folgende Sätze als gesichert ansehen: Auffällige Veränderungen der Blütenteile, welche Folgen der Bestäubung sind, können schon von der Narbe aus veranlasst werden; es bedarf dazu nicht einmal der Keimung des Pollen. Selbst solche Veränderungen, die auf die Fruchtbildung direkt hinzielen, wie die Schwellung der Fruchtknotenwand, können, und dies halte ich für besonders wichtig, schon von der Narbe aus, wenn auch nur in geringem Maße durch den ungekeimten Pollen ausgelöst werden. Dass solche Beziehungen auch in den Blüten anderer Familien bestehen, darauf scheint die nicht weiter verfolgte und nicht eindeutige Beobachtung Massart's (1902), die ich oben schon erwähnte, hinzuweisen, dass bei Kürbissen Belegung der Narbe mit zerriebenem Pollen die Schwellung des Fruchtknotens ein wenig anregte. Und endlich ist es mir zum ersten Male mit Sicherheit gelungen, aus einem Pflanzenteil, dem Pollinium, chemische Stoffe zu extrahieren, die, von den übrigen Zellteilen durch Filtration befreit, sehr auffällige normale Gestaltsveränderungen an anderen Gewebeteilen, nämlich das Abblühen der Blüten, die Verschwellung der Gynostemien und (bei einigen Arten) eine gewisse Verschwellung der Fruchtknoten hervorruft. Sehr eigenartig und mit Rücksicht auf das Fehlen eines Zirkulationssystems in der Pflanze von großem Interesse ist es aber, dass die chemischen Stoffe im Pollinium wenigstens einen Teil dieser Veränderungen nicht dadurch bewirken, dass sie direkt mit den beeinflussten Organen, wie dem Fruchtknoten und

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

den Blütenblattteilen in Berührung kommen, sondern dass sie dies ähnlich wie der Wundreiz durch eine korrelative Verkettung unbekannter Art zwischen der Narbe und den anderen Blütenteilen tun. Nur für die Schwellung der Narbe und unter Umständen der Gynostemiumspitze könnte ein direkter Reizeinfluss der wirksamen Stoffe auf das Zellgewebe in Betracht kommen.

Zum mindesten um das Abblühen der Blüten auszulösen, muss vielmehr ein ähnlicher Reizleitungsmechanismus in Anspruch genommen werden, wie er nach einer Verwundung der Narbe zwischen der Narbe und den anderen Blütenteilen in Tätigkeit trat. Darauf weist wieder der lange Weg hin, der von der Narbe bis zu den Blütenblättern zurückzulegen ist. Die volle Wirkung der toten Pollinien tritt nämlich auch dann noch hervor, wenn der Pollen nur mit der äußersten Spitze der Narbe in Berührung gebracht wird und wenn man von den unteren Teilen der Narbenfläche das Narbensekret völlig entfernt. Dagegen besteht insofern ein wichtiger Unterschied zwischen dem Einflusse der Verwundung und der Pollinien, als die Verwundung allein oder hauptsächlich dann Einfluss auf die Blüte hat, wenn sie die Narbenfläche betrifft, während die toten Pollinien auch dann noch die charakteristischen Veränderungen an der Blüte auslösen, wenn man sie ausschließlich mit Teilen des Griffelkanals in Berührung bringt.

Der Nachweis, dass sich aus den ungekeimten Pollinien chemische Stoffe extrahieren lassen, die eine ganze Anzahl der auf die Bestäubung folgenden Umbildungen der Blütenteile auslösen, legt die Frage von neuem sehr nahe, ob nicht auch die Pollenschläuche oder die wachsenden Embryonen oder Samenanlagen, wo sie nachweislich die Fruchtbildung beeinflussen, in ähnlicher Weise durch irgendwelche ausgeschiedene chemische Stoffe wirken. Besonders bei den Orchideen wird zu untersuchen sein, ob nicht die Schwellung des Fruchtknotens, soweit sie auf die Pollenschläuche zurückgeführt werden muss, durch die gleichen Körper ausgelöst wird, die schon im ungekeimten Pollinium präformiert waren. Auch darauf habe ich natürlich mein Augenmerk gerichtet. Ganz entschieden ist diese Frage für die Orchideen aber noch nicht. Denn ich habe bisher nicht feststellen können, ob der wirksame Pollinienextrakt auf die Fruchtknoten schwellend wirkt, wenn man ihn in die Fruchtknotenhöhlung einspritzt. Immerhin aber darf ich sagen, dass meine sonstigen Beobachtungen der Annahme nicht günstig sind, dass die Pollenschläuche auf den Fruchtknoten durch den gleichen Körper wie die Pollinien auf die Blüten einwirken. Wenn man nämlich bei *Phalaenopsis amabilis*, einer Art, bei welcher Bestäubung der Narbe mit totem Pollen die Blütendauer abkürzt und das Gynostemium, nicht aber den Fruchtknoten verschwellen macht, tote Pollinien in den weiten Griffelkanal bis zur

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Mündung der Fruchtknotenhöhle hineinstößt, so wird dadurch die Fruchtknotenwand nicht einmal an dieser Stelle zu erneutem Wachstum angeregt. Ferner konnte ich bei der gleichen Art experimentell feststellen, dass die Pollenschläuche auch so lange in gar keiner Weise auf den Fruchtknoten schwellend wirken, als sie nicht in den Fruchtknoten selbst eingedrungen sind. Verstopft man nämlich mit einem kleinen Wattepfropf den Eingang der Fruchtknotenhöhle vor der Bestäubung der Narbe mit lebenden Pollinien, so wachsen die Pollenschläuche durch den Griffelkanal bis zu dem Wattepfropf am oberen Fruchtknotenende. Der Fruchtknoten schwillt aber nicht im mindesten. Hier werden weitere Untersuchungen später einzusetzen haben.

Nachdem es mir gelungen war, aus den Pollinien wirksame Stoffe zu extrahieren, konzentrierte sich natürlicherweise mein Hauptinteresse auf die Ermittelung der Natur dieser Substanzen. Sehr erleichtert wurden die weiteren Nachforschungen in dieser Richtung durch die Beobachtung, dass die wirksamen Körper schon in kaltem Wasser sich aus den Pollinien lösen lassen, ohne dass das Wasser die im Zellsafte der Pollenkörner gelösten Stoffe extrahiert. Diese Tatsache in Verbindung mit den Ergebnissen einiger Versuche, die ich hier übergehen kann, nötigte zu der verblüffenden Auffassung, dass die wirksamen Substanzen überhaupt garnicht in den Pollenkörnern sich befinden, sondern dass sie die Oberfläche der Pollinien und der Pollenkörner zusammen mit in Wasser unlöslichen, mikroskopisch nachweisbaren Substanzen, dem sogen. Viscin, überziehen. Darauf komme ich später noch einmal in anderem Zusammenhange zurück.

Die in kaltem Wasser in Lösung gehende Stoffmenge besteht nun nicht etwa aus einem einheitlichen Körper: Mit absolutem Alkohol lassen sich zwei Stoffgruppen trennen. Die eine, in dem Alkohol nicht fällbar, ist es, welche die Gynostemien zur Schwellung bringt und die Blütendauer abkürzt. Die andere, in dem Alkohol fällbare ist aber merkwürdigerweise auch nicht ganz wirkungslos auf die Blüten: sie lässt die Blüten von *Phalaenopsis amabilis* abwelken, ohne die Schwellung des Gynostemiums auszulösen. Beide Gruppen behalten selbst bei längerem Kochen ihre Wirksamkeit. Nur mit der ersteren habe ich mich näher beschäftigt.

Das Ergebnis meiner weiteren analytischen Studien kann ich dahin zusammenfassen, dass der Körper, welcher die Blütendauer abkürzt und die Gynostemien schwellen macht, in den Orchideenpflanzen nur innerhalb der Anthere vorkommt und dass es eine organische Verbindung ist, die in kaltem und heißem Wasser leicht, in Alkohol schwerer löslich, mit Alkohol aus wässeriger Lösung nicht ausfällbar und hitzebeständig ist, die Fehling'sche Lösung auch nach Kochen mit Salzsäure nicht reduziert, mit

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Bleiazetat keine Fällung gibt und, nach mehreren Analysen zu urteilen, höchstwahrscheinlich auch stickstofffrei ist. Alle chemischen Substanzen, die auf ihre Wirksamkeit geprüft wurden, ergaben völlig negative Resultate, so z. B. Diastase, Mannit, Dextrin, Bernsteinsäure, Oxalsäure, Apfelsäure, Weinsäure und Zitronensäure. Ist es somit auch noch nicht gelungen, die Natur des wirksamen Stoffes aufzuhellen, so lassen doch meine Beobachtungen mit Sicherheit den Schluss zu, dass ein Enzym nicht in Betracht kommen kann. Denn alle Enzyme, die wir aus den Organismen kennen, haben in der unreinen Form freilich, in der wir sie bisher nur gewinnen können, ganz andere Eigenschaften. Zudem habe ich mit den Enzymen, die in der üblichen Weise aus zerriebenen Pollinien extrahiert worden waren, keinerlei Veränderungen an den Blüten auslösen können.

Dieses Ergebnis ist in zweierlei Richtung von Interesse: einmal deshalb, weil es dazu beiträgt, die immer noch weitverbreitete Annahme zu erschüttern, dass hauptsächlich Enzyme („Wuchsenzyme") als gestaltsbeeinflussend in Betracht kämen, und zweitens deshalb, weil die neueren Untersuchungen über die merkwürdigen Körper, die im Tierkörper Anlass zu chemischen Korrelationen geben, wie über das Sekretin, welches in gewissen Darmabschnitten entstanden die Pankreassekretion auslöst, über das Jodothyrin der Schilddrüse, über das Adrenalin der Nebennieren und über den Körper, welcher die Milchdrüsen nach Beginn der Embryobildung schwellen macht, ganz ähnliche Resultate gehabt haben. So sind z. B. auch diese Körper hitzebeständig (vgl. hierzu Bayliss und Starling, 1906).

Wichtig erschien des weiteren nach allen meinen bisherigen Beobachtungen eine Untersuchung darüber, welche der ermittelten Veränderungen an den Blütenteilen ausschließlich durch die den Pollinien anhaftenden chemischen Körper und welche auch durch andere Anlässe ausgelöst werden können. Es zeigte sich, dass der Abblühvorgang entschieden am wenigsten von diesen Stoffen allein abhängig ist. Er ließ sich nämlich auch, wie ja schon erwähnt, durch Verwundung der Narbe, durch „Bestäubung" mit vulkanischem Flusssande, bei *Rhynchostylis* ferner mit Speichel, bei *Phalaenopsis amabilis* mit 5% Saccharose sowie durch lebenden oder toten Pollen der Zingiberacee *Hedychium*, der Malvacee *Hibiscus* und der Balsaminacee *Impatiens* hervorrufen. Die Schwellung der Gynostemien dagegen beobachtete ich nur noch bei *Aerides* unter dem Einflusse der Larve eines Insektes, die ein Loch in das Narbengewebe gefressen hatte, sowie in geringerem Maße bei Bestäubung der Narben mit lebendem oder totem Pollen der Malvacee *Hibiscus*. Die letzte Tatsache ist besonders wichtig, weil sie zeigt, dass ein wirksamer Stoff auch in den Antheren bei anderen Familien vorkommt, und weil sie darauf hindeuten könnte, dass dieser Stoff

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

auch auf die Blüte von *Hibiscus* vielleicht in irgendeiner Weise einwirkt.

Sind meine Untersuchungen einmal in der Hinsicht für die allgemeinen entwickelungsphysiologischen Probleme an Blüte und Frucht von Interesse, weil sie uns einen weiteren und tieferen Blick in die äußeren auslösenden Faktoren tun lassen, so sind sie es weiter auch deshalb, weil sie manche Rückschlüsse auf die Korrelationen zwischen den Veränderungen der verschiedenen Blütenteile gestatten. Nach allen meinen Beobachtungen, die in Vorstehendem und in meiner ausführlichen Arbeit mitgeteilt sind, ist ersichtlich, dass diese Korrelationen nur sehr locker sein können. Die weitverbreitete Ansicht, dass die von der Bestäubung abhängige Postfloration in der Hauptsache ein einheitlicher Entwickelungsablauf sei, hat sich nicht bestätigen lassen; vielmehr hat sich herausgestellt, dass dieser Postflorationsvorgang bei den Orchideen augenscheinlich aus mehreren voneinander mehr oder weniger unabhängigen Teilvorgängen sich zusammensetzt, die nur deshalb normalerweise sich kombinieren, weil die Bestäubung und ihre Folgen die richtige Kombination der auslösenden Außenumstände liefern. Eine engere Beziehung scheint nach meinen Untersuchungen höchstens zwischen der nachträglichen Vergrünung des Perianths und der Schwellung und Vergrünung des Fruchtknotens zu bestehen. Wenigstens habe ich die Vergrünung der Blütenblätter bei *Phalaenopsis violacea* niemals unabhängig von der Schwellung des Fruchtknotens, infolgedessen auch nicht durch toten Pollen auslösen können. Für eine engere Vertretung spricht vielleicht auch die Beobachtung, dass die Blütenblätter erst dann zu vergrünen anfangen, wenn der Fruchtknoten zu schwellen und zu ergrünen begonnen hat.

Die Beobachtung, dass die infolge der Bestäubung eintretenden Veränderungen der Blüte nicht unlösbar zu einem einheitlichen Entwickelungsvorgang aneinander gekettet sind, bestätigt für die Blüte aufs schönste die Auffassung, welche Klebs und Goebel bei einem Studium der ontogenetischen Entwickelung der Pflanze für andere Entwickelungsvorgänge gewonnen haben. Sie stellt für zukünftige Forschungen der Abblühprozesse bei anderen Familien die Forderung, diese Prozesse in ihre Einzelvorgänge zu zergliedern und die Einzelvorgänge auf die auslösenden Faktoren zurückzuführen.

Für die richtigen Fragestellungen bei solchen Forschungen wird es schließlich nicht gleichgültig sein, welche Auffassung man sich über die Beziehungen zwischen den einwirkenden Einflüssen und den durch sie veranlassten Gestaltungsvorgängen bildet. Ich glaube, dass auch dafür meine Beobachtungen einige Anhaltspunkte geben. Schon oben wies ich auf die Ähnlichkeit hin, die in mancher Hinsicht zwischen der Auslösung des Abblühens und der Auslösung der Eientwickelung besteht. Diese Ähnlichkeit drängt zu Überlegungen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

darüber, ob sich nicht auch manche Parallelen zwischen der künstlichen Auslösung der Wachstumsvorgänge des Fruchtknotens oder anderer Veränderungen an der Blüte und der Auslösung der parthenogenetischen Eientwickelung ziehen lassen. Sie fordert in Verbindung mit der Tatsache, dass bei den Orchideenblüten die Narbe eine bevorzugte Perzeptionsstelle zur Auslösung solcher Veränderungen in der Blüte ist, hauptsächlich zu einer Untersuchung der Frage auf, ob nicht durch Einwirkung anderer äußerer Reizanlässe (als des Pollen) auf die Narbe bei manchen Pflanzen eine aitionome Parthenokarpie auslösbar ist. Tatsachen, die mit Sicherheit auf die Möglichkeit einer solchen Induktion von Parthenokarpie hinweisen, haben wir bisher nicht kennen gelernt.

Wenn sonach die entwickelungsphysiologischen Probleme, welche Blüte und Frucht darbieten, auch viele weitere Untersuchungen erfordern, die unsere Einsicht in mehr als einer Richtung noch wesentlich zu vertiefen versprechen, so glaube ich doch, dass die Gesamtheit der nunmehr auf diesem Gebiete vorliegenden Beobachtungen uns wenigstens die in prinzipieller Hinsicht wesentlichsten Aufschlüsse und die wichtigsten Fragestellungen für die weitere Arbeit geliefert haben. Wir wissen jetzt, dass in den Fällen, wo es überhaupt eines äußeren Anstoßes für die Umbildung der Blüte zur Frucht bedarf, die Auslösung dieser Umbildung zum Teil schon durch den ungekeimten Pollen und zwar durch eine an ihm haftende organische Verbindung, die kein Enzym ist, zum Teil durch die wachsenden Pollenschläuche, zum Teil endlich durch das Wachstum der befruchteten Samenknospen erfolgt. Als gesichert darf ferner gelten, dass die Wirkung des Pollen und der anderen Außenreize nicht auf die Stellen beschränkt zu sein braucht, wo die Anlässe angreifen, dass vielmehr die Veränderungen der Blütenteile, ja sogar die Wachstumsprozesse des Fruchtknotens schon durch die Einwirkung der wirksamen Anlässe auf die Narbe eingeleitet werden können. Und endlich müssen wir mit der Tatsache rechnen, dass viele Veränderungen, die an den Teilen der Blüte durch die Bestäubung und ihre Folgen hervorgerufen werden, untereinander entweder gar nicht oder nur locker korrelativ verkettet wird.

Aufgabe weiterer Forschungen wird es nun auch sein müssen, festzustellen, wie weit bei den verschiedenen Familien Übereinstimmung in der Art der Auslösung der Fruchtbildung besteht. Dass wesentliche Verschiedenheiten vorkommen, dafür haben wir schon einige Anhaltspunkte. So machte August Schulz (1902, S. 555) bei *Geranium pusillum* die Beobachtung, dass die Auslösung des vorzeitigen Abblühens nicht mehr durch solchen Pollen bewirkt wird, der auf der Narbe kurz vor oder nach der Keimung durch Regentropfen zerstört worden war. Daraus scheint hervor-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

zugehen, dass bei dieser Gattung die Pollenschläuche, nicht aber die ungekeimten Pollenkörner für die ersten Veränderungen der Blüte ausschlaggebend sind. —

Die Vorgänge, die wir bei den Organismen beobachten, bedürfen nun nicht nur einer kausalen Erforschung, die eine Aufgabe der Physiologie ist. Sie fordern auch zu Betrachtungen ganz anderer Art auf, die das „Final"bedürfnis unseres Geistes uns stellt. Sie tragen teleologischen Charakter, indem sie zu bewerten, zu beurteilen suchen, was die Lebensvorgänge und die Erfolge, die sie zeitigen, für den Organismus leisten. So bleibt auch mir also noch übrig, einen Versuch zur Beantwortung der Frage zu unternehmen, ob die Tatsachen, die sich bei meinen Untersuchungen an den Orchideenblüten ergeben haben, von irgendwelcher Bedeutung für diese Pflanzen sein können und in welcher Richtung ihr Nutzen zu suchen wäre. Besonders drängen zu einer Untersuchung ihres „Zweckes" die auffallenden Tatsachen, dass schon der ungekeimte Pollen kurze Zeit, nachdem er mit der Narbe in Berührung gekommen ist, die Blüte abblühen macht und dass der wirksame chemische Körper nicht in, sondern auf den Pollenkörnern sich befindet, d. h. da, wo er sofort auf das Narbengewebe einwirken kann. Diese Tatsachen müssen den Eindruck erwecken, als käme es der Pflanze darauf an, dass die Blüten so schnell wie nur irgend möglich abblühen und dass die Narben sehr schnell verschlossen werden. Denn wäre den Pflanzen an dem Abblühen schlechthin gelegen, so könnte die Auslösung des Abblühvorganges z. B. auch durch die wachsenden Pollenschläuche bewirkt werden und noch dazu fast ebenso schnell wie durch den ungekeimten Pollen. In welcher Hinsicht könnte aber möglichst schnelles Verwelken der Blüten nach der Bestäubung von irgendwelchem Nutzen für die Pflanze sein? Für die bestäubte Blüte dürfte es ziemlich bedeutungslos sein, ob sie einen Tag früher oder später vergeht. Höchstens könnte der Verlust an organischer Substanz durch Atmung der Blüte in Betracht kommen. Ob die Pflanze aber so ökonomisch arbeiten muss, ist mir sehr zweifelhaft. Dagegen sprechen mancherlei Beobachtungen. Wäre diese Annahme richtig, so sollte man z. B. meinen, dass epiphytische Orchideen, deren Infloreszenzen Hunderte von Blüten produzieren, ihre Blüten ganz besonders schnell unter dem Einflusse des Pollen abwelken lassen müssten. Eine solche Regel besteht aber nicht. Ferner könnte man daran denken, dass das Atmungsmaterial nach Möglichkeit für die Fruchtbildung gespart werden soll. Da aber die Fruchtbildung bei vielen Formen, die nach der Bestäubung schnell ihre Blüten schließen, erst einsetzt, nachdem die Pollenschläuche in den Fruchtknoten eingedrungen sind, so wäre es völlig ausreichend, wenn die Abkürzung der Blütendauer ebenfalls durch die Pollenschläuche hervorgerufen würde.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Ist also schnelles Abblühen für die bestäubte Blüte, wie es scheint, ziemlich bedeutungslos, so könnte es doch für die übrigen, noch nicht bestäubten vielleicht sehr wichtig sein. Schon oben habe ich erwähnt, dass nach meinen Beobachtungen und denen von Darwin (1877, S. 241ff.) und Forbes (1885, S. 83ff.) der Fruchtansatz bei vielen tropischen Orchideen sehr gering ist. Die Bestäubung scheint bei manchen Arten zu den Seltenheiten zu gehören. Unter diesen Umständen werden für die Pflanzen alle die Einrichtungen sehr vorteilhaft sein müssen, welche die Bestäubungsmöglichkeiten begünstigen. In diesem Sinne wirkt z. B. die lange Blütendauer. Das könnte nun auch für die möglichst schnelle Ausschaltung aller bereits bestäubten Blüten gelten. Denn durch diese Ausschaltung wird es verhindert, dass eine der wenigen Blumenbesucher, an die die Blüten angepasst sind, eine bereits bestäubte Blüte besucht, die auch keine Pollinien mehr darbieten kann. Wären diese Überlegungen über den Nutzen der sehr seltsamen Beziehungen zwischen Pollen und Blüten bei den Orchideen richtig, so würden diese Beziehungen ein interessantes Schlussglied der früher erwähnten merkwürdigen Blüteneinrichtungen bilden, die wir seit Darwin's Untersuchungen (1877) in dieser Familie kennen. Ich verfüge über kein genügendes Beobachtungsmaterial, um den ausgesprochenen Gedanken auf seine Richtigkeit prüfen zu können. Doch muss ich hervorheben, dass es auch ohnedies mir sehr zweifelhaft ist, ob er richtig sein kann. Er macht es nämlich ganz und gar nicht verständlich, warum die Pollinien auch solcher Arten den wirksamen chemischen Körper enthalten, bei denen der Pollen weder eine Verschwellung der Narbe noch eine Verkürzung der Blütendauer auslöst.

Alle diese Überlegungen scheinen mir darauf hinzuweisen, dass die von mir aufgefundenen Beziehungen zwischen Pollen und Blüten überhaupt keiner teleologischen Deutung fähig sind, weil sie eben der Pflanze keinen ersichtlichen Nutzen bringen. Ebenso schwer fällt es, einzusehen, warum die Blüten infolge einer geringfügigen Verwundung der Narbe oder des angrenzenden Gynostemiumgewebes abwelken. Man wird also erwägen müssen, ob nicht alle die Tatsachen, die ich bei den Orchideen ermittelt habe, zu der großen Gruppe derjenigen Lebenserscheinungen zu rechnen sind, die den Organismen weder nützen noch schaden. Gewiss muss jeder Organismus im großen und im einzelnen so gebaut sein und so arbeiten, dass er sich behaupten und erhalten kann. Außer den in diesem Sinne „zweckmäßigen" Einrichtungen des Organismus, deren Nutzen bei einer genügend tiefen Einsicht in das Lebensgetriebe sich beurteilen lässt, werden sich aber auch noch viele „zwecklose" Eigenschaften erhalten können, wenn sie einmal entstanden sind, vorausgesetzt, dass sie die Existenz des Organismus nicht gefährden, obwohl sie

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

nicht dazu beitragen, den Organismus erhaltungsfähiger zu machen. Dass solche Eigenschaften weiter verbreitet sind, als man früher annahm, scheinen viele Tatsachen nahezulegen, auf die man neuerdings aufmerksam geworden ist.

Zitierte Literatur.

1906. Bayliss, M. W. und Starling, E. H. Die chemische Koordination der Funktionen des Körpers. Ergebn. d. Phys. V, S. 664ff.

1905. Czapek, F. Biochemie der Pflanzen. Jena. II.

1877. Darwin, Ch. Die verschiedenen Einrichtungen, durch welche Orchideen von Insekten befruchtet werden. Deutsch von V. Carus. 2. Aufl. Stuttgart.

1878. — Das Variieren der Tiere und Pflanzen. Übersetzt von V. Carus. Stuttgart. I.

1906. Ewert, R. Blütenbiologie und Tragbarkeit unserer Obstbäume. Landwirtsch. Jahrb. XXXV. S. 259ff.

1907. — Die Parthenokarpie oder Jungfernfrüchtigkeit der Obstbäume. Berlin.

1908. — Die Parthenokarpie der Stachelbeere. Ber. deutsch. bot. Gesellsch. XXVIa. S. 531ff.

1909. Fitting, H. Die Beeinflussung der Orchideenblüten durch die Bestäubung und durch andere Umstände. Zeitschr. f. Botanik. I. S. 1ff.

1885. Forbes, H. O. A naturalist's wanderings in the eastern archipelago. London.

1905. Furlani, J. Zur Embryologie von *Colchicum autumnale*. Österr. bot. Zeitschr. Bd. 54, S. 318ff.

1844. Gärtner, C. F. Versuche und Beobachtungen über die Befruchtungsorgane der vollkommeneren Gewächse. Stuttgart.

1849. — Versuche und Beobachtungen über die Bastarderzeugung im Pflanzenreich. Stuttgart.

1898. Ganong, W. F. Upon polyembryony and its morphology in *Opuntia vulgaris*. Bot. Gazette XXV. S. 220ff.

1886. Guignard, L. Sur la pollinisation et ses effets chez les Orchidées. Ann. d. scienc. nat. sér. VII. IV. S. 202ff.

1863. Hildebrand, F. Die Fruchtbildung der Orchideen, ein Beitrag für die doppelte Wirkung des Pollen. Bot. Zeit. XXI. S. 329ff.

1865. — Bastardierungsversuche an Orchideen. Ebenda XXIII. S. 245ff.

1907. Jost, L. Über die Selbststerilität einiger Blüten. Bot. Zeit. LXV. S. 77ff.

1907. Krehl, L. Über die Störung chemischer Korrelationen im Organismus. Leipzig.

1890. Kronfeld, M. Fruchtbildung ohne Befruchtung. Biol. Zentralb. X. S. 65ff.

1906. Lane-Claypon, J. E. und Starling, E. H. An experimental enquiry into the factors which determine the growth and activity of the mammary glands. Proceed. roy. soc. London B. LXXVII. S. 505ff.

1908. Leclerc du Sablon. Structure et développement de l'albumen du caprifignier. Revue gén. d. Botanique XX, S. 14ff.

1902. Massart, J. Sur la pollination sans fécondation. Bull. du jardin bot. de l'état Bruxelles I. fasc. 3. S. 89ff.

1908. Müller-Thurgau, H. Kernlose Traubenbeeren und Obstfrüchte. Landwirtsch. Jahrb. d. Schweiz. S. 135ff.

1902. Noll, F. Über Fruchtbildung ohne vorausgegangene Bestäubung (Parthenocarpie) bei der Gurke. Sitz.-Ber. d. Niederrh. Gesellsch. f. Nat.- und Heilkunde. Bonn.

1907. — Neue Beobachtungen an *Cytisus Adami Poit.* (*Cytisus Adami hort.*). Ebenda.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

1902. Schulz, August. Beiträge zur Kenntnis des Blühens der einheimischen Phanerogamen. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. XX. S. 526ff.
1905. Solacolu, Th. Sur les fruits parthénocarpiques. Comptes rendus de l'Ac. d. scienc. Paris. CXLI. S. 897ff.
1878. Strasburger, E. Über Polyembryonie. Jen. Zeitschr. f. Naturw. XII. S. 647ff.
1886. — Über fremdartige Bestäubung. Jahrb. f. wiss. Bot. XVII. S. 50ff.
1883. Treub, M. L'action des tubes polliniques sur le développement des ovules chez les Orchidées. Annal. du jard. bot. de Buitenzog III. S. 122ff.
1887. Vöchting, H. Über die Bildung der Knollen. Bibliotheca botanica. Heft 4. Cassel.
1900. — Zur Physiologie der Knollengewächse. Jahrb. f. wiss. Botanik. XXXIV. S. 1ff.
1908. Winkler, Hans. Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreiche. Jena. (Progressus rei botanicae II.)

Zur Biologie von Hydra.

Depressionserscheinungen und geschlechtliche Fortpflanzung.

Von **Eugen Frischholz.**
(Aus dem zoologischen Institut München.)

Am 14. September wurden den in Depression befindlichen Kulturen 9, 10 und 12 (s. Tabelle II S. 209) je einige Tiere entnommen, in gleich große Gläser ($^1/_2$ l) übertragen, und diese drei Kulturen 9a, 10a, 12a bei Zimmertemperatur ständig durchlüftet.

Den Erfolg zeigt deutlich ein Vergleich mit den Hauptkulturen:

Tabelle VI.

Einfluss von Durchlüftung auf den Verlauf von Depressionen

Kulturen	Tierzahl	Depression am 14. September	vom 14. September ab		Bemerkungen
			Depress. Dauer	täglich gestorben	
10	60	stark	14 [5])	3	in Kälte
12	75	schwach	13	4,5	ohne
9	120	schwach	13	4	Durchlüftung
10a	14	hochgradig	6	0	in Zimmer
12a	6	mäßig	3	0	mit
9a	5	schwach	3	0	Durchlüftung (ab 14. September)

Die Erholung war also eine sehr rasche; und besonders interessant war Kultur 10a, wo 14 Tiere aus hochgradiger Depression in 6 Tagen zu völlig normalem Zustande sich erholt hatten; besonders wichtig aber ist, dass kein einziges der Tiere in den durchlüfteten Kulturen der Depression erlegen ist.

5) Tage.

ZOBODAT - 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: Entwickelungsphysiologische Probleme der Fruchtbildung. 225-239