Biologische Studien über die Utriculariablase.

Von Edmund M. Merl.

Mit 3 Abbildungen im Text.

Trotzdem der anatomische Bau der Urtriculariablasen sowohl bei den in Europa heimischen Arten wie bei einer sehr großen Anzahl tropischer Arten genauestens bekannt ist, trotzdem sich eine ganze Reihe von Autoren mit den Vorgängen beim Insektenfang dieser Organe befaßt hat, sind die Vorgänge doch bis heute noch nicht genügend aufgeklärt. „Le problème de l'Utriculaire" benannte daher mit Recht Brocher[1]) eine Arbeit, in der er über bis dahin nicht beobachtete Erscheinungen an dieser Pflanze berichtete. Diese kleine Schrift ist indes meines Wissens in botanischen Kreisen wenig bekannt geworden. Die von Brocher angeführten Tatsachen sind merkwürdig genug, um sich näher mit ihnen zu befassen. Ich habe jene Versuche unter Verwendung verschiedener Utricularia-Arten nachgeprüft und erweitert, sowie eine größere Anzahl Versuche gemacht, zum Zweck der Natur dieser Vorgänge näher zu kommen. Ehe ich hierauf eingehe, sei an den Bau einer Utriculariablase zum besseren Verständnis durch eine kurze Beschreibung erinnert.

Die Blasen unserer einheimischen und der meisten tropischen Arten stellen ungefähr linsenförmige, an den Seiten mehr oder minder eingedrückte, hohle Gebilde dar, die mit einer Öffnung versehen sind. Die im Innern und an der Mündung befindlichen Haare sowie andere Anhangsorgane, die je nach der Art sehr verschieden sind, können hier übergangen werden. Die Blasenwände sind mit Ausnahme eines Teils der Mündungsgegend zwei Zellagen stark. Außerdem durchzieht in der Sagittalebene ein Strang schmaler Zellen die Blasenwände, und zwar dorsal wie ventral, als Fortsetzung des Leitbündels, das vom Blasenstiel ausgeht. Die Mündung der Blase kann mit der Öffnung eines trichterförmig eingestülpten Sackes verglichen werden. Sie besteht im wesentlichen aus zwei Teilen, einem oberen Teil, der äußerst dünnen

1) Brocher, Frank, Le problème de l'Utriculaire. Annales de Biologie lacustre. Tome VI. Bruxelles 1911.

doch sehr elastisch gebauten „Klappe", und einem unteren Teil dem „Widerlager", das ein auf drei bis acht Zellagen verstärkten Teil der Blase bildet, an den die Klappe im Ruhezustand angedrückt liegt. Ein Druck auf die federnde Klappe bewirkt ein Sichöffnen der Blase, indem Klappe und Widerlager sich trennen und eine etwa halbmondförmige Öffnung den Weg ins Innere der Blase freigibt. Erwähnt sei, daß auf den Klappen unserer einheimischen Arten vier büschelförmig gruppierte Borsten sitzen, wie sie ähnlich sich an den Blättern von Dionaea und Aldrovandia finden.

Nach der bisher herrschenden Ansicht gehören die Blasen von Utricularia zu jener Gruppe von Insektivorenorganen. die Fanggruben ohne eigene an den lebenden Zustand der Pflanze geknüpfte Bewegungsfähigkeit darstellen. So schildern die meisten Beobachter, denen es gelang den Moment des Eintretens eines Tieres in die Blase zu beobachten, diesen Vorgang als vollständig aktiv vom Tiere ausgehend, erwähnen allerdings in einigen Fällen die Plötzlichkeit des Verschwindens des Insekts. Nun hätten zwar die bewegungslosen, zum Teil sehr großen Fremdkörper, wie Blattzipfel der eigenen Pflanze, Lemna-Pflänzchen, Stengelstückchen, die in der Mündung öfters eingeklemmt sich finden oder Organismen mit sehr schwacher Beweglichkeit, wie Desmidiaceen, Diatomeen, die neben allerhand Detritus im Blaseninnern vorkommen, am besten durch einen aktiven Fang der Blasen erklärt werden können, doch betrachtete man all dies mehr als Zufallsvorkommen, ohne zu beachten, daß die Klappe gewaltsamem Eindringen in das Innere der Blase ziemlichen Widerstand entgegensetzt. Unberücksichtigt blieben auch durch die alte Theorie die Fälle, in denen Würmer oder Insektenlarven mit dem Hinterende in den Blasen stecken, während ihr Vorderteil herausragt. Die Versuche von Simms und Moseley[1]), bei denen eben ausgeschlüpfte Fischchen den Pflanzen zum Fang geboten wurden, zum Teil auch gefangen wurden, und zwar in einem Falle beim Schwanzende, muten zwar etwas grotesk an, doch seien sie an dieser Stelle wenigstens erwähnt. Einen Fortschritt bedeuteten die Feststellungen Büsgens[2]), der ein gewaltsames Eindringen der Tiere in Abrede stellte und den Fang durch die besonderen Elastizitätsverhältnisse der Klappe, die auch am abgetöteten Material noch erhalten blieben, erklärte. Brochers Untersuchungen brachten einen völlig neuen Gesichtspunkt und scheinen geeignet der ganzen Frage eine

1) Simms und Moseley (Naturforscher, 1884, N. 29, p. 276) zitiert nach Biedermanns Zentralbl. f. Agrikulturchemie. Leipzig 1885, 14. Jahrg.

2) Büsgen, M., Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1888, Bd. VI.

andere Richtung zu geben. Sie zeigten, daß beim Fang die Seitenwände der Blase eine Bewegung ausführen. Allerdings sind nicht alle seine Beobachtungen zutreffend und seine daran geknüpften Theorien ergaben sich bei näherer Prüfung nicht als stichhaltig. Es wird daher nötig sein, an dieser Stelle den ganzen Vorgang nochmals zu besprechen, so wie er sich mir heute nach eingehender Nachprüfung und Vertiefung der Versuche darstellt.

Die Erscheinung konnte sowohl an unversehrten ganzen Pflanzen wie an abgeschnittenen Blättchen beobachtet werden. Der einfacheren Handhabung wegen wurden zu den Versuchen daher abgetrennte Blättchen verwendet. Da die Blasen von U. vulgaris und U. flexuosa (einer tropischen im Habitus U. vulgaris sehr nahestehenden Art, die im Winter zu den Versuchen diente) an den Blättchen alle mit der Mündung dem Hauptvegetationspunkt zugekehrt sitzen, so lassen sich die Blättchen in Glasschälchen schwimmend leicht so orientieren, daß man mehrere

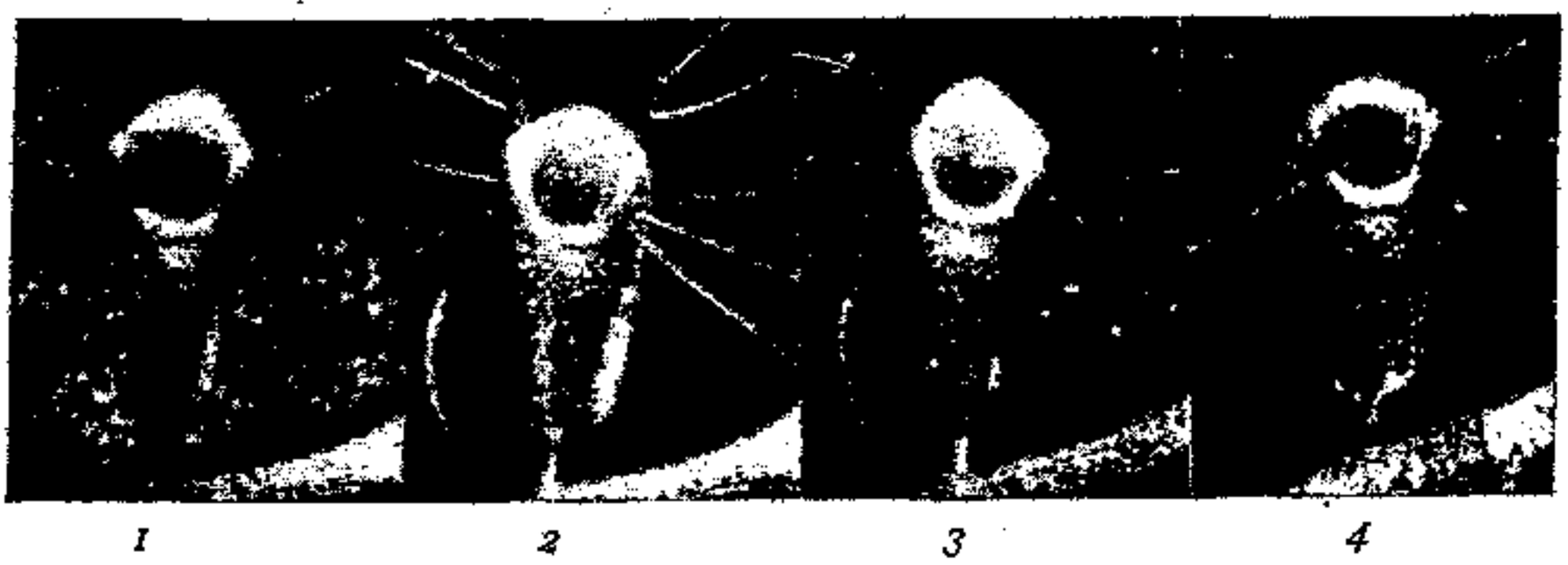

Fig. 1. Utricularia flexuosa. Von links nach rechts: *1* Blase vor der Berührung, *2* dieselbe Blase nach der Berührung, *3* desgl. nach 2 Stunden, *4* desgl. seitlich angestochen.

gleichgelagerte Blasen mit der Mündung nach oben zur Verfügung hat. In dieser Lage zeigen Blasen, die zum Fang befähigt sind — oder wie wir der Einfachheit halber sagen wollen, „reizbar" sind, ohne damit den physiologischen Begriff einer Reizbewegung zu verbinden — ziemlich stark eingezogene Seitenwände (Fig. 1, *1* u. *3*). Auf diese Gestalt ist bei allen Versuchen von vornherein zu achten, denn Blasen, die etwas ausgebauchte Wände zeigen, eignen sich nicht zum Versuch; sie haben entweder unmittelbar eine Reizung hinter sich oder sind irgendwie geschädigt. Desgleichen sind junge, noch nicht völlig ausgebildete Blasen unbrauchbar. Hat man nun eine geeignet erscheinende Blase gefunden, so kann man versuchen, an ihr die Fangbewegung auszulösen. Ob man dies durch ein gegen die Klappe gelenktes Tierchen, etwa eine kleine Crustacee, oder durch Berührung mit einem Gegenstand, etwa

einer Nadel, ausführt, ist gleichgültig. Beobachtet kann die Erscheinung am besten unter einem binokularen Präpariermikroskop werden, doch kann man bei einiger Übung auch das normale Arbeitsmikroskop gebrauchen, ja man kann, wenn man mit der Art der Bewegung einmal vertraut ist, sogar mit einer starken Lupe arbeiten. Berührt man nun die schon erwähnten in der Nähe des unteren Klappenrandes sitzenden Borstenhaare — bei gut empfindlichem Material genügt schon diese leise Berührung — oder die Klappe selbst in der Nähe dieser Haare, so erfolgt in Bruchteilen einer Sekunde ein leichtes Zurückschnellen des unteren Teiles der Klappe, und zwar in der Mitte am stärksten, so daß eine etwa halbmondförmige Öffnung entsteht. Zu dieser Öffnung schießt die Flüssigkeit, die die Blasenmündung umgibt mit allem, was sich darin befindet, also auch einem die Berührung herbeiführenden Tierchen, Sandkörnchen usw. ins Innere der Blase. Gleichzeitig, oder wenigstens dem Beobachter gleichzeitig erscheinend, mit der Öffnung der Klappe schnellen die Seitenwände ruckartig auseinander. Die Blase scheint jetzt etwas weniger stark zusammengedrückt. Diese Bewegung der Seitenwände hatte das plötzliche Einströmen des Wassers in die Blase verursacht. Durch die Volumvergrößerung wurde die Flüssigkeit vor der Blase förmlich eingesaugt, und zwar in derselben Menge als das Volumen gewachsen war. Man kann sich von diesem Vorgang, den man direkt als ein Schlucken bezeichnen kann, auch überzeugen, indem man mit einer zur Kapillare ausgezogenen Glaspipette reizt und gleichzeitig aus ihr einen Tropfen Flüssigkeit austreten läßt. So lassen sich, ohne daß die Spitze der Pipette über die Blasenschwelle eingeführt wird, Farbstofflösungen, Quecksilberkügelchen, kurz flüssige Stoffe jeder Art ins Blaseninnere bringen. — Mitunter erfolgt, wenn eine nur schwache Empfindlichkeit der Blase vorliegt, die Bewegung der Klappe langsam, die vier sonst auseinanderstehenden Borstenhaare legen sich mit ihren Spitzen zusammen, gehen etwas nach rückwärts, wobei sich der untere Klappenrand öffnet und schnellen dann wieder vor. Ein solch langsamer Verlauf der Bewegung, bei dem die einzelnen Vorgänge zeitlich auseinander gezogen sind, kann nach meinen Erfahrungen etwa 1—2 Sekunden dauern. Er ist die einzige Möglichkeit, die Vorgänge an der Klappe in ihren feineren Einzelheiten zu beobachten, vorausgesetzt, daß bei der schnellen Bewegung sich alles in der gleichen Weise abspielt; doch dürfte hierbei das Zusammenlegen der Haare weniger deutlich ausgeprägt erfolgen. Die Stärke der Berührung spielt insofern eine Rolle, als bei ganz schwacher Berührung der Borsten oder der Klappe die Ausbauchung der Wände nur in ge-

ringem Maße erfolgt, während ein gewaltsames Emporheben der Klappe eine starke Ausbauchung der Seitenwände zur Folge hat.

Nach Brocher handelt es sich nun bei dem beschriebenen Vorgang um eine einmalige Erscheinung, die nicht wiederholt werden kann. Dies trifft nur insofern zu, als unmittelbar nach der ersten Reizung eine zweite nicht stattfinden kann. Im Gegenteil lassen sich die Borsten der Klappe eher abbiegen — wobei die Abknickungsstelle ungefähr in der Mitte des einzelnen Haares liegt —, als daß die Klappe dadurch gelüftet wird. Allerdings erfolgt auf gewaltsames Heben der Klappe noch eine Ausbauchung der Seitenwände, die über den normalen Nachreizzustand weit hinausgeht. Nach Ablauf einer gewissen Ruhezeit, die kürzeste bei einer großen Reihe von Versuchen von mir beobachtete, betrug 15 Minuten, ist die Blase wieder erneut befähigt, auf Berührung zu reagieren. Dies drückt sich auch in ihrer äußeren Form aus: Die Seitenwände erscheinen wieder stärker eingezogen, und zwar um so stärker, je länger die Ruhepause war, doch ist auch hier, ebenso wie bei der maximalen Ausbauchung (durch Lüpfung der Klappe) eine gewisse Grenze gesetzt. Auch nach erneuter Reizung ist nach einer entsprechenden Ruhepause die Blase wieder fähig, die Bewegung auszuführen. So habe ich ein und dieselbe Blase innerhalb von 3 Tagen 14mal gereizt in verschiedenen Intervallen, darunter zweimal durch Lüpfung der Klappe. Jedesmal erfolgte ein Wiederzurückgehen der Ausbauchung und die Reizbarkeit war dieselbe wie bei einer noch nie berührten Blase. Eine Vergrößerung der Blase während der Beobachtungszeit konnte nicht festgestellt werden, die Blase wurde vor und nach jeder Reizung mit dem Zeichenapparat in ihrem Seitenprofil gezeichnet so daß ein Zustandekommen der Bewegung auf Grund irgendwelcher Wachstumsspannungen ausgeschlossen erscheint. (Fig. 2 zeigt einige dieser Versuche.) — Daß die gleichzeitige Aufnahme von eiweißhaltigen Körpern die Blase nicht auf längere Zeit außer Tätigkeit setzt, zeigte mir ein Versuch, bei dem ich ein ca. $^1/_2$ stecknadelkopfgroßes Stückchen rohes Fleisch bei der Reizung einschlucken ließ. Nach $1^1/_2$ Stunden geprüft, zeigte sich die Blase wieder reizbar.

Die Utriculariablasen enthalten gewöhnlich nur Flüssigkeit, seltener beobachtet man Luft- oder Gasblasen im Innern. Derartige luftführende Blasen sind gleichwohl befähigt, die Schluckbewegung auszuführen, wie ich mich an einer sehr großen Zahl von Versuchsobjekten überzeugen konnte; Brochers gegenteilige Behauptung ist demnach nicht zutreffend. Wahrscheinlich lag bei ihm der Fehler daran, daß die Blasen kurz nach dem Eintreten der Luft geprüft wurden. Um zu sehen, ob auch

nach künstlichem Einführen von Luft die Blasen noch aktionsfähig bleiben würden, füllte ich 27 Blasen mittels einer kapillären Glaspipette mit Luft. Am anderen Tag waren 10 wieder gut reizbar. Sämtliche Versuchsblasen waren noch mit Luft gefüllt. Derartige Luftblasen sind übrigens ein gutes Mittel, um zu prüfen, ob vor der Schluckbewegung das Blaseninnere unter Zug oder Druck stehe; wäre dies der Fall, so müßte die Luftblase nach der Bewegung verkleinert bzw. vergrößert erscheinen. Ich habe verschiedene Luftblasen, die sich schon längere Zeit in den Blasen befanden, zu diesem Zwecke vor und nach der Schluckbewegung mit dem Zeichenapparat gezeichnet, konnte aber in keinem Falle eine Veränderung entdecken. Hier sei auch eine zuerst von Brocher gefundene, aber von ihm unrichtig gedeutete Erscheinung besprochen. Nimmt man eine ganze Utriculariapflanze oder auch einzelne Blätter mit Blasen aus dem Wasser, so hört man sofort oder nach einigen Sekunden ein eigenartiges, knackendes Geräusch und findet nun, daß ein Teil der vorher mit Flüssigkeit erfüllten Blasen mehr oder minder große Luftblasen neben der Flüssigkeit enthält. Was ist nun eingetreten? Brocher glaubt, daß die plötzliche Aufhebung des Wasserdruckes, der die Kontraktion der Wände verursache und im Innern der Blasen durch den Zug der elastischen Wände nach außen einen negativen Druck, wenn man so sagen darf, erzeuge, die Ursache der an der Luft eingetretenen Schnappbewegung sei. Abgesehen davon, daß der Druck einer Wassersäule von oft nur einigen Millimetern niemals derartige Kompressionserscheinungen hervorrufen könnte, spricht neben anderen Gründen gegen eine derartige Theorie der Blasenmechanik noch folgender Versuch: Eine ganze Utricularia vulgaris-Pflanze wurde aus dem Wasser gehoben und unter eine mit feuchtem Filtrier-

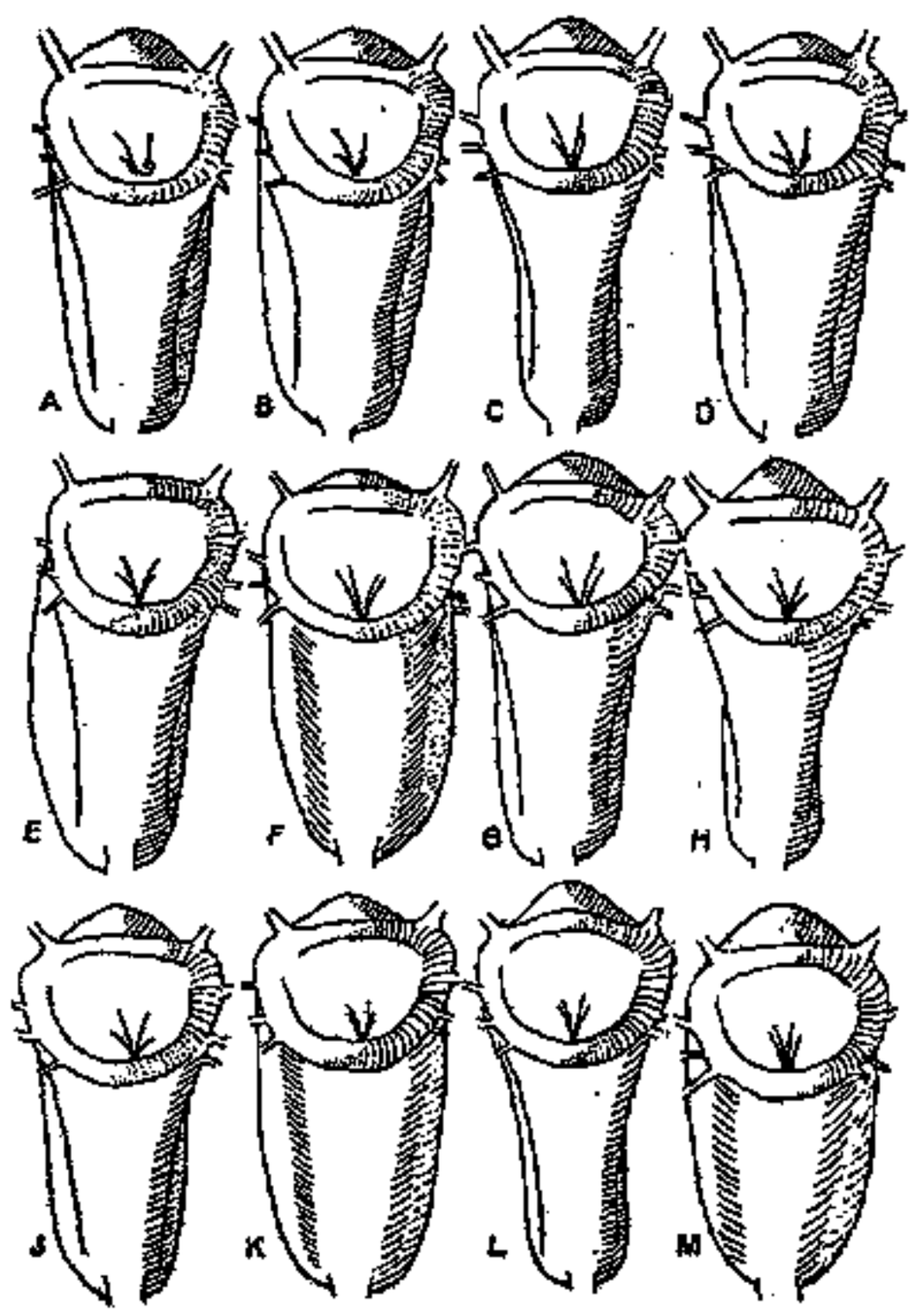

Fig. 2. U. flexuosa. *A* vor, *B* nach Berührung; *C* nach $2^1/_2$ St. Ruhe vor, *D* nach Berührung; *E* vor, *F* nach Aufdrücken der Klappe, *G* 2 St. nach Aufdrücken der Klappe; *H* vor, *J* nach Berührung, *K* nach unmittelbar auf die Berührung folgendem Aufdrücken der Klappe; *L* nach 6 St. Ruhe, *M* nach Anstechen. *A—D* Versuch des ersten, *E—G* des zweiten, *H—M* des dritten Tages.

papier ausgeschlagene Glasglocke verbracht. Am anderen Tage enthielten verschiedene Blasen Luft, an den Blattspitzen und sonstigen Vorsprüngen hingen reichliche Niederschläge von Wassertröpfchen und die Wände sämtlicher Blasen waren kräftig eingezogen. Bei Berührung erfolgte prompt die Schluckbewegung auch an der Luft; in die noch mit Flüssigkeit gefüllten Blasen trat dabei Luft ein. Die wahrscheinlichste Erklärung des Auftretens der Schluckbewegung beim Herausnehmen der Pflanzen an die Luft ist folgende: In dem die Mündung der Utriculariablasen umgebenden Vorhof, dessen Boden die Klappe bildet, bleibt auch an der Luft Wasser zurück. In das Oberflächenhäutchen dieser Wassermenge ragen die öfters schon erwähnten Borsten. Durch den geringen durch Oberflächenspannung verursachten Zug an den Borsten wird die Bewegung der Klappe ausgelöst, die Blase führt die Schluckbewegung aus und es wird, da der Vorgang an der Luft stattfindet, mit dem im Vorhof vorhandenen Wasser auch Luft eingeschluckt. Übrigens spricht auch die Tatsache, daß eine große Anzahl von tropischen Landutricularien, deren im Erdreich oder Moder, also auf alle Fälle nicht im Wasser befindliche Blasen mit großem Erfolg den Tierfang ausüben, wie ich mich bei einem umfangreichen zu anderen Zwecken von mir bearbeiteten Material oft zu überzeugen Gelegenheit hatte, gegen die angenommene Notwendigkeit eines vorhandenen Wasserdruckes. Bei einer dieser Arten U. longifolia, die im Münchener botanischen Garten kultiviert wurde, unternahm ich den durch die Kleinheit und den etwas überhängenden Blaseneingang nicht ganz leichten Versuch, die Blasen zu reizen. Wie ich aus dem heftigen ruckartigen Durcheinanderbewegtwerden der im Blaseninnern befindlichen Fremdkörperchen ersehen konnte, erfolgte auch hier eine Art Schluckbewegung an freier Luft.

Es sei nun zu meinen Versuchen, die Schluckbewegung auf anderem als dem normalen Wege durch Berührung der Klappe herbeizuführen, übergegangen. Wenn die Bewegung bei Utricularia auf eine Reizbewegung analog der bei Dionaea oder Aldrovandia zurückzuführen ist, wofür nach dem bisher Angeführten alles zu sprechen schien, so war die Annahme naheliegend, daß der Reiz auch durch eine mechanische Verletzung, durch chemische Mittel usw. auslösbar ist. Leider verhielten sich, das sei vorweggenommen, die in dieser Hinsicht ausgeführten Versuche teils widersprechend, teils neutral; nur ein Teil konnte in der angegebenen Richtung gedeutet werden. Abschneiden oder Abquetschen der Blätter, an denen die Blasen sitzen, löste in keinem Falle eine Bewegung der Blase aus. Ja man kann sogar den

Blasenstiel selbst abtrennen, ohne daß eine Reizbewegung erfolgt. Manchmal allerdings glaubte ich wahrgenommen zu haben, daß die Blasen eben abgeschnittener Blättchen weniger stark eingezogene Seitenwände und eine geringere Reizbarkeit zeigten als solche, die schon einige Zeit abgeschnitten ruhig lagen, doch fand ich bei sehr vielen Nachprüfungen dieses oft wiederholten Versuches so zahlreiche höchst reizbare Blasen, daß ich hier die Möglichkeit einer Täuschung für wahrscheinlich halte. Überhaupt ist die Kleinheit des Objekts und ferner der Umstand sehr störend, daß man mit einer Möglichkeit des Nichtfunktionierens, die nicht auf eine beabsichtigte Versuchsbehandlung zurückzuführen ist, stets zu rechnen hat, denn man kann die Reizbarkeit einer Blase aus ihrer Gestalt nur als sehr wahrscheinlich, nicht aber mit absoluter Sicherheit vorhersagen. — Abgeschnittene einzelne Blasen von U. flexuosa waren sofort nach der Abtrennung, reizbar und zwar erfolgte die Schluckbewegung derart stark, daß die Blasen eine kurze Strecke durch das Wasser vorwärts getrieben wurden. Diese Blasen wurden am anderen Tag wieder geprüft und reizbar gefunden. Es wäre denkbar, wenn auch vielleich nicht wahrscheinlich, daß das Nichteintreten der Bewegung bei der Verletzung auf mangelhafte Reizleitung zurückzuführen ist.

Anstechen der Blase selbst bewirkte, vorausgesetzt, daß der Stich die ganze Wand durchbohrte, eine äußerst starke Ausbauchung der beiden Seitenwände. An der Klappe konnte ich keine gleichzeitige Bewegung wahrnehmen. Bei diesem Versuch wurde dasselbe Maß, anscheinend die maximale Ausbauchung überhaupt, wie beim Lüpfen der Klappe erreicht (Fig. 1, *4*). Das Verhalten der Blase nach dieser Behandlung ist dagegen ein anderes. Es wurde eine auf ihre Reizbarkeit schon vorher durch Lüpfung der Klappe geprüfte Blase, nachdem die Seitenwände sich wieder eingezogen hatten, durch einen die Wand unterhalb des Widerlagers vollständig durchbohrenden Stich verletzt. Die Blase wurde nach 3 Stunden wieder untersucht, die Wände waren noch ebenso stark ausgebaucht wie gleich nach der Verletzung. Auch nach 6 Stunden und schließlich bei den letzten Untersuchungen, die nach 2 Tagen und dann nach weiteren 2 Tagen vorgenommen wurden, hatte die Blase ihre Reaktionsfähigkeit nicht wieder erlangt und ihre Form war unverändert geblieben. Eine Vergleichsblase, die gleichzeitig mit der Verletzung der anderen Blase durch Lüpfung der Klappe entspannt worden war, hatte schon bei der ersten Prüfung nach 3 Stunden ihre volle Empfindlichkeit wieder erlangt. — Zwei ebenfalls vorher geprüfte Blasen wurden durch je einen die eine

Seitenwand durchbohrenden Nadelstich entspannt; auch diese Blasen, zu den gleichen Zeitpunkten wie die vorige untersucht, verhielten sich ebenso und waren selbst nach 4 Tagen noch ausgebaucht und unreizbar. Diese Versuche würden eigentlich gegen die Annahme einer Reizbewegung sprechen, doch ließe es sich auch denken, daß der außerordentlich fein gebaute Blasenmechanismus durch die, selbst mit einer sehr feinen Nadel hervorgerufen, noch relativ beträchtliche Verwundung derart gestört wird, daß er dauernd funktionsunfähig wird.

Nachdem die Versuche, die Bewegung durch Wundreiz herbeizuführen, verschiedendeutige Resultate geliefert hatten, schien es mir sehr interessant zu erfahren, wie die Pflanze sich chemischen Reizen gegenüber verhielte. Da die Untersuchung einerseits in Wasser auszuführen ist, andererseits gerade bei diesen Versuchen vermieden werden muß, durch Heraushebung und Übertragen in eine Schale mit anderer Flüssigkeit eventuell allein schon eine Bewegung auszulösen, so ist eine genauere Dosierung der angewandten Mittel schwer möglich; man muß sich begnügen die Stoffe überhaupt einwirken zu lassen. Die Blättchen befanden sich bei diesen, sowie fast allen anderen Versuchen in einer Wassermenge von 5—10 ccm schwimmend. Zu dieser Wassermenge wurde etwa $^1/_2$ ccm Ammoniak hinzugefügt. Während des Zufügens und innerhalb 10 Minuten erfolgte keine Reizbewegung. Daß das Ammoniak sich genügend in der Flüssigkeit verteilt hatte, zeigte sich daraus, daß nach einer Viertelstunde die rote Anthokyanfärbung, die die Blasen teilweise zeigten, in das bekannte, durch Ammoniak hervorgerufene Grün übergegangen war. Indessen waren die Blasen in diesem Zustand noch berührungsempfindlich. Bei einem anderen Versuch ließ ich das starke Ammoniak mit der Pipette direkt in den Blasenvorhof auf die Klappe strömen. Hierbei trat in einigen Fällen eine Schluckbewegung ein, allerdings möglicherweise durch die mechanische Wirkung des Flüssigkeitsstroms oder infolge einer durch Schrumpfung der Klappe bedingten gewaltsamen Lösung der Klappe vom Widerlager. Auch ein Strahl reinen Wassers kann unter Umständen die Bewegung auslösen, wie Versuche zeigten. Konzentriertes Glyzerin wurde ebenfalls mit Pipette vorsichtig in den Blasenvorhof eingeführt. Das überschüssige Glyzerin floß dabei an den Außenwänden der Blase herab, diese wie mit einem Mantel umhüllend, es trat keine Schluckbewegung ein. Man konnte ein Eindringen des Glyzerins durch die Zellwände schon nach ca. 5 Minuten daraus ersehen, daß aus den Interzellularen unterhalb des Widerlagers ein großer Teil der Luft durch Flüssigkeit ersetzt wurde. Dieser Teil der Blase liegt bei der schon beschriebenen

Orientierung der Blasen in den Versuchsschälchen annähernd horizontal, das Glyzerin fließt also dort nicht ab, sondern lagert sich auf. Demzufolge werden sich die Einflüsse des Glyzerins dort schneller geltend machen als anderswo. Die Blasen waren auf Berührung um diese Zeit noch empfindlich. Alkohol wurde ca. 1 ccm den 10 ccm Wassers des Schälchens beigemischt, ohne daß eine Bewegung sich feststellen ließ. Beim Aufströmen auf die Klappe selbst erfolgte Schlucken, ebenso bei Sublimatlösung (gesättigte Lösung in destilliertem Wasser). Äther- und Chloroformwasser (gesättigte Lösung in destilliertem Wasser) ergaben in einer Menge von ca. 5 ccm zugefügt keine Reaktion der Klappe. Dagegen konnte ich beim Aufströmenlassen auf die Klappe selbst mitunter die Schluckbewegung wahrnehmen. Auch bei den Versuchen mit Chloroformwasser zeigte sich da, wo die Flüssigkeit direkt auf die Blase traf, die Verdrängung der Interzellularluft. — Erwähnt sei, daß auch ein von der Lichtleitung abgezweigter elektrischer Strom, der durch das Wasser geleitet wurde, keine Bewegung hervorrief.

Um zu sehen, wie eine starke Verminderung des umgebenden Luft- bzw. Wasserdruckes auf die Blase wirke, nahm ich eine teilweise Evakuierung mit der Wasserstrahlluftpunpe vor. Zu diesem Zwecke wurde das Beobachtungsschälchen durch eine durchbohrte Glasscheibe verschlossen und alles gut mit Plastilin bzw. Gummi abgedichtet. Trotzdem die Luftverdünnung oberhalb der Flüssigkeit ziemlich stark war, wie man aus der starken Volumzunahme einiger in verschiedenen Blasen vorhandener Luftblasen ersehen konnte, blieben die Blasen unbeweglich. Wieder ein Beweis für die Unhaltbarkeit der Brocherschen Annahmen.

Die nun zu behandelnden Versuchsreihen sollten die Aufgabe haben — falls die Annahme einer Reizbewegung stimmte — die Blasen in Starrezustand zu versetzen. Zunächst wurde dies mit Wärme versucht. Die ersten Versuche mit U. vulgaris wurden auf einem einfachen heizbaren Objekttische vorgenommen. Erwärmen $^1/_4$ Stunde und 1 Stunde, wobei die Temperatur zwischen 33° C und 40° C schwankte, ergab noch Reizfähigkeit. Hierauf wurde die Temperatur auf 43—44° C gesteigert und andere im Schälchen befindliche Blasen geprüft; auch diese reagierten noch. Nach diesen Versuchen wurden mehrere Schälchen mit Blättern im Thermostaten einer Temperatur von 45° C ausgesetzt. Nach einer halben Stunde zeigten acht untersuchte Blasen noch Reaktion; ebenso fanden sich noch nach 2 Stunden empfindliche Blasen, desgleichen nach 24 Stunden, wobei einige der Blasen mit Luft erfüllt waren. Auf 1 Stunde in den auf 48,5° C eingestellten Schrank gebrachte Blasen

reagierten noch in 10 Fällen. Auf 60° C gebrachte Blasen schienen tot, hatten stark kontrahierte Wände und blieben bei Berührung unverändert. U. flexuosa, die im Kulturbassin bei 28—30° C gehalten zu werden pflegte, versprach eine eventuell noch höhere Steigerungsmöglichkeit der Temperatur. Wegen der in der Flüssigkeit im Schälchen und im Schranke selbst herrschenden Temperaturdifferenz wurde von jetzt ab auch dieser Beachtung geschenkt. Beim Öffnen des nun auf 51° C eingestellten Schrankes sank die Schranktemperatur auf 48° C. Nach 2 Stunden, wobei anzunehmen war, daß die Temperatur auch im Schälchen wenigstens 1 Stunde auf 51° C gekommen und geblieben war, erfolgte die erste Prüfung. Verschiedene Blasen waren stark eingezogen, bauchten sich aber bei stärkerer Berührung der Klappe noch aus. Nach 14 Stunden war eine größere Anzahl von Blasen noch reaktionsfähig, die anderen schienen gelitten zu haben und waren stark ausgebaucht. Dieser Versuch wurde für einen kürzeren Zeitraum wiederholt und die Temperatur im Schälchen durch ein ständig eingestelltes Thermometer mitverfolgt. Nach 10 Minuten stand die Temperatur im Schälchen auf 40° C, nach 1 Stunde 30 Minuten seit Einbringen in den Thermostaten war die Temperatur auf 50° C angelangt. Die Objekte 1 Stunde auf dieser Temperatur belassen ergaben, daß die Mehrzahl der Blasen ausgebaucht und reaktionsunfähig war; einige ca. 4, reagierten noch auf stärkere Berührung der Klappe selbst. In den auf 53° C eingestellten Schrank gebrachte Schälchen zeigten nach einer halben Stunde bei der Ablesung in der Flüssigkeit 49° C, nach 1 Stunde 15 Minuten 50° C. Es fanden sich noch einige reizbare Blasen, die Mehrzahl war ausgebaucht und offenbar tot. Es scheint demnach, daß die obere Grenze der Auslösbarkeit des Bewegungsvorgangs der Blasen ziemlich mit der ihrer Lebensfähigkeit zusammenfällt.

Nun versuchte ich die untere Grenze festzulegen, wobei ich bis auf etwa 0° C ging. U. vulgaris wurde mittels Eis und Kochsalz gemischt je eine Viertelstunde auf 2° C und 0° C gehalten. In beiden Fällen blieb die Reizbarkeit erhalten. Ich versuchte es hierauf mit der vermutlich empfindlicheren U. flexuosa. Zunächst wurden anfangs Dezember verschiedene abgetrennte Blättchen über Nacht im Freien aufgestellt. Am anderen Morgen war die Temperatur in den Schälchen 11° C. Bei allen Blasen ergab sich eine gute Reaktionsfähigkeit. Daß sie nicht sehr gelitten haben konnten, zeigte sich daraus, daß die Mehrzahl von ihnen nach 3 Tagen noch berührungsreizbar war. Andere Blasen wurden auf 7 Stunden im Eisschrank bei einer Temperatur von 5° C gehalten; fünf Blasen waren noch gut reizbar. Ein Teil dieser

Blättchen, sowie neue wurden nun im Eisschrank mit Schmelzwasser auf 3° C abgekühlt, nach 24 Stunden waren sowohl die alten Blasen, wie die später hinzugebrachten noch reizbar. Schließlich brachte ich mit Salz- und Eisgemisch einige Blättchen auf 1° C. Nach 1 Stunde 20 Minuten waren die meisten ausgebaucht, einige andere aber noch reizbar. Es scheinen also auch nach unten hin die Grenzen der Reizfähigkeit und der Lebensfähigkeit ziemlich nahe zusammenzuliegen.

Von chemischen narkotisch wirkenden Stoffen erwiesen sich am harmlosesten Äther und Alkohol. Äther wurde zunächst in ganz starker Verdünnung gegeben, indem in eine geschlossene Petrischale mit Äther ein kleines Schälchen, das die Versuchsobjekte enthielt, eine halbe Stunde lang gestellt wurde. Die Blasen blieben reizbar (U. vulgaris). Es schien also angezeigt, mit stärkeren Dosen zu arbeiten und ich fügte Ätherwasser (gesättigt) in einer Menge von ca. 5 ccm zu etwa der doppelten Menge Wassers, in dem die Blättchen lagen. Nach einer halben Stunde wurden die Blasen geprüft, es erfolgte bei den meisten die Bewegung. Das Schälchen blieb über Nacht offen stehen und anderen Tags wurden die Blasen erneut untersucht, sie zeigten stark eingezogene Seitenwände und waren sämtlich reizbar. Die Flüssigkeit roch noch nach Äther. U. flexuosa zeigte ähnliche Unempfindlichkeit gegen Ätherwasser. Vergleichsweise sei hier angefügt, daß ich bei den Filamenten von Berberis vulgaris schon nach 15 Minuten mit Ätherdämpfen den Starrezustand erzielen konnte. Alkohol in einer Menge von 1—3 ccm zu etwa 10 ccm Wasser zugegeben, ergab nach einer halben Stunde noch keinen Starrezustand. Chloroformwasser in etwa der gleichen Menge wie Ätherwasser zugefügt, ließ nach etwa 10 Minuten keine Reizbarkeit mehr erkennen. Allerdings waren die Blasen sämtlich ausgebaucht und schienen zum mindesten schwer geschädigt. An anderen Stoffen wurden noch geprüft: Chloralhydrat (2 ccm 50 %ige Lösung zugegeben, nach 3 Stunden noch deutliche Reaktion bei 15 Blasen, nach einer weiteren Stunde anscheinend tödlich gewirkt); Brucin (10 Tropfen wässerige konzentrierte Lösung zugegeben, nach 6 Stunden scheinbar schwache Ausdehnung der Blase, nach 14 Stunden Form wieder ungefähr wie zu Beginn des Versuchs, Reizbarkeit unversehrt); Sublimat (10 Tropfen konzentrierte Lösung zugegeben, nach $3^1/_4$ Stunden Seitenwandkontraktion etwas nachgelassen, Blase tot). Es war also auch durch chemische Mittel nicht gelungen, einen klaren Starrezustand zu erreichen.

Nach allem bisher Angeführten ist die Bewegung an das Vorhandensein des Turgors gebunden. Es war daher wünschenswert zu

erfahren, wie die Blasen auf Plasmolyse reagierten. Die Versuchspflanze war stets U. vulgaris. Bei den Vorversuchen trat die Plasmolyse an Blattzellen und Blattstielen auf zwischen $^1/_5$ und $^1/_6$ G.-Mol. Kaliumnitrats, in den Blasenzellen halbierter Blasen zwischen $^1/_4$ und $^1/_5$ G.-Mol. Eine ganze Pflanze in $^1/_5$ G.-Mol. starke Salpeterlösung gelegt, zeigte noch am anderen Tag reaktionsfähige Blasen. Auch in $^1/_4$ und $^1/_3$ G.-Mol. starke Lösungen gebrachte Pflanzen waren noch nach $1^1/_2$ Stunden reizbar. Die Membranen scheinen also dem Eindringen der Salpeterlösung einen ziemlichen Widerstand entgegenzusetzen. Zu den Hauptversuchen verwandte ich Rohrzuckerlösung und stellte die plasmolytische Grenze an halbierten Blasen, die in hohlgeschliffenen Objektträgern unter Abdichtung der Deckgläser mit Vaseline untersucht wurden, fest. $^1/_4$ G.-Mol. zeigte noch nach 2 Tagen keine Spur von Plasmolyse. Dagegen fand ich die Plasmolyse beginnend bei $^1/_3$ G.-Mol., und zwar zuerst in den vierteiligen Haaren des Blaseninnern. In den Zellen der Blasenwände begann sie viel später, ich konnte sie erst nach etwa 3 Stunden auftreten sehen. Dabei hatte es den Anschein, als ob sie bei der äußeren Zellage etwas geringer als bei der inneren wäre. $^1/_2$ G.-Mol. Rohrzucker zeigte schon nach 2 Stunden deutliche Plasmolyse aller Zellen.

Es wurden nun Blättchen mit Blasen rasch, ehe noch die Schluckbewegung beim Herausnehmen aus dem Wasser erfolgen konnte, in je zwei Schälchen mit $^1/_2$, $^1/_3$ und $^1/_4$ G.-Mol. Rohrzuckerlösung übertragen. Die eine Reihe sollte 12 Stunden unberührt bleiben, bei der anderen Reihe wurde bei $^1/_2$ G.-Mol. nach 3 Stunden, bei $^1/_3$ und $^1/_4$ G.-Mol. nach 5 Stunden die Prüfung vorgenommen. Die in $^1/_2$ G.-Mol. gelegenen Blasen waren nicht mehr reizbar. Die Wände bauchten sich dagegen beim gewaltsamen Lüpfen der Klappe in einigen Fällen langsam noch etwas aus. $^1/_3$ G.-Mol.: die Reizbarkeit erschien herabgesetzt, die Ausbauchung erfolgte augenscheinlich etwas verlangsamt. $^1/_4$ G.-Mol.: die Blasen waren noch gut reizbar. Nur bei dieser Reihe ($^1/_4$ G.-Mol.) zeigte sich die Reizbarkeit am anderen Tage regeneriert, doch schien sie vermindert. Bei $^1/_3$ G.-Mol. und $^1/_2$ G.-Mol. blieben die Blasen ausgebaucht und unbeweglich. Bei der Versuchsreihe $^1/_2$, $^1/_3$ und $^1/_4$ G.-Mol., die 12 Stunden ungereizt geblieben war, schien die Reizbarkeit schon bei $^1/_4$ G.-Mol. herabgesetzt, $^1/_3$ G.-Mol. reagierte nur mehr auf kräftige Berührung bzw. Lüpfung der Klappe durch langsames Ausbauchen der Seitenwände. Die Blasen von $^1/_2$ G.-Mol. hatten zum Teil stark eingezogene Wände, waren aber völlig bewegungsunfähig. Noch sei hier zweier Versuche mit stark plasmolisierenden Mitteln ge-

dacht. Es wurde eine Blase (U. vulgaris) mit Glyzerin gefüllt, indem mittels einer Pipette gereizt und im Moment des Schluckens das Glyzerin eingespritzt wurde. Diese Blase war nach einer Stunde außerordentlich stark angeschwollen, und zwar schien sie selbst über das beim Anstechen erreichbare Maximum gedunsen. Diese Erscheinung dürfte für einen sehr guten Verschluß der Blase durch die Klappe sprechen. Eine andere Blase (U. flexuosa) wurde mit 5 %iger Kalisalpeterlösung in gleicher Weise gefüllt und zeigte noch am anderen Tag die gleiche aufgeschwollene Form. Die Zellen dieser Blasen waren stark plasmolisiert.

Zusammenfassende Schlußbemerkungen.

Nach diesen Erfahrungen wird also der Tierfang bei Utricularia durch eine eng an den turgeszenten Zustand der Pflanze gebundene Schluckbewegung der Blase bewirkt. Die Mechanik dieser Bewegung ist schwer zu deuten. Sicher unrichtig ist, sie mit Wachstumserscheinungen oder den Druckverhältnissen der darüber lastenden Wasser bzw. Luftmasse in Zusammenhang zu bringen. Am nächstliegenden wäre es, sie als eine Reizbewegung ähnlich der bei Aldrovandia oder Dionaea zu betrachten. Wer unbefangen die Fangbewegung einmal beobachtete, wird auch zunächst dieser Meinung sein. Ich würde mich dieser Auffassung ohne weiteres anschließen, sprächen nicht so manche der obigen Versuche dagegen, so die Außerfunktionssetzung durch Anstechen, die Widerstandsfähigkeit gegen Wärme, Kälte, Äther usw. Die plasmolytischen Versuche können für und wider gedeutet werden.

Ein Einwand gegen die Reiztheorie könnte für mich noch darin liegen, daß ich bei durch Zeichnen mit dem Zeichenapparat kontrollierten interzellulären Luftblasen in den Seitenwänden niemals Größenveränderungen vor und nach der Reizung fand. Lägen ähnliche Verhältnisse wie bei Mimosa vor, so müßte, sollte man meinen, bei einem durch Turgorschwankung bedingten Wasseraustritt eine Verkleinerung der interzellulären Luftblasen erfolgen. Sehr erschwert wird die Beobachtung dieser Erscheinung durch zwei Faktoren, erstens den Umstand, daß man sich ziemlich starker Vergrößerungen bedienen muß, was die Wiederauffindung der gezeichneten Stelle nach der Reizung erschwert, doch können der Blase aufgelagerte Fremdkörperchen, Algen usw. zur Orientierung dienen; zweitens durch die dadurch bedingte Notwendigkeit, die Beobachtung unter Verwendung eines Deckglases aus-

zuführen. Dadurch ist einerseits die Beweglichkeit der Blase behindert, andererseits kann man in der Seitenansicht die Reizempfänglichkeit nicht so gut feststellen, wie in der Frontalansicht. Erfolgt dennoch ein Wasseraustritt, so könnte er nur an anderen Stellen erfolgen, etwa den zartwandigen vierarmigen inneren Haaren.

Andererseits scheint mir ein Organ, das Analoga bei Dionaea und Aldrovandia hat, sehr für einen Reizmechanismus zu sprechen, nämlich die vier der Klappe aufsitzenden Borstenhaare. Fig. 3 stellt einen Längsschnitt durch die Klappe an der Insertionsstelle zweier Borstenhaare dar. Die Klappe ist an der Spitze stark verdickt, ein Schutz gegen die Zerreißungsmöglichkeit, die hier am größten ist. An der Ansatzstelle der Haare und etwas darüber ist die Klappe am dünnsten, also auch am leichtesten deformierbar, sei es durch direkt auf die Klappe wirkenden Stoß, sei es durch die Hebelwirkung der berührten Borsten. Nimmt man eine durch das Plasma übertragene Reizbarkeit an, so wären an zwei Stellen der Haare Punkte, wo durch Druck bzw. Zug der Reiz am stärksten einsetzt: bei *a* in der Mitte der Borste und bei *b* an der Basis. An der ersten Stelle kann man bei starkem Druck auf die Spitze des Haares beobachten, wie dort das Haar sich abbiegt. Bei Aldrovandia liegt der Reizpunkt an ähnlicher Stelle. An der Basis dagegen befindet sich eine im Längsschnitt als rechtwinkliger Vorsprung erscheinende Stelle, die als Reizperzeptionsstelle ebenfalls möglicherweise eine Rolle spielt.

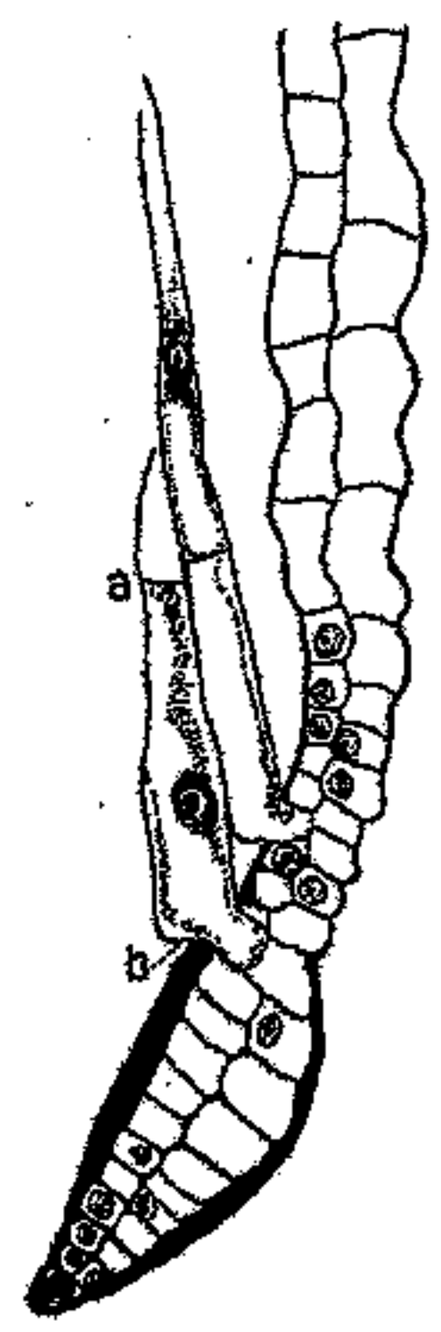

Fig. 3. U. flexuosa. Längsschnitt durch den mittleren Teil der Klappe.

Liegt keine Reizbewegung vor, so wäre meines Erachtens nur noch eine Theorie möglich: Die Blase ist so gebaut, daß sie imstande ist, die Flüssigkeit im Innern durch die vierarmigen Haare zu absorbieren. Die Seitenwände müssen dem Kohäsionszug folgen und geraten in eine gewisse Spannung. Die höchst elastische Klappe, die, wie wir gesehen haben, dem Widerlager ziemlich fest aufliegt, gerät durch den ihrer Druckwirkung entgegenarbeitenden Zug der Seitenwände in eine Art labilen Gleichgewichts, das durch die leiseste Bewegung oder durch Schrumpfung der Klappenzellen gestört werden muß und die Seitenwände in ihre frühere Lage zurückschnellen läßt. Aus dieser erfolgt durch Absorption des Innenwassers die Wiederherstellung der Spannung aufs neue. Widersprechend scheinen mir die Versuche an

Luftblasen enthaltenden Blasen zu sein, während die Versuche mit Anstechen dafür sprächen und die meisten anderen Versuche sich in diesem Sinne auslegen ließen. Eine Hauptschwierigkeit scheint mir für die Theorie in der Langsamkeit der Wasserbewegung in Wasserpflanzen zu liegen. Daß die Blasen genügend hermetisch schließen, dürfte aus dem Umstand hervorzugehen, daß mit Eosinlösung (die übrigens stark schädigend wirkt) oder Methylenblaulösung gefüllte Blasen den Farbstoff ein paar Tage lang nicht durch die Klappe diffundieren ließen. Eine Fortschaffung der Farbstofflösung durch die Gefäße konnte ich nicht wahrnehmen, weder beim Eosin noch Methylenblau, das sehr schnell in die vierarmigen Haare überzugehen vermag. Im Falle die angeführte Theorie zutreffend wäre, müßte man auch mit der Möglichkeit des Schluckens ohne äußeren Anstoß rechnen, wenn der Absorptionszug den elastischen Widerstand der Klappe überschreitet. Möglicherweise könnte man durch im Außenwasser suspendierte Stoffe, Karmin oder Tusche, die dann im Blaseninneren nachzuweisen wären, dies feststellen. Ich habe selbst einige Versuche in dieser Richtung unternommen, sie scheiterten aber daran, daß bei schwachen Vergrößerungen die Untersuchung des Blaseninneren nicht gut durchgeführt werden kann, der Anwendung stärkerer Vergrößerungen aber die außerordentliche Stoßempfindlichkeit der Blase im Wege ist, durch die natürlich die Außenstoffe auf ungewünschte Weise ins Blaseninnere gelangen. Die ausgeführte Theorie schlösse übrigens die Annahme einer gewissen Reizbarkeit der Klappe bzw. der als Reizperzeptoren wirkenden Haare nicht aus, als Vervollkommnung des ganzen Apparats. — Das Utriculariaproblem stellt also immer noch Fragen, die der Antwort harren. Mögen die vorliegenden Untersuchungen dazu beitragen die Frage erneut in Fluß zu bringen.

Herrn Geheimrat v. Goebel, in dessen Institut die Versuche zum großen Teil ausgeführt wurden, sei für sein stetes Interesse und seine Ratschläge bestens gedankt, ebenso Herrn Prof. Renner, aus dessen Besprechungen ich manche Anregung schöpfte.

Ist das Hangen der Blüten eine Schutzeinrichtung?

Von Dr. **Markus Hallermeier.**

Schon seit langem weiß man (Jussieu, Needham), daß bei einer großen Anzahl von Pflanzen der Pollen momentan platzt, wenn er mit Wasser in Berührung kommt. Koelreuter hielt das für den normalen Vorgang beim Befruchtungsprozeß. Später als man den wahren Sachverhalt, die Schlauchbildung, entdeckte, bildete die Tatsache des Platzens der Pollenkörner im Wasser den Grund, warum man allgemein behauptete, eine Benetzung sei für den Pollen unbedingt verderblich Auch Van Tieghem hielt an dieser Anschauung fest, obwohl er bereits wußte, daß eine große Anzahl von Pflanzen einen Pollen besitzt, der im Wasser normal keimt. Diese Empfindlichkeit der Pollenkörner bildete die Voraussetzung für die eigentümliche, ökologische Betrachtungsweise, die uns zuerst bei Kerner v. Marilaun begegnet und die sich seither fast unumschränkt erhalten hat, ja vielfach in ganz romanhafte Schilderungen des Pflanzenlebens ausgeartet ist: der für die Erhaltung der Pflanze so notwendige Pollen muß geschützt werden, wenn er nicht bei ständig heiterem Himmel während der Blütezeit eines solchen Schutzes entbehren kann. „In Gegenden, wo die Pflanzen während der Blütezeit jeden Augenblick vom Regen überrascht werden können, finden wir darum zahlreiche Einrichtungen, die auf ein Überwölben und Einhüllen der Antheren hinausgehen, durch welche der Pollen direkt gegen Nässe geschützt wird" (Kerner, Bd. II, S. 283). Nach Kerner sollten Blüten ohne solche Schutzeinrichtungen nur in Gegenden vorkommen, wo die Blütenzeit in regenlose Perioden fällt.

Weil es aber auch in regenreichen Gebieten Pflanzen ohne solche „Schutzeinrichtungen" gibt, andererseits aber viele Pollenarten vom Wasser gar nicht beschädigt werden, kombinierte Lidforss das zur Anschauung, daß solche gegen Wasser widerstandsfähige Pollenkörner hauptsächlich bei denjenigen Pflanzen vorkommen, deren Staubbeutel und Narben den atmosphärischen Niederschlägen exponiert sind, daß dagegen empfindlicher Pollen hauptsächlich bei denjenigen Pflanzen vorkomme, welche geschützte innere Organe besitzen. Er sucht diese seine Anschauungen auch durch Beobachtungen zu erhärten. Freilich

kann man sich bei einer kritischen Betrachtung seiner Arbeiten nicht ganz des Gedankens erwehren, daß das Resultat von der These beeinflußt ist. Er verschweigt dabei jedoch nicht, daß es von dieser Regel auch bemerkenswerte Ausnahmen gibt, bezeichnet sie aber als Unregelmäßigkeiten, die nur beweisen, daß die Schutzbedürftigkeit allein nicht immer ausschlaggebend ist für das Vorkommen oder Fehlen von Bildungen, die als Schutzeinrichtungen gedeutet werden können. Er will darum gewisse Form- und Stellungsverhältnisse der Blüten nicht in dem Maße wie Kerner als Anpassungen für den Pollenschutz deuten, sondern mehr jene Schutzmittel betonen, die im Pollen selber vorhanden sind. Als solche bezeichnet er neben „jener wunderbaren Selbstregulation der Pflanzen, kraft deren sie bei feuchtem Wetter, wo auf einen heiteren Sonnenblick bald ein plötzlicher Regenguß folgt, einen gegen Nässe widerstandsfähigen Pollen erzeugen, bei schönem Wetter aber empfindlichen Pollen ausbilden sollen", namentlich den Stärkegehalt der Pollenkörner.

Letztere Angabe, den Stärkegehalt der Pollenkörner als Schutzmittel betrachtet, suchten Schüler Lidforss zu beweisen, jedoch mit wenig Glück, weil es eben auch viele sehr empfindliche Pollenkörner mit hohem Stärkegehalt gibt z. B. Geraniaceen (Tischler 1917, p. 442, Pfundt 1910, Sterner 1913).

Lidfors sucht sich die große Empfindlichkeit mancher Pollenarten, namentlich das Platzen, nach darwinistischer Methode, als eine im „Kampf ums Dasein" erworbene Eigenschaft zu erklären: „Es ist einleuchtend, daß von den austreibenden Pollenschläuchen derjenige das Ziel — die Eizelle — erreichen wird, der ceteris paribus am schnellsten wächst. Um aber ein schnelles Wachstum zu ermöglichen, muß das Korn resp. der Schlauch relativ große Wassermengen aufnehmen können, und obwohl die Wachstumenergie bekanntlich keineswegs von der Turgorgröße allein abhängig ist, wird sich bei den Pollenkörnern bald das Bestreben geltend machen, Wasser anziehende Molekulargruppen in sich zu entbinden. Mit dem Vorhandensein wasseranziehender Verbindungen innerhalb der Pollenzelle ist aber auch die erste Bedingung des Platzens gegeben. Während nun der Wettkampf der einzelnen Pollenschläuche um die Eizelle darauf gerichtet ist, schnell wachsende Körner heranzuzüchten, werden bei ungeschützten Formen die atmosphärischen Niederschläge bewirken, daß die leicht platzenden Körner im allgemeinen eliminiert werden und die Zukunft gehört denjenigen Pollenzellen, die ohne vom Wasser geschädigt zu werden, die größte Wachstumsenergie besitzen. Ganz anders bei den geschützten Formen. Hier werden die

am schnellsten wachsenden Schläuche das Feld behaupten, gleichgültig ob sie ihre große Wachstumsenergie durch gesteigerte Empfindlichkeit gegen Wasser erkaufen müssen oder nicht."

Weiter fand Lidforss, was ich auch bestätigen kann, daß die Widerstandsfähigkeit des Pollens gegen Nässe in vielen Fällen von zufälligen äußeren Faktoren beeinflußt wird. Feuchte Luft erhöht oft die Widerstandsfähigkeit des Pollens, trockene Luft setzt sie herab.

Wenn Lidforss weiter folgert: infolgedessen finden sich bei xerophilen Pflanzen, oft auch bei ungeschützten Formen, ein gegen Nässe empfindlicher Pollen dagegen bei hydrophilen Pflanzen mit geschützten Sexualorganen ein unempfindlicher Pollen, so lassen sich damit zwar alle Vorkommnisse in die Theorie einreihen, nur muß man jedesmal den passenden Grund für das verschiedene Verhalten wählen.

Lidforss gibt damit selber zu, freilich unter Hinweis auf die Kompliziertheit der Verhältnisse, daß tatsächlich alle Fälle vorkommen können und in der Natur faktisch auch vorkommen.

Damit soll natürlich nicht gesagt sein, daß dauernd trockenes Klima nicht etwa das Keimplasma in der Weise ändern könnte, daß eine vererbbare Eigenschaft entsteht, hier eine vererbbare größere Empfindlichkeit des Pollens gegen Benetzung.

Seit Lidforss wurde unser Wissen über die Biologie des Pollens bedeutend erweitert, namentlich was Keimungsbedingungen, Reizbarkeit, Lebensdauer und Wachstumsgeschwindigkeit der Pollenkörner anlangt. Doch kann darauf nicht näher eingegangen werden. Die ökologische Frage, wie sie Lidforss behandelt hat, ist meines Wissens seitdem nicht mehr Gegenstand experimenteller Untersuchungen gewesen. Zur Klärung dieser Frage sollen nachfolgende Untersuchungen beitragen. Es ist im wesentlichen eine Nachprüfung der Befunde von Lidforss.

Methode der Pollenuntersuchung auf Empfindlichkeit.

Zur Untersuchung der Pollenkörner auf ihre Empfindlichkeit wurde dieselbe Methode angewendet, wie Lidforss sie gebrauchte. Die Objektträger, auf welchen die Kulturen angesetzt wurden, wurden sauber gereinigt, längere Zeit in Leitungswasser gespült und dann mit destilliertem Wasser nachgespült. Schädliche Salze, namentlich Ca-Salze, wie sie im Leitungswasser vorkommen, konnten demnach die Kulturversuche nicht beeinträchtigen. Als Kulturflüssigkeit wurde destilliertes Wasser verwendet, wie es im Pflanzenphysiologischen Institut zu München zur Verfügung steht. Außerdem Regenwasser, welches in Glasschalen in

der Natur aufgefangen wurde. Leitungswasser wurde nie verwendet. Die Kulturen wurden im stehenden Tropfen auf Objektträgern gemacht. Meistens wurde Regenwasser neben destilliertem Wasser auf demselben Objektträger zum Versuch verwendet. Die Kulturen wurden dann auf feuchtgehaltenes Filtrierpapier unter Glasglocken gestellt, auf einen hellen, jedoch unbesonnten Platz des Laboratoriums, und meist 3 Tage lang beobachtet. Als Versuchspflanzen wurden möglichst Familien ausgewählt, in welchen Arten mit hängenden, geschützten Blüten neben Arten mit aufrechten ungeschützten Blüten vorkommen. Daneben wurden auch viele andere Blüten auf ihre Pollenempfindlichkeit geprüft. Der Pollen wurde nur aus ganz reifen, spontan sich öffnenden Antheren genommen. Dabei wurde auf die dem Aufblühen vorausgehende Witterung und auf den feuchten, schattigen oder trockenen, sonnigen Standort der Pflanzen geachtet. Daneben wurde soviel als möglich im Freien darauf geachtet, wie angebliche Schutzeinrichtungen funktionieren und wie sich der Pollen bei Benetzung durch Regen in der Natur verhält. Soviel zur Methode der Untersuchung.

Die speziellen Ergebnisse der Untersuchung bei den einzelnen Pflanzenarten können in der im „Pflanzenphysiologischen Institut zu München“ aufliegenden Arbeit eingesehen werden. Hier sollen die einzelnen Familien nur allgemein charakterisiert werden und nur wichtigere, von früheren abweichende Befunde ausführlicher angegeben werden.

Monocotyledones.

Cyperaceae. Bei den anemophilen, ungeschützten Carices ist der Pollen ziemlich empfindlich gegen Benetzung. Vielleicht etwas weniger empfindlich bei Arten von sehr feuchtem Standort. Doch platzt auch hier der Pollen vielfach.

Gramineae. Die durchwegs windblütigen Gramineen besitzen einen sehr empfindlichen Pollen, der in Wasser größtenteils gewaltsam platzt. Zuweilen kommt in feuchter Luft Schlauchbildung vor (vgl. Jost 1915, p. 507).

Colchicaceae. Die Colchiaceen, aufrecht ungeschützt, besitzen widerstandsfähigen Pollen. Eine Abhängigkeit von der Witterung liegt nicht vor.

Liliaceae. Von den Scilla-Arten keimt meist ein größerer Teil des Pollens, jedoch kommen überall auch Platzungen vor. Hängende und aufrechtstehende Arten zeigen keinen wesentlichen Unterschied. Die Empfindlichkeit variiert etwas bei den verschiedenen Arten und scheint von der Feuchtigkeit der Luft etwas anhängig zu sein.

Das Verhalten der Pollenkörner von Gagea ist bei den verschiedenen Arten ein sehr einheitliches, wie auch Lidforss bemerkt. Die Abhängigkeit von der herrschenden Luftfeuchtigkeit ist ziemlich groß.

Die Fritillaria-Arten, alle hängend und sehr gut geschützt, besitzen einen Pollen, der zum größtenteil im Wasser schöne Schläuche bildet, dabei platzt bei trockenem Wetter ein Teil des Pollens. Bei feuchter Witterung kommt vielfach ein Platzen überhaupt nicht vor. Die Empfindlichkeit weicht wenig von den ungeschützten Scilla-Arten ab und ist entschieden geringer als bei vielen aufrecht stehenden ungeschützten Liliaceen, z. B. Anthericum.

Der Pollen der Ornithogalum-Arten ist gegen Benetzung wenig widerstandsfähig, und zwar nicht nur der von hängenden Arten (nutans), sondern auch von den anderen, aufrechten. (O. umbellatum, narbonense, libanoticum).

Der Pollen der aufrechtstehenden Tulipa-Arten ist gegen Benetzung empfindlich. Er platzt größtenteils im Wasser. Ein kleiner Teil (10—30%) keimt auch. Die Empfindlichkeit ist allem Anschein nach abhängig von der Witterung. Wie Lidforss den Tulipapollen als sehr widerstandsfähig bezeichnen kann, begreife ich nicht. Vielleicht hängt es von der feuchteren Luft des Nordens ab. Allerdings führt er als einzigen Beleg nur T. Gesneriana an, und zwar ohne Angabe der Witterungsverhältnisse. Überdies sind die Tulpen meist Kinder einer trockenen Heimat und damit eine größere Empfindlichkeit des Pollens ohne weiteres verständlich.

Die Anthericum-Arten, welche alle aufrecht stehen und ungeschützte Antheren besitzen, haben einen gegen Benetzung sehr empfindlichen Pollen, der rasch im Wasser zugrunde geht ohne zu keimen.

Welche Anthericum-Arten mit nickenden Blüten Lidforss im Auge hat (1896 p. 15) entzieht sich meiner Kenntnis. Eine spezielle Art führt er nicht an.

Der Pollen der Muscari und Hyacinthus-Arten ist gegen Wasser sehr empfindlich.

Convallaria und nahestehende Arten teils aufrecht, teils hängend, verhalten sich in bezug auf Pollenempfindlichkeit sehr gleichförmig. Ein größerer Teil des Pollens keimt sehr schön, ein kleinerer Teil, der bei Trockenheit und sonnigem Standort sich etwas erhöht, platzt auch. Das Hängen der Blüten hat hier mit Schutz oder Empfindlichkeit des Pollens nichts zu tun. Jedenfalls ist der Parallelismus nicht so sehr „deutlich ausgeprägt," wie Lidforss meint. Im Gegenteil gerade hier tritt mit

aller Klarheit hervor, daß das Nicken keine Einrichtung ist, die durch das Bedürfnis den Pollen zu schützen verursacht worden wäre, oder durch natürliche Auslese entstanden sein bräuchte.

Näher ausgeführt sei:

Polygonatum multiflorum hängend. 1. Standort schattig. Der Pollen quillt langsam auf, keimt zum größten Teil sehr schön (60—70 %). Nach mehreren Stunden waren etwa 5 % der Pollenkörner geplatzt. Die Entwicklungszeit war dauernd sonnig. — 2. Standort stark besonnt. Untersuchung nach mehreren sehr heißen Tagen: Nach 4—5 Min. platzten einzelne Pollen. Nach mehreren Stunden hatten etwa 10 % Schläuche gebildet, der größte Teil war geplatzt. Ebenso verhielten sich P. verticillatum, P. officinalle). Nach einem starken Regen am 27. Mai 1921 waren die Blüten aller Polygonatumarten im Innern völlig durchnäßt. Das Wasser war durch Adhäsionswirkung zwischen den Zipfeln der Blumenkrone eingedrungen und hatte die dort befindlichen Antheren benetzt. Das gleiche war auch der Fall bei Exemplaren am natürlichen Standort in den Alpen (13. Juni 1921). Der Schutz durch Hängen ist hier völlig illusorisch. Der Pollen solcher durchnäßter Blüten hatte größtenteils Schläuche gebildet. Ein Teil der Schläuche war auch in die Narben eingedrungen. Von solchen Blüten fruchteten später auch einzelne. Die meisten fielen ab.

Die Allium-Arten haben Pollen, der gegen Benetzung im allgemeinen wenig empfindlich ist. Er keimt zum größten Teil schön. Dabei kommen große individuelle Schwankungen vor, die jedoch nicht zusammenhängen mit der hängenden oder aufrechten Stellung der Blüten. Das Hängen kann hier nicht als Schutzeinrichtung in Betracht kommen, weil tatsächlich dieser Effekt damit nicht erreicht wird, wie

Allium narcissiflorum zeigt. Der ganze Blütenstand ist hängend, jedoch sind schon nach kurzem Regen auch die inneren Organe, namentlich bei den äußeren geöffneten Blüten des Köpfchens, völlig durchnäßt. Vom Pollen bilden 30—50 % Schläuche. Ein Platzen wurde nicht beobachtet.

Die Hemerocallis-Arten sind sehr empfindlich, obwohl sie aufrechtstehen und ungeschützte Antheren besitzen.

Wenn man die Reihe der Liliaceen überblickt, so rekrutieren sich die Arten mit sehr empfindlichen Pollen weitaus zum größten Teil aus aufrechtstehenden Arten. Freilich sind diese Arten meist in trockenen Klimaten zu Hause. Aber auch bei uns gibt es Familien mit sehr empfindlichen Pollen und ungeschützten Antheren (Anthericum, Hemerocallis, Ornithogalum). Ob bei Ornithogalum sulphureum, aufrecht ungeschützt, der Pollen die ersten Stunden unbeschädigt bleibt ohne zu keimen, wie Lidforss 1899, p. 273 angibt, konnte ich nicht entscheiden, jedenfalls macht es das Verhalten anderer Ornithogalum-Arten unwahrscheinlich. Es gibt auch aufrechtstehende Liliaceen mit unempfindlichen Pollen (Tritelleja, Allium), aber sie sind nicht viel unempfindlicher als

manche hängende Arten (Fritillaria, Polygonatum). Wenn es auch ganze Familien mit hängenden, gut geschützten Blüten gibt (Muscari), so ist das nicht zu verwundern. Von einer Parallele zwischen Geschütztsein der Antheren und größerer Empfindlichkeit des Pollens zu reden, liegt aber da keine Berechtigung mehr vor. Im allgemeinen ist der Pollen aller Liliaceen sehr empfindlich, was sich durch das Platzen oder durch rasches Keimen zu erkennen gibt. Individuell variiert diese Empfindlichkeit mehr nach der einen oder anderen Richtung. Das zufällige Zusammentreffen von Geschütztsein und großer Pollenempfindlichkeit mag dabei wohl von Bedeutung sein für die geographische Verbreitung mancher Liliaceen, ist es aber nicht durchwegs.

Amaryllidaceae. Die untersuchten Amaryllidaceen zeigten insgesamt ein ziemlich gleichmäßiges Verhalten gegen Benetzung des Pollens. Typisch war für alle das verhältnismäßig langsame Anschwellen des Pollens. Weitaus der größte Teil bildete schöne Schläuche. Ein verhältnismäßig geringer Teil platzte. Eine Parallelle zwischen Hängen, Geschütztsein und Empfindlichkeit liegt auch hier nicht vor. Gerade Narcissus poeticus, deren Antheren wegen der verhältnismäßig kurzen Nebenkrone leicht benetzt werden können, hat den empfindlicheren Pollen. Auch bei Clivia-Arten sind die aufrechtstehenden ebenso empfindlich wie die hängenden. Es macht im Grunde wenig aus, ob der Pollen kurz nach dem Beginn des Keimens platzt (Cl. nobilis), oder ohne zu keimen nach kürzerer Zeit platzt (z. B. Cl. miniata).

Iridaceae. Die Iridaceen haben einen gegen Benetzung sehr empfindlichen Pollen. Er platzt im Wasser sofort, und zwar bei ungeschützten ebenso wie bei geschützten. Feuchte Luft beeinflußt die Empfindlichkeit gegen Benetzung offenbar nicht, denn bei Iris pseudacorus, welche an ständig feuchten Standorten wächst, ist der Pollen gleich empfindlich. Es zeigt das alles deutlich, daß es sich hier um eine charakteristische Eigenschaft der Familie handelt. Der Schutz durch die blattartigen Narbenlappen ist vielfach ein sehr unvollkommener, außer bei Arten, wo die Narbenlappen den Blättern des äußeren Blütenhüllkreises dicht angedrückt sind.

Am 15. Mai 1921 habe ich nach einem starken Regen eine große Zahl von Blüten untersucht. In der überwiegenden Mehrzahl der Fälle waren die bereits geöffneten Antheren durchnäßt. Das von den äußeren Blättern der Blütenhülle abprallende Wasser hatte die Antheren getroffen und den Pollen verdorben. Bei noch geschlossenen Antheren haftete das Wasser in kleinen Tröpfchen daran oder war zum größten Teil nach unten abgeflossen.

Dicotyledones.

Ranunculaceae. Die Helleborus-Arten haben alle sehr empfindlichen Pollen, ob sie nun hängend und geschützt sind oder mehr oder weniger aufrecht stehen und ungeschützt sind. Vielfach wird angegeben, daß der Pollen der Frühjahrsblüher weniger empfindlich sei gegen Benetzung (Lidforss, Jost). Das mag für viele Blüten gelten, ist jedoch nicht allgemeine Regel, wie Helleborus zeigt.

Bei den Ranunculus-Arten (ebenso Ficaria und Caltha) kommen überall im Wasser platzende Pollenkörner vor. Meist keimt nur ein geringerer Teil (bis zu 30%) des Pollens. Er kann darum als verhältnismäßig wenig empfindlich bezeichnet werden.

Bei den Trollius-Arten schließen meist die Blumenblätter fast kugelförmig zusammen. Es bildet das aber doch nur zweifelhaften Regenschutz. Nur bei T. pumilus ist die Blüte ganz offen. Der Pollen zeigte bei allen das gleiche Verhalten gegen Benetzung. Etwa der dritte Teil des Pollens keimte schön. Ein Platzen konnte nirgends beobachtet werden.

Die Anemone-Arten besitzen einen Pollen, der in Wasser sporadisch platzt und meist nur zum kleineren Teil Schläuche bildet. Eine geringe Abhängigkeit von der Witterung liegt vor. Eine Parallele zwischen Hängen und Empfindlichkeit ist nicht ausgesprochen vorhanden. Wenn bei A. alba hängend mehr Körner platzten, so weicht das nicht viel von aufrechtstehenden Arten ab.

Der Pollen der Clematis-Arten ist gegen Benetzung ziemlich widerstandsfähig. In der Keimung sind sie individuell etwas verschieden. Auf keinen Fall aber haben hängende Arten empfindlicheren Pollen, z. B. ist

C. alpina hängend und sehr gut geschützt. Nach starkem Regen waren auch in den Alpen die Antheren innen völlig trocken, so daß der Pollen beim Erschüttern stäubte. Der Pollen quillt im Wasser langsam auf, platzt nicht und bildet fast restlos sehr schöne Schläuche.

Die Aquilegia-Arten haben Pollen, der größtenteils im Wasser sehr schön keimt und zwar bei hängenden geschützten Formen ebenso wie bei aufrechten ungeschützten. Wenn Lidforss sagt: „die meisten Arten dieser Gattung haben steil nach unten gerichtete Blumen, deren Sexualorgane von den übergewölbten Kronblättern gut geschützt sind und deren Pollen gegen Benetzung sehr empfindlich ist. Andere Arten dagegen richten ihre Blüten schräg oder gerade aufwärts, so daß die Sexualorgane den atmosphärischen Niederschlägen exponiert sind; der Pollen dieser Arten ist gegen Nässe sehr widerstandsfähig und treibt

in H_2O gut ausgebildete Schläuche (1899, p. 278)", so habe ich das nicht gefunden; denn von der hängenden A. vulgaris keimt der Pollen ebenso schön wie der von der aufrecht stehenden A. formosa.

Die Berberideae besitzen einen Pollen, der zum kleineren Teil im Wasser platzt, zum größeren Teil aber schöne Schläuche bildet. Bei den verhältnismäßig gut geschützten hängenden Epimedium-Arten war der Teil der platzenden Körner am geringsten. Es hängt das wohl zusammen mit dem schattigen Standorte der letzteren, obwohl auch bei Exemplaren von sonnigem Standorte der Pollen nicht viel empfindlicher war. Bei Berberis-Arten platzte ein größerer Teil des Pollens ohne Unterschied auf die Stellung der Blüten. Übrigens wird durch das Hängen der Blüten bei B. tatsächlich ein Regenschutz nicht erreicht.

Solanaceae. Der Pollen der Solanaceen reagiert sehr rasch auf Wasser entweder durch Platzen oder durch rasches ergiebiges Wachstum, verbunden mit geringen Platzungen. Auch hier ist das Verhalten des Pollens bei den einzelnen Familien ziemlich einheitlich. Eine ausgesprochene Parallele zwischen Geschütztsein durch Hängen und Empfindlichkeit liegt nicht vor. Zwar platzt der Pollen bei den Scopalia-Arten, welche alle hängende Blüten mit gut geschützten Antheren besitzen, sehr rasch aber es gibt auch hängende Solanaceen (Atropa, Nicotiana) mit weniger empfindlichem Pollen. Gerade bei Nicotiana, wo aufrechtstehende, ungeschützte und hängende, geschützte Arten vorkommen, zeigte sich eine auffallende Ähnlichkeit in dem Verhalten des Pollens gegen Benetzung. Weil die Nicotiana-Arten in Blütenzahl, Blütendauer usw. übereinstimmende Verhältnisse zeigen, kann man das Hängen nicht als Schutzeinrichtung betrachten, außerdem gibt es Solanum-Arten mit ungeschützten Blüten (S. dulcamara), bei welchen der Pollen sehr empfindlich ist. Überdies wächst letztere meist an Gräben, unter Hecken, wo die Luft dauernd verhältnismäßig feucht ist, wo man also eine große Empfindlichkeit nicht erwarten würde.

Scrophulariaceae. Das Verhalten des Pollens gegen Wasser ist bei den Scrophulariaceen ein sehr einheitliches. Der Pollen reagiert ähnlich wie bei den Solanaceen sehr rasch auf Wasser entweder durch Platzen oder durch rasches ausgiebiges Keimen. Auch hier sind keineswegs etwa die aufrechten ungeschützten Veronica-Arten widerstandsfähiger als die hängenden gut geschützten Digitalis-Arten. Bei Veronica ist die Empfindlichkeit des Pollens abhängig von der Feuchtigkeit des Standortes. Wenn Lidforss sagt: „Recht deutlich ausgesprochen

ist die Parallele zwischen Schutz und Empfindlichkeit bei den Scrophulariaceen und als Beleg die Widerstandsfähigkeit der Pollenkörner bei Verocina-Arten anführt, so stimmt das nur bei Arten, die an sehr feuchten Standorten wachsen. Arten von sehr trockenen Standorten haben viel empfindlicheren Pollen. Von Veronica spuria, pinnata, austriaca z. B. platzt der Pollen fast momentan nach der Berührung mit Wasser, obwohl die Antheren völlig ungeschützt sind.

Boraginaceae. Der Pollen der hängenden Symphytum- und Onosma-Arten ist sehr gut vor Benetzung geschützt, nichts desto weniger sehr unempfindlich. Er behält seine Keimfähigkeit im Wasser bis 3 Tage. Auch sonst ist bei den einzelnen Familien der Boraginaceen das Verhalten des Pollens gleichmäßig, ohne daß eine solche Gleichmäßigkeit für die ganze Gruppe bestünde. Durch Hängen geschützte und aufrechte ungeschützte Arten von Lithospermum verhielten sich gleich: der Pollen keimte ziemlich rasch und ausgiebig, wobei auch ein kleiner Teil platzte, Jedenfalls berechtigt nichts zur Annahme, daß hängende geschützte Arten empfindlicher seien als aufrechtstehende ungeschützte.

Gesneraceen. Die Gesneraceen standen in den Gewächshäusern meist in ziemlich feuchter Luft. Der Pollen keimte durchwegs sehr schön, mochten die Blüten aufrecht stehen (Saintpaulia ionantha) oder senkrecht abwärts hängen (Tydaea hybrida) oder wagrecht abstehen (Chirita Horsfieldi). Ebenso verhielten sich die im Freiland kultivierten Ramondia nataliae, aufrecht, ungeschützt, und Haberlea Rhodopensis, wagrecht abstehend, geschützt.

Acanthaceae. Der Pollen der Acanthaceen ist gegen Benetzung sehr empfindlich und platzt rasch, mögen die Blüten aufrecht stehen (Jacobaea suberecta) und ungeschützte Antheren besitzen oder durch Hängen resp. durch die dachförmige Oberlippe die Antheren in geschützter Lage sich befinden.

Campanulaceae. Der Pollen der Campanulaceen ist gegen Benetzung ziemlich empfindlich, was sich in raschem Keimen, verbunden mit teilweisem Platzen, kundgibt. Unterschiedslos platzt bei aufrechtstehenden sowohl wie bei hängenden Arten ein größerer oder geringerer Teil des Pollens. Bei anderen hinwieder keimt der größte Teil des Pollens schön (C. tomentosa, glomerata). Von einer Parallele zwischen Geschütztsein durch Hängen und Empfindlichkeit kann keine Rede sein. C. pulla hängend und C. glomerata aufrecht wurde am gleichen Tage unter gleichen Bedingungen auf einem Objektträger kultiviert. Das Keimungsbild war nahezu das gleiche. Überall gegen 20% schöne

Schläuche einzelne geplatzt, die übrigen ohne sichtbare Veränderung. Die Phyteuma-Arten weichen vom allgemeinen Verhalten der Campanulaceen nicht ab. Ebenso haben die durchwegs aufrechtstehenden Edrajanthus-Arten einen ziemlich empfindlichen Pollen.

Primulaceae. Bei Primulaceen kommen Arten mit sehr empfindlichen Pollen vor, und zwar sind es gerade aufrecht stehende, wie P. sinensis, denticulata, floribunda. Auch hängende, wie P. siccimensis. Die übrigen besitzen einen gegen Benetzung größtenteils weniger empfindlichen Pollen, und zwar sowohl hängende (P. officinalis elatior, Cyclamen), wie auch aufrecht stehende (P. acaulis, Aretia). Ein Zusammenhang zwischen Geschütztsein durch Hängen und Empfindlichkeit liegt demnach in keiner Weise vor. Wahrscheinlich können sich ungeschützte Formen mit empfindlichem Pollen in regenreichen Gebieten nicht erhalten. Es spricht dafür, daß die oben genannten aufrecht stehenden Arten mit empfindlichem Pollen (P. sin., dent., florib.) bei uns nicht heimisch sind, wo sie jederzeit von einem Regen überrascht werden können, sondern nur in Kultur erhalten werden. Übrigens kommt auch bei aufrechtstehenden Blüten durchnäßter Pollen nur bei ganz günstigen Zufällen noch für die Bestäubung in Betracht, denn entweder ist er aus den Antheren ausgewaschen und an Plätzen, wo er von Insekten nicht mehr berührt wird oder er ist nach Benetzung in den Antheren zusammengeklebt und stäubt nicht mehr.

Bei Ericaceen bleibt im Wasser der größte Teil des Pollens lebend, obwohl bei einzelnen Arten wie Arctostaphylos, Vacc. ulig. Platzungen vorkommen. Bei den meisten Arten, auch den sehr gut geschützten (Phylodoce coerulea) ist der Pollen sehr widerstandsfähig. Eine Schutzbedürftigkeit liegt demnach nicht vor, zumal es meist perennierende Sträucher sind mit reichlichem Blütenansatz und langer Blütezeit, so daß die Erhaltung schon reichlich gesichert ist.

Saxifragaceae. Die Saxifraga-Arten besitzen einen Pollen, der in Wasser zu 30—70% Schläuche bildet. Bei verschiedenen Arten platzt ein kleiner Teil. Die Ribes-Arten bieten im allgemeinen dasselbe Bild. Ebenso die Heuchera- und Tellima-Arten. Ein Unterschied in der Empfindlichkeit zwischen hängenden und aufrechtstehend Arten liegt nicht vor. Für eine Parallele zwischen Geschütztsein und Empfindlichkeit könnte Ribes inebrians angeführt werden. Da aber auch bei dieser Art ein Teil des Pollens keimt, selbst wenn er in viel Wasser kultiviert wird, so daß die Steigerung der Konzentration durch das Platzen verschiedener Pollenkörner nicht mehr ausschlaggebend ist

ist auch der Unterschied vom Verhalten der übrigen Arten nicht mehr wesentlich.

Polemoniaceae. Die Polemoniaceen haben durchwegs empfindlichen Pollen ohne Rücksicht auf die Stellung der Blüten und etwa vorliegendes Geschütztsein. Von Polemonium schreibt Lidforss:

„Blüten schräg aufrecht. Sie nehmen bei regnerischem Wetter ziemlich schnell eine nickende Stellung ein", aber bis sie durch das Gewicht des Regens in nickende Lage kommen, sind sie regelmäßig durchnäßt, und in solchen durchnäßten Blüten findet man den größten Teil der Pollenkörner geplatzt.

Rosaceae. Die Rosaceen haben größtenteils einen sehr widerstandsfähigen Pollen, der zu 50—80% im Wasser schöne Schläuche bildet. Die Antheren sind zum größten Teil den Einflüssen der Witterung ausgesetzt. Sehr gut geschützt durch Hängen sind nur einige Geum-Arten (G. rivale, triflora). Diese haben Pollen, der momentan im Wasser platzt, ohne zu keimen. Hier wäre die Parallele zwischen Geschütztsein durch Hängen und Empfindlichkeit ganz auffällig, wenn nicht alle anderen Geum-Arten, die ungeschützt aufrecht stehen (G. Heldreichi, Kolbianum, montanum) gleich empfindlichen Pollen hätten, wie auch die ungeschützten nahe verwandten Waldsteinia-Arten. Bei Geum ist es ganz auffällig, daß es sich bei der Pollenempfindlichkeit nicht um ein Anpassungsmerkmal handeln kann, sondern um ein Merkmal, das unabhängig von Stellungsverhältnissen der Blüten entstanden sein muß und somit eine Eigentümlichkeit einzelner Familien ist.

Loasaceae. Von den beiden untersuchten Loasa-Arten war der Pollen unempfindlich trotz des guten Schutzes bei L. vulcanica. Ob L. bryoniaefolia empfindlicheren Pollen hat (Lidforss 1899, p. 285) konnte ich nicht prüfen. Jedenfalls begründet auch die Empfindlichkeit keine Parallele zwischen Schutz und Empfindlichkeit.

Die Linaceen, welche alle aufrechtstehende Blüten mit ungeschützten Antheren besitzen, haben durchweg sehr empfindlichen Pollen.

Oxalidaceae. Die Oxalidaceen mit mehr oder minder ungeschützten Antheren haben durchweg sehr empfindlichen Pollen. Schattiger feuchter Standort war ohne Einfluß auf die Empfindlichkeit.

Malvaceae. Die Malvaceen haben durchweg empfindlichen Pollen. Dafür haben sie eine lange Blütezeit und sind größtenteils perennierende Stauden. Auch ihr Standort (hinter Mauern und Hecken) schützt sie bei uns einigermaßen vor Regen, so daß ihre Erhaltung trotz der Empfindlichkeit des Pollens möglich ist.

Von Althaea rosea z. B. fruchteten Regenblüten nicht. An den langen Stengeln konnte man später die Regenperioden gleichsam ablesen: die Blüten in

Regentagen waren abgefallen, die in regenfreien Perioden hatten Frucht angesetzt. Ebenso verhielt sich Malva silvestris u. a.

Die Gentianaceen, welche alle ungeschützte Antheren besitzen, haben Pollen, der bis zu 80% im Wasser schön und rasch keimt. Ein kleiner Teil platzt zuweilen.

Die Caryophyllaceen besitzen durchweg einen sehr empfindlichen Pollen der im Wasser rasch platzt ohne zu keimen. Die Antheren sind durchweg ungeschützt auch bei mehr oder weniger hängenden Arten. Daß der Pollen unbeschädigt bleibt, wenn er erst nach einiger Zeit platzt (Lidforss 1899 p. 276) ist nicht wahrscheinlich. Eine gewisse Abhängigkeit von der Lufttrockenheit ist unverkennbar. Sie begünstigt das Platzen.

Die Fumariaceen führen durchweg empfindlichen Pollen. Der Schutz der Staubgefäße ist gering. Die Pflanzen können sich trotzdem auch in regenreichen Gebieten erhalten, weil die Blüten zum Teil in dichten Trauben stehen, so daß die inneren Blüten vor Benetzung geschützt sind. Zudem sind die Corydalis-Arten mit kurzer (höchstens 4 Wochen) währender Blütezeit ausdauernde Gewächse, während die einjährigen Fumaria-Arten viele Monate (meist vom Mai bis tief in den Herbst) hindurch blühen.

Von Corydalis [nobilis] sind die Blüten, die in dichter Traube hängen nach Lidforss „bekanntlich sehr gut geschützt". Nach einem Regenwetter fand ich aber die am Rande der Traube stehenden Blüten innen und außen vollständig durchnäßt. Die Untersuchung ergab, daß der größte Teil der so benetzten Pollenkörner inhaltsleer waren. Mehrere hatten wohl in der durch Platzen der meisten Körner konzentrierten Lösung gänzlich unregelmäßige, verkrüppelte Schläuche gebildet, so daß benetzter Pollen eine Befruchtung wohl nicht mehr herbeiführen kann. Die Randblüten, deren Blütezeit in Regen fiel, fruchteten nicht, während im Innern der Traube stehende Blüten normal Frucht ansetzten. Bei schönem Wetter fruchteten auch die Außenblüten.

Geraniaceae. Die Geraniaceen haben durchweg einen gegen Benetzung sehr empfindlichen Pollen. Wenn Lidforss sagt: „G. silvaticum nimmt bei Regenwetter schnell eine nickende Lage ein, so daß die Sexualorgane nur ausnahmsweise benetzt werden", so konnte ich das weder an G. silvaticum noch an anderen Geraniaceen beobachten. Die Blüten standen auch bei Regen aufrecht und wurden durchnäßt, so daß der Pollen verdarb. Nach schwerem Regen waren dann die Blüten mechanisch etwas geneigt. Das ist aber ohne Belang für Pollenschutz. Die Geraniaceen können sich trotz der Empfindlichkeit des Pollens bei uns erhalten, weil die kurzblühenden Arten perennierende Gewächse sind und bei einjährigen Arten die Blütezeit sich über mehrere

Monate oft bis tief in den Herbst hinein erstreckt, so daß die Empfindlichkeit durch lange Blütezeit kompensiert wird.

Schlußfolgerungen.

Wenn wir die einzelnen Resultate überblicken, so lassen sich die Pollen in fünf Gruppen ordnen, welche den Grad der Empfindlichkeit bezeichnen.

1. Der höchste Grad von Unempfindlichkeit ist vorhanden, wenn der Pollen im Wasser lebend bleibt, ohne zu platzen und ohne zu keimen (einige Wasserpflanzen, z. B. Zostera).

2. Grad. Der Pollen keimt im Wasser, jedoch sehr langsam (Ericaceen, Boraginaceen).

3. Grad. Der Pollen keimt im Wasser rasch, sporadisch kommen Platzungen vor (z. B. Ranunculaceen).

4. Grad. Der Pollen platzt großenteils, ein größerer Teil bildet rasch wachsende Schläuche (Liliaceen, Campanulaceen, Rosaceen).

5. Grad. Der Pollen platzt fast ausnahmslos, nur selten kommt es im Wasser noch zur Schlauchbildung (Linaceen, Caryophyllaceen, Acanthaceen, Geraniaceen, Polemoniaceen, Gramineen).

Um alle Familien einer bestimmten Kategorie einreihen zu können, dazu sind die Versuche nicht zahlreich genug. Es würde überdies nur eine mehr oder minder willkürliche Zusammenstellung ergeben, weil innerhalb einzelner Familien oft starke individuelle Verschiedenheiten vorkommen, wie z. B. bei den Rosaceen, wo die Potentilla-Arten meist Pollen besitzen, der rasch und schön keimt, während er von Geum-Arten ausnahmslos platzt, oder bei Ranunculaceen, wo der Pollen der Helleborus-Arten sehr empfindlich ist, während bei Ranunculus und Trollius der Pollen zum Teil schön keimt und nur wenig platzt.

Vielfach keimt der Pollen erst, nachdem durch die platzenden Pollenkörner eine höhere Konzentration der Kulturflüssigkeit hergestellt ist. Jedoch keimte hier immer auch ein Teil des Pollens, wenn durch Kultur in viel Wasser durch die platzenden Körner die Konzentration nicht merklich gesteigert werden konnte. Das Optimum des Keimens fordert jedoch eine bestimmte Konzentration der Kulturflüssigkeit. Die Empfindlichkeit des Pollens ist vielfach auch abhängig von der während der Entwicklung der Blüten herrschenden Witterung und dem damit zusammenhängenden Feuchtigkeitsgehalt der Luft (vgl. Lidforss 1899), ebenso von dem trockenen oder feuchten Standorte der Pflanzen. Es nimmt bei Trockenheit die Zahl der platzenden Pollenkörner zu, bei

Feuchtigkeit steigert sich die Zahl der keimenden. Die Abhängigkeit ist jedoch nicht so groß, daß sie den allgemeinen Charakter der Empfindlichkeit wesentlich ändern könnte, und trifft nicht allgemein zu. Aus dieser Abhängigkeit der Pollenempfindlichkeit von der herrschenden Luftfeuchtigkeit könnte der Schluß gezogen werden, daß bei Xerophyten durchwegs empfindlicher Pollen vorkommen müsse, bei Hygrophyten dagegen ein gegen Feuchtigkeit sehr widerstandsfähiger und daß die verschiedene Empfindlichkeit eine Anpassung an die Luftfeuchtigkeit sei. Unmöglich ist das nicht und bei ausgesprochenen Xerophyten wie Wüstenpflanzen sogar das wahrscheinlichste. Aber auch hier ist die Empfindlichkeit nicht eine im Kampf um die Eizelle erworbene spezifische Eigenschaft der Pollenkörner, sondern hängt zusammen mit dem oft ganz enorm hohen osmotischen Druck auch in den übrigen Pflanzenzellen überhaupt. Allgemein könnte hier nur der osmotische Druck als Anpassungsmerkmal betrachtet werden, dessen notwendige Folge eine höhere Empfindlichkeit des Pollens ist.

Bei Hygrophyten trifft eine analoge Schlußfolgerung überhaupt nicht zu, weil vielfach auch Sumpfpflanzen (Glyceria fluitans, Iris pseudacorus) einen gegen Benetzung empfindlichen Pollen haben. Zu dem gleichen Resultat ist auch Pfundt gekommen, der gezeigt hat, daß mit wenigen Ausnahmen auch bei Sumpfpflanzen, die Lebensdauer des Pollens durch Aufbewahrung in feuchter Luft abgekürzt wird, wie bei anderen Pflanzen, daß er dagegen bei Aufbewahrung in trockener Luft die Keimfähigkeit viel länger bewahrt.

Es besteht auch ein gewisser Zusammenhang zwischen der Größe der Pollenkörner und dem Platzen derselben. Wenigstens machen viele Pflanzenfamilien einen solchen Zusammenhang wahrscheinlch, z. B. Caryophyllaceen, Oxalidaceen, Malvaceen, Linaceen, Geraniaceen, Polemoniaceen, Iridaceen, viele Liliaceen haben durchweg verhältnismäßig große Pollenkörner, die im Wasser mehr oder minder rasch platzen. Die Boraginaceen, Ericaceen, Ranunculaceen haben dagegen ziemlich kleine Pollenkörner, die auch weniger empfindlich sind. Der Zusammenhang trifft jedoch nicht allgemein zu.

Der Fall, daß durch Hängen geschützte Blüten spezifisch empfindlicheren Pollen hätten, als aufrechtstehende ungeschützte Arten der gleichen Gattung, wurde nirgends vorgefunden. Das Hängen kann darum auch nicht als Schutzeinrichtung für den Pollen gedeutet werden. Überdies wird durch Hängen ein solcher Schutz vor Regen vielfach gar nicht erreicht (z. B. bei Allium, Polygonatum). Auch manche andere als Schutzeinrichtungen für den Pollen gedeutete morphologische

Verhältnisse erfüllen den ihnen beigelegten Zweck nicht (Corydalis, Iris, Trollius). Außerdem ist auch hier die Parallele zwischen Geschütztsein und Empfindlichkeit nicht vorhanden. Man darf darum solche Einrichtungen nicht als „Schutzeinrichtungen“ deuten, welche die Pflanzen etwa im Kampf ums Dasein durch natürliche Auslese erworben hätten.

Pollen, der auf der Narbe bereits gekeimt hat, und dessen Schläuche ein Stück in den Griffel eingedrungen waren, wurden durch Benetzung nicht mehr geschädigt.

Treffen größere Empfindlichkeit des Pollens mit geschützter Lage der Antheren zufällig zusammen, so kann das von Bedeutung sein für die geographische Verbreitung einer Pflanzenart. Die Pflanze nützt dann die anderweitig entstandenen günstigen Verhältnisse unabsichtlich aus. So ist es wohl möglich, daß sich in regenreichen Gebieten eine größere Anzahl von Pflanzen mit durch Nicken geschützten Blüten und empfindlichen Pollenkörnern nebeneinander finden.

Vielfach ist die Erhaltung einer Pflanzenart in für den empfindlichen Pollen wenig günstigen Klimaten ermöglicht durch andere biologische und morphologische Eigentümlichkeiten wie Überproduktion von Pollen, zahlreiche Blüten, lange Blütezeit, vegetative Vermehrung, Mehrjährigkeit der Gewächse.

Im allgemeinen zeigten nahe verwandte Pollenarten ein sehr gleichmäßiges Verhalten bei der Kultur im Wasser. Häufig ist das Verhalten selbst innerhalb großer Familien sehr ähnlich, wenn auch individuelle Abweichungen vorkommen (z. B. Acanthaceen, Gramineen, Gruinales). Die mehr oder minder große Empfindlichkeit ist darum mit großer Wahrscheinlichkeit eine spezifische Eigenschaft der betreffenden Pflanzengruppe. Ähnliches fand auch Pfundt (1900, p. 21) in bezug auf die Lebensdauer des Pollens. Er schreibt „je näher die untersuchten Arten verwandt sind, um so mehr gleichen sie sich in der Lebensdauer des Pollens; in der Tat besitzt innerhalb der Gattungen Pinus, Ranunculus und Sedum der Blütenstaub der einzelnen Arten annähernd die gleiche Lebensdauer“.

Daß die Empfindlichkeit des Pollens nicht eine spezifische Eigenschaft des Pollens selbst, sondern eine Eigenschaft der betreffenden Pflanze ist, dafür spricht auch die Tatsache, daß das Platzen der Pollenkörner im Zusammenhang steht mit den in anderen Pflanzenteilen herrschenden Turgorverhältnissen. Es wurden in dieser Beziehung zwar nur wenige Versuche gemacht, aber sie wiesen darauf hin, daß das Platzen der Pollenkörner aufhört, wenn die Kulturflüssigkeit einen

Konzentrationsgrad erreicht hat, bei welchen in anderen Pflanzenteilen zuerst Plasmolyse eintritt. Andererseits ist in Pflanzen mit sehr hohem osmotischem Druck in den Zellen ein sehr empfindlicher Pollen vorhanden.

Bei Primula malacoides z. B., welche aufrecht stehend wenig empfindlichen Pollen hatte, trat in Krone und Laubblatt noch bei sehr geringer Konzentration der umgebenden Flüssigkeit Plasmolyse ein (bei ein Siebentel normal, KNO_3-Lösung). Bei Primula sinensis mit empfindlichem Pollen, der im Wasser rasch platzte, hörte in Krone und Laubblatt die Plasmolyse bei ein Fünftel normal KNO_3-Lösung allmählich auf und es begannen bei demselben osmotischen Druck die Pollenkörner zu platzen. Die Primula sinensis mit empfindlichen Pollen zeigte demnach auch in den übrigen Pflanzenzellen einen viel höheren osmotischen Druck als Primula malacoides mit wenig empfindlichem Pollen.

Bei der Crassulacee Bryophyllum crenatum mit hängenden Blüten besitzen die sehr gut geschützten Antheren einen Pollen, der fast ausnahmslos im Wasser lange Schläuche bildet. Ein Platzen konnte nie beobachtet werden. Die Plasmolyse trat bei ein Fünftel Normallösung in Kron- und Kelchblättern noch deutlich ein, bei Laubblättern war sie nur schwer noch zu konstatieren. Ein Platzen der Pollenkörner erfolgte in keiner Lösung. Wurde die Plasmolyse in Kron- und Kelchblättern durch reichlichen Zusatz von destilliertem Wasser rückgängig gemacht, so dauerte es immer mehrere Minuten, bis die Plasmaschläuche wieder die ganze Zelle ausfüllten. Das Wasser ging demnach nur langsam durch die verschiedenen Membranen hindurch. Ein Platzen des Plasmaschlauches beim Rückgängigmachen der Plasmolyse konnte nie beobachtet werden. Die Zellen ertrugen sogar wiederholte Plasmolyse. Einer großen Widerstandsfähigkeit des Pollens entspricht darum hier auch eine große Widerstandsfähigkeit der übrigen Pflanzenzellen.

Bei Iris histrioides mit sehr empfindlichen momentan platzenden Pollen hörte die Plasmolyse in Kron- und Laubblättern schon bei ein Drittel Normallösung auf. Der Turgordruck in den Zellen ist demnach ein verhältnismäßig hoher. Bei Zusatz von Wasser ging die Plasmolyse sehr rasch zurück. Dabei platzten auch einzelne Plasmaschläuche und diese Zellen zeigten bei erneuter Erhöhung der Konzentration keine Plasmolyse mehr. Zellen mehr im Innern des Gewebes, welche mit der Lösung weniger unmittelbar in Berührung standen und deshalb langsamer reagierten, waren auch weniger durch einen Wechsel gefährdet. Großer Pollenempfindlichkeit entspricht darum hier auch große Empfindlichkeit der übrigen Plasmazellen.

Bei Jasminium nudiflorum mit sehr empfindlichen rasch platzenden Pollenkörnern trat bei ein Drittel Normallösung nur ganz schwach noch Plasmolyse ein. Wurde bei plasmolysierten Kronblättern Wasser zugesetzt, so füllten die Zellschläuche fast momentan wieder die ganze Zelle aus. Dabei platzten häufig die Plasmaschläuche. Wurden stark plasmolysierte Kronblätter in Stücke geschnitten, so daß an der Schnittfläche Zellen sich befanden, die zwar geöffnet waren, deren Plasmaschlauch aber unverletzt war, so platzten die Plasmaschläuche bei Wasserzusatz und ergossen ihren Inhalt in die umgebende Flüssigkeit, ganz ähnlich wie platzende Pollenkörner. Ich schließe daraus, daß die Pollenkörner ihre Empfindlichkeit mit den übrigen Pflanzenzellen teilen. Wahrscheinlich hängen mit Verschiedenheiten in den osmotischen Verhältnissen der Pflanze auch die individuellen Variationen in der Pollenempfindlichkeit nahestehender Arten in einer Familie zusammen. Damit sind allen öko-

logischen Spekulationen, die nur die Empfindlichkeit der Pollenkörner getrennt von den Verhältnissen der ganzen Pflanze berücksichtigen, der Boden entzogen.

Sind die Nektarien schutzbedürftig?

Die Empfindlichkeit des Pollens steht in keinem nachweisbaren Zusammenhang mit der durch Hängen geschützten Lage der Antheren. Sprengel, der Begründer der sogenannten Blütenbiologie, hat in seinem Werke: „Das entdeckte Geheimnis der Natur" die Antheren auch nicht für die schutzbedürftigen Organe betrachtet, sondern vielmehr jene Organe, welche zum Anlocken der die Fremdbestäubung vermittelnden Insekten dienen, namentlich den Nektar. Er ist es ja in erster Linie, welcher die Insekten dauernd an die Blüten fesselt, wenngleich auch der Pollen den Insekten als Nahrung dient und so zum Besuch einlädt. Die bunten Farben der Blüten haben nur sekundäre Bedeutung: als Schauapparate und Saftmale sollen sie den Insekten den Weg zum Saftbehälter zeigen. Sie sind nutzlos, wenn kein Nektar vorhanden. Nach Sprengel gehen darum alle Schutzeinrichtungen darauf hinaus, den Nektar vor Verwässerung durch Regen zu bewahren, damit er seine Anziehungskraft auf die Insekten behält. Diesem Zwecke soll auch das Hängen vieler Blüten dienen.

Weiterhin soll bei Hängeblüten gerade diese Stellung die günstigste sein für die sichere Vermittlung der Bestäubung durch die Insekten. Das Hängen der Blüte ist nach diesen Anschauungen eine Anpassung an die Insekten.

Es fragt sich nun, ob das Hängen für die betreffenden Blüten in dieser Hinsicht einen Vorteil bietet, dessen sie bei aufrechter Stellung verlustig gehen, insbesondere ob sie bei aufrechter Stellung infolge der Verwässerung des Nektars von den Insekten gemieden werden und ob die Vermittlung der Bestäubung dadurch Schaden leidet.

Um das zu prüfen, wurden Hängeblüten in künstlich aufrechte Stellung gebracht und das Verhalten der besuchenden Insekten beobachtet. Natürlich konnte nur eine geringe Anzahl von Arten in dieser Weise geprüft werden. Es wurden zu den Versuchen ausgewählt von den Ranunculaceen: Clematis integrifolia, von den Solanaceen: Atropa Belladonna, von den Scrophulariaceen: Digitalis purpurea, von den Campanulaceen: C. Wilsonii, rotundifolia u. a., von den Liliaceen: Muscari Heldreichi. Die Beobachtungen sollen hier der Reihe nach geschildert werden.

Clematis integrifolia.

Die Blütenknospe steht anfangs aufrecht, neigt sich dann geotropisch, bis sie beim Aufblühen eine senkrecht nach abwärts hängende Stellung einnimmt. Am Grunde der Staubfäden wird Nektar ausgeschieden. Die Blüte ist etwas proterogyn und wurde vielfach von Apis mellifica und Bombus terestris besucht. Nach eingetretener Bestäubung richtet sich der Blütenstiel auf. Von Anfang an war es auffällig, daß die Hummeln wie die Bienen nur die hängenden Blüten besuchten und nur äußerst selten an eine postfloral aufrecht stehende gingen. Ich dachte die Ursache sei die schmutzig violette Farbe dieser älteren Blüten gegenüber dem schönen Dunkelviolett der jüngeren hängenden Blüten. Durch Verkosten fand ich aber, daß die aufrechten Blüten bereits nektarleer waren. Sie wurden also gemieden, weil die Insekten dort keinen Nektar mehr fanden. Mit Hilfe von Drähten wurden etwa 50 hängende junge Blüten in aufrechte Stellung gebracht. Eine Benetzung der Antheren oder eine Verwässerung des Nektars durch Regen war wegen der starken Behaarung der Staubfäden nicht gut möglich. Das Wasser blieb in Tropfen stehen und fiel bei leichter Erschütterung der Blüten ab. Von Hummeln und Bienen wurden diese aufrecht gestellten Blüten immer übergangen, obwohl sie doch viel auffälliger sein mußten, weil sie etwa 15 cm über die hängenden emporragten und die viel satter violette Oberseite dem Blicke der Insekten darboten. Die Erklärung für dieses Verhalten geben die postfloral aufrecht stehenden Blüten. Die besuchenden Insekten unterschieden die jungen, honigenden Blüten von den älteren, nicht mehr honigenden weder durch die verschiedene Farbe noch etwa vorhandenen Duft, sondern allein durch die verschiedene Stellung der Blüten. Es konnte aber auch der Umstand von Bedeutung sein, daß die aufrecht gestellten Blüten über die hängenden hervorragten. Ein Teil der aufrecht gestellten Blüten wurde jetzt niedergebunden in gleiche Höhe mit den hängenden. Aber auch in dieser Stellung wurden sie von den Besuchern übergangen. Offenbar hatten Hummeln und Bienen das Vorhandensein von Nektar mit dem Hängen der Blüten durch ihre früher an diesen Blüten gemachten Erfahrungen so fest assoziiert, daß sie davon nicht abgingen. In hängende Stellung gebrachte ältere honigleere Blüten erhielten dann und wann einen kurzen Besuch. Diese Beobachtungen wurden an einem heißen Julinachmittag gemacht.

Anders war das Verhalten von Hummeln und Bienen bei Beobachtungen am frühen Morgen. Hier erhielten auch aufrecht stehende Blüten verhältnismäßig häufig Besuch. Eine neuankommende Hummel flog wohl zufällig an eine aufrecht gestellte Blüte und besuchte der Reihe nach neun solcher Blüten und flog dann fort. Nach längerer Flugzeit wurden aufrecht stehende Blüten wieder regelmäßig übergangen. Die Fremdbestäubung erfolgte bei aufrecht gestellten Blüten gleich sicher wie bei hängenden.

Aus diesen Beobachtungen folgt:

1. Die Bestäubung durch Insektenbesuch wäre bei natürlich aufrechter Stellung der Blüten von Cl. integrifolia ebenso gesichert, wie bei der tatsächlich hängenden Stellung, weil dann die aufrecht stehenden jungen Blüten Nektar führen und die Insekten aufrecht stehen und Honig assoziieren können. Ein Bestäubungsvorteil durch Hängen liegt demnach nicht vor.

2. Die Bienen und Hummeln meiden nach längerem Befliegen einer Blumenart gerade die in der auffälligsten Stellung und suchen mehr die verborgenen im Laube versteckten auf, wohl weil sie durch Erfahrung gelernt haben, daß die auffälligeren Blüten bereits durch frühere Besucher ausgebeutet worden sind. In dieser Beziehung übertreffen die Bienen bei weitem die Hummeln. Damit erklärt sich ungezwungen die oben angeführte Beobachtung, daß aufrecht gestellte Blüten übergangen werden.

Atropa Belladonna.

Die Blüten haben eine schräg abwärts hängende Lage und honigen reichlich. Sie wurden auch vielfach von Bienen und Hummeln besucht. Etwa 40 Blüten wurden mit Hilfe von Insektennadeln in aufrechter Stellung fixiert und das Verhalten der besuchenden Insekten beobachtet.

1. Eine bei Beginn der Beobachtung Nektar sammelnde Biene beflog noch sieben hängende und fünf aufrecht gestellte Blüten, dann flog sie fort.

2. Eine zweite besuchte zwei aufrecht stehende und drei hängende und flog dann fort.

3. Eine dritte beflog vier aufrecht stehende und sechs hängende und flog dann fort.

4. Eine vierte beflog acht aufrecht stehende und 14 hängende, setzte sich dann, über und über mit Blütenstaub bedeckt, an ein Laubblatt, hing sich mit den Vorderfüßen fest und bürstete mit dem Putzapparat der Hinterfüße den Pollen ab und ließ ihn auf den Boden fallen. Manchmal kam es vor, daß Bienen bei aufrecht gestellten Blüten von unten anflogen, namentlich wenn sie vorher eine hängende besucht hatten. Aber es dauerte nur einen Moment, bis sie den Blüteneingang fanden. Meistens flogen sie aber auch bei aufrecht stehenden Blüten direkt in die Öffnung der Krone hinein. Es erklärt sich dieses von Clematis abweichende Verhalten aus der Stellung der Blüten an der ganzen Pflanze. Bei Atropa mußten die Insekten jede einzelne der wenig regelmäßig, verstreut angeordneten Blüten aufsuchen und bei jeder einzelnen gleichsam neu anfliegen.

Aus diesen Beobachtungen folgt:

1. Die Bienen besuchen bei Atropa unterschiedslos hängende und künstlich aufrecht gestellte Blüten, auch halten sie in den Besuchen keine bestimmte Reihenfolge ein. Daß hängende Blüten häufiger besucht wurden erklärt sich aus der weit größeren Zahl der hängenden als der aufrecht gestellten Blüten. Auch die aufrecht stehenden Blüten führten noch Nektar.

2. Die Fremdbestäubung erfolgte in beiden Stellungen mit der gleichen Sicherheit. Alle aufrecht gestellten Blüten fruchteten. Das Hängen bietet demnach auch hier keinen nennenswerten Vorteil gegenüber der aufrechten Stellung.

Die Hummeln verhielten sich im allgemeinen ebenso. Die Besucherzahlen wurden nicht notiert.

Digitalis purpurea.

Die Blüten von D. purpurea sind nach H. Müller spezifisch an die Hummeln angepaßt. Tatsächlich wurden sie auch ausschließlich von Hummeln besucht, abgesehen von Fliegen, Ameisen, Erdflöhen, die ich wiederholt in Blüten fand. Letztere dürften aber die Bestäubungsvermittler ausschalten. Nur ein einziges Mal beobachtete ich auch eine Biene. Aber da sie den Nektar in der Blüte nicht erreichen konnte, flog sie nach kurzem Bemühen wieder fort. Mit Antheren und Narbe war sie dabei nicht in Berührung gekommen. Dagegen beobachtete ich an einem heißen Nachmittag mehr als 20 Bienen damit beschäftigt, aus den Kelchen, bei welchen die Blumenkronen eben abgefallen waren, den Nektar zu sammeln, der beim Abfallen der Blüte hier noch vorhanden war. Sie flogen dabei an die unteren noch vorhandenen Blüten an, krochen dann, ohne einen Versuch zu machen in die Blüte selbst zu gelangen, zwischen den Blüten durch, auf die noch Nektar führenden Kelche und beuteten diese aus. Die Bienen waren wohl auf folgende Weise zu diesem sonderbaren Verhalten gekommen: Da sie den Nektar im Innern der Blüte nicht erreichen konnten, suchten sie ihm von außen beizukommen und entdeckten dabei zufällig hinter den unteren Blüten den Nektar in den Kelchen. Allmählich wurde dann der Umweg über die Blüten ausgeschaltet, bis sie selbst geraden Weges die Kelche aufsuchten.

Wie verhalten sich die Hummeln, wenn die Digitalisblüten eine künstliche aufrechte Stellung einnehmen?

Wiederholt flogen die Hummeln, namentlich wenn sie gerade von hängenden Blüten herkamen, auf Blütenstände zu, deren Blüten sämtliche aufrecht gebunden waren. Sie suchten dabei, wie sie es von früher her gewöhnt waren, von unten her den Blüteneingang, stießen dabei im Eifer oft sogar an den Blütenbauch und flogen dann in der Mehrzahl der Fälle enttäuscht davon. Wiederholt wurde beobachtet, wie namentlich neu ankommende Hummeln, aber auch solche, die von hängenden Blüten herkamen, an Blütentrauben mit aufrecht gestellten Blüten anflogen, sich setzten und nach dem Blüteneingang suchten. Hatten sie den Eingang einmal gefunden, dann beuteten sie regelmäßig alle aufrecht gestellten Blüten der ganzen Infloreszenz in gleicher Weise aus. Sie kamen dabei mit Antheren und Narben ebenso in Berührung wie bei normalen hängenden Blüten. Tatsächlich setzten von etwa 400 aufrecht gestellten Blüten nur zwei keine Frucht an. Vielleicht wäre bei diesen zwei Blüten, wenn sie nicht aufrecht gestellt worden wären, beim Abfallen der Blüten Selbstbestäubung eingetreten, nämlich dadurch, daß beim Abfallen der Krone die Antheren die Narbe streifen. Es ist das aber wenig wahrscheinlich, weil beim Abfallen der Blüten die Antheren nur ganz selten noch Pollenkörner enthalten und nach Darwin Digitalis selbststeril ist.

Ähnliche Beobachtungen wurden an Digitalis ferruginea gemacht. Die Blüten sind hier viel kleiner als bei D. purpurea und der Nektar ist auch für Bienen erreichbar. Die Blüten wurden darum außer von Hummeln auch sehr zahlreich von Bienen besucht. Da bei dieser Art die Blütenstiele nicht so lose hängen, wie bei D. purpurea, sondern die Blüten in einer festeren, wenig veränderlichen Lage festhalten, konnten durch Abwärtsbiegen ganzer Infloreszenzen eine größere Zahl von

sonst mehr oder weniger hängenden Blüten in aufrechte Lage gebracht werden. Gegenüber diesen aufrecht gestellten Blüten verhielten sich die Bienen ebenso wie die Hummeln bei aufrecht gestellten Blüten von D. purpurea. Bienen, die von hängenden Blüten herkamen, suchten in der Regel auch bei aufrecht gestellten Blüten den Eingang von unten. In der Mehrzahl der Fälle umflogen sie die Blüten in der ungewohnten Stellung einige Zeit und flogen dann enttäuscht davon. Andere setzten sich und krabbelten herum, bis sie den Eingang fanden, dann ging aber die Ausbeutung der übrigen aufrecht gestellten Blüten in der Regel sehr rasch von statten. Manchmal jedoch hatte es den Anschein, als ob ihnen nach 3—4 Blütenbesuchen das Ungewohnte der Lage wieder zum Bewußtsein komme, sie hielten unschlüssig inne und flogen dann fort. Bei Bienen, welche von fern kommend, gleich an aufrecht gestellte Blüten anflogen, habe ich letzteres Verhalten nie beobachtet. Sie beuteten eine größere Anzahl Blüten aus und flogen dann weg. Flogen sie von aufrecht gestellten an hängende, dann zeigten sie deutlich, daß ihnen die jetzt normal hängenden Blüten eine ungewohnte Stellung boten. Sie flogen von oben an und mußten den Blüteneingang erst suchen. Gingen sie dabei von einer oberen Blüte zu der nächst unteren, dann mußten sie über die unter der Oberlippe geborgenen Antheren laufen, aber in dieser Stellung konnten sie wegen der Krümmung des unteren Teils der Kronröhre nicht zum Nektar gelangen. Einzelne verließen jetzt die Blüte und flogen ab, andere drehten sich nach längerem vergeblichen Versuchen, den Nektar zu erreichen, in der Blüte, so daß sie auf die Unterlippe zu stehen kamen und beuteten nun den Nektar aus.

Von Interesse war jetzt die Frage, ob die Bienen diese Drehung auch ausführen, wenn sie aufrecht gestellte Blüten in der Reihenfolge von unten nach oben besuchen und dabei zuerst auf die Oberlippe zu stehen kommen. Zu diesem Zwecke wurden Blüten aufgebunden und dabei der Blütenstiel um 180° gedreht, so daß die morphologische Unterseite nach oben zu liegen kam. Nach längerer Beobachtung konnte ich eine Biene sehen, die von unten anflog, den Blüteneingang suchte und nach einigen Versuchen tatsächlich die oben geschilderte Drehung machte. Sie besuchte der Reihe nach neun Blüten und machte dabei die Drehung immer leichter, bis sie zuletzt schon beim Eingang der Blüte auf die jetzt oben liegende Unterlippe kroch und den Nektar ausbeutete. In allen diesen Fällen konnte in gleich sicherer Weise die Bestäubung erfolgen. Aus diesen Beobachtungen folgt:

1. Die Bienen und auch die Hummeln besitzen so viel plastisches Seelenvermögen, daß sie sich auch bei ein und derselben Blütenart neuen Verhältnissen innerhalb kurzer Zeit anpassen können.

2. Die Insekten beuten den Nektar aus, wo sie ihn finden. Saftmal, Stellung der Blüte und ähnliches dient ihnen erst als Wegweiser, nachdem sie diese Verhältnisse mit dem Dasein von Nektar durch individuelle Erfahrung assoziiert haben.

3. Für die Sicherheit der Bestäubungsvermittlung ist bei Digitalis-Arten die Stellung der Blüte ohne Bedeutung.

Um zu erfahren, wie sich die Bienen und Hummeln verhalten, wenn Wasser in der Blüte ist, wurde zum Teil destilliertes Wasser in aufrecht gestellte Digitalisblüten gegossen, zum Teil nach Regenwetter beobachtet.

Nach Regenwetter hielt sich das Wasser nie länger als einige Stunden in den Blüten. Zum größten Teil wurde es durch den bei Regenwetter in der Regel herrschenden Wind aus den Blüten herausgeschüttelt, der Rest verdunstete bei eintretendem Sonnenschein bald, so daß die Bienen und Hummeln regelmäßig trockene

Blüten vorfanden, wenn sie wieder zum Honigsammeln kamen. Bekanntlich setzt ja bei Bienen der Flug nach Regenwetter auch nicht sofort ein und erreicht erst nach ein bis zwei Stunden wieder eine größere Stärke. Wohl ist dann der noch vorhandene Nektar verwässert oder ganz ausgewaschen. Eine Kostprobe überzeugte mich, daß die nach einem Regen in der Blüte von Digitalis vorhandene Flüssigkeit deutlich süß war. Übrigens verschmähen gerade Bienen, wie jeder Imker weiß, auch verdünntes Zuckerwasser nicht und dann findet man nach Regen häufig Bienen in großen Mengen an Blättern oder Pfützen Wasser leckend, um ihr Bedürfnis nach Wasser zu befriedigen. Ein Grund, warum sie verdünnten Nektar verschmähen sollten, liegt darum nicht vor.

Tatsächlich besuchten Bienen und Hummeln nach einem Regen auch wieder aufrecht gestellte Blüten und zwar nicht nur eine einzige, sondern mehrere von einem Blütenstande in der oben geschilderten Weise.

Anders war das Verhalten bei Blüten, die bei sonnigem ruhigen Wetter künstlich mit Wasser gefüllt wurden.

War sehr wenig Wasser in den Blüten, dann krochen Hummeln sowohl wie Bienen in die aufrecht gestellten Blüten hinein, kehrten aber dann sofort um und verließen meist den ganzen Blütenstand. Nur einzelne versuchten es noch ein zweites Mal an einer gleich vorbehandelten Blüte derselben Infloreszenz. War viel Wasser in den Blüten, so flogen die Hnmmeln mit ausgestrecktem Rüssel zuweilen bis unmittelbar an den Blüteneingang, ohne sich zu setzen und flogen dann wieder fort. Meistens gewahrten sie das Wasser schon aus einer Entfernung von 10—20 cm und flogen nicht mehr näher heran.

Andere Insekten (Fliegen, kleine Käfer, Blumenwanzen) fand ich häufig in solchen mit Wasser gefüllten Blüten ertrunken vor.

Aus diesen Beobachtungen folgt, daß der natürliche Regen den Insektenbesuch nicht hindert. Verhältnisse, wie sie künstlich hergestellt wurden, könnten bei natürlich aufrechtstehenden Digitalisblüten höchstens als seltene Ausnahmefälle vorkommen, die aber das Bestehen der Art nicht ernstlich gefährden würden.

Freilich war bei aufrecht gestellten Blüten der Pollen vielfach aus den Antheren herausgewaschen und konnte für die Bestäubung nicht mehr in Frage kommen. Dafür öffneten sich mit dem Eintreten von sonnigem Wetter die Antheren der jüngeren Blüten und boten ihren Pollen zur Vermittlung der Bestäubung.

Der Vorteil, der den Digitalisblüten aus dem Hängen erwächst, ist darum nicht so bedeutend, daß er das Hängen als Schutzeinrichtung rechtfertigen würde.

Campanula.

Bei C. Wilsonii wurden auf einem Beetchen etwa die Hälfte aller Blüten mit Hilfe von Drähten in aufrechte Stellung gebracht, und zwar so, daß aufrecht stehende und hängende regellos gemischt waren. Jeden Morgen wurde ein Teil der eben aufblühenden Knospen in gleiche Stellung gebracht. Die aufrecht gestellten Blüten ragten dabei 2—3 cm über die hängenden hervor, mußten demnach

auch für ein Insektenauge auffälliger sein. Besucher waren hauptsächlich Bombus terrestris, B. lapidarius. Honigbienen wurden selten beobachtet. Eine Arbeiterin von B. lapidarius kam von einem einzelstehenden Stock von Campanula pulla (hgnd.) her, flog am Rand des Wilsoniibeetes an eine hängende Blüte an, besuchte der Reihe nach erst nur hängende (acht Stück). Unter den aufrecht stehenden flog sie dabei durch. Dann flog sie jedenfalls zufällig etwas höher und in eine direkt unter ihr liegende aufrecht gestellte Blüte, von dieser weg aber sogleich wieder in hängende, die sie dann der Reihe nach absuchte, ohne die aufgerichteten weiter zu beachten. Am Rande des Blütenbeetes flog sie fort.

Eine andere von fern kommende Bombus flog direkt an eine aufrecht gestellte Blüte an, besuchte vier weitere Blüten, dann eine der aufrecht gestellten, die eine etwas geneigte Lage hatte, dann wieder an mehrere aufrecht gestellte und flog dann fort. In eine hängende Blüte ging sie nicht. Solche Fälle wurden häufiger beobachtet. Ein Weibchen von B. terrestris besuchte erst eine hängende Blüte. Der kurze Aufenthalt zeigte, daß sie dort keinen Nektar fand, ging dann in aufrecht gestellte und blieb bei ihnen. Eine Arbeiterin von B. lapidarius kam von einer nahen violetten Centaurea her, flog sogleich an eine aufgerichtete Campanulablüte und besuchte sechs Stück, an hängenden flog sie anfangs vorbei. Dann flog sie an eine hängende von der Rückseite, suchte etwas herum und fand den Eingang. Der Reihe nach beutete sie jetzt fünf Hängeblüten aus. Dabei war es ihr anfangs sichtlich schwer den Eingang zu finden. Bei den letzten ging es aber schon ganz normal. Dann flog sie wieder in aufgerichtete, besuchte drei weitere aufgerichtete, sichtlich beunruhigt über die abweichende Stellung und flog dann weg.

Ein Weibchen von B. terrestris flog an eine hängende an. Der nächste Besuch galt einer aufgerichteten, dann mehreren hängenden (vier Stück), dann wieder einer aufgerichteten. Sie ging wahllos in alle Blüten, wie sie der Reihe nach kamen. Dabei drückte sie die hängenden Blüten durch ihre Schwere fast bis auf den Boden hinab. Sie mußte nach dem Verlassen einer jeden hängenden Blüte wieder hoch fliegen und darum übersah sie auch die aufrecht stehenden Blüten nicht. Dann fing ich sie ab. Sie hatte in ihren Haaren auch Centaureapollen, war demnach von Centaurea hergekommen.

Bei aufrechtstehenden Campanula-Arten benützten Bienen und Hummeln meist den Rand der Blütenkrone als Anflugsplatz und streiften Narben und Griffelbürsten mit dem Rücken. Bei mehr oder minder hängenden Arten setzten sie sich bei direktem Anflug häufiger auf den Griffel. Kleinere Apiden flogen bei aufrechten Arten namentlich beim Pollensammeln, direkt am Griffel an, beim Honigsammeln auch am Kronrand und suchten dann die Nektarien am Grunde der Blüte auf. Bei hängenden Arten flogen sie zumeist außen an und erreichten das Innere der Blüte durch Laufen.

Von Campanula pulla und Campanula rotundifolia wurden alle vorhandenen Blüten aufrecht gestellt. Sie erhielten von Hummeln und Bienen regelmäßigen Besuch.

Wurden aufrecht gestellte Blüten mit Wasser gefüllt, so bemerkten das die Hummeln schon aus einer Entfernung von 20—30 cm und sie mieden diese Blüten. Wenn nach einem Regen das Wasser wieder aus den Blüten verschwunden war, erhielten die Blüten auch wieder regelmäßigen Besuch.

Man könnte vielleicht vermuten, daß bei aufrechtstehenden Campanula-Arten durch die verbreiterten Filamente und deren Wimperhaare der Nektarbehälter besser

vor Benetzung geschützt sei als bei hängenden Arten, so daß der Nektar bei aufrechtstehenden Arten wieder unverwässert den Besuchern dargeboten wird, sobald das Wasser durch den Wind oder durch Verdunsten aus der Krone verschwunden ist. Eine bestimmte Regelmäßigkeit konnte ich hier nicht herausfinden. Der Nektar war im allgemeinen überall gleich gut gedeckt, aber bei der aufrechtstehenden C. patula z. B. weniger gut als bei der hängenden C. pulla. Das Hängen wäre in dieser Beziehung für C. patula ein größeres Bedürfnis als für C. pulla.

Aus all dem ergibt sich:

1. Der Insektenbesuch bleibt auch nicht aus, wenn hängende Campanulablüten in aufrechte Stellung gebracht werden.

2. Die Bestäubung wird in beiden Fällen mit der gleichen Sicherheit vermittelt.

3. Nach Regen erhalten aufrecht gestellte Blüten ebenso Besuch wie vor dem Regen, sobald das Wasser verdunstet ist.

An Edrajanthus-Arten, aufrecht stehend, wurde beobachtet, daß Hummeln und Bienen auch natürlich aufrecht stehende Blüten meiden, solange Wasser darinnen ist.

Das Hängen der Campanulablüten steht darum in keinem offensichtlichen Zusammnnhang mit dem Schutze des Nektars oder mit der Sicherung der Bestäubung.

Muscari Heldreichi.

Bei normal aufrecht stehenden Blütenständen von Muscari mit hängenden Blüten flogen die Bienen und Hummeln gewöhnlich so an, daß sie die Infloreszenz von unten nach oben ausbeuteten. Dabei mußten sie die Blüten jedesmal etwas heben, um auf den Grund der Blüte zum Nektar gelangen zu können. Namentlich war das bei Hummeln jedesmal ganz deutlich. Zuweilen aber beuteten sie einen Blütenstand in der umgekehrten Richtung von oben nach unten aus. Dabei war ein solches Heben jeder einzelnen Blüte nicht nötig. Wurden ganze Blütenstände in inverse Lage gebracht, so daß der Blüteneingang nach oben zu liegen kam, so wurden sie häufig von den Besuchern übersehen, weil alle anderen Infloreszenzen in nahezu gleicher Höhe lagen, während die invers aufgebundenen sehr nahe an den Boden zu liegen kamen. Nach längerer Beobachtung jedoch konnte ich auch hier Besuch durch Bienen konstatieren, namentlich am Rande des Beetes. Die Bienen fanden hier ohne weiteres den Blüteneingang. Die Vermittlung der Bestäubung war in gleicher Weise möglich wie in der normalen Lage.

Nach einem Regen waren die Blüten, deren durchweg enge Mündungen nach oben lagen, im Innern nur selten und dann in geringem Grade von Regen durchnäßt. Sie wären darum von Bienen wohl auch weiterhin besucht worden.

Ganz ähnliche Verhältnisse lagen bei Ericaceen vor. Bei Erica carnea, welche bereits im März von einzelnen Bienen beflogen wurde, kamen neben der gewöhnlichen Besuchsordnung, von unten nach oben, auch der Fall ziemlich häufig vor, daß die Bienen die Infloreszenz von oben nach unten ausbeuteten. Bei umgekehrter Stellung der Blüten wäre darum der Insektenbesuch wohl auch nicht unterblieben.

Wegen der komplizierten Verbindung von Wind und Insektenbestäubung wurden bei Erica weitere Versuche nicht angestellt.

Zusammenfassung der Resultate über den Insektenbesuch bei künstlich aufrechtgestellten Hängeblüten.

1. Die Insekten nehmen den Nektar wo sie ihn finden.

2. Sie richten sich bei der Ausbeute nach den vorgefundenen Verhältnissen. Die starke Assoziation zwischen Nektar und zufällig damit verbundenen Blütenverhältnissen ist Hauptursache für die sogenannte Blumenstetigkeit der Bienen. Hummeln sind nicht ausgesprochen blumenstet.

3. Aufrecht gestellte Blüten werden ebenso besucht wie hängende. Von Einfluß auf das Verhalten der Insekten aufrecht gestellten Blüten gegenüber, sind ihre Vorerlebnisse.

4. Die Vermittlung der Bestäubung war bei aufrecht gestellten Blüten in gleicher Weise möglich wie bei hängenden.

5. Nach Regenwetter wurden auch aufrecht gestellte Blüten wieder von Insekten besucht.

6. Das Hängen ist darum nicht eine Anpassung zum Schutze des Nektars oder zur Sicherung der Bestäubungsvermittlung.

Eine finale Erklärung für das Hängen der Blüten bietet darum kein tieferes Verständnis. Wenn das Hängen in manchen Fällen (z. B. Geum) für die Pflanze von Vorteil ist, so hat das den Charakter einer zufälligen Ausnützung anderweitig entstandener morphologischer Verhältnisse.

Diese Untersuchungen wurden im pflanzenphysiologisen Institut zu München unter der Leitung des Professors Geheimrat Dr. K. Goebel vom Juni 1920 bis Juni 1921 ausgeführt. Für die vielseitige Unterstützung und Förderung spreche ich auch an dieser Stelle Herrn Geheimrat meinen wärmsten Dank aus.

Literaturangaben.

Firbas, H., Über künstliche Keimung des Roggen- und Weizenpollens und seine Haltbarkeit (Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung 1920).

Goebel, K., Die Entfaltungsbewegungen der Pflanzen. Jena 1920.

— Organographie der Pflanzen. Jena 1913.

Hannig, E., Untersuchungen über das Abstoßen von Blüten unter dem Einfluß äußerer Bedingungen.

Jost, L., Zur Physiologie des Pollens (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1905).
— Über die Selbststerilität einzelner Blüten (Bot. Ztg. 1907).
Kerner v. Marilaun, Die Schutzmittel der Blüten, Festschrift, Wien 1876.
— Die Schutzmittel des Pollens gegen Nachteile usw. Innsbruck 1873.
— Pflanzenleben (Lpz. 1913).
Kylin, H., Pollenbiologische Studien im nördlichsten Schweden (Archiv f. Bot., Bd. XV, Nr. 17).
Lidforss, B., Zur Biologie des Pollens (Jahrb. f. wiss. Bot. 1896).
— Weitere Beiträge zur Biologie des Pollens (ibid. 1899).
— Untersuchungen über die Reizbewegungen der Pollenschläuche (Zeitschr. f. Botanik 1909).
Müller, H., Befruchtung der Blumen durch Insekten und die gegenseitigen Anpassungen beider.
Pfundt, M., Der Einfluß der Luftfeuchtigkeit auf die Lebensdauer des Blütenstaubes (Pringsheim, Jahrb. 1910, Bd. XLVII).
Sprengel, C. H., Das entdeckte Geheimnis der Natur. (Berlin 1793).
Tokugawa, Y., Zur Physiologie des Pollens (Journal of the Coll. of Sc. Tokyo 1914).
Fischer, G., Pollenbiologische Studien. Zeitschr. f. Bot. 1917, p. 417.
Sterner, E., Pollenbiologische Studien im nördlichsten Skandinavien (Archiv f. Bot., Bd. XV, 1913).
Fitting, H., Die Reizleitungsvorgänge bei Pflanzen (Ergebn. d. Physiologie 1905).

Zwei neue Bände von Engler und Drude „Die Vegetation der Erde" [1]).

Von **K. Goebel.**

Daß von der bekannten Sammlung pflanzengeographischer Monographien trotz der großen Schwierigkeiten, welche der Drucklegung wissenschaftlicher Werke entgegenstehen, zwei neue Bände erschienen sind, ist so erfreulich, daß es angezeigt erscheint, auch hier darauf hinzuweisen. Es ist das um so mehr berechtigt, als die Pflanzengeographie ja ein Gebiet darstellt, auf welchem sich die Interessen des Systematikers mit denen des Ökologen, Morphologen und Physiologen begegnen.

Das tritt besonders deutlich hervor in dem XIV. Band [2]): „The vegetation of New Zealand by L. Cockayne". Der Verfasser ist seit langer Zeit auch den deutschen Botanikern bekannt nicht nur als er-

1) Verlag von Wilh. Engelmann, Leipzig.
2) Preis 210 M.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1922

Band/Volume: 115

Autor(en)/Author(s): Merl Edmund Maria

Artikel/Article: Biologische Studien über die Utriculariablase 59-101